

## Zur Naturgeschichte der Daphniden.

Von

Dr. August Weismann,  
Professor in Freiburg im Breisgau.

---

### I.

Ueber die Bildung von Winteriern bei *Leptodora hyalina*.

---

Mit Tafel V—VII.

---

In einer im Frühjahr 1874 veröffentlichten Abhandlung »über den Bau und die Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*«<sup>1)</sup> konnte ich nur ungenügende Auskunft geben über den Vorgang der Winter-eibildung bei diesem Thier. Fertige Winterier hatte ich niemals gesehen, und auch solche, die sich noch im Eierstock entwickelten, glaubte ich nur in zwei Fällen beobachtet zu haben, die beide nicht vollständig ausgebeutet werden konnten, da die Thiere vorzeitig zu Grunde gingen. Ich hoffte damals, »später über diesen Punct Einiges nachtragen zu können«.

Nachdem ich in den zwei folgenden Jahren die Beobachtungen an *Leptodora* fortgesetzt habe, bin ich jetzt im Stande dies zu thun.

Ich knüpfe an die damals mitgetheilte Beobachtung an. Ich hatte in den »beiden Ovarien eines im November gefischten Weibchens neben zwei grossen ovalen Eikammern mit den bekannten vierzelligen Gruppen der Sommerier eine beinahe kreisrunde kleinere Kammer von ganz verschiedenem Bau gefunden (a. a. O. Fig. 25). Während erstere nämlich nur von der gewöhnlichen dünnen Haut des Eierstocks überzogen waren, zeigte diese, ausser einer feinen selbstständigen Cuticula, eine Wand von mächtigen sechseckigen Zellen, aus homogenem Protoplasma und einem kugligen Kern bestehend, dessen Membran deutlich und dessen Inhalt körnig getrübt war«. Innerhalb dieser zelligen Kapsel liess

1) Diese Zeitschrift Bd. XXIV, p. 350.

sich in dem einen Fall nur homogenes, durchsichtiges Protoplasma erkennen, in dem andern Falle aber auch eingestreute Körnchen von dem Aussehen, welches die Dotterkörnchen bei ihrem ersten Auftreten in der Eizelle der Sommereier zeigen. Obgleich ich keinen Kern im Innern dieser nahezu kugligen Protoplasmamasse erkennen konnte und das Präparat zu Grunde ging, ehe Reagentien angewandt worden waren, die darüber Sicherheit hätten geben können, so schien es mir doch nicht zweifelhaft, »dass die beobachtete Bildung eine Kammer für die Entwicklung eines Wintereies war«.

Was mich zu diesem Schlusse bestimmte — den ich übrigens mit allem Vorbehalt gab — war vor Allem die Bemerkung P. E. MÜLLER'S<sup>1)</sup>, dass die Wintereier der *Leptodora* schon im Ovarium eine durchsichtige, gelatinöse Schale besitzen, welche von der verdickten Wand des Ovarium's ausgeschieden wird<sup>2)</sup>. Eine Verdickung der Eierstockswand war nun hier in auffallendster Weise vorhanden, als eine wohl ausgebildete, einschichtige Epithelkapsel. Dazu kam noch die ausdrückliche Angabe MÜLLER'S, dass die Wintereier kleiner seien als die Sommereier. Allerdings lässt MÜLLER mehrere Wintereier gleichzeitig ausgebildet werden, während diese kugligen mit Epithelschicht ausgekleideten Kammern zu je einer in jedem Ovarium vorhanden waren, allein gerade in diesem Punkte glaubte ich am ersten noch eine Täuschung des sonst so genauen Beobachters annehmen zu dürfen, da bei gleichzeitiger Ausbildung von Sommer- und Wintereiern eine Verwechslung beider denkbar war. Ich wusste damals noch nicht, was spätere Beobachtungen mich gelehrt haben, dass es Daphniden giebt, welche mehr als zwei Wintereier gleichzeitig hervorbringen, und erblickte gerade in der Zweizahl der kugligen Kammern einen Grund mehr, sie oder vielmehr die Protoplasmakugel in ihrem Innern für Anlage eines Wintereies zu halten.

Man wird mir daraus wohl kaum einen Vorwurf machen. Die nächstliegende Deutung war jedenfalls diese, und ohne Kenntniss der weiteren Entwicklung möchte es schwer gewesen sein eine andere, geschweige eine bessere zu geben oder gar zu begründen.

1) Danmarks Cladocera und Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie in Naturhistorisk Tidsskrift af SCHIÖDTE. Kjöbenhavn 1868 - 69. p. 346.

2) Ich sehe jetzt nachträglich, dass diese Ansicht in einer Stelle des dänisch geschriebenen Textes — falls ich ihn richtig übersetze — weniger bestimmt ausgesprochen ist, als in der lateinisch geschriebenen, mir allein vollkommen verständlichen »Repetitio brevis«, welche der zweiten Abhandlung beigegeben ist. P. 230 heisst es von der »wasserklaren Lage«, welche »die Wintereier im Ovarium umgiebt«, dass aus ihr »wahrscheinlich« sich die Schale bilde.

Ich habe nun seither das fragliche Gebilde wohl einige hundert Mal beobachtet und kann mit Bestimmtheit erklären, dass meine damalige Deutung unrichtig war; dasselbe entwickelt sich nicht zum Winterei.

Trotzdem aber hängt es mit der Bildung der Wintereier aufs Genaueste zusammen und spielt bei deren Herstellung eine äusserst wichtige und merkwürdige Rolle. Wenn auch der ganze Vorgang, der an dieses Gebilde sich knüpft, bis jetzt nirgends sonst bei der thierischen Eibildung beobachtet worden ist, so kommen doch weit verbreitete Erscheinungen vor, welche zwar nicht der Form, wohl aber ihrer innern Bedeutung nach ihm gleichzustellen sind, und auf diese ist er im Stande ein neues und helles Licht zu werfen.

#### 4. Die morphologischen Vorgänge der Nährkammerbildung.

Es ist ein Irrthum, wenn MÜLLER angiebt, die Wintereier seien seltener bei *Leptodora* als die Sommereier<sup>1)</sup>; in den Monaten October und November werden sogar fast nur noch Wintereier gebildet. Wenn ich dieselben in zwei aufeinander folgenden Jahren trotz der grössten Aufmerksamkeit und der Durchmusterung vieler Hunderte, ja vielleicht Tausende von Individuen nicht aufzufinden im Stande war, so lag dies nur daran, dass ich sie nicht als solche erkannte, während sie mir doch fortwährend in grösster Anzahl unter den Augen lagen.

Auch MÜLLER hat sie nur theilweise als solche erkannt und daher eben den Eindruck empfangen, als bildeten sie die Minderzahl, nur dann nämlich, wenn sie sich in einem gewissen Entwicklungsstadium befanden, in welchem der farblose Dotter von einer dicken Schicht hellen, homogenen Protoplasmas umgeben ist, welche sich scharf von ihm absetzt und fast den Anschein hervorbringt, als sei der Dotter von einer dicken Gelatine eingeschlossen.

Leider und zu meinem grossen Schaden hat MÜLLER diesen Schein für Wirklichkeit genommen und die Wintereier der *Leptodora* schon im Ovarium von einer »dicken gallertigen Schale« umschlossen sein lassen, welche — wie oben schon angeführt wurde — »von der verdickten Wand des Ovariums« ausgeschieden werden soll.

Keine von beiden Angaben ist richtig, die Wintereier der *Leptodora* besitzen im Ovarium so wenig eine Schale, als die irgend einer Daphnide, und auch eine Verdickung der Wandung des Eierstocks ist keine mit der Wintereibildung verknüpfte Erscheinung. Die Wan-

1) Danmarks Cladocera p. 230.

dung eines Ovariums, in welchem sich Wintereier entwickeln, unterscheidet sich in gar Nichts von derjenigen eines Sommereier enthaltenden Eierstocks. Wohl kann eine Verdickung der Ovarialscheide vorkommen, aber nur dann, wenn kurz zuvor mehrere reife Eier aus dem Eierstock in den Brutraum übergetreten sind und die nachrückenden jungen Eizellen die ausgeweitete Ovarialscheide noch nicht völlig ausfüllen. Dieselbe zieht sich dann zusammen, wird runzlich und dicker als gewöhnlich, und trägt nicht selten am blinden Ende einen förmlichen pfpföhlichen Anhang, aus leerer und zusammengefallener Ovarialscheide gebildet.

Für mich waren diese Irrthümer MÜLLER's verhängnissvoll, denn allein die Angaben MÜLLER's von der Verdickung der Ovarialscheide und der Existenz einer gelatinösen Schale der Eier verhinderten mich so lange Zeit, die Wintereier als solche zu erkennen. Ich suchte nach Eierstöcken, die diese Kennzeichen darböten und fand sie nicht. Wohl beobachtete ich manches Mal die dicke, auffallend hervortretende Protoplasmarinde der Wintereier; dass aber ein so feiner Beobachter wie MÜLLER in den Irrthum verfallen sei, diese Rindenschicht für eine Schale zu nehmen, kam mir lange Zeit gar nicht in den Sinn, und so suchte ich weiter. MÜLLER hat offenbar mit allzu schwacher Vergrößerung gearbeitet; allein daraus lässt sich sein Versehen erklären. Bei Anwendung stärkerer Linsen (HARTNACK Nr. VII) hat es keinerlei Schwierigkeit, die Protoplasmarinde des Eies als solche zu erkennen. Ich werde weiter unten die Entwicklung des Wintereies im Eierstock, seinen Austritt in den Brutraum und die dort erfolgende Bildung einer Schale genauer beschreiben, für jetzt aber zu jenem räthselhaften Gebilde zurückkehren, welches ich früher für die Anlage eines Wintereies gehalten habe.

Eine kurze Orientirung über den Eierstock der Leptodora muss ich vorausschicken<sup>1)</sup>.

Das Ovarium der Leptodora besteht aus zwei Haupttheilen: dem eigentlichen Keimstock oder Keimlager, d. h. einer massigen Anhäufung junger Eizellen, und aus den Eikammern, d. h. kammerartigen Abtheilungen der Ovarialscheide, innerhalb deren je ein Ei sich ausbildet (siehe z. B. Fig. 46), wie solche bei den Insecten ebenfalls gebildet werden und wie sie auch bei allen andern mir bekannten Daphniden mehr oder weniger scharf ausgeprägt vorkommen. Jede Kammer enthält vier Keimzellen, von denen nur eine, und zwar die dritte vom Keimstock aus gerechnet, sich zum Ei ausbildet, die drei

1) Eine Uebersicht über den ganzen Eierstock geben die Fig. 46 u. 47 auf Taf. VI.

ändern aber der einen bevorzugten als Nahrung dienen und daher, wie HUBERT LUDWIG für ähnliche Bildungen bei Insecten vorgeschlagen hat, ganz wohl als Nährzellen bezeichnet werden können, im Gegensatz zur eigentlichen Eizelle. Schon im Keimstock sind die Zellen zu Gruppen von je viere angeordnet, und diese Keimzellen-Gruppen, oder kürzer Keimgruppen ordnen sich wiederum in zwei parallel laufende Reihen oder Säulen, die Keimsäulen. Selten finden sich drei Keimsäulen, noch seltener nur eine einzige, so dass in der Duplicität der Keimsäulen eine scharfe Grenze zwischen Keimstock und der stets einzeiligen Eikammersäule gegeben ist.

Der Keimstock besteht aber nicht blos aus den Keimsäulen, sondern an ihrem den Eikammern entgegengesetzten Ende befindet sich das Keimlager, jene früher schon von mir beschriebene »Blastscheibe«, die eigentliche Quelle für die Bildung von Keimzellen. Sie besteht aus freiem Protoplasma, in welchem eine ziemliche Anzahl von Kernen gewissermassen schwimmen, wie ich dies im letzten Abschnitt dieser Abhandlung noch genauer darlegen werde. Anstatt »Blastscheibe« will ich das Gebilde lieber als Keimscheibe bezeichnen.

Eine Haupteigenthümlichkeit des Eierstocks der Leptodora, die er übrigens mit dem vieler andern Daphniden theilt, liegt darin, dass der Ausführungsgang nicht an dem Ende angebracht ist, an welchem sich die Eikammern befinden, an welchem also auch die Eier reifen, sondern an dem entgegengesetzten, am blinden Ende. Unmittelbar neben der Keimscheibe entspringt der Oviduct, ja man kann geradezu sagen, dass dieselbe in der innern (d. h. dem Ovarium zugewandten) Wand des Oviductes eingebettet ist.

Das räthselhafte Gebilde, um welches es sich hier in erster Linie handelt, die vermeintliche Winterkammer, liegt nun beinahe immer zwischen Keimstock und Eikammersäule. Die Beschreibung und Abbildung, welche ich früher nach dem einen, nicht völlig ausgenutzten Präparat gegeben habe, ist im Thatsächlichen der Form richtig, aber nicht vollständig, weil sie nur ein einziges Stadium aus einer ganzen Entwicklungsreihe repräsentirt.

Was zuerst die zellige Kapsel angeht, in welcher die kuglige centrale Protoplasmamasse, das vermeintliche Winteri, eingeschlossen liegt, so sind mir allerdings noch öfters genau solche Bilder vorgekommen, wie das war, welches meine frühere Zeichnung wiedergiebt, allein nur auf einem gewissen Entwicklungsstadium kann der Anschein einer kugligen, aus regelmässig sechseckigen Epithelzellen zusammengesetzten Kapsel zu Stande kommen (Fig. 6 A u. B), und auch in diesem Stadium herrscht keineswegs immer eine solche Gleichförmigkeit in der Form

und besonders der Grösse dieser Wandungszellen, wie sie sich mir damals zufällig darbot.

Die Deutung, welche ich diesen Zellen der Wandung gab, ist richtig, sie sind in der That Epithelzellen, allein die kugligen Körper in ihrem Innern, welche ich für ihre Kerne hielt, sind dies nicht, sondern sie sind Protoplasmaballen, welche von aussen in die Zellen eingewandert sind, Stücke jener centralen von der Kapsel eingeschlossenen Protoplasmakugel, von welcher sie sich selbstständig abgeschnürt haben.

Diese Angabe beruht nicht etwa auf Vermuthung, sondern auf directer Beobachtung, wie ich sie schon im Herbst 1874 mehrmals gemacht, in letztem Sommer aber noch oft wiederholt habe.

Ich lasse einstweilen die Frage nach der Natur und Herkunft sowohl der Wandungszellen, als der von ihnen eingeschlossenen Protoplasmakugel ganz bei Seite und wende mich zur Darstellung jener merkwürdigen Vorgänge, welche ich soeben angedeutet habe.

Um bestimmte Bezeichnungen zu haben, greife ich der Untersuchung hier vor und bezeichne das ganze Gebilde, dessen Entwicklung geschildert werden soll, als Nährkammer, die äusseren Zellen derselben als Wandungszellen, den Inhalt der Kammer aber als Nährballen.

Die Gestalt der Nährkammer ist immer sphäroid, manchmal ganz kuglig, manchmal an beiden Polen stark abgeplattet, so dass sie gegen den Keimstock, wie gegen die erste Eikammer hin von einer nahezu geraden Fläche begrenzt wird und nur an den Seiten mit Kugelflächen vorspringt. Ihre Grösse schwankt in ziemlich weiten Grenzen, gewöhnlich aber ist sie kleiner als eine der Eikammern; als mittleren Durchmesser kann man etwa 0,26 Mm. annehmen.

Die Wandungszellen liegen stets nur in einer Schicht. In dem Stadium, welches in Fig. 25 meiner früheren Abhandlung abgebildet wurde und von welchem ich hier ausgehe, umschliessen dieselben den Nährballen meist vollständig; sie bilden eine geschlossene Wand rings herum und kein Theil des Nährballens liegt von ihnen unbedeckt frei unter der dünnen Ovarialscheide.

Diese Zellen sind meist sehr ungleich in der Grösse und von Gestalt rundlich oder polygonal, von der Fläche gesehen nicht selten ziemlich regelmässig sechseckig. Sie erscheinen hell und machen den Eindruck von dünnwandigen Blasen, welche mit wässriger Flüssigkeit prall gefüllt sind. Auch zweifle ich nicht, dass sie eine Membran besitzen, wenigstens sieht man nach Einwirkung verdünnter Essigsäure einen sehr feinen doppelten Contour. Der Hauptinhalt der Zelle trübt sich

dabei nicht, höchstens schlagen sich einige feine Körnchen in der Umgebung des Kernes und auf der Innenfläche der Membran nieder. Auch Ueberosmiumsäure färbt den Inhalt nicht, der also weder Protoplasma noch Fett sein, oder Proteinsubstanzen in grosser Menge enthalten kann. Jede der Zellen besitzt einen kleinen wandständigen Kern von ovaler Gestalt (Fig. 40 *k*). Im lebenden Thier lässt er sich nicht erkennen, ganz wohl aber nach Anwendung von Reagentien.

Ausser diesen den Zellen selbst angehörenden Theilen sieht man nun noch jene früher als Kerne aufgefassten kugligen Gebilde im Innern der Zellen liegen, und zwar keineswegs immer nur eines in jeder Zelle, wie ich es damals beobachtet hatte, sondern oft zwei, drei und vier, ja in einzelnen Fällen sechs und sieben; sehr häufig kommen aber auch ganz leere Zellen zwischen den andern vor (Fig. 6 *A* u. *B*, Fig. 9). Dabei sind diese Kugeln von sehr verschiedener Grösse (19—39 Micro) und von nicht minder verschiedenem Aussehen. Einmal bemerkt man leicht, dass nicht alle die reine Kugelform besitzen, und dann erscheint die eine Kugel ziemlich dunkel, die andere sehr viel heller, und eine dritte zeigt sich so hell, dass sie nur noch an ihrem äusserst zarten und blassen Contour überhaupt zu erkennen ist.

Man erräth leicht, dass das verschiedene Aussehen der Kugeln nicht auf eine Verschiedenheit ihres Wesens zu beziehen ist, sondern dass es verschiedenen Stadien der Entwicklung dieser ursprünglich gleichartigen Gebilde entspricht.

Continuirliche Beobachtung ein und derselben Kugel am lebenden Thier verschafft die Ueberzeugung, dass man es hier mit einem seltsamen Auflösungsprocess zu thun hat.

Die Kugeln sind zuerst dunkel, dann verblässen sie immer mehr und schliesslich lösen sie sich auf und verschwinden vollständig.

Anfänglich, d. h. kurz nach ihrem Eintritt in die Epithelzellen, besitzen sie genau dasselbe Aussehen wie der centrale Nährballen; sie sind gelblich von Farbe, treten scharf hervor und bestehen aus einer hyalinen Grundmasse, in welcher dunklere Körnchen in auffallend gleichmässiger Vertheilung eingebettet sind (Fig. 6 *a*). Ihre Reactionen sind genau die nämlichen, wie die des centralen Ballens: Essigsäure und Salzsäure von 1<sup>o</sup>/<sub>00</sub> machen sie bedeutend dunkler, Ueberosmiumsäure färbt sie braun, später schwarz. Sie zeigen nur einen einfachen Contour und besitzen auch sicherlich keine Membran oder erhärtete Rindenschicht. In ihrem Innern ist kein weiteres Formelement verborgen, sie sind kern- und hüllenlose Protoplasma-ballen, die ich hier gleich als »Secundärballen« oder Secundär-cy-toden bezeichnen will.

Die erste Veränderung, die an ihnen eintritt, besteht in einer ungleichen Vertheilung der Körnchen. Dieselben häufen sich gegen den Mittelpunct hin an und lassen eine Randzone ganz frei, die also jetzt völlig homogen erscheint. Zu gleicher Zeit bemerkt man Formveränderungen (Fig. 6 a, a', a'', a''', a'''').

Die Kugel verzieht sich nach der einen und nach der andern Richtung hin, es bilden sich stumpfe Fortsätze, um später wieder eingezogen zu werden, kurz, es beginnen sehr langsame, amöbenartige Bewegungen der Cytode, welche mehrere Stunden hindurch aushalten. Auffallend ist dabei, dass während dieser Zeit die Körnchen von der Oberfläche zurücktreten; alle Fortsätze, welche sich bilden, sind vollkommen körnchenfrei, und eine an verschiedenen Stellen ungleich dicke, hyaline Zone umgiebt die ganze Cytode. Diese Thatsache stimmt gut zu der Auffassung, zu welcher AUERBACH durch die Beobachtung des Furchungsprocesses bei Nematodeneiern geführt wurde und nach welcher »das Protoplasma, wo es in lebhafter Bewegung begriffen ist, gern die Dotterkörnchen aus sich herausdrängt«<sup>1)</sup>. Man darf wohl allgemeiner sagen, dass überall, wo das Protoplasma mit Körnchen gemengt ist, partielle Contractionen desselben den Erfolg haben, die Körnchen auszutreiben und in den ruhenden Theil des Protoplasma's hineinzudrängen. Sehen wir doch auch bei Infusorien und Gregarinen dieselbe Scheidung eingetreten und zu einem constanten Structurverhältniss geworden.

Das Streben, über die Bedeutung und das Wesen der Nährkammerbildung im Ganzen ins Klare zu kommen, hat mich verhindert, den Auflösungsprocess der Secundärcytoden so oft speciell zu verfolgen, als es wünschenswerth gewesen wäre, und ich kann deshalb z. B. nicht bestimmt sagen, ob Theilungen derselben häufig vorkommen, ob vielleicht in allen den Fällen, wo zwei bis sieben Ballen in einer Epithelzelle liegen, diese alle etwa aus nur einer eingewanderten Cytode durch Theilung entstanden sind. Nur ein Mal habe ich die Theilung einer Cytode in zwei Hälften direct beobachtet. Jede der beiden Hälften nahm gleich nach der Trennung Kugelgestalt an, und beide entfernten sich darauf langsam von einander so weit, als es der Binnenraum der Epithelzelle zuliess, in welcher sie lagen.

Ortsveränderungen der Secundärcytoden scheinen überhaupt fast immer mit den Gestaltveränderungen verbunden zu sein. Direct lassen sie sich allerdings nicht wahrnehmen, weil sie zu langsam vor sich gehen, aber sehr oft kann man eine Veränderung in der gegen-

1) Organologische Studien, Heft 2, p. 223. Breslau 1874.

seitigen Lage der Kugeln constatiren, oder beobachten, dass ein und dieselbe Cytode nacheinander in verschiedene optische Querschnitte zu liegen kommt.

Nachdem die amöboiden Bewegungen aufgehört haben, nehmen die Cytoden wieder die Kugelgestalt an, zeigen sich aber jetzt viel blässer und körnchenärmer als vorher. Die Körnchen sind jetzt wieder gleichmässig durch die ganze Kugel vertheilt, aber sie liegen weniger dicht, sind auch nicht mehr alle gleich gross und gleich dunkel. Die meisten erscheinen viel blässer, viele sind nur noch als Pünctchen zu erkennen, während zuweilen auch einzelne zu grösseren Körnern zusammengeslossen scheinen (Fig. 9 *a'*, *a''*). Auch die Bildung heller Vacuolen im Innern der Kugel wurde zuweilen beobachtet (*a'''*), und in einem Falle habe ich bestimmt gesehen, dass um eine Kugel sich eine weit abstehende Membran bildete! (Fig. 9 *b*). Alles Erscheinungen, wie wir sie vom Protoplasma einer Zelle oder auch einer kernlosen Cytode her ganz wohl kennen.

Doch möchte ich sowohl das Auftreten von Vacuolen, als das Abheben einer Membran nicht zum normalen Verlauf der Entwicklung rechnen, da ich sie nur einmal beobachtet habe und zwar bei einem sterbenden Thier.

In der Regel erblasst die Kugel immer mehr, so dass man sie nur bei scharfer Einstellung und Aufmerksamkeit erkennt. So verharret sie noch längere Zeit, zuletzt aber löst sie sich vollständig auf, und zwar scheint hier die Grundsubstanz voranzugehen, denn man sieht häufig rundliche Gruppen der blassen Körnchen beisammen liegen, während der Umriss der Kugel nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 7 in Zelle *a u. a'*). Vor dem Verschwinden des Umrisses aber glaubte ich eine ziemlich starke Vergrösserung der Kugel, also wohl ein Aufquellen der Grundsubstanz wahrzunehmen, ohne dass ich indessen im Stande war, es mit dem Micrometer sicher zu stellen.

In dem Stadium der Nährkammer, von welchem ich ausging, findet man wenn nicht in allen, so doch in den meisten Wandungszellen eine oder mehrere Kugeln, früher und später aber verhält sich dies anders, man findet die meisten Zellen leer, früher, weil die Kugeln noch nicht in die Zellen eingedrungen sind, später, weil sie sich bereits wieder aufgelöst haben.

Dass nun diese Kugeln von aussen — oder eigentlich von innen, d. h. vom Centrum der Kammer her — in die Zellen einwandern und dass sie nichts Anderes sind, als Stücke des grossen, im Innern der Kapsel liegenden Protoplasmaaballens, leidet keinen Zweifel und lässt sich nicht nur aus der ganzen Reihenfolge von Veränderungen, welche

die Nährkammer durchmacht, erschliessen, sondern auch direct beobachten.

Es gelang mir dies zum ersten Mal bei einer jüngeren Nährkammer (Fig. 5), welche sich in mancher Hinsicht anders verhielt, als eine Nährkammer auf dem bisher betrachteten Stadium.

Einmal hatte das Gebilde im Ganzen noch keine Kugelform, sondern glich mehr einer dicken Scheibe, etwa einem grossen Schweizerkäse, dann aber war der Nährballen noch nicht ganz vollständig von den Wandungszellen eingeschlossen, sondern lag an der einen Seite (bei  $x$ ) noch direct unter der Ovarialscheide, nach vorn und hinten aber stiess er an den Keimstock und die erste Eikammer. Die Wandungszellen überzogen zwar die dem Beobachter zugekehrte Fläche des Nährballens vollständig (in Fig. 5 nicht eingezeichnet!), aber sie machten höchstens in der Flächenansicht den Eindruck einer Epithelschicht, bei tiefer Einstellung des Focus aber zeigten sie sehr unregelmässige Formen und nahmen sich vielmehr aus, wie gewisse blasige Zellen, welche in dem Ovarium aller Daphniden vorkommen und von LEYDIG früher als »Dotterstock« beschrieben worden sind. In keiner einzigen Zelle zeigten sich jene granulirten Protoplasmakugeln, sie waren alle nur prall gefüllt mit einer wasserklaren Flüssigkeit.

Auch die Centralmasse verhielt sich anders. Anstatt einen einzigen grossen, rundlichen Ballen darzustellen, zeigte sie hier einen ganz grossen und vier kleinere Ballen, von denen die Letzteren scheinbar Kugelform besaßen, in Wahrheit aber nur kolbige Auswüchse des grossen Ballens waren. Alle zeigten das oben schon geschilderte feingranulirte Aussehen und liessen keine weiteren Formenelemente in ihrem Innern erkennen.

Zwei Stunden später hatte sich die Gestalt der centralen Ballen bedeutend geändert, sie hatten sich gegeneinander verschoben (Fig. 5 B), und bei zweien konnte ich deutlich einen stumpfen, wurstförmigen, dicken Fortsatz ( $b$ ) erkennen, den sie zwischen die blasigen Wandungszellen hineingeschoben hatten.

Einer dieser Fortsätze lag so oberflächlich, dass ich starke Vergrösserung (HARTNACK Syst. VII) anwenden konnte, und es liess sich so feststellen, dass der allmählig keulenförmig werdende Fortsatz mit seinem kugligen Ende die Wand einer der blasigen Zellen eindrückte und in das Innere der Zelle einstülpte (Fig. 5 C,  $a'$ ); man erkannte deutlich dicht aufeinander den Contour der Kugel und den der Zellmembran.

Das Vorrücken der Kugel in die Zelle geht sehr langsam vor sich und ist von mir nicht continuirlich verfolgt worden, da das Thier mir

sonst während der Beobachtung zu Grunde gegangen wäre. Ich setzte dasselbe wieder in Wasser und liess es sich von dem unvermeidlichen Druck des Deckgläschens erholen. Als ich es nach  $4\frac{1}{2}$  Stunden von Neuem betrachtete, war die Kugel vollständig in die Zelle eingetreten (Fig. 5. C, a''). Ebenso war ein zweiter im Beginn des Processes beobachteter Fortsatz (Fig. 5 B, b) als granulirte Kugel in das Innere einer andern Wandungszelle eingedrungen (Fig. 5 C, b', b'').

Wie sich dabei die Zellmembran verhält, ist mir nicht ganz klar geworden. Doch beobachtete ich bei der einen vollkommen schon im Innern der Zelle liegenden Kugel einen feinen, kreisförmigen Contour in einigem Abstand sie umgeben, und dieser Contour tangirte die Membran der Zelle. Da nun sicher die Kugel bei ihrem Eindringen die Zellmembran vor sich hertreibend und einstülpend beobachtet wurde, so darf aus diesem letzterwähnten Bilde vielleicht geschlossen werden, dass die Kugel kurz nach ihrem Eindringen in einem Einstülpungssack der Zellmembran liegt, dass dieser sich dann aber sehr rasch auflöst. Letzteres anzunehmen, wäre unvermeidlich, da die Kugeln später — wie oben erwähnt — vollkommen frei im Innern der blasigen Zellen schweben.

Auf diese Weise also füllen sich die Zellen der Wandung allmählig immer mehr mit Protoplasmakugeln an. Allerorts erheben sich kurze, kolbige Fortsätze auf der Oberfläche des Nährballens, um in das Innere der Zellen einzudringen, und dieselben müssten ganz überfüllt sein, lösten sich nicht die zuerst eingedrungenen Kugeln bald auf und machten so Platz für später nachrückende.

Der ganze Process macht den Eindruck, als sollten die Epithelzellen mit Protoplasma genährt werden, und in gewissem Sinne geschieht dies auch wirklich, denn die Epithelzellen nehmen während der ganzen Zeit der Protoplasmaauflösung fortwährend an Grösse zu, während ihre Zahl sich nicht mehr vergrössert; sie erreichen nicht selten einen Durchmesser von  $60\ \mu$  und mehr (Fig. 7 Ep), vergrössern sich aber nicht nach allen Richtungen gleich stark, sondern wachsen am stärksten gegen das Centrum der Kammer hin, bis sie schliesslich — wenn auch der letzte Rest der centralen Masse verschwunden ist — dort zusammenstossen. Dann ist also, genau gesprochen, keine Kammer mehr vorhanden, denn es fehlt jeglicher Binnenraum, das Gebilde ist zu einer soliden zelligen Kapsel umgewandelt. Auch in diesem Stadium sieht man zuerst immer noch granulirte Kugeln in einzelnen der Zellen liegen (Fig. 8), nicht selten auch noch in einer derselben zwei oder drei Kugeln, ein Bild, welches ohne Kenntniss der vorhergehenden Zustände rein unverständ-

lich ist. Unter meinen Zeichnungen befindet sich eine, bei welcher alle Zellen der Kapsel leer, d. h. ohne erkennbare Formelemente sind, nur in einer einzigen derselben liegen sieben Kugeln von sehr verschiedener Grösse (Fig. 9).

Auch diese lösen sich später auf und es bleibt dann von der Nahrungskammer nur eine Kapsel übrig, aus grossen blasigen Zellen bestehend, von unregelmässig rundlicher, von der Fläche gesehen polygonaler Gestalt, welche sich dicht ineinander fügen und eine compacte Masse darstellen. Nicht eine jede von ihnen reicht aber bis in den Mittelpunkt der Kapsel, nur die grössten stossen dort zusammen, auch kommt es jetzt nicht selten vor, dass die ursprünglich streng einschichtige Structur der Zellenlage dadurch verwischt wird, dass einzelne der kleineren Zellen durch den Druck ihrer Nachbarn in die Tiefe gedrängt und von der Oberfläche abgeschnitten werden.

Der Inhalt der Zellen ist farblos und wasserklar, es sei denn, dass die Resorption der letzteingetretenen Kugeln sich etwas verzögert hat. In diesem Fall findet sich ein feinkörniges, unbestimmt begrenztes Wesen in einzelnen oder mehreren Zellen, das aber später auch verschwindet. Sobald der Zellinhalt völlig homogen geworden ist, lässt er sich weder mit Essigsäure, noch mit Ueberosmiumsäure trüben oder färben. Ganz wie vor dem Eintritt der Kugeln bekommt derselbe durch Ueberosmiumsäure keine gelbe oder braune Färbung, wie z. B. das Protoplasma der anstossenden Eizellen, und Essigsäure bringt nur einen geringen körnigen Niederschlag in der Umgebung der durch sie kenntlich werdenden Zellkerne hervor. Der Inhalt derselben muss eine wässrige Flüssigkeit sein, d. h. Proteinsubstanzen in nicht grösserer Menge gelöst enthalten, als dieselben auch im Blute vorhanden sind.

Zu gleicher Zeit aber mit dem Verschwinden der letzten Kugeln, meistens sogar schon lange vorher (Fig. 8), beginnt ein langsames Schrumpfen der Zellen und zugleich der ganzen Nahrungskammer. Sehr bald besitzt dieselbe nicht entfernt mehr die Kugelform, sondern ist zu einem breiten und niedrigen, seltner zu einem schmalen und hohen Cylinder geworden, dessen rundliche oder unregelmässig vieleckige Zellen durchaus keine bestimmte, gesetzmässige Anordnung mehr erkennen lassen. Sie verharren auch nicht in diesem Zustand, sondern nehmen immer mehr an Grösse und vielleicht auch an Zahl ab, bis sie nur noch eine schmale, helle Zone kleiner, wasserklarer Zellen zwischen Keimstock und erster Eikammer darstellen (Fig. 17 B, Nk).

Spätestens um diese Zeit, meistens aber schon früher, sind dann die Wintereier, welche sich in den Eikammern entwickelten, fertig und

reif, in den Brutraum auszutreten. Dies kann nun nur so geschehen, dass sie wieder rückwärts in den Keimstock treten und sich mitten durch denselben ihren Weg zum Oviduct bahnen (Fig. 48). Dabei müssen sie also nothwendig auch die Lage blasiger Epithelzellen durchbrechen, welche als Endergebniss der Nährkammer zwischen Eikammern und Keimstock ihnen den Weg versperrt (Fig. 17 B).

Es fragt sich nun, was bedeutet der ganze bisher geschilderte Vorgang?

Die Beantwortung dieser Frage hängt offenbar in erster Linie von der Beantwortung der zweiten Frage ab: woher kommt und was ist die centrale Protoplasma-masse der Nährkammer?

Die richtige Antwort auf diese zweite Frage lässt sich nur dadurch geben, dass man die Entstehung beobachtet, und dies wiederum ist nur dann mit Sicherheit möglich, wenn man diese Entstehung einer Nährkammer an ein und demselben lebenden Thiere verfolgt. Lange Zeit wollte dies durchaus nicht gelingen: alle Versuche scheiterten an der Zartheit und leichten Hinfälligkeit der Thiere. Sobald ich eines unter dem Deckgläschen beobachtet hatte — und ohne Anwendung eines solchen kann man nicht sicher genug beobachten — wurde es matt, erholte sich zwar wohl einigermaßen, starb aber doch nach 12, höchstens 24 Stunden. Und nicht nur solche gequetschte Leptodoren sterben rasch ab in Gefangenschaft, sondern auch die frischesten, kräftigsten Thiere lassen sich nur bei grosser Sorgfalt und Anwendung einer ganz bestimmten Behandlung längere Zeit am Leben erhalten. Ganz reines, von Stäubchen, Fädchen und dergleichen freies Wasser, das täglich gewechselt wird, täglich frisches Futter von lebenden kleinen Daphnien, Cyclopen u. s. w. und Aufbewahrung der Leptodorenzucht bei Tage in einem stark verdunkelten Raum, sind die Mittel, durch welche ich in einzelnen Fällen Individuen bis zu 14 Tagen vollkommen munter erhalten habe.

Um die Belastung mit dem Deckglas nach Möglichkeit zu vermeiden, beobachtete ich vorher eine sehr grosse Anzahl von Nährkammern in den verschiedensten Stadien, so dass ich sicher war, auch ohne Deckglas und bei schwächerer Linse (HARTNACK Syst. IV) das betreffende Bild richtig zu deuten.

Auf diese Weise konnte ich feststellen, dass der Inhalt der Nährkammern, der grosse centrale Protoplasma-ballen (primärer Nährballen) nichts Anderes ist, als der umgewandelte Inhalt einer gewöhnlichen Eikammer, dass es eine der bekannten Gruppen von vier Keimzellen ist, welche, in bestimmter Weise verändert, schliess-

lich als eine einzige kernlose Protoplasmamasse (Cytode) erscheint, welche sodann von den Wandungszellen resorbirt wird.

Ich greife jetzt zurück und schildere die ersten Vorgänge der Nährkammerbildung bis zu dem Stadium, von welchem ich oben ausgegangen war: der Bildung kolbiger Protoplasmafortsätze, welche in die Epithelzellen eindringen. Diese ersten Vorgänge sind folgende.

Fast bei allen kräftigen Thieren, welche Wintereier produciren, werden in jedem Ovarium mindestens zwei, meist aber drei bis sieben Eikammern gebildet durch gleichzeitiges Vorrücken eben so vieler Keimgruppen vom Keimstock her. Von diesen geht regelmässig die erste (vom Keimstock aus gerechnet) den geschilderten eigenthümlichen Resorptionsprocesse ein, d. h. sie wandelt sich in eine Nährkammer um.

Die erste bemerkbare Veränderung ist eine Formänderung: die Keimgruppe (und natürlich auch die sie einschliessende Kammer), welche vorher die gewöhnliche ovale Gestalt besass, wird jetzt zur Kugel, ja sogar zur stark abgeplatteten Kugel (Fig. 4 *Nk*). Es beruht dies sehr wahrscheinlich auf einer selbstständigen Contraction der Keimzellen, denn während in den andern Eikammern eine jede Keimzelle sich an den Seiten stark vorwölbt, so dass also an den Rändern der Kammer die einzelnen Eizellen durch Lücken von einander abstehen, liegen sie hier so dicht aufeinander, dass sie nur eine Masse zu bilden scheinen. Keine Einbuchtung des Umrisses verrieth die Stelle, an welcher zwei Zellen aneinanderstossen, und am lebenden Thier hält es überhaupt schwer oder ist auch ganz unmöglich, die zarten Grenzlinien der Zellen zu erkennen (Fig. 4 *Nk*). Erst nach Zusatz von Essigsäure treten sie scharf und deutlich hervor, man erkennt, dass die vier Eizellen ihre frühere Lagerung gegeneinander noch beibehalten haben, dass sie etwa wie Geldstücke aufeinander liegen (Fig. 4 *A*).

Mit der Contraction der vier Keimzellen zu einer Kugel, geht aber noch eine andere für das Verständniss der ganzen Erscheinung bedeutsame Veränderung an ihnen Hand in Hand, nämlich eine Abnahme ihres Volumens. Durch Messungen kann ich dieselbe allerdings nicht belegen, aber schon das blosse Augenmaass lässt kaum einen Zweifel, dass z. B. in Fig. 4 die Nährkammer (*Nk*) erheblich kleiner ist an Masse, als die erste Eikammer (*Eik*). Diese beiden Keimgruppen waren aber kurz vorher noch gleich gross. Noch bestimmter spricht für eine rasch eingetretene Volumverminderung der Umstand, dass die

Ovarialscheide der Nährkammer nicht mehr straff anliegt, sondern schlaff an ihr herumbhängt (*Os*).

In diesem Stadium zeigt das Protoplasma der zu einer Kugel zusammengezogenen Keimzellen noch keine Veränderung, es ist noch völlig homogen und trübt sich erst körnig beim Absterben des Thieres, oder bei Zusatz von Essigsäure (Fig. 1 *B*). Dagegen aber sind die Kerne bereits in voller Metamorphose und zwar in einer regressiven begriffen.

In gewöhnlichen Keimzellen erkennt man die blassen, grossen Kerne auch am lebenden Thier sehr leicht (Fig. 1 *Eik*); nicht so in diesen. Hier sieht man entweder gar kein Formelement im Innern der Zelle, oder doch nur einen kleinen, äusserst blassen rundlichen Körper, den ich für den Rest des zum grössten Theil bereits aufgelösten Nucleolus halte.

Nach Einwirkung verdünnter Essigsäure erkennt man, dass jeder dieser Nucleolusreste im Innern einer hellen Blase liegt, die nichts Anderes ist als die geschrumpfte Kernhülle (Fig. 1 *B*, *k* u. 1 *C*, *k'*, *k''*). Concentrirte Essigsäure macht den wasserhellen Inhalt dieser Kernblase gerinnen, so dass er als eine solide, dunkle Kugel erscheint (*k'''*), eine Reaction, die bei den Kernen unveränderter Keimzellen niemals eintritt. Die Deutung ergibt sich leicht: der Nucleolus, oder besser, die Kernsubstanz (*OSCAR HERTWIG*) löst sich im Kernsaft auf.

Später verschwindet die Kernmembran vollständig, ohne dass ich zu sagen wüsste wo sie hin geräth, und dann finden sich im Innern der Protoplasmakugel nur noch jene vier kleinen, stark lichtbrechenden, rundlichen Körper, nach meiner Auffassung die letzten Reste des Nucleolus, auf deren endliches Schicksal ich zurückkommen werde.

Um diese Zeit bemerkt man auch bereits die ersten Anläufe zur Bildung der zelligen Umhüllung der Nährkammer, der Follikelwandung, wenn man will.

Es treten nämlich am Keimstockrand der Kammer kleine blasige Zellen auf (Fig. 1 *Ep*), zuerst nur in ganz geringer Zahl. Gleichzeitig verdickt sich die Ovarialscheide, soweit sie die Nährkammer überkleidet, und zwar dadurch, dass die vorhandenen zelligen Elemente der Ovarialscheide anschwellen und zu eben solchen blasigen Zellen werden, wie sie zwischen Kammer und Keimstock eingeklebt sichtbar wurden.

Ich muss hier kurz einschalten, dass die Wand des Eierstocks bei *Leptodora* wie bei allen mir bekannten Daphniden äusserst dünn ist, indem sie eigentlich nur aus einer cuticularen, structurlosen Membran besteht, nicht aber — wie z. B. bei den Insecten — unter dieser Cuticula noch eine continuirliche Epithelschicht besitzt. Natürlich muss

eine continuirliche Zellenlage zu einer früheren Entwicklungsstufe vorhanden gewesen sein, da sonst eine Cuticula nicht hätte abgeschieden werden können, und in der That besteht das jugendliche Ovarium aus einem soliden Zellenstrang, allein im fortpflanzungsfähigen Thier finden sich nur noch Reste einer Epithellage. Am lebenden Thier lassen sie sich nicht zur Anschauung bringen, sehr gut dagegen nach Anwendung von Essigsäure und geringem Druck. Die Scheide hebt sich dann von den Eizellen ab und man erkennt, dass auf ihrer Innenfläche zerstreut kleine Zellen festsitzen, deren unregelmässige Gestalt genau der Form der Lücken entspricht, welche sowohl zwischen den Eizellengruppen zweier benachbarter Kammern, als auch zwischen je zwei benachbarten Eizellen ein und derselben Kammer am Rande frei bleiben. Morphologisch können diese Zellen nur als Eierstocksepithel aufgefasst werden, wenn sie auch functionell kein solches mehr darstellen. Ihre Function ist vielmehr hier die des Bindegewebes, es sind Lückenfüller. In meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* hatte ich ihnen keine Aufmerksamkeit zugewandt, und nur in der »Erklärung der Abbildungen« kurz auf die »Kerne« auf der Innenfläche der Ovarialscheide hingewiesen. Diese Kerne aber gehören selbstständigen Zellen an, und diese Zellen können unter Umständen zu neuer Thätigkeit erwachen, ihre bisherige Passivität aufgeben und zu einer ziemlich bedeutenden Rolle sich aufschwingen, denn sie sind es, aus denen sich die Wandung der Nährkammer bildet.

Es geschieht dies durch Wachstum und Vermehrung derselben. Die kleinen blasigen Zellen mit wasserklarem Inhalt schwellen an und vermehren sich durch Theilung. Fast immer beginnt ihre Wucherung, wie in Fig. 4, vom Keimstock her, allein ich habe auch gesehen, dass sie umgekehrt von der ersten Eikammer her vorrückten, und fast immer liegen auch einzelne zerstreut an dazwischen gelegenen Punkten der Oberfläche. Sehr bald schon überzieht den grössten Theil der zusammengeballten Eizellen eine continuirliche Zellenlage. Die Zellen stehen offenbar unter einem erheblichen Druck, denn sie erscheinen ganz platt und quetschen sich gewissermassen zwischen Ovarialscheide und der Kugeloberfläche der Keimzellen durch. Sie rücken nicht in völlig geschlossener Linie und in gerader Richtung über die Oberfläche der Eizellenmasse hin, vielmehr springen meist einzelne Zellen ihres Randes stark vor, und sie wuchern nach allen Seiten. Dafür, dass sie nicht alle von einer Stelle herkommen, ist das Vorkommen vereinzelter solcher Zellen beweisend an Punkten, an welchen die vorrückende Hauptmenge derselben, gewissermassen die geschlossene Phalanx, noch nicht hingelangt ist.

Auf diese Weise also vervollständigen sich unter der cuticularen Ovarialscheide die zerstreuten kleinen Epithelzellen zu einer continuirlichen Lage, welche die vier in der Metamorphose begriffenen Keimzellen mehr oder weniger vollständig einschliesst (Fig. 2 A).

Oft beginnt nun der oben geschilderte Resorptionsprocess bereits, ehe die Einschliessung ganz vollendet ist. Vorher aber erleiden die Nährzellen noch weitere Veränderungen: sie verschieben sich gegeneinander, ihr Protoplasma wird granulirt und die Kernreste schwinden vollständig.

Die erstgenannte Veränderung kann nur auf activer Contraction der Zellsubstanz beruhen, wie wir eine solche schon für die oben geschilderte erste Gestaltveränderung der Nährzellengruppen annehmen mussten. Diese Zusammenziehungen dauern also fort und haben schliesslich eine gänzliche Verschiebung der Zellen in ihrer gegenseitigen Lagerung zur Folge. Während sie vorher wie Geldstücke aufeinander geschichtet lagen, drängen sie sich jetzt in verschiedener Weise dicht an- und ineinander, und sind bald schräg über- und nebeneinander gelagert, bald stehen drei von ihnen der Quere nach nebeneinander, die vierte aber darüber. Es mag sein, dass dabei nicht nur active, wenn auch sehr langsame Contractionen der Zellsubstanz, sondern auch in passiver Weise die Spannung mitwirkt, unter welchen diese Kammer augenscheinlich steht. Ohne Zweifel werden auch die wuchernden Epithelzellen diesen Druck vermehren helfen; jedenfalls besteht ein starker intracameraler Druck, wie man am deutlichsten an den sonderbar gestalteten Flächen der aufeinander gepressten Nährzellen erkennt, die den muschligen Bruchflächen eines Feuersteins nicht unähnlich sind (Fig. 2 B, 3 A u. B, Fig. 4).

Direct mit dem Auge verfolgen kann man die Verschiebung der Zellen nicht. Allein ich habe wiederholt beobachtet, wie die Eizellen einer Nährkammer heute noch regulär lagen, morgen aber bereits stark gegeneinander verschoben waren (Fig. 11 A u. B). Mit dem Beginn der Verschiebung tritt zugleich die zweite Veränderung der Nährzellen ein, die vorher völlig homogene, hyaline Zellsubstanz nimmt eine feinkörnige Beschaffenheit an.

Diese feine Granulirung ist sehr characteristisch. Blasse, kleine, rundliche Körnchen, stärker lichtbrechend als die hyaline Grundsubstanz und daher um ein Weniges dunkler, sind in sehr regelmässigen Abständen in diese letztere eingebettet (Fig. 2 A). Der Anblick hat durchaus keine Aehnlichkeit mit der körnigen Trübung, wie sie den Zerfall eines Gewebetheils einleitet und das Absterben desselben an-

zeigt. Von Absterben kann natürlich hier ohnehin keine Rede sein, wo die Eizellen noch lange nach dem Körnigwerden so energische Lebensäusserungen wahrnehmen lassen.

Es gelingt aber auch nachzuweisen, dass diese Granulirung nicht auf einer Neubildung von Körnchen beruht, sondern nur auf dem Hervortreten schon vorher vorhandner Elemente. Das Protoplasma aller Keimzellen enthält solche Körnchen, nur dass diese im Lichtbrechungsvermögen mit der Grundsubstanz übereinstimmen und deshalb unsichtbar bleiben. Behandelt man eine nahezu reife Wintereizelle mit Ueberschwefelsäure, so bekommt die dicke protoplasmatische Rinde des Eies dieselbe feinkörnige Beschaffenheit; die beiden Substanzen, welche das Protoplasma zusammensetzen, reduciren die Säure verschieden stark, die Grundsubstanz wird weniger gefärbt als die darin eingebetteten Körnchen (Fig. 14). Auch Essigsäure macht das Protoplasma körnig, und ebenso tritt bei absterbenden, unter dem Deckglase erstickenden Thieren diese Granulirung ein.

Es bleibt nun nur noch eine Frage zu entscheiden, ob nämlich die vier Nährzellen schliesslich miteinander zu einer einzigen Masse verschmelzen? Die Frage ist von keiner grossen, principiellen Bedeutung. Ich werde weiter unten zeigen, dass beliebige Stücke des Protoplasmas einer Eizelle, wenn sie vom Ei losgerissen werden, selbstständig die Kugelform annehmen, obgleich sie keine Spur eines Kernes besitzen, ganz so, wie eine kernlose Amöbe (ein *Moner* HAECKEL'S) sich kuglig zusammenzieht. Ein »Attractionscentrum«, wofür man oft und zum Theil gewiss mit Recht den Zellkern genommen hat, scheint demnach nicht nöthig zu sein, damit eine gewisse Menge von Protoplasma eine in sich begründete Einheit darstellt und selbst bei äusserem Druck nicht ohne Weiteres mit einer benachbarten Kugel von gleicher Beschaffenheit zusammenfliesst.

Ein solches Zusammenfliessen der vier Eizellen findet indessen hier statt, aber zu ziemlich verschiedener Zeit, gewöhnlich nicht vor Beginn der Auswanderung des Protoplasmas in die Wandungszellen. In diesem Stadium lässt der centrale Protoplasmaballen in der Regel keine Grenzlinien der einzelnen Zellen mehr erkennen, und aus dem Verhalten der von den Kernen noch übrigen Reste darf man auf vollständige Verschmelzung der Zellkörper schliessen. Die vier oder fünf Nucleoli liegen nämlich dann dicht beisammen, und zwar ziemlich dicht unter der Oberfläche der Protoplasmamasse, so dass man an ein Ausstossen derselben denken könnte. Wirklich sah ich auch in einem Falle am lebenden Thier, dass diese Nucleolusgruppe im Verlauf einer Stunde um ein bedeutendes Stück vorwärts gerückt

war und zwar bis dicht unter die Oberfläche des Nährballens. Den wirklichen Austritt konnte ich aber nicht mehr beobachten, da ich anderer Fragen halber das Thier durch Anwendung von Reagentien tötete.

Sehr häufig erfolgt indessen die Verschmelzung der vier Eizellen auch erst später (Fig. 20), und man unterscheidet noch deutlich ein oder die andere ihrer Contoure als äusserst feine, schräg oder quer über die scheinbar ganz einheitliche Masse hinziehende Linie, während schon die meisten der Wandungszellen mit Kugeln gefüllt sind. In einzelnen, seltneren Fällen bilden die Keimzellen überhaupt noch gar keine einheitliche Masse, sondern liegen noch gesondert als kugliger oder unregelmässig gerundeter Ballen neben und übereinander. Soviel ist sicher, dass der Process der Auswanderung in die Epithelzellen ganz unabhängig davon ist, ob eine Verschmelzung der Nährcytoden stattgefunden hat oder nicht.

Es ist übrigens oft ohne Reagentien nicht möglich sich Sicherheit über den Eintritt der Verschmelzung zu verschaffen; am lebenden Thier ist man der doppelten Täuschung ausgesetzt, wirklich noch vorhandene Trennungsflächen zu übersehen oder die ersten kolbigen Fortsätze der Nährcytode für die noch nicht verschmolzenen primären Nährzellen zu nehmen (so z. B. in Fig. 5A). In späterer Zeit, wenn einmal schon bedeutende Mengen des Protoplasmas der Nährzellen resorbirt sind, tritt stets eine völlige Verschmelzung ein; allmählig verliert sich dann auch die Kugelform des Nährballens, und wenn der grösste Theil des Protoplasmas bereits ausgewandert ist, füllt der Rest desselben die centrale Höhlung der Kammer als eine blasse, dünne Schicht, in die die gewaltig angewachsenen und geschwellten Wandungszellen mit abgerundeten Spitzen hineinragen und sie dadurch auf dem optischen Querschnitt sternförmig erscheinen lassen (Fig. 40).

Wenn in dieser Periode noch eine oder zwei grosse granulirte Protoplastmakugeln in der Nährkammer eingeschlossen liegen, wie z. B. auf Fig. 40, so rühren diese nicht von den Keimzellen der Nährkammer her, sondern sind später eingedrungene Elemente, auch Nährzellen, nämlich die zwei proximalen Abortiv- oder Nährzellen der anstossenden ersten Eikammer. Sie sind nicht ein regelmässiger Zuwachs der Nährkammer, sondern kommen nur unter gewissen Umständen hinzu. Doch davon, sowie von andern Modificationen des ganzen Vorgangs soll erst in einem späteren Abschnitt näher die Rede sein, nachdem zuvor die Bedeutung des ganzen Vorganges klar gelegt worden ist.

## 2. Hängt die Bildung von Nährkammern mit dem Befruchtungsprocess zusammen?

Als ich zum ersten Mal die amöboiden Bewegungen sah, mittelst deren die Keimzellen einer Nährkammer in die umgebenden Epithelzellen portionenweise einwandern, kannte ich noch nicht die Natur derselben. Da ich wusste, dass diese Gebilde nur in der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Thiere vorkommen, andererseits amöboide Bewegungen der Samenzellen durch LA VALETTE, LEYDIG und Andere bekannt sind, und bei der grossen Menge gleichzeitig vorhandener Männchen es auffallen musste, dass bei der durchsichtigen Lepidodora nicht sehr leicht und häufig die grossen kugligen Samenzellen im Oviduct oder Ovarium nachweisbar waren, kam ich zuerst auf die Vermuthung, das Gebilde stehe mit der Befruchtung in Beziehung. Die centrale Protoplasmamasse, deren Zusammensetzung aus vier grossen Zellen die damals mir vorliegenden Präparate nicht erkennen liessen, nahm ich für zusammengeflossene oder zusammengeballte Samenzellen, die umgebenden Epithelzellen aber hielt ich für eine Art von Receptaculum seminis, eine Kapsel, bestimmt, das Protoplasma der Samenzellen in sich aufzunehmen und bis zur Reife der Eier aufzubewahren. Da die Eier beim Austreten die Kapsel durchsetzen müssen, war die Gelegenheit zu Vermischung des Inhaltes der Kapselzellen mit dem vorbeiströmenden, flüssigen Ei gegeben.

Spätere Beobachtungen haben dann freilich diese — wenn man will — phantastischen Vermuthungen gänzlich zu Fall gebracht, und ich würde sie nicht erwähnen, wenn nicht der ganze Process, den wir in den Nährkammern ablaufen sehen, etwas so Ungewöhnliches an sich trüge, dass leicht auch Anderen der Gedanke kommen könnte, es handle sich dabei doch noch um etwas Anderes, als einen blossen Ernährungsprocess des Eies. Bin ich doch selbst bis in die letzte Zeit meiner über drei Jahre sich erstreckenden Untersuchungen immer wieder von Neuem in Zweifel verfallen, ob nicht doch die Befruchtung der Winter Eier mit diesen Nährkammern zusammenhänge, wenn auch auf andere Weise, als ich zuerst gedacht hatte.

Dem ist nun ganz bestimmt nicht so.

Ich werde in einem späteren Abschnitt durch Versuche nachweisen, dass die althergebrachte, aber niemals bewiesene Meinung, nach welcher die Winter Eier der Daphniden der Befruchtung bedürfen, um sich entwickeln zu können, vollkommen richtig ist. Die Winter Eier bilden sich zwar im Ovarium völlig aus, ganz unabhängig von männlichem Einfluss, aber sie werden, falls die Befruchtung nicht rechtzeitig eintritt, entweder überhaupt nicht in den Brutraum entleert, und zerfallen

im Eierstock selbst, oder sie gelangen zwar in den Brutraum (das Ephippium), bilden aber dort keine Dotterhaut, sondern zerfallen sehr rasch und vollständig.

Bei der grossen Gleichförmigkeit in den Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden, bei welchen allen — wie ich später zeigen werde — Sommer- und Wintereier sich in wesentlich derselben Weise entwickeln, bei welchen allen die Bildung der Wintereier mit massenhaftem Auftreten der Männchen zusammenfällt, darf und muss wohl angenommen werden, dass die bei einigen Gattungen nachgewiesene Befruchtungsbedürftigkeit der Wintereier auf alle Gattungen auszudehnen ist, welche überhaupt Wintereier hervorbringen.

Darauf fussend, habe ich nun den Versuch gemacht, Leptodora-weibchen, welche Nährkammern in ihren Ovarien trugen, so lange in Gefangenschaft am Leben zu erhalten, bis sie ihre Eier in den Brutraum übertreten liessen. Ich wählte Weibchen mit nahezu reifen Ovarialeiern, um sicher zu sein, dass die Eier normal genährt waren. Bei zwei Thieren glückte der Versuch, der Dotter trat in den Brutraum über und zog sich kuglig zusammen, allein anstatt sodann eine Eischale auszuschleiden, löste sich sein Zusammenhalt, er wurde zuerst an der Oberfläche, dann in der ganzen Dicke des Eies locker, verbreitete sich diffus im Brutraum und füllte denselben schliesslich fast aus. Bei den Bewegungen des Thieres auf dem Objectträger floss er schliesslich aus dem Brutraum aus.

In beiden Fällen waren demnach die Eier unbefruchtet, da sie sich genau so verhielten, wie unbefruchtete Wintereier anderer Daphniden, und es darf somit wohl als erwiesen angesehen werden, dass die Bildung von Nährkammern zu der Befruchtung der Eier in keiner Beziehung steht.

### 3. Bedeutung der Nährkammern für die Eibildung.

Hält man alle Thatfachen zusammen, so kann es nicht zweifelhaft bleiben, dass der in Vorigem beschriebene Vorgang nichts Anderes ist als ein eigenthümlicher Ernährungsprocess, ein Process, der den sich entwickelnden Eiern Material zuführen soll, und zwar nicht Dotter (Deutoplasma VAN BENEDEN), sondern vielmehr fertiges Protoplasma.

Dem Beweise dieses Satzes, zu dem ich nun übergehe, schicke ich die eine fundamentale Thatfache voraus, dass bei allen Leptodora-weibchen, welche Wintereier im Ovarium enthalten, auch die Nährkammer nicht fehlt, dass sie dagegen bei Ovarien mit Sommereiern niemals vorkommt.

Schon im ganzen Verlauf des October werden von vielen Weibchen Wintereier gebildet, aber daneben von andern auch noch Sommereier, und zwar in grosser Zahl. Ich würde dies aus dem blossen Befund der Eierstöcke nicht abzuleiten wagen, weil Sommer- und Wintereier bei *Leptodora* weit schwieriger zu unterscheiden sind als bei andern Daphniden, ja weil sie — ehe nicht die Dotterbildung begonnen hat — an sich selbst überhaupt gar kein Unterscheidungszeichen tragen. Dass aber im October noch viele Sommereier erzeugt werden, geht daraus hervor, dass besonders in der ersten Hälfte des October noch massenhaft ganz junge Leptodoren ins Netz gerathen, wie man denn auch bis Ende des Monats immer noch einzelne Weibchen erhält, welche Embryonen im Brutraum enthalten. Im November sind solche Weibchen nur ganz vereinzelt zu finden, beinahe alle bringen Wintereier hervor, und in dieser Zeit beobachtet man beinahe kein Weibchen mehr, welches nicht eine Nährkammer in jedem Ovarium aufwiese. Umgekehrt lässt sich im August, wo die Männchen noch fehlen, oder erst ganz vereinzelt aufzutreten beginnen und wo noch kein Weibchen Wintereier hervorbringt, auch kein solches mit einer Nährkammer auf irgend welcher Stufe der Entwicklung auffinden.

Sobald die Dotterbildung in der Eizelle einigermaßen fortgeschritten ist, kann man Winter- und Sommereier unschwer unterscheiden, nicht daran, dass die Wintereier kleiner seien, wie P. E. MÜLLER irrthümlich angiebt, sondern vielmehr an der Beschaffenheit des Dotters und dem Verhältniss desselben zum Protoplasma des Eies. Wie oben schon bemerkt wurde, bildet sich beim Winterei eine dicke Schicht (bis  $10 \mu$ ) von hellem, farblosem und vollkommen homogenem Protoplasma rund um den Dotter herum, und dieser grenzt sich scharf gegen diese Rindenschicht ab, so dass es in der That den Eindruck macht, als sei der Dotter von einer gelatinösen, dicken Schale umgeben. Dotter (Deutoplasma) und Protoplasma sind beim Winterei scharf voneinander geschieden (Fig. 10 P u. D). Natürlich entsteht das Deutoplasma im Innern des Protoplasma, allein sobald die Dotterbildung beendet ist, findet sich kein Protoplasma mehr zwischen den Dotterkugeln, die letzteren sind eng aneinander gepresst, deshalb auch meist polygonal abgeplattet, und wenn man das Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerreisst, erkennt man auf der Innenfläche der Protoplasmarinde runde Nischen, in welche die Vorsprünge der äussersten Dotterkugeln hineinpassen (Fig. 14), man sieht aber keine Fortsätze des Protoplasma zwischen die Dotterkugeln hineinragen.

Dadurch nun bekommt das Winterei schon im Ovarium ein wesentlich anderes Aussehen als ein Sommerei, bei welchem einmal die Pro-

toplasmarine nur dünn und nicht so scharf vom Dotter abgesetzt ist, dann aber auch der Dotter selbst sich wesentlich verschieden zeigt. Nicht dass er anders gefärbt wäre, wie dies sonst bei Daphniden häufig der Fall ist, er ist vielmehr hier bei beiden Eiarten farblos; allein das Lichtbrechungsvermögen ist beim Winterdotter weit stärker, ein Sommerei erscheint deshalb weit blasser, die Dotterkugeln, auch hier polygonal abgeplattet, sind von äusserst zarten, bei schwacher Vergrösserung kaum erkennbar feinen Contouren eingefasst, und im Centrum des durchsichtigen reifen Eies liegt eine Gruppe feiner, blasser Körnchen, die bei dem Wintererei fehlt.

An solchen Eierstöcken nun, welche unzweifelhafte Wintererier enthalten, habe ich niemals die Nährkammer vermisst, und zwar stets war eine solche in beiden Ovarien vorhanden, wenn auch häufig verschieden weit in der Entwicklung vorgeschritten.

Daraus und aus den vorher angeführten Gründen darf wohl der obige Satz als gesichert angesehen werden, dass die Winterereibildung stets von der Bildung einer Nährkammer begleitet wird, oder besser, dass in einem Ovarium, welches Wintererier ausbildet, mindestens eine und zwar gewöhnlich die erste Keimzellengruppe sich unter Bildung einer Nährkammer wieder auflöst.

Offenbar schliesst die Regelmässigkeit dieses Vorgangs die Deutung eines zufälligen und bedeutungslosen Missrathens eines Eies von vornherein aus. Was sollte nun aber diese Auflösung der bereits mächtig herangewachsenen, protoplasmareichen Keimzellen für eine Bedeutung haben, wenn nicht die, dieses Protoplasma den andern Eizellen zu ihrer definitiven Ausbildung zuzuführen?

Wir würden allerdings a priori durchaus nicht im Stande sein nachzuweisen, dass diese Eizellen nicht auch für sich allein sorgen und die nöthige Menge von Protoplasma aus dem Blute erzeugen könnten, allein die Erfahrung belehrt uns, dass schon die Sommereier mit der Beschaffung des nöthigen Protoplasma's nicht allein fertig werden, sondern dass eine jede Eizelle die Unterstützung dreier ihrer Schwestern nöthig hat, die sich für sie auflösen müssen und von ihr ohne Zweifel resorbirt werden. Es ist wahr, dass diese vorausgesetzte Resorption nicht direct wahrnehmbar ist, und ich habe selbst früher daran gedacht, ob nicht die ganze Erscheinung blos auf einer historischen Reminiscenz beruhe, etwa der letzte Rest eines unbekanntes Vorganges sei, durch welchen die phyletischen Vorfahren der *Leptodora* ihre Eier gebildet hätten. Die drei Abortivzellen würden dann etwa rudimentären Organen zu vergleichen sein.

Ich werde in einem späteren Abschnitt dieser Untersuchungen zeigen, dass die Gruppierung der Keimzellen des Ovariums zu vierzelligen Keimgruppen allen Daphniden ohne Ausnahme zukommt, sowie, dass bei allen stets nur eine dieser Zellen zum Ei wird, die andern aber sich auflösen. Für viele Arten hat MÜLLER bereits diesen Nachweis geliefert, sie gilt aber auch für diejenigen Gruppen, bei welchen er eine andere Entstehungsweise für möglich hielt.

Aus dieser Allgemeinheit des Vorkommens folgt fast schon mit Gewissheit, dass die drei Abortivzellen der Daphniden nicht bedeutungslos für die Ausbildung des Eies sind. Wären sie blosser Ueberbleibsel eines früheren phyletischen Stadiums, so könnten sie nicht bei einer so grossen Anzahl von weit abweichenden Arten und Gattungen genau in derselben Weise sich wiederholen; sie würden dann, wie rudimentäre Organe dies zu thun pflegen, bei der einen Art mehr, bei der andern weniger vollkommen entwickelt sein. Sie sind aber im Gegentheil bei allen Gruppen der Daphniden in genau derselben Weise entwickelt und gehen genau zu derselben Zeit der Eientwicklung in langsamem Tempo zu Grunde.

Bedeutend verstärkt wird dieses Argument dadurch, dass bei allen der Beginn ihrer Rückbildung zusammenfällt mit dem Beginn der Dotterbildung in der Eizelle.

Ich glaube deshalb, dass man mit voller Sicherheit annehmen darf, dass die Function dieser drei Zellen keine andere ist als die, die vierte und eigentliche Eizelle zu ernähren. Es sind thatsächlich Ei-Nährzellen.

Wenn nun dieses feststeht, und die zum Sommeri sich ausbildende Eizelle der *Leptodora* schon ausser Stande ist, allein für sich die nöthige Menge von Protoplasma hervorzubringen, wenn andererseits feststeht, dass das grössere Winteri dieser Art ausserdem auch noch eine relativ und absolut weit grössere Menge von Protoplasma enthält als das kleinere Sommeri<sup>1)</sup>, liegt da die Vermuthung nicht nahe, es möchten beim Winteri auch die drei Nährzellen mit der Eizelle zusammen keine genügende Menge Protoplasma hervorzubringen im Stande sein?

Allerdings kommt bei der Winteribildung anderer Daphniden die Bildung einer Nährkammer nicht vor, wie ich später zeigen werde, allein dieselben besitzen auch eine ungleich dünnere protoplasmatische Rinde.

Und wenn wir nun bei *Leptodora* in allen Eierstöcken, welche

1) Beide Eiarten sind kuglig; das Sommeri hat im Durchmesser 0,48 Mm., das Winteri 0,52 Mm.

Wintereier ausbilden, beobachten, dass die erste Keimgruppe, nachdem sie schon eine bedeutende Grösse erlangt hat, sich vollständig auflöst, sollten wir da nicht berechtigt sein zu der Annahme, dass sie sich zu Gunsten der übrigen Eizellen auflöst, um ihnen das protoplasmatische Material zu liefern, welches sie selbst mit ihren drei Nährzellen in genügender Menge zu liefern ausser Stande sind?

Man erinnere sich nur des Herganges dieser Auflösung. Zuerst verlieren die vier Eizellen ihre Zellnatur durch Auflösung ihres Kernes, sodann senden sie kolbige Fortsätze in die Epithelzellen hinein, die sich abschnüren, kuglig zusammenziehen und dann langsam auflösen. In dem Maasse, als das Protoplasma einwandert und sich auflöst, wachsen die Epithelzellen, und wenn alles Protoplasma der vier Zellen verschwunden ist, sind die Epithelzellen so stark angeschwollen, dass sie mit ihren Spitzen im Mittelpunkt der Kammer zusammenstossen.

Hätte der Vorgang damit sein Ende erreicht, so könnte man glauben, es handle sich hier um eine Ernährung der Epithelzellen. Allein nun schwellen diese ihrerseits eben so allmähig wieder ab, als sie vorher angeschwollen waren, und schrumpfen schliesslich bis auf unbedeutende Reste zusammen.

Wohin könnte nun das aufgelöste Protoplasma gekommen sein, wenn nicht in die gleichzeitig heranwachsenden Eizellen der unmittelbar an die Nährkammer anstossenden Keimgruppen?

Ich habe mich bemüht, durch Messungen festzustellen, ob etwa genau während der Auflösung des Protoplasmas in den Epithelzellen und dem späteren Schwund dieser eine namhafte Anschwellung der Eizellen in den Kammern stattfindet, allein hier, wie in andern Punkten, wo es auf genaue Messungen auf verschiedenen Entwicklungsstufen ankam, vereitelte die Zartheit des Thieres meine Bemühungen. Entweder fiel die Messung nicht hinreichend genau aus, um von Werth zu sein, weil das Thier sich bewegte, oder ich hatte dasselbe fixirt durch einen geringen Druck des Deckgläschens, die Messung gelang, allein der Process verlief weiterhin unregelmässig und das gequetschte Thier starb, ehe derselbe beendet war.

Ich richtete nun meine Aufmerksamkeit darauf, ob etwa stets die Bildung einer Nährkammer mit einem bestimmten Stadium der Eientwicklung zusammenfällt, so dass man hieraus einen Schluss auf die Beziehung beider Vorgänge machen könnte. Unter 98 Eierstöcken mit Nährkammer, von welchen ich die meisten in Zeichnungen vor mir hatte (12 davon blos in genauer Beschreibung), befanden sich die Eikammern bei 56 Ovarien noch ohne jede Spur von Dotterablagerung in der Eizelle, ich bezeichne sie als das erste Stadium der Eient-

wicklung; bei 15 Ovarien zeigten die Eizellen der Kammern bereits mehr oder weniger vorgeschrittene Dotterbildung, vom ersten Beginn derselben bis zu dem Stadium, in welchem die Eizelle anfängt die drei Nährzellen an Grösse zu überflügeln; ich bezeichne dieses Stadium als das zweite der Eientwicklung. Schliesslich befanden sich darunter 27 Ovarien mit nahezu oder ganz fertigen und zum Austritt bereitern Eiern: das dritte Stadium der Eientwicklung.

Wenn ich nun auch drei Stadien in der Entwicklung der Nährkammer annehme, und zwar als erstes Stadium die Periode vom Schwinden der Eizellkerne bis zum Beginn der Protoplasmawanderung in die Epithelzellen, als zweites Stadium die Zeit vom Beginn dieser Einwanderung bis zur Beendigung derselben, als drittes Stadium endlich die Zeit des Zusammenschrumpfens der leeren Epithelkapsel zum »blasigen Zellenring«, so erhalte ich folgende Zusammenstellung. Im ersten Stadium der Eientwicklung befanden sich die Ovarien von 56 Thieren, im zweiten die von 15, im dritten die von 27. Bei diesen drei Gruppen vertheilten sich die drei Stadien der Nährkammer wie folgt:

## Eizelle

auf Stadium I.	auf Stadium II.	auf Stadium III.
Unter 56 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 15 Fällen befand sich die Nährkammer auf:	Unter 27 Fällen befand sich die Nährkammer auf:
a) Stad. 1 bei 25 = 44,7%	a) Stad. 1 bei 1 = 6,6%	a) Stad. 1 bei 0 Individuen.
b) Stad. 2 bei 21 = 37,5%	b) Stad. 2 bei 12 = 80%	b) Stad. 2 bei 5 Individuen = 18,8%
c) Stad. 3 bei 10 = 17,8%	c) Stad. 3 bei 2 = 13,4%	c) Stad. 3 bei 22 Individuen = 81,4%

Ordnet man diese Daten umgekehrt so, dass die Eistadien den Stadien der Nährkammer untergeordnet werden, so ergibt sich die folgende Tabelle:

## Nährkammer

auf Stadium 1.	auf Stadium 2.	auf Stadium 3.
in 26 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 38 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:	in 34 Fällen beobachtet; die Eikammern befanden sich auf:
a) Stadium I in 25 Fällen = 96%	a) Stadium I in 24 Fällen = 55,2%	a) Stadium I in 40 Fällen = 29,4%
b) Stadium II in 1 Fall = 4%	b) Stadium II in 12 Fällen = 31,5%	b) Stadium II in 2 Fällen = 5,8%
c) Stadium III in keinem Fall = 0%	c) Stadium III in 5 Fällen = 13,1%	c) Stadium III in 22 Fällen = 64,7%

Aus diesen beiden Tabellen geht unzweifelhaft hervor, dass in der That eine innere Beziehung zwischen beiden Vorgängen, der Eibildung und der Nährkammerbildung besteht. Zwei Zahlen sprechen besonders schlagend. Einmal, dass das erste Stadium der Nährkammer, also der Beginn des vorausgesetzten Ernährungsvorgangs in der überwiegenden Mehrheit aller Fälle (96 %) mit dem ersten Stadium der Eibildung zusammenfällt, und dann, dass nicht ein einziges Mal der Beginn dieses Vorgangs in das dritte Eistadium fiel. In vollkommener Uebereinstimmung hiermit steht es, wenn 84,3 % der Fälle vom Eistadium III auch die Nährkammer in Stadium 3 aufwiesen, nur 18,7 % im Stadium 2. Ebenso stimmt es damit, dass von den Ovarien mit beginnender Dotterbildung 80 % eine Nährkammer auf Stadium 2 besaßen, nur 6,6 eine solche auf Stadium 1.

Diese Thatsachen heissen in Worten statt in Zahlen ausgedrückt: Die Bildung der Nährkammer beginnt in der Regel, bevor noch die Dotterablagerung innerhalb der Eizellen ihren Anfang genommen hat, selten erst nach Beginn der Dotterbildung, niemals, wenn dieselbe schon nahezu vollendet ist.

Weiter aber geht aus den Zahlen hervor, dass der Ernährungsprocess einer Nährkammer nicht immer die ganze Zeit der Eientwicklung in den Kammern andauert, denn wir finden, dass 17,8 % der Ovarien vor der Dotterbildung bereits Nährkammern im 3. Stadium besaßen, d. h. solche, die sich in voller Rückbildung befanden, der gesammte Process der Nährkammerentwicklung verlief also hier während der ersten Eibildungsperiode. Daraus darf vor Allem dies geschlossen werden, dass dieser Process mit der Dotterbildung direct Nichts zu thun hat, wenn auch 80 % der Ovarien mit beginnender Dotterbildung denselben auf seinem Höhepunct zeigen. Indirect freilich hängen die beiden Vorgänge zusammen, da der Dotter nicht von aussen in das Ei eindringt, sondern ein Product des Protoplasmas ist, seine Menge also von der des Protoplasmas abhängt.

In mancher Beziehung scheinen aber die erhaltenen Ziffern auf den ersten Blick unverständlich. Allerdings sind sie im Ganzen zu gering, um absolute Sicherheit zu gewähren, besonders das zweite Eistadium mit 15 Fällen erscheint allzu schwach vertreten. Aber wenn auch gewiss auf einzelne Procente kein Gewicht gelegt werden darf, so sollten doch keine grösseren Differenzen vorkommen. Wenn wir aber finden, dass nur bei 45 % der Ovarien im ersten Eistadium auch die Bildung der Nährkammer ihren Anfang nimmt, so werden wir — da jedes

Ovarium eine Nährkammer bildet — erwarten, dass die übrigen 55% Nährkammern im zweiten Eibildungsstadium entstehen. Dies ist aber keineswegs der Fall, vielmehr finden wir nur 6% der Ovarien des zweiten Eistadiums im Beginn der Nährkammerbildung! oder mit andern Worten: wir finden, dass nur selten Eizellgruppen, in denen bereits die Dotterablagerung begonnen hat, sich noch zu Nährkammern umwandeln.

Der Fehler liegt in dem Schlusse, nicht in den Zahlen. Offenbar verhält sich die Sache so, dass beinahe alle Nährkammern ihren Anfang schon im ersten Stadium der Eibildung nehmen; da nun aber ein Bruchtheil davon schon im ersten Eistadium seine Entwicklung vollendet, so müssten wir dieses erste Eistadium wieder in drei Unterstadien eintheilen, wollten wir die richtige Ziffer dafür erhalten, dass beinahe alle Nährkammern in dieser Zeit beginnen. Dies ist aber unmöglich, da die Eizellen während dieses Stadiums nur Grössenunterschiede aufweisen, welche sich zur Aufstellung von Entwicklungsabschnitten durchaus nicht verwerthen lassen.

Wenn wir aber sehen, dass nur 55% aller Nährkammern auf der Höhe ihrer Entwicklung (Stadium 2) in das erste Eistadium fallen, 31% aber in das zweite, 13% in das dritte Eistadium, so werden wir daraus entweder schliessen müssen, dass der Aufsaugungsprocess in den Nährkammern in sehr verschiedenem Tempo vor sich geht (da sie doch fast alle im ersten Eistadium ihren Anfang nehmen), oder wir werden zu der Hypothese unsere Zuflucht nehmen, dass bei ein und demselben Ovarium mehrere Nährkammern successive gebildet werden können.

Diese letztere Annahme lässt sich nun direct als die richtige erweisen. Ich habe nicht nur öfters Eierstöcke gesehen, bei welchen eine bereits zusammengeschrumpfte Nährkammer neben einer neugebildeten lag, sondern ich konnte auch durch länger fortgesetzte Beobachtung ein und desselben Thieres feststellen, dass zwei Eikammern nacheinander sich in Nährkammern umwandelten.

So zeigte ein grosses, sehr wohlgenährtes Weibchen am 30. October fünf Eikammern im rechten Eierstock, eine jede mit vier Eizellen, an denen sich noch kein Unterschied wahrnehmen liess. Die Eikammern selbst nahmen von der Spitze des Ovariums gegen den Keimstock hin ein wenig an Grösse ab. Am 4. November hatte sich die erste Eikammer (vom Keimstock her gerechnet) mit einer geschlossenen Epithellage umgeben, die Kerne der Eizellen waren geschwunden und das Protoplasma körnig geworden, doch hatte das Einwandern des Letzteren in

die Epithelzellen noch nicht begonnen (Fig. 46). Da die erste Eikammer sich zur Nährkammer umgewandelt hatte, waren also jetzt nur noch vier statt fünf Eikammern vorhanden. Am folgenden Tag (2. Nov.) war die Resorption in vollem Gange, die Epithelzellen voll von ausgewanderten Protoplasma-Kugeln und am 3. November bereits hatte der Process sein Ende erreicht, die Nährkammer war bedeutend zusammengeschrumpft, enthielt keine Kugeln mehr in den Zellen und nur noch einen kleinen Rest von Protoplasma im Centrum. Gleichzeitig aber zeigte die anstossende Eikammer die ersten Symptome der Umwandlung in eine Nährkammer, die Kerne der Eizellen waren geschwunden, die Zellen ineinander geschoben zu einer nahezu kugligen Masse. Am folgenden Tag (4. Nov.) trat bereits die Granulirung des Protoplasma's ein und man sah, wie die Wucherung der Epithelzellen begonnen hatte und einige, ganz plattgedrückte Zellen von der anstossenden ersten Nährkammer aus in diese zweite hineingedrungen waren. Der Tod des Thieres verhinderte die weitere Verfolgung der Entwicklung.

Hier waren demnach von fünf Keimgruppen zwei in Nährkammern umgewandelt worden und gleichzeitig waren auch im andern (dem linken) Eierstock von vier Keimgruppen zwei der Resorption verfallen.

Auch bei frisch eingefangenen, völlig lebenskräftigen Individuen habe ich mehrfach zwei Nährkammern gleichzeitig in jedem Ovarium gefunden, immer aber befand sich die eine schon am Ende, die andre noch im Beginn ihrer Entwicklung. Nur in einem einzigen Falle beobachtete ich gleichzeitig zwei Nährkammern in demselben Ovarium, welche sich auf genau derselben Entwicklungsstufe befanden, hier folgten sie aber nicht — wie sonst immer — unmittelbar aufeinander, sondern es trennte sie eine Eikammer (Fig. 47 A u. B). In der Regel folgen die beiden Nährkammern rasch aufeinander, häufig so, dass die zweite beginnt, ehe die erste bereits vollständig rückgebildet ist.

Es sei gestattet, auch dafür einen speciellen Fall anzuführen!

Ein frisch eingefangenes Weibchen zeigte in jedem Ovarium zwei Eikammern mit kürzlich erst begonnener Dotterbildung (Fig. 20); in jedem Ovarium folgten dann je zwei Nährkammern (*Nk'* u. *Nk''*), von welchen die erste, dem Keimstock anliegende im linken Ovarium bereits zu einer Scheibe blasiger Epithelzellen zusammengeschrumpft war, während die zweite noch einen ansehnlichen Protoplasma-Ballen im Centrum enthielt und ihre Epithelzellen dermassen mit eingewanderten Protoplasma-Kugeln gefüllt waren, dass sie sich zum Theil drängten und gegenseitig polygonal abplatteten. Im rechten Ovarium dagegen (Fig. 20) fand sich die erste Nährkammer scheinbar noch nicht so weit

rückgebildet, zwei ihrer noch bedeutend grossen Epithelzellen enthielten noch je eine noch dunkle Protoplasma-Kugel, während andre Zellen der Epithelwand schon erblasste, aufgequollene, kurz in Auflösung begriffene Secundärballen enthielten. Bei genauem Zusehen stellte sich freilich heraus, dass diese Ballen nicht mehr Ueberreste des Inhaltes der Nährkammer waren, in welcher sie lagen, sondern dass sie von der zweiten in die Zellen der ersten eingedrungen waren, wovon später noch die Rede sein soll. Für den hier in Frage kommenden Punct ist dies gleichgültig, jedenfalls hatte sich auch in diesem Ovarium die zweite Nährkammer gebildet, ehe die erste völlig geschrumpft war. Doch war die zweite noch nicht so weit vorgeschritten, als im linken Eierstock; die vier Zellen waren noch nicht von einer Epithelkapsel umschlossen (*Nk''*), liessen noch deutlich ihre Contouren erkennen, zeigten sich aber schon ineinander geschoben, hatten die Kerne verloren und waren granulirt geworden.

In beiden Eierstöcken erfolgte die Bildung einer zweiten Nährkammer, sobald die erste in das Stadium der Schrumpfung eingetreten war und man darf dies als die Regel ansehen bei allen Ovarien, welche mehr als zwei Keimgruppen (Eikammern) anfänglich enthalten.

Alle bisher mitgetheilten Beobachtungen stimmen mit der oben ausgesprochenen Ansicht, nach welcher die Auflösung der Keimzellen in den Nährkammern einen Ernährungsprocess vorstellt, darin bestehend, dass den übrigbleibenden Eizellen fertig gebildetes Protoplasma zugeführt und dadurch ihre Entwicklung zu befruchtungs- und entwicklungs-fähigen Eiern ermöglicht wird. Gewiss steht es damit nicht in Widerspruch, dass dieser Ernährungsprocess sich sehr häufig bis in das zweite, oft bis in das dritte Stadium der Eibildung hinzieht, denn die Anhäufung von Protoplasma in der Eizelle findet mit dem Beginn der Dotterbildung keineswegs ihren Abschluss, sondern sie dauert fort, das Protoplasma vermehrt sich fortwährend bis gegen das Ende der Dotterablagerung hin. Dies darf allein schon daraus entnommen werden, dass gerade während der Dotterbildung die drei Nährzellen, welche eine jede Eikammer enthält, der allmäligen Resorption unterliegen.

Die einzige Thatsache, die mir eine Zeit lang mit dieser Deutung unvereinbar schien, ist die, dass man nicht so gar selten Eierstücke findet, welche gar keine Eikammern, wohl aber eine Nährkammer besitzen! Der Eierstock besteht dann nur aus dem Keimstock, an dessen Spitze eine oft sehr schön ausgebildete eiförmige Nährkammer sitzt.

Wozu nun eine Nährkammer, wenn gar kein Ei in der Bildung begriffen ist, welches ernährt werden könnte?

Aber bei besserer Ueberlegung sah ich bald ein, dass gerade dieses Vorkommniß deutlicher, als irgend ein anderes, beweist, dass ohne den Beistand von Nährkammern Wintereier sich nicht ausbilden können, dass also die oben gegebene Deutung des Resorptionsprocesses die richtige ist. Wenn solche Ovarien, welche nur eine Eikammer enthalten, diese stets in eine Nährkammer verwandeln, so beweist dies, dass sie eben nicht im Stande sind, ein fertiges Ei auszubilden, dass ohne Zufuhr von Protoplasma, von einer Nährkammer her, die Ausbildung eines Wintereies nicht möglich ist.

Allerdings setzt dies voraus, dass niemals ein nahezu fertiges, oder überhaupt schon dotterhaltiges Winterei als einziges in einem Ovarium gefunden wird, ohne dass daneben auch noch eine Nährkammer vorhanden ist. Diese Voraussetzung wird aber — wie im Anfang schon kurz erwähnt wurde — durch die Untersuchung als richtig bestätigt; man findet nicht selten Ovarien mit nur einem einzigen Winterei, allein stets nur in Begleitung einer Nährkammer, mag dieselbe auch bereits vollständig rückgebildet und nur noch als Scheibe blasiger Zellen erkennbar sein.

Hält man nun diese Thatsache zusammen mit der weiteren, dass man niemals zwei Nährkammern in einem Ovarium findet, welches daneben nur noch eine einzige Eikammer enthält, in welchem also nur ein Ei zur Entwicklung gelangt, so wird man zu der ganz bestimmten Anschauung geleitet, dass zu jedem Ei eine Nährkammer gehört. Bei *Leptodora hyalina* wird ein Eierstock, der Wintereier entwickeln soll, von vornherein zum mindesten zwei Eikammern enthalten müssen, deren eine sich zur Nährkammer umwandelt, während in der andern sich das Ei entwickelt. Die Eizelle der *Leptodora* kann nur dadurch zum Winterei werden, dass sieben andere Eizellen ihr sich aufopfern, dass dieselben das eigne Protoplasma ihr zuführen, nämlich die drei Nährzellen, welche die Eizelle unmittelbar einschliessen, und die vier Zellen, welche sich zur Nährkammer constituiren.

Ganz in Uebereinstimmung hiermit deutet Alles darauf hin, dass bei der Ausbildung von zwei Eiern auch jedesmal successive zwei Nährkammern auftreten. Dafür besitze ich viele positive Beobachtungen, gegen welche die scheinbar widersprechenden

Befunde von zwei Eiern mit nur einer Nährkammer nicht in Betracht kommen können, wie sogleich gezeigt werden soll.

Daraus würde nun weiter hervorgehen, dass die Zahl der Nährkammern, welche in einem Ovarium und während dem Heranwachsen eines einzigen Satzes von Eiern gebildet werden, zwei übersteigen muss, sobald mehr als zwei Eier ausgebildet werden sollen. Direct beobachtet liess sich indessen das successive Auftreten von drei Nährkammern nicht, aus dem schon oft angeführten Grunde der schlechten Ausdauer des Thieres in der Gefangenschaft. Auch habe ich niemals nebeneinander drei Nährkammern gesehen. Dies ist jedoch sicherlich so wenig ein Beweis gegen das Vorkommen von drei Nährkammern, als es ein Beweis gegen das successive Auftreten zweier Nährkammern ist, wenn in Ovarien mit zwei Eiern nur eine Nährkammer gefunden wird. Wie oben schon kurz angedeutet wurde, verschmelzen nicht nur häufig, sondern wohl immer zwei aneinander stossende und zeitlich nacheinander auftretende Nährkammern miteinander und lassen sich deshalb nur im Beginn der Bildung der zweiten Nährkammer, später aber nicht mehr als zwei Kammern erkennen. Dies hat vor Allem darin seinen Grund, dass von den blasigen Epithelzellen, die als Rest der ersten Nährkammer zurückbleiben, die Bildung der epithelialen Wand der zweiten Nährkammer zum grossen Theil ausgeht. Dadurch verschieben sich die Epithelzellen der ersten Nährkammer dergestalt, dass es bald nicht mehr möglich ist, sie von denen der zweiten zu unterscheiden. Es erklärt sich daraus nicht nur, dass man niemals drei Nährkammern nebeneinander findet, sondern auch, dass man auch verhältnissmässig selten das Vorhandensein von zwei Nährkammern mit Sicherheit feststellen kann.

Während so der fehlenden Beobachtung von drei gleichzeitig vorhandenen Nährkammern gewiss jede Beweiskraft abzusprechen ist, giebt es andererseits Thatsachen, welche sehr entschieden die Ansicht befürworten, dass in allen Ovarien, welche drei Eier entwickeln, auch drei Nährkammern nacheinander auftreten.

Ich rechne dahin vor Allem den Umstand, dass sehr häufig grosse, kräftige Weibchen im October und November sechs, ja sieben Eikammern in je einem Ovarium zeigen, so lange die Eizellen noch im Beginn der Entwicklung stehen, dass mir aber niemals ein Weibchen begegnet ist, welches mehr als fünf reife Wintererier in einem Eierstock enthielt, gewöhnlich aber sind es nicht über drei. Es müssen also drei, zuweilen selbst vier Eizellgruppen während der Ausbildung der Eier wieder verschwinden, d. h. zu Nährkammern umgewandelt und resorbirt werden.

Die Angabe P. E. MÜLLER's, der eine *Leptodora* mit sieben reifen

Wintereiern abbildet (a. a. O. Taf. VI, Fig. 48), kann dagegen nicht ins Gewicht fallen, da dieselbe ganz schematisch, offenbar nicht nach der Natur, sondern aus dem Gedächtniss gezeichnet ist. Auch verwechselte MÜLLER öfters Sommer- und Wintereier miteinander, indem er nur solche Eier als Wintereier erkannte, welche bereits die dicke Protoplasmahülle (seine gelatinöse Eischale) besaßen. Auf Taf. XIII, Fig. 3 ist z. B. ein Ovarium abgebildet, welches nach der Erklärung in Sommereibildung begriffen sein soll. Vor den Eikammern sieht man aber hier ein Gebilde liegen, welches nichts Anderes sein kann, als eine Nährkammer, wie denn auch die beigegefügte Erklärung es als ein zerfallenes Ei bezeichnet. Da aber Nährkammern nur bei der Bildung von Wintereiern vorkommen, so war also das abgebildete Ovarium in Wintereibildung begriffen.

Aber noch auf andere Weise lässt sich die Annahme einer dreimaligen Nährkammerbildung stützen. In der Jahreszeit, in welcher die Leptodoren keine Sommereier mehr hervorbringen, findet man nur junge Weibchen (an der halbwüchsigen Schale erkennbar), solche, die zum ersten Mal Eier ausbilden, ohne Nährkammer in ihren Ovarien. Dies bedeutet aber nichts Anderes, als dass bei allen grösseren Thieren, deren Keimstock auch schon grössere und besser genährte Eizellen enthält, die Bildung einer Nährkammer sehr früh schon eintritt, sehr bald schon, nachdem die Eizellgruppen aus dem Keimstock in die Kammern übergetreten sind. Da nun aber weiter die Bildung einer zweiten Nährkammer beginnt, sobald die erste vollständig rückgebildet ist, so werden nicht selten zwei Nährkammern bereits resorbiert sein, ehe noch die Eizellen in ihr zweites Stadium, das der Dotterbildung, eingetreten sind. Nun finden wir aber bei 80 % aller Fälle des zweiten Eistadiums die Nährkammern noch in voller Thätigkeit, ja sogar noch bei 48,8 % des dritten Stadiums, so dass daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit zu entnehmen ist, dass unter Umständen den zwei ersten noch eine dritte Nährkammer nachfolgt.

Auf denselben Schluss weist ferner die nur in geringen Grenzen schwankende Grösse der fertigen Wintereier hin. Der Durchmesser des kugligen Eies beträgt nie viel mehr oder weniger als 0,52 Mm. Da nun alle Beobachtungen übereinstimmend ergaben, dass zur Herstellung eines Eies auch nur eine Nährkammer erfordert wird, zur Herstellung von zweien aber zwei, so darf daraus geschlossen werden, dass die Quantität Protoplasma, welche von je einer Keimzelle — verhalte sie sich später als echte Eizelle oder nur als Nährzelle — hervorgebracht werden kann, immer die

gleiche ist. Wir müssen annehmen, dass bei normaler Ernährung des Thieres jede der acht Eizellen, welche das Protoplasma des Winter-  
eies erzeugen, das Maximum von Protoplasma in sich bilden, dass sie  
mehr nicht bilden können. Könnten sie dies, so würden die Eier  
ungleich gross ausfallen müssen, können sie es aber nicht, so folgt  
aus der gleichen Grösse der Eier, dass ein jedes Ei acht  
primäre Keimzellen voraussetzt, und dass somit 24 pri-  
märe Keimzellen in den Kammern eines Eierstockes ge-  
legen haben müssen, wenn drei Winter Eier sich entwickelt  
haben, oder was dasselbe ist: sechs Keimgruppen, von wel-  
chen drei successive zu Nährkammern wurden, drei aber  
Eikammern blieben.

Die Ausbildung von vier Winter Eiern in einem Ovarium habe ich  
nur drei Mal notirt, die von fünf nur ein einziges Mal; Letzteres  
kommt jedenfalls nur selten vor und zwar wahrscheinlich nur im rechten  
nach rückwärts gerichteten Ovarium, da das linke nach vorn gerichtete  
weniger Raum zu seiner Ausdehnung hat, als zur Reifung von fünf  
Eiern gehören würde. Man beobachtet überhaupt öfters, dass der vor-  
dere Eierstock eine Eikammer weniger zählt als der hintere. Dass zur  
Reifung von vier Eiern vier Nährkammern gehören, zu der von fünf  
Eiern fünf Nährkammern, würde aus dem Vorhergehenden folgen. In  
solchen Fällen müssten demnach ursprünglich acht, beziehungsweise  
zehn Eikammern gleichzeitig aus dem Keimstock vorgertückt sein.

Ich zweifle auch nicht, dass dies — wenn auch selten — vor-  
kommt, kann es aber nicht als thatsächlich beobachtet verbürgen. In  
meinen Notizen und Zeichnungen finde ich Eisäulen von sieben Kam-  
mern angegeben, nicht aber solche von einer noch grösseren Kammer-  
anzahl. Es ist sehr möglich, dass sie mir dennoch vorgekommen sind,  
aber zu einer Zeit, zu welcher mir die Bedeutung der Nährkammern  
noch unklar war und ich auf die Zahl der Eikammern kein Gewicht  
legte. Die bestimmte Ansicht, dass ein jedes Winter Ei eine Nährkammer  
voraussetzt, hat sich mir überhaupt erst gebildet, nachdem die Beob-  
achtungen schon abgeschlossen waren und ich das gesammte Beobach-  
tungsmaterial durcharbeiten und vergleichen konnte.

Jetzt, wo diese Ansicht fertig vorliegt, würde es nicht schwer  
halten, die Frage, ob mehr als siebenkammerige Eisäulen vorkommen,  
durch neue Beobachtungen zu entscheiden, wie auch noch manches  
Andere, was ich nicht bestimmt angeben konnte, sich ohne grosse Mühe  
feststellen liesse. Es würde vielleicht sogar gelingen, die Succession  
von mehr als zwei Nährkammern an ein und demselben Ovarium direct

zu beobachten, wenn man die Aufmerksamkeit speciell auf diesen Punct richten wollte.

Wenn nun die bisher vertretene Anschauung von der Bedeutung des Vorgangs die richtige ist, so ergeben sich daraus mehrere Folgerungen, deren Richtigkeit ihrerseits wieder durch die Beobachtung geprüft werden kann, so dass man also gewissermassen die Probe auf die Richtigkeit der vorhergehenden Deductionen dadurch anstellen kann.

Vorher muss indessen noch eine bisher unerwähnte Thatsache beigebracht werden, dass nämlich die Eier, welche sich in ein und demselben Ovarium bilden, stets auf gleicher Entwicklungsstufe gefunden werden, woraus dann folgt, dass eine sich auflösende Nährkammer nicht blos der zunächst gelegenen Eikammer Material zuführt, sondern allen Eikammern gleichzeitig und gleichmässig.

Wenn wir nun finden, dass zur Herstellung von zwei Eiern zwei Nährkammern, zur Herstellung von drei Eiern aber drei, von vieren vier Nährkammern erforderlich sind, dass aber die Nährkammern nur ausnahmsweise (ein einziger Fall!) gleichzeitig auftreten, in der Regel aber successive, so werden wir daraus schliessen müssen, dass die Reifung mehrerer Eier bedeutend mehr Zeit in Anspruch nimmt als die eines einzigen Eies. Oder anders ausgedrückt: wenn für jedes Ei die Zufuhr des fertigen Protoplasmas von je einer Nährkammer erforderlich ist, damit dasselbe mit der Ablagerung von Dotter beginnen und dieselbe durch weitere Zufuhr von den drei Nährzellen derselben Eikammer vollenden könne, so werden wir ein Zusammenfallen der Stadien der Nähr- mit denjenigen der Eizelle nur dann beobachten dürfen, wenn nur ein einziges Ei sich im Ovarium entwickelt. Sobald mehrere Eier zur Entwicklung gelangen sollen, wird die Auflösung der ersten Nährkammer die Eizellen noch nicht so reichlich mit Protoplasma versehen, als es zum Beginn der Dotterbildung nöthig ist; die Nährkammer wird in ihr zweites und drittes Stadium (das der Rückbildung) treten, während die Eizellen immer noch auf dem ersten Stadium verharren. Nehmen wir den häufig vorkommenden Fall von zwei Eikammern an, so wird hier die Resorption der ersten Nährkammer jeder der beiden Eizellen nur halb so viel Protoplasma zuführen, als sie zum Beginn der Dotterabscheidung bedarf; diese wird vielmehr erst eintreten können, wenn eine zweite Nährkammer resorbirt wird. Sollen drei Eier in einem Ovarium zur Ausbildung gelangen, so wird auch die Resorption einer zweiten Nähr-

kammer jeder der drei Eizellen nicht hinreichend protoplasmatisches Material liefern, sondern nur zwei Drittel der für die Dotterbildung nöthigen Menge, und die Dotterabscheidung wird erst bei der Resorption der dritten Nährkammer ihren Anfang nehmen können.

Diese letztangenenommenen Fälle lassen sich nun nicht leicht feststellen aus den oben angeführten Gründen, wohl aber lässt sich feststellen, ob eine Nichtcoincidenz der Stadien der Nährkammer und des Eies lediglich dann vorkommt, wenn mehrere Eier ausgebildet werden, ob dagegen überall da, wo nur ein Ei sich entwickelt, beide Bildungen gleichen Schritt in der Entwicklung halten.

Alle diese Postuläte der Theorie werden nun vollständig durch die Beobachtung als zutreffend nachgewiesen.

Was den ersten Punct betrifft, den der häufigen Nichtcoincidenz in der Entwicklung von Nährkammer und Eizelle bei Ovarien mit mehreren Eiern, so könnte ich ihn mit zahlreichen Beispielen belegen. Sehr häufig findet man Ovarien mit vier, fünf oder sechs Eikammern, die sich alle noch auf dem ersten Stadium der Entwicklung befinden, während die einzige gleichzeitig vorhandene Nährkammer auf dem zweiten oder dritten Stadium steht (z. B. Fig. 16). Aber auch solche Fälle liegen mir in Zeichnung vor, wo nach der ersten bereits eine zweite Nährkammer entstanden ist und dennoch die vier Eikammern noch auf dem ersten Stadium verharren.

Nach der Theorie müsste aber weiter auch in Ovarien mit mehrfacher Eibildung Nährkammer und Eizellen auf gleichem Stadium getroffen werden, wenn die Zahl der Nährkammern mit der der Eizellen stimmt; also bei dreifacher Eibildung müsste die dritte Nährkammer, bei zweifacher die zweite den Eiern sich parallel entwickeln, und auch dieses habe ich in einzelnen Fällen (doch nur bei zweifacher Eibildung) constatiren können. Der einzige Fall, der damit nicht stimmte, erwies sich schliesslich nur als eine scheinbare Ausnahme und diente somit nur zur besseren Bestätigung der Regel. In einem Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens fanden sich zwei Nähr- und zwei Eikammern. Die Eizellen der letzteren zeigten die ersten Anfänge von Dotterabscheidung. Demgemäss hätte man erwarten müssen, die eine Nährkammer bereits leer, die andere im Beginn der Resorption zu finden. Die erste enthielt aber thatsächlich noch Protoplasmakugeln in ihren Epithelzellen, die zweite schien noch auf dem ersten Stadium zu stehen und mit der Resorption noch nicht begonnen zu haben. Bei genauerem Zusehen aber ergab sich, dass von der zweiten aus Protoplasmafortsätze in die erste hinein-

gewachsen waren und die angrenzenden, bereits leeren Epithelzellen derselben aufs Neue mit Kugeln gefüllt hatten, die nun theilweise schon wieder in Resorption sich befanden. In Wahrheit verhielt sich also der Thatbestand ganz so, wie die Theorie es verlangte: der Protoplasmgehalt der ersten Nährkammer war bereits resorbirt, der der zweiten hatte mit der Resorption begonnen, und demgemäss konnte auch die Dotterabscheidung in den Eizellen ihren Anfang nehmen.

Das dritte Postulat der Theorie ist das der Coincidenz von Ei- und Nährkammerentwicklung in Ovarien mit nur einem Ei.

In 34 Fällen, welche ich theils in Zeichnung, theils in genauer Notiz vor mir habe, trifft dies vollständig zu. Ueberall, wo die Eizelle sich auf dem ersten Stadium befindet, ist dies auch bei der Nährkammer der Fall, oder dieselbe ist wenigstens eben erst in das zweite Stadium eingetreten, es liegen schon Protoplasmakugeln in den Epithelzellen, aber dieselben sind noch nicht in Resorption begriffen. In allen Fällen aber, in welchen die Dotterabscheidung der Eizelle begonnen hat, findet sich auch die Nährkammer auf Stadium 2, d. h. in voller Resorption, und je weiter diese letztere vorgeschritten ist, um so bedeutender ist auch bereits die Dotterablagerung in der Eizelle. In einem Falle nur war die Dotterbildung noch ziemlich im Anfang, während die Nährkammer schon im Stadium der Rückbildung sich befand; allein ein ausnahmsloses, ganz strictes Zusammengehen von Nährkammer und Eizelle kann schon deshalb nicht erwartet werden, weil die Protoplasmamenge, welche der Eizelle zufließt, nicht blos von der Resorption der Nährkammer, sondern auch von der der Nährzellen der Eikammer selbst abhängt. In der Regel nun beginnt diese letztere gleichzeitig mit der Dotterabscheidung, zuweilen aber verzögert sie sich etwas, und dies verhielt sich gerade in dem angeführten Falle so. Daraus muss dann eine solche Nichtcoincidenz zwischen Nährkammer und Eizelle entstehen, die Entwicklung der Eizelle muss etwas zurückbleiben.

In allen andern Fällen befand sich das Ei immer schon auf dem dritten Stadium, d. h. nahe seiner vollen Ausbildung, wenn die Nährkammer völlig entleert war.

Bei solchen Ovarien mit nur einem Ei gelang es auch öfters, die ganze Entwicklung an einem Thier ablaufen zu sehen und ich theile hier, am Schlusse dieses Abschnitts, einen solchen Fall mit, weil er ein sehr klares Bild des ganzen Vorganges gewährt.

Ein am Abend des 2. October gefangenes Thier zeigte noch am 4. October je eine Eikammer in jedem Ovarium auf Stadium 4 (Eizelle

dotterlos), sowie je eine Nährkammer, welche sich in der Mitte des ersten Stadiums befand, d. h. die Auswanderung des Protoplasmas in die Epithelzellen hatte noch nicht begonnen, die vier Eizellen aber waren bereits zu einer Masse conglomerirt und überzogen von dünner Epithellage. Am 5. October erfolgte die Resorption und gleichzeitig begann die Dotterabscheidung in der Eizelle (Stadium 2 des Eies und der Nährkammer). Am 6. October war die Dotterabscheidung bereits weit vorgeschritten, die Nährkammer ganz leer (Stadium 3), und die Nährzellen der Eikammer auch schon ganz klein im Verhältniss zu der kuglig geschwellten Eizelle. Diese zeigte bereits eine scharfe Trennung der dicken protoplasmatischen Rinde vom Dotter.

Am 7. October war das Ei in jedem Ovarium fertig zum Uebertritt in den Brutraum, die Nährzellen gänzlich resorbirt und das Keimbläschen verschwunden, die leere Nährkammer aber, wenn auch noch mehr geschrumpft, noch sehr gut erkennbar. Am 8. October traten beide Eier in den Brutraum über.

Ich bemerke ausdrücklich, dass während dieser ganzen Zeit das Thier vollkommen munter und ausnahmsweise gut ernährt blieb, so dass man auch die Zeitdauer der hier beobachteten Entwicklung als normal ansehen darf.

Danach dauert die Entwicklung eines einzelnen Eies im Ovarium, von der Mitte des ersten Nährkammerstadiums an gerechnet bis zum Austritt des Eies vier volle Tage, vom Beginn der Nährkammerbildung an gerechnet wahrscheinlich fünf Tage. Davon kommen zwei auf das erste Stadium, einer auf das zweite und zwei auf das dritte Stadium, und die drei Stadien der Eientwicklung fallen genau zusammen mit denen der Nährkammer.

Fasse ich schliesslich die in diesem Abschnitt gewonnenen Ergebnisse zusammen, so hat sich gezeigt, dass die Umwandlung einzelner Keimgruppen in Nährkammern ein Vorgang ist, der mit der Ausbildung von Wintereiern auf das Genaueste zusammenhängt, bei der von Sommereiern aber nicht vorkommt. Ein Winterei ist nicht nur grösser als ein Sommerei, sondern es enthält auch eine weit grössere Menge von Protoplasma. Wie schon bei Bildung der Sommereier je vier Keimzellen zur Bildung eines einzigen Eies zusammenwirken müssen, so bedarf es hier der doppelten Anzahl, damit ein Ei zu Stande komme. Ein jedes Winterei bildet sich aus acht Keimzellen, nicht etwa durch Verschmelzung derselben — die morphologische Einheit der Eizelle bleibt völlig intact — sondern durch endosmotische Aufnahme des aufgelösten Protoplasmas der Nährzellen.

Für jedes Winterei muss eine Keimgruppe sich zur Nährkammer

constituiren und auflösen, so dass also die Zahl der Eier eine entsprechende Zahl successiv auftretender Nährkammern bedingt. So weit die Beobachtungen reichen, kommen nie mehr als fünf Wintererier gleichzeitig in einem Eierstock zur Ausbildung, welche demnach zehn primäre Keimgruppen voraussetzen. Bei solchen Ovarien, bei welchen nur eine Keimgruppe aus dem Keimstock vorrückt und zur Eikammer wird, vermag diese nicht sich zum Ei zu entwickeln, sondern bildet sich zur Nährkammer um und wird wahrscheinlich zur Ernährung der noch im Keimstock liegenden Keimgruppen verwendet.

#### 4. Andere Resorptionsvorgänge im Ovarium der Leptodora.

Oefters beobachtete ich Weibchen, bei welchen ein Ei nicht vollständig in den Brutraum ausgetreten, vielmehr gerissen und zum grössten Theil im Ovarium zurückgeblieben war. Es scheint dies besonders dann vorzukommen, wenn das Thier während der Geburt der Eier heunruhigt (z. B. im Netz gefangen) oder gar gequetscht wird. An solchen Fällen lassen sich mehrfach interessante Erscheinungen beobachten, welche geeignet sind, Licht auf die oben besprochenen Ernährungs-Vorgänge zu werfen.

Zuerst zeigt es sich, dass abgerissene Stücke des Ei-Protoplasma sofort Kugelgestalt annehmen, ganz ebenso wie die freiwillig sich absehnürenden Wanderstücke der Nährkammerzellen. Es kommen auf diese Weise oft Bilder zu Stande, die auf den ersten Blick ganz unerklärlich scheinen.

So fand ich bei einem grossen, frisch eingefangenen Weibchen (Fig. 49) das linke Ovarium ohne Eikammern, nur aus Keimstock bestehend, wie dies gewöhnlich unmittelbar nach dem Austritt reifer Eier der Fall ist. Im Keimstock aber klafften die beiden, sehr ungleich starken Keimsäulen weit auseinander und in der geräumigen Höhle zwischen ihnen lagen siebzehn matte, feingranulirte Kugeln (*P, P, P*) von sehr verschiedener Grösse, von 0,42 Mm. an bis herab zu 0,006 Mm. Sie glichen vollkommen der centralen Protoplasma-Masse in den Nährkammern, die kleineren den Protoplasma-Kugeln in den Epithelzellen der Nährkammer und sie waren in der That auch nichts Anderes als Protoplasma der Eizelle, freilich nicht der Nährzellen, sondern Stücke der Rindenschicht eines reifen Wintereris, welches auf seinem Weg nach dem Brutraum verunglückt und theilweise im Ovarium zurückgeblieben war. Deutoplasma (Dotter) war nicht mehr zu sehen, wohl aber eine bräunlichgelbe, ziemlich dunkle feinkörnige Masse, theils zu mehreren rundlichen Klumpen geballt und mit Protoplasmaballen gemengt (*DP*)

im Eingang des Oviducts, theils als feinkörnige Schleimschicht im Oviduct selbst (*D*). Spätere Befunde klärten mich über deren Natur auf; sie ist nichts Anderes als umgewandelter Dotter.

In diesem Falle war die Resorption des zurückgebliebenen Dotters der der Protoplasma-Stücke vorausgegangen, in einem andern aber fand ich den Eileiter noch vollgepfropft mit Dotterkugeln bis in den Eingang des Ovariums hinein (Fig. 22). Dort aber fanden sich neben gelbbraunen Klumpen körniger Zerfallmasse acht bis zehn der oben beschriebenen feingranulirten Protoplasmakugeln; tief im Innern des Keimstockes aber füllte wieder zerfallener Dotter eine grosse Lücke zwischen den Keimzellen aus (*a''*).

Auch hier bestand das Ovarium nur aus Keimstock; Eikammern fehlten, ein Hinweis darauf, dass reife Eier kurz vorher ausgetreten waren.

Dass solche Reste verunglückter Eier resorbirt werden, kann nicht überraschen, interessant ist nur, dass sie — zum Theil wenigstens — auf ganz ähnliche Weise resorbirt werden, wie die Eizellen der Nährkammern. Von den Protoplasmastücken habe ich dies zwar nicht beobachtet, weil die betreffenden Thiere alle zu früh starben, wohl aber von den Dotterresten.

Ich sah wiederholt an der Spitze solcher Ovarien, welche kurz zuvor Eier entleert hatten, eine ziemlich regelmässig gebildete Epithelkapsel, welche, einer Nährkammer sehr ähnlich, einen Ballen gelbbrauner körniger Zerfallmasse einschloss. In einem Fall konnte die Natur derselben, als zurückgebliebener Dottersubstanz, direct festgestellt werden, freilich auch zugleich, dass die Epithelkapsel nicht Neubildung war, sondern vielmehr der Rest einer vorher schon dagewesenen Nährkammer, welche vorher geschrumpft sich jetzt wieder aufs Neue zu einer Kammer umgebildet hatte.

Ob auch hier die zu resorbirende Masse in die Epithelzellen einwandert, habe ich nicht gesehen, halte es aber für wahrscheinlich, sobald dieselbe nicht blos aus Dotterkugeln, sondern auch aus Protoplasma besteht. Thatsache ist jedenfalls, dass eine ganz ähnliche gelbbraune körnige Substanz, zum Theil schon halb aufgelöst, in den Zellen enthalten war.

Haben wir es hier mit der physiologischen Correction eines pathologischen Vorgangs zu thun, so gehört ein zweiter Resorptionsprocess, dessen ich Erwähnung thun möchte, vollends ganz auf pathologisches Gebiet.

Bei hungernden, gefangen gehaltenen Thieren beobachtet man nicht selten, dass gar kein Ei mehr zu voller Entwicklung gelangt, sondern

dass eine Eizellengruppe nach der andern der Resorption verfällt. Dabei beginnt aber die Rückbildung stets in der dem Keimstock zunächst liegenden Eikammer; diese wandelt sich zu einer Nährkammer um und ihr protoplasmatischer Inhalt wird vollständig resorbirt.

Soweit ist der Vorgang nicht von dem physiologischen Vorgang der Nährkammerbildung zu unterscheiden, nun aber zeigt es sich, dass trotz dieser Nahrungszufuhr die zweite Kammer nicht im Stande ist, ein Ei auszubilden, auch sie beginnt sich aufzulösen und wieder unter genau denselben Erscheinungen, wie sie bei jeder Nährkammerbildung zu beobachten sind.

Fig. 44, *A* u. *B* veranschaulichen diesen Vorgang, die Veränderungen, welche dort die zweite Kammer (*Nk''*) eingeht, können aber zugleich den normalen Verlauf der ersten Stadien einer Nährkammer darstellen. Mit andern Worten: die durch schlechte Gesamternährung des Thieres veranlasste Atrophie eines Eifollikels (einer Eikammer) verläuft genau unter denselben Erscheinungen, wie die bei der Wintereibildung normaler Weise eintretende Resorption einer Keimzellengruppe.

In andrer Weise gestaltet sich der Rückbildungsprocess, wenn ungenügende Ernährung des ganzen Organismus sich erst dann geltend macht, wenn das Ei bereits nahezu ausgebildet ist. Die protoplasmatische Rinde des Eies zerfällt dann und wird gelöst zugleich mit den Dotterelementen, ohne dass es zur Bildung einer umschliessenden Epithelwand kommt. In diesem Fall lässt sich indessen auch der Auflösungsprocess nicht weit verfolgen, da er bald durch den Tod des Thieres unterbrochen wird und der ganze Vorgang hat nur insofern Interesse, als er zeigt, dass die Eizelle nicht auf dem einmal erreichten Stadium stehen bleiben kann, sondern entweder zu voller Ausbildung gelangen oder zerfallen muss.

Hier mag auch schliesslich noch eine Beobachtung ihre Stelle finden, welche sich auf das endliche Schicksal der drei Nährzellen der Eikammer bezieht.

Wenn nämlich die Resorption dieser Zellen schon weit vorgeschritten ist, dieselben also an Volumen ganz bedeutend abgenommen haben und als beinahe verschwindend kleine Körper am Pol der Eizelle in nischenartigen Gruben versteckt liegen, zeigen sie dieselben Veränderungen, welche die Keimzellen der Nährkammer gleich im Anfang aufweisen, sie werden granulirt und ihr Kern erscheint als eine grosse, helle Blase ohne festen Inhalt. Wahrschein-

lich hat sich der Nucleolus (die Kernsubstanz) im Kernsaft aufgelöst (Fig. 8 A).

### 5. Physiologische Erklärung der Nährkammer-Resorption.

Wenn in Folgendem versucht werden soll, die beobachteten Vorgänge physiologisch zu erklären, so möge dies auch nur als ein Versuch gelten, unternommen mehr, um die sich ergebenden Fragen zu stellen, als sie wirklich schon genügend zu beantworten. Der ganze Vorgang der regelmässigen Resorption einer Anzahl von Keimzellen im Innern von Epithelzellen enthält so viel Ungewöhnliches, dass der Versuch wenigstens gewagt werden muss, die Erscheinungen in Verbindung mit bekannten Vorgängen zu bringen und die Ursachen wenigstens anzudeuten, welche der Erscheinung zu Grunde liegen.

Die erste Frage, welche sich aufdrängt, ist offenbar die: Was giebt den Anstoss zur Umwandlung einer Eikammer in eine Nährkammer? was veranlasst die Keimgruppe der einen Eikammer im Wachstum plötzlich still zu stehen und einen Auflösungsprocess einzugehen, während die Keimgruppe der benachbarten Eikammer fortfährt zu wachsen und ein Ei in sich auszubilden? Warum können nicht beide in gleicher Weise auf Kosten des beide umspülenden Blutes sich vergrössern?

Ich glaube, die richtige Antwort darauf liegt in der Thatsache, dass in solchen Ovarien, welche nur eine einzige Eikammer enthalten, kein Ei gebildet wird, sondern diese einzige Kammer der Resorption verfällt und zur Nährkammer wird, obgleich doch keine Eikammer ausser ihr da ist, deren Eizelle sie zu ernähren bestimmt sein könnte. Der Grund ihrer Umwandlung kann somit nicht in einem idealen »Zweck«, sondern nur in ihr selbst liegen und da eine einzelne Eikammer sich in Nichts von andern zu einer Eikammersäule gruppirtten Kammern unterscheidet, so müssen wir aus dieser Thatsache den Schluss ziehen, der weiter oben schon gezogen wurde: dass eine einzelne Keimgruppe für sich allein nicht im Stande ist, ein Winterei auszubilden, dass sie vielmehr der Resorption verfällt, sobald sie eine gewisse Höhe des Wachstums erreicht hat. Die Antwort auf die oben gestellte Frage: weshalb bei Vorhandensein von zwei Eikammern nicht beide ein Ei entwickeln können, lautet demnach: Sie können es nicht beide, weil keine von ihnen allein für sich und ohne äussere Nachhülfe dazu im Stande ist.

Gewiss wäre es falsch, wollte man sich das Wachstum einer bestimmten, specifischen Zelle als unbegrenzt denken, man wird sich im

Gegentheil vorstellen müssen, dass es für jede Zellenart eine Maximalgrösse gibt, über die hinaus sie nicht wachsen kann. Das Verhältniss der Oberfläche zum Volum wird hier von hervorragender Bedeutung sein und in der physischen Constitution der Zelle selbst muss es liegen, wenn dieses Verhältniss bei verschiedenen Zellenarten ein und derselben Species, wie bei denselben Zellenarten verschiedener Species in sehr verschiedenen Grenzen schwanken kann.

Bei der grossen Mehrzahl aller Thierarten sind die Eizellen ihrem Volum nach die grössten des Körpers und es bedarf keines besondern Hinweises, warum sich dies meistens so verhält. Es scheint aber, dass sie diese bedeutende Grösse nicht immer auf dem gewöhnlichen Wege der Ernährung aus den Blutbestandtheilen erreichen können, sondern dass besondere Wege ihnen bereits fertiges protoplasmatisches Material zuführen müssen, sollen sie anders die nöthige Stoffmasse in sich ansammeln.

In diesem Sinne, scheint mir, muss das Auftreten von Nährzellen, mögen sie nun eine besondere Kammer bilden oder mit der Eizelle in derselben Kammer eingeschlossen sein, aufgefasst werden: sie sind bestimmt, der Eizelle das Wachstum über das Maximum ihres »Eigenwachstums« hinaus möglich zu machen. Die erwähnte Thatsache, dass die einzig vorhandene Eikammer bei *Lepidodora* niemals ein Winterei ausbildet, sondern nach der Erreichung einer gewissen Grösse den Auflösungsprocess eingeht, lässt keine andere Auslegung zu, als dass diese Keimzellen durch blosse Ernährung vom Blute aus nur bis zu einer gewissen Grösse wachsen können, dann aber stillstehen und — falls nicht von anderswoher Protoplasma-Zufuhr eintritt — der Rückbildung und Auflösung verfallen.

Umgekehrt zwingt das zeitliche Zusammenfallen des Schwindens der Nährzellen und der Dotterabscheidung in der Eizelle zu dem Schlusse, dass das weitere Wachstum der Eizelle durch Aufnahme des gelösten Protoplasmas der Nährzellen stattfindet.

Es lässt sich kaum Etwas gegen diese Folgerung einwenden. Man könnte vielleicht meinen, dass die Wachstumsgrenze eine absolute sein müsse, die auf keine Weise überschritten werden könne, man wird dies aber schwerlich erweisen können und im Gegensatz dazu zeigt ja die Beobachtung, dass solche Eikammern, denen Nährkammern zur Seite stehen, über die Grösse hinaus zu wachsen fortfahren, welche isolirte Keimgruppen als Maximum erreichen können, dass also die Maximalgrösse des Wachstums bei einfacher Bluternährung thatsächlich hier

überschritten wird. Auch hat es theoretisch nichts Unwahrscheinliches, dass der Organismus einer Zelle sich vom Blute aus, also gewissermassen aus eigener Kraft nur bis zu einem gewissen Maximum vergrössern kann, dieses Maximum aber überschreitet, wenn ihm von andern Zellen bereite, fertige Zellsubstanz zugeleitet wird. Die complicirten chemischen Vorgänge, durch welche die Zelle Protoplasma erzeugt, sind doch wohl jedenfalls andere, als die einfach physikalischen Vorgänge der Aufsaugung einer bereits vorhandenen Protoplasma-Lösung, selbst wenn die Löslichmachung des Protoplasmas mit chemischen Umwandlungen verbunden sein sollte.

Wenn aber die oben gemachte Annahme richtig ist, so erklären sich aus ihr in sehr einfacher Weise nicht nur die Erscheinungen der Wintereibildung bei *Leptodora*, sondern zugleich alle jene Eibildungen, welche mit der Auflösung von Nährzellen verknüpft sind, so die der meisten Insecten, die mindestens einiger Branchiopoden und die aller Daphniden. In allen diesen Fällen würde dann die Erscheinung der Nährzellen anzeigen, dass die Eizelle ein Volumen erreichen muss, welches sie allein für sich durch Assimilation aus dem Blute nicht erreichen könnte. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese Art des Eiwachsthums noch viel weiter verbreitet ist, als man bis jetzt mit Sicherheit weiss. Sehr möglich z. B., dass die Bilder, auf welche GÖTTE seine Darstellung von der Eibildung der Unke gründete<sup>1)</sup>, dereinst in dieser Weise gedeutet werden müssen.

Ich sehe für jetzt von einer weiteren Verfolgung dieser Idee ab und wende mich wieder zu der Erklärung des hier zunächst behandelten Gegenstandes der Bildung besonderer Nährkammern.

Nach der gewonnenen Anschauung wird eine Eikammer sich stets dann zur Nährkammer umwandeln, d. h. ihre Keimzellen werden sich in Cytoden verwandeln und endlich auflösen, wenn sie das Maximum ihres Eigen-Wachsthums erreicht haben, ohne dass die Zufuhr fertigen Protoplasmas eintrat und ihnen ein weiteres Wachstum ermöglichte. Wenn nur eine Eikammer vorhanden ist, muss diese sich also stets auflösen, wie es auch thatsächlich der Fall ist, sind aber deren zwei vorhanden, so muss die eine von Beiden sich auflösen und die Bildung des Eies in der andern vermitteln.

Ein Punct bleibt dabei aber unklar. Was giebt die Entscheidung, welche von beiden sich aufopfern muss? und warum ist es immer die erste Keimgruppe (vom Keimstock aus gerechnet), welche zur Nährkammer wird? Ich glaube, dass kleine

1) Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.

Ernährungsdifferenzen hier den Ausschlag geben. Die eine Eikammer mag vor der andern einen kleinen Vortheil in dem Bezug der ernährenden Stoffe aus dem Blute voraus haben und es muss dieser Vortheil in ihrer Lage begründet sein. Man kann auch noch weiter gehen und sagen, dass nicht die etwas zurückgebliebene, sondern gerade die begünstigte und im Wachsthum vorseilende Keimgruppe es sein muss, welche zur Nährkammer wird. Wenn wenigstens die oben aufgestellte Theorie richtig ist, so muss sich diejenige Keimgruppe auflösen, welche zuerst das Maximum des Eigenwachsthums erreicht hat, die andre aber, die im Wachsthum zurückgebliebene, hat dann keinen Grund mehr zur Rückentwicklung, da ihr neues, fertiges Protoplasma durch die Auflösung der ersten Keimgruppe zugeführt wird.

Ausserlich lässt sich indessen an den Eikammern ein verschiedenes rasches Wachsthum nicht erkennen und wo eine Grössendifferenz sichtbar ist, da ist gewöhnlich die dem Keimstock nächste Eikammer die kleinste. Dies widerspricht scheinbar der Theorie, denn gerade diese wird zur Nährkammer, sollte also am weitesten voran sein. Der Widerspruch ist aber nur scheinbar, weil die geringere Grösse auf dem Beginn des Resorptionsprocesses beruht; solche Eikammern fangen schon an zu schwinden, ehe sie noch von einer Epithelwand umkleidet sind, wie im ersten Abschnitt dargelegt wurde.

Soviel scheint mir gewiss, dass man die Regelmässigkeit, mit welcher stets die je erste Eikammer der Resorption verfällt, nicht etwa als eine vererbte Eigenthümlichkeit bestimmter Keimgruppen ansehen darf. Ob eine oder zwei, oder ob sechs oder acht Keimgruppen gleichzeitig aus dem Keimstock vorgeschoben werden, ist in gewissem Sinn Sache des Zufalls, d. h. es ist Folge von Ursachen, welche erst im Laufe des Wachsens des Keimstocks eintreten, nicht aber von vornherein fest und unabänderlich bestimmt sind. Auch folgen sich ja mehrere Eikammern in der Umwandlung und Resorption, sobald die Kammern der Eissäule zahlreich sind und mehrere Eier ausgebildet werden sollen, und in diesem Falle ist es auch stets die je erste Eikammer, welche sich umwandelt. Nur in einem einzigen Falle sah ich eine Nährkammer an anderer Stelle (Fig. 47). Endlich wird diese Auffassung noch befestigt durch das Verhalten der Eikammern bei schlechter Gesamternährung des Thieres, wo auch die erste Kammer der zweiten in der Atrophie vorausgeht. Die zweite nimmt so lange zu, als ihr Nahrung von der ersten aus zugeführt wird. Erst wenn diese ganz aufgezehrt ist, beginnt sie die Folgen der ungenügenden Ernährung vom Blute aus ebenfalls zu empfinden und schwindet nun ihrerseits auch.

Viel eher könnte man an eine (durch Vererbung bedingte) Prädestination bei der ganz parallelen Erscheinung der Nährzellen innerhalb der Eikammer denken. Hier wird eine der vier Keimzellen zum Ei, und zwar stets die dritte, vom Keimstock aus gerechnet, und zwar nicht nur bei *Leptodora*, sondern bei allen *Daphniden*! Da die Keimgruppen stets dieselbe Zahl von Zellen enthalten und sich im Keimstock gerade vorwärts schieben, d. h. derart, dass sie sich nicht wohl vollständig umdrehen können, dass also die erste Zelle nicht wohl zur vierten werden kann, so hätte man die Bevorzugung der dritten Zelle als eine historische Berechtigung auffassen können, gegründet auf irgend welche Verdienste oder doch Bevorzugungen der Vorfahren dieser Zelle drei und ich gestehe, dass ich nach Spuren dieser Verdienste längere Zeit, aber vergeblich gesucht habe. Jetzt halte ich diese Erklärungsweise auch hier nicht mehr für die einzig mögliche, nicht etwa, weil der Nachweis, dass diese dritte Zelle in phyletischer Vorzeit schon eine besondere Rolle spielte, einstweilen misslungen ist, sondern vielmehr, weil die so genau entsprechenden Vorgänge der Nährkammer-Bildung diese Berufung auf die Vergangenheit entschieden ausschliessen und eine Erklärung aus den jetzt vorhandenen Verhältnissen fordern.

Es kommen übrigens auch hier Ausnahmen vor. So habe ich bei *Leptodora* zwei Mal gesehen, dass die zweite anstatt der dritten Zelle einer Keimgruppe zum Ei wurde und dasselbe habe ich in einem Falle bei *Sida crystallina* beobachtet. Daraus allein dürfte schon hervorgehen, dass die vier Zellen an und für sich gleich fähig sind, zum Ei zu werden, sowie dass kleine Ernährungsdifferenzen den Ausschlag geben und bestimmen, welche von ihnen thatsächlich die Rolle der Eizelle zu übernehmen hat. Vergeblich aber wäre es, diesen Differenzen nachspüren zu wollen, es kann nicht einmal daran gedacht werden, durch Messungen die Frage zu entscheiden, ob die spätere Eizelle im Anfang um ein Geringes hinter den andern im Wachsthum zurückbleibt. Die ungleiche Form der vier Zellen lässt keine directe Vergleichung ihres Volumen zu.

Nach Analogie der Vorgänge bei den Nährkammern werden wir auch hier annehmen müssen, dass die vier Zellen so lange wachsen, bis sie das Maximum erreicht haben, welches sie vermöge ihrer physischen Constitution bei Ernährung vom Blute aus erreichen können, dass aber diejenigen unter ihnen, welche dieses Maximum zuerst erreicht haben, sofort den Rückbildungsprocess eingehen und durch ihre Auflösung die vierte Zelle zu weiterem Wachsthum befähigen. Wenn ich übrigens auch geneigt bin, in den jetzt obwaltenden Ernährungsverhältnissen

einen Theil der Ursachen zu sehen, welche die dritte Zelle zur Eizelle stempeln, so will ich doch keineswegs bestreiten, dass nicht ausserdem noch historische Ursachen dieser Erscheinung zu Grunde liegen. Eine Einrichtung, die sich mit solcher Präcision bei einer so formenreichen Gruppe, wie die Daphniden es sind, wiederholt, muss seit einer sehr langen Reihe von Generationen vererbt und dadurch befestigt worden sein, die Tendenz, zum Ei zu werden, muss bei der dritten Zelle von vornherein grösser sein, als bei den drei andern. Ich werde in einem späteren Abschnitt auf diese Frage zurückkommen.

Die Grundlage aller dieser secundären Ernährungsvorgänge, wenn ich sie unter diesem Namen der primären Ernährung durch das Plasma des Blutes entgegenstellen darf, beruht auf der Eigenthümlichkeit der Keimzellen, auf dem Maximum des Eigenwachstums nicht stehen bleiben zu können. Ich versuche nicht, diese Erscheinung physiologisch zu erklären, ich beschränke mich auf die Feststellung der Thatsache, die wir zwar weder aus dem Verhalten der Nährzellen der Eikammer, noch aus denjenigen der Nährkammer mit Sicherheit herleiten könnten, wohl aber aus der ohne Ausnahme eintretenden Umwandlung einer einzeln vorhandenen Eikammer zur Nährkammer. Dass auch hier die Resorption aller vier in der Kammer eingeschlossenen Zellen eintritt, beweist, dass ein Stillstand auf dem einmal erreichten Maximum des Eigenwachstums nicht möglich ist. Entweder tritt Zufuhr fertigen Protoplasmas ein, die Eizelle fährt fort zu wachsen und wird zum Ei, oder die Zufuhr bleibt aus und dann bilden sich sämmtliche vier Keimzellen bis zu völliger Resorption zurück.

Ich betrachte dies als die fundamentale Thatsache, von deren Erkenntniss das Verständniss aller folgenden Erscheinungen der Nährkammerbildung abhängt. Aus ihr folgt vor Allem, dass die beginnende Auflösung der Keimzellen ihre Ursache nicht in äusseren, etwa auflösenden Agentien hat, sondern lediglich in innern Verhältnissen. Es muss in der chemisch-physikalischen Constitution dieser Zellen liegen, dass ihr Protoplasma von dem Moment des erreichten Maximum an beginnt sich in der umgebenden Parenchymflüssigkeit zu lösen.

Dass dies geschieht, kann man sowohl an den Nährzellen der Eikammer, als an denen der Nährkammer feststellen, die unmittelbare Wirkung dieser Auflösung ist aber bei beiden nicht dieselbe.

Die Nährzellen der Eikammer, welche — bis zur Erreichung des Maximums — der Eizelle vollkommen gleich waren, nehmen dann allmählig an Volumen ab, während die Eizelle in demselben Maasse zunimmt (vergl. z. B. Fig. 46 u. Fig. 47A). Am reinsten erkennt man dies bei andern Daphniden, bei welchen nicht, wie bei der Wintereibildung von *Leptodora*, das Hinzutreten einer Nährkammer den Vorgang verwickelter macht. Dort ist es unzweifelhaft, dass das gelöste Protoplasma der drei Nährzellen nur der Eizelle zu Gute kommt, denn diese allein fährt fort zu wachsen — keine andern Elemente der Eikammer.

Anders bei der Bildung einer Nährkammer. Auch dieser Vorgang wird eingeleitet durch eine partielle Lösung der Keimzellen. Ehe noch das Epithel begonnen hat, die umhüllende Kapsel zu bilden, nehmen die Keimzellen an Volumen ab! Das gelöste Protoplasma aber fließt hier nicht unmittelbar der Eizelle zu, da diese nicht direct an die Nährkammer angrenzt, sondern dasselbe wird — wie man schon a priori schliessen darf — den zunächst anstossenden histologischen Elementen, d. h. den beiden angrenzenden Nährzellen der Eikammer und den winzigen Epithelzellen zu Gute kommen, welche vereinzelt der Wandung der Nährkammer ansitzen. Damit aber ist der Anstoss zur Wucherung dieser Zellen gegeben, die sodann zur Bildung einer geschlossenen Epithelkapsel führt.

Bis dahin zeigen die vier Keimzellen keine Bewegungserscheinungen, als die einer allgemeinen Zusammenziehung zu einer einzigen kugelförmigen Masse, sie nehmen die Gleichgewichtsform an, welche auch beliebig abgerissene Stücke einer Eizelle annehmen; ihre Kerne sind geschwunden oder im Schwinden begriffen, und die Zellen sind somit auf dem Wege Cytoden zu werden.

Sobald nun die wuchernden Epithelzellen sich über diesen Cytodenballen ausbreiten, beginnen die amöboiden Bewegungen derselben. Die rasch wachsenden und sich vermehrenden Epithelzellen müssen es sein, welche als Reiz auf das lebendige Protoplasma der Cytoden einwirken und sie zu diesen Bewegungen veranlassen. Alle Erscheinungen sprechen dafür, dass dieselben nicht etwa von innen heraus erfolgen, dass sie nicht das Resultat einer weiteren, inneren Entwicklung der Cytoden sind, sondern dass sie von aussen angeregt werden und zu jeder Zeit stattfinden könnten, sobald diese Anregung einträte.

Der Ruhe- oder Gleichgewichtszustand ist die Kugelgestalt, und zwar keineswegs bloß für eine mit dem lebendigen Centrum des Kerns versehene Zelle, sondern ganz ebenso auch für eine Cytode, d. h. für

ein Protoplaststückchen irgend welcher Herkunft. Den Beweis dafür liefern die im vorigen Abschnitt besprochenen, mechanisch von einem aus dem Ovarium austretenden reifen Ei losgerissenen Protoplaststücke. Sie alle nehmen, ob gross oder klein, die Kugelgestalt an, und so lange sie frei in der Flüssigkeit des Eierstocks schweben, zeigen sie keinerlei Bewegungserscheinungen; der Reiz fehlt, der die Bewegung auslöst!

Umgekehrt fallen die Bewegungen der Cytoden einer Nährkammer stets mit der Wucherung des Epithels zusammen. Noch deutlicher aber zeigt sich die Abhängigkeit der amöboiden Bewegungen von einem äussern Reiz bei den folgenden Beobachtungen.

Im dritten Abschnitt wurde angeführt, dass bei der Bildung einer zweiten Nährkammer diese stets im Anschluss an die erste entsteht, so zwar, dass die Wucherung der Epithelzellen hauptsächlich von der schon halb zusammengeschrumpften Zellkapsel der ersten Nährkammer ausgeht. Dabei kann man nun Zweierlei beobachten: Einmal beginnt die Amöbenbewegung der Nährcytoden nicht gleichzeitig auf ihrer ganzen Oberfläche, sondern immer da zuerst, wo bereits Epithelzellen liegen, während sie sonst unverändert bleibt, und dann werden nicht selten schon Amöbenfortsätze ausgestreckt, ehe noch die Wucherung irgendwie vorgeschritten ist, aber nur auf der Fläche der Cytoden, welche an die Epithelkapsel der ersten Nährkammer anstösst, also nur da, wo eine unmittelbare Berührung zwischen dem Protoplasma der Cytoden und den Epithelzellen stattfindet. Ich habe gesehen, dass in diese alten Epithelzellen Fortsätze hineinwuchsen und sich zu Kugeln abschnürten, während sonst noch nirgends der Process der Auswanderung begonnen hatte (siehe Fig. 20 *Nk'*).

Beweisend für diese Auffassung ist ferner das gelegentliche Verhalten der Nährzellen der Eikammer. In der Regel lösen diese sich langsam und unmerklich auf an dem Orte, wo sie von Anfang an lagen, d. h. innerhalb der Eikammer. In manchen Fällen aber wandern sie aus, und zwar dann, wenn an die Eikammer direct eine Nährkammer anstösst, deren Zellen noch nicht vollständig rückgebildet und geschrumpft sind. Es geschieht dies zu einer Zeit, in welcher der Dotter grossentheils schon gebildet, die Nährzellen demgemäss in voller Rückbildung befindlich sind. Zu dieser Zeit verlieren auch diese Nährzellen der Eikammer ihren Kern und werden Cytoden, und ich habe sie dann mehrmals eingedrungen gesehen mitten in die anstossenden blasigen Epithelzellen der geschrumpften Nährkammer (Fig. 40 *Nz*). Während sie sonst Eiform besitzen, waren sie jetzt unregelmässig,

höckerig, mit stumpfen Fortsätzen nach allen Richtungen hin versehen mit einziger Ausnahme derjenigen Richtung, in welcher keine Epithelzellen lagen, d. h. gegen die Eizelle hin. Die Fortsätze veränderten sich allmählig, und wenn ich auch hier nicht kontinuierlich beobachten und deshalb das Eintreten der Fortsätze in die Epithelzellen nicht direct feststellen konnte, so steht dasselbe doch ausser Zweifel, da dicht neben diesen Fortsätzen zwei grössere Protoplasmakugeln in den Epithelzellen lagen. Während  $4\frac{1}{2}$  Stunden veränderte die Nährzelle in einem Falle fortwährend langsam ihre Gestalt und zog sich schliesslich beim Absterben des Thieres auf die Kugelform zusammen.

Der eben beschriebene Fall war kein normaler, da in Folge schlechter Ernährung des ganzen Thieres das fertige Ei der Eikammer in Zerfall gerathen war, für den Punct aber, der hier belegt werden sollte, ist dies irrelevant, auch habe ich in andern völlig normalen Fällen ebenfalls gesehen, wie die zwei Nährzellen sich zwischen die Epithelzellen der Nährkammer eindrängten (Fig. 10).

Nach alledem würden die amöboiden Bewegungen des Cytodenprotoplasmas von dem Reiz ausgelöst, welchen das Eindringen immer mehr anschwellender und sich vermehrender Epithelzellen zwischen Ovarialscheide und Cytodenoberfläche auf diese letztere ausübt. Dieser Reiz dauert an, so lange noch ein Rest der Cytoden vorhanden ist, weil die Epithelzellen durch die überreiche Nahrungszufuhr so lange auch fortfahren zu wachsen und einen Druck auf die Cytode auszuüben.

Es wäre nun die Frage aufzuwerfen, aus welcher Ursache die Amöbenfortsätze der Nährcytoden gerade in die Epithelzellen hineindringen und nicht etwa zwischen sie. Da indessen diese Zellen sehr bald eine geschlossene Lage bilden, so möchte wohl der Locus minoris resistentiae nicht an den Verkittungsflächen derselben zu suchen sein. Wenn aber weiter gefragt wird, aus welcher Ursache die Fortsätze sich schliesslich vom übrigen Cytodenkörper abschnüren und zu selbstständigen Kugeln zusammenziehen, so können wir zwar überzeugt sein, dass auch dieser Erscheinung einfache mechanische Momente zu Grunde liegen, möchten aber wohl nicht im Stande sein, dieselben anders als mit allgemeinen Ausdrücken, Cohäsion, Gleichgewichtslage u. s. w. anzudeuten, jedenfalls würde die Lösung dieser Frage nur durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen möglich sein.

Einige Zeit nach dem Abschnüren bleiben die Protoplasmakugeln, die ich oben schon als secundäre Nährballen oder Nährcytoden be-

zeichnete, unverändert, dann treten leise Form- und Mischungsveränderungen ein, welche mit völliger Auflösung der Kugeln enden. Ist dies nun eine Art von Verdauungsprocess, eingeleitet von der Epithelzelle, in deren Innerem er sich abspielt, oder ist die Epithelzelle nur der zufällige Ort; an welchem die aus innern Gründen erfolgende Auflösung der secundären Cytoden vor sich geht?

Ich glaube das Letztere. Es scheint mir keine Thatsache dafür zu sprechen, dass eine Verflüssigung und Resorption festen Protoplasmas nur in den Epithelzellen des Ovariums vor sich gehen könne, wohl aber scheinen mir zwei Umstände die Annahme zu rechtfertigen, dass das Protoplasma auf einer gewissen Entwicklungsstufe sich an jeder Stelle des Ovariums aufzulösen geneigt ist. Diese sind: das Verhalten der Nährzellen in der Eikammer und die Volumabnahme der Keimzellen im Beginn der Nährkammerbildung, ehe noch eine Epithelkapsel vorhanden ist. In beiden Fällen löst sich das Protoplasma, ohne dass irgend äussere Agentien besonderer chemischer Natur auf dasselbe einwirkten. Man darf geradezu behaupten, dass solche Agentien nicht vorhanden sind, denn wären sie es, so müsste auch die Eizelle selbst, welche ja mitten zwischen den Nährzellen liegt, angegriffen und aufgelöst werden. Nährzellen und Eizelle sind von derselben minimalen Menge einer vorauszusetzenden Parenchymflüssigkeit umgeben. Mit dem Mikroskop ist dieselbe zwar nicht als besondere Schicht zu erkennen, wohl aber muss sie als eine osmotische Strömung zwischen Blut einerseits und Zellenoberfläche andererseits angenommen werden.

Ich betrachte deshalb die Epithelzellen der Nährkammer nicht als besondere Resorptions- oder Verdauungsorgane in dem vorhin angegebenen Sinn, sondern lediglich als zufällig sich darbietende günstige Orte für den Auflösungsprocess. Der Process wird nicht von ihnen eingeleitet, denn er hatte schon begonnen, ehe secundäre Cytoden in die Epithelzellen eingewandert waren, und zwar an den primären Cytoden; wohl aber darf man vermuthen, dass die Resorption durch Bildung secundärer Cytoden bedeutend beschleunigt wird. Muss doch die Auflösungsgeschwindigkeit wesentlich vom Verhältniss der Oberfläche zum Volum des aufzulösenden Protoplasmaaballens abhängen. Durch die Bildung secundärer Cytoden aber wird eine einzige grosse Protoplasmaugel in zahlreiche kleine zerlegt. Darin mag der Vortheil des ganzen, zuerst so seltsam erscheinenden Vorganges liegen.

Untersuchungen, welche sich speciell auf diese physiologischen

Vorgänge bei der Ernährung des Eies richteten, würden gewiss noch weit bessere Anhaltspunkte für die vorgebrachte Ansicht ergeben. Ich selbst war noch zu sehr mit dem Groben und der Feststellung des rein Morphologischen in Anspruch genommen, als dass ich meine Aufmerksamkeit auf die feineren Einzelheiten des physiologischen Vorganges hätte richten können. Soviel aber konnte ich wenigstens feststellen, dass die secundären Cytoden einige Zeit nach ihrem Eindringen in die Epithelzellen sich gegen Reagentien anders verhalten als die grossen primären Cytoden; während diese Letzteren von Salzsäure von 4 per Mill dunkler werden, lösen sich die Ersteren sehr bald völlig auf.

Complicirte moleculare Vorgänge müssen die Auflösung des Protoplasmas und später wieder seine Rückverwandlung in den festweichen Zustand begleiten; wir wissen nichts über sie.

Fasse ich die Ergebnisse dieses Abschnitts zusammen, so müsste nach ihnen die Erscheinung der Nährzellen im Allgemeinen und der Nährzellen in einer eigenen Kammer im Besondern darauf zurückgeführt werden, dass die Eizelle hier eine Grösse erreichen und ein Material von Protoplasma in sich anhäufen soll, wie sie es durch Assimilation aus dem Blute zu thun nicht im Stande ist. Sie wird aber dazu befähigt, wenn ihr fertiges Protoplasma in gelöstem Zustande zugeführt wird, und dies geschieht durch Auflösung der Nährzellen.

Die Ursache dieser Auflösung wurde darin gefunden, dass alle Keimzellen (auch die spätere Eizelle) nicht auf dem Maximum ihres Eigenwachsthums stehen bleiben können, sondern entweder durch Aufsaugung fertigen Zellmaterials weiter wachsen (secundäres Wachstum), oder aber sich zurückbilden und auflösen.

Diese Rückbildung, welche auf den Verhältnissen des intracellulären Stoffwechsels beruhen muss, giebt sodann den Anstoss zur Bildung einer Epithelkapsel, indem das aufgelöste Protoplasma nicht nur der ferner liegenden Eikammer, sondern zuerst den unmittelbar von ihm umspülten Epithelzellen zu Gute kommt. Diese Zellen wachsen, vermehren sich und bilden eine geschlossene Kapsel um die zu Nährcytoden veränderten Keimzellen. Der Druck, welchen ihr schwellender Körper auf die Nährcytoden ausübt, bildet einen Reiz, der von den Cytoden durch amöboide Bewegungen, durch Aussenden kolbiger Fortsätze erwidert wird.

Dass diese in die Epithelzellen eindringen, beruht wohl darauf, dass kein anderer Raum vorhanden ist in den sie leichter eindringen könnten, dass sie sich aber vom Mutterkörper abschnüren, muss auf den Eigenschaften des Protoplasmas beruhen und kann vorläufig nicht näher analysirt werden.

Die sodann folgende Auflösung dieser secundären Nährcytoden aber beruht nicht auf einer besondern verdauenden Thätigkeit der Epithelzellen, sondern ist nur die Fortsetzung des bereits vorher eingeleiteten Auflösungsprocesses, der aber durch die Vertheilung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Nährkammer in zahlreiche kleine Ballen wesentlich beschleunigt wird.

In letzter Instanz beruht die Nothwendigkeit einer derartigen complicirten Nahrungszufuhr darauf, dass das Winterei von *Leptodora* nicht nur an Volumen das Sommerei übertrifft, sondern auch eine bedeutend grössere Menge von Protoplasma enthält. Die Nothwendigkeit einer so bedeutenden Menge von Protoplasma aber ist einerseits durch die Menge des von diesem auszuschheidenden Dotters bedingt, andererseits aber auch durch die relativ massive Schale, welche, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, hier lediglich vom Ei selbst gebildet wird.

#### 6. Der Austritt des Eies und die Bildung der Eischale.

Ich habe schon in meiner früheren Abhandlung über *Leptodora* in Uebereinstimmung mit P. E. MÜLLER das Austreten der reifen Eier in den Brutraum beschrieben<sup>1)</sup>. Ich füge jetzt noch hinzu, dass der flüssige Strom des von zäher Protoplasmarinde zusammengehaltenen Dotters nicht nur zwischen Keimstock und Ovarialscheide sich durchquetscht, sondern dass er mitten durch den Keimstock hindurchgeht, so dass die beiden Säulen der Keimgruppen durch ihn auseinander gedrängt werden (Fig. 48). Daher kommt es auch, dass man nicht selten eine klaffende Spalte zwischen den beiden Keimsäulen findet (Fig. 24 *sp*), die sich einige Zeit nach dem Durchtritt der Eier entweder schliesst oder durch blasige Epithelzellen ausfüllt, ganz ähnlich denjenigen, welche die Wand der Nährkammern bilden. Die beiden Abbildungen, welche MÜLLER von diesem Vorgange giebt, sind nicht genau (Tab. VI, Fig. 47 u. 48). Niemals behalten die Wintereier so ihre Form bei, wenn sie durch den Keimstock und den Oviduct hindurch gleiten. MÜLLER giebt ihnen auch hier seine »gelatinöse Schale« als breite, weisse Umhüllungsschicht bei. Gerade aber bei dem Ueberströmen der Eier kann man sich am besten überzeugen, dass die vermeintliche Schale nichts Anderes ist, als das Protoplasma des Eies, denn in diesem Moment wird die Masse des Eies ungemein in die Länge gezogen und ausgedehnt, und dem entsprechend verdünnt sich auch die protoplasmatische Rinde so erheblich, dass sie nicht mehr als ein schalenähnlicher

1) a. a. O. p. 402.

breiter Rand erscheint, sondern als eine ganz dünne, homogene Schicht, in die sich die Dotterkugeln mehr oder minder hineindrängen (Fig. 48).

Auch der Oviduct ist bei MÜLLER nicht richtig gezeichnet, weder was seine Gestalt, noch was seine Mündung betrifft. Niemals ist derselbe während des Durchgleitens von Eiern ein so dünner Strang wie in Fig. 48 dicht vor dem austretenden Ei, sondern er erweitert sich ganz ungemein und mündet unmittelbar hinter dem zweiten Abdominalsegment, so dass der Rand der Schale des Thieres gerade noch über ihn weggreifen kann. Bei MÜLLER reicht die Schale in beiden Abbildungen nur bis zur Hälfte des zweiten Segments nach hinten, und in Fig. 47 ist es direct dargestellt, wie ein Sommeri ins Wasser entleert wird, statt in den Brutraum!

Doch will ich dem trefflichen Forscher damit keinen Vorwurf machen! Wer hätte jemals ein Thema vollständig erschöpft oder jeden Irrthum vermieden? Und derartige Irrthümer konnten ihm um so leichter mit unterlaufen, als er nicht nur seine Zeichnungen in allzu minutiösem Massstab ausführte, sondern auch offenbar mit viel zu schwacher Vergrößerung arbeitete.

In Bezug auf die Beziehung der Eier zum Brutraum habe ich übrigens selbst früher Ansichten ausgesprochen, die ich später als irrig erkannte. Ich fand nämlich bei allen untersuchten Individuen die Schale frei vom Körper abstehend, wie dies auch MÜLLER drei Mal so abbildet. Natürlich lag die Frage nahe, wie denn die Eier in dem Schalenraum vor dem Herausfallen bewahrt bleiben könnten, und ich glaubte sie durch »helle, feine Fäden« befestigt gesehen zu haben. Dies war ein Irrthum, die Fäden waren feine Falten, die Eier liegen frei im Brutraum, und dieser ist, wie bei allen andern Daphniden, so auch bei *Leptodora* hermetisch geschlossen.

Wenn man die Schale fast immer frei abstehend findet, so liegt das nur an den heftigen Bewegungen, welche die Thiere auf dem Objectträger ausführen, um sich zu befreien. Bringt man sie recht schonend nur in wenig Wasser, so dass sie durch Adhäsion am Glase an heftigen Bewegungen gehindert werden, so sieht man, dass die Schalenränder ganz genau der Oberfläche des Rückens angepasst sind und dass ausserdem noch der Rand der Schale in der Mittellinie sich in Gestalt einer Falte nach vorn umschlägt. Diese Falte oder Klappe (Fig. 23 *Kl*), welche ich auch früher schon gesehen hatte, ohne aber ihre Bedeutung zu verstehen, spielt genau dieselbe Rolle, wie die zipfelförmigen Fortsätze des Rückens, welche bei *Daphnia* den Brutraum hinten verschliessen. Mit ihrer Fläche liegt dieselbe genau der Haut des Rückens auf, klebt ihr sogar (lediglich durch Adhäsion) ziemlich fest an und

rutscht bei nicht allzu starken Bewegungen des Thieres vor und zurtück, als ob sie in Schienen liefe (Fig. 23 *Kl*). Es existirt also auch hier, wie bei den andern Daphniden, eine besondere Verschlussvorrichtung des Brutraums.

Noch in zwei andern Puncten kann ich meine früheren Angaben vervollständigen.

Ich gab an, dass »der Oviduct sich an der Spitze des Ovariums anheftet, ganz in der Nachbarschaft der Keimscheibe«, und ferner, dass an dieser Stelle die Eierstöcke »durch Chitinbänder und durch Verwachsung mit dem Fettkörper fixirt« sind, so dass sie »einem Druck, der von den benachbarten Muskeln auf sie ausgeübt wird, nicht erheblich ausweichen können, so veränderlich auch sonst die Lage ihres freien Endes ist«.

Dies ist vollkommen richtig, und die ganze Einrichtung hat für das Austreten der Eier die grösste Bedeutung. Ich kann jetzt noch hinzufügen, welcher Art die Verwachsung des Oviducts mit dem Fettkörper (dem pericuteralen Rohr) ist. Der Fettkörper, der sonst als ein einziges breites, scharfrandiges Blatt neben dem Magen herzieht, weicht an dieser Stelle in zwei Blätter auseinander und bildet dadurch einen Ring grosser, polyedrischer, blasser und gänzlich fettloser Zellen, der einerseits mit der Ovarialscheide verwachsen ist, andererseits aber direct sich unter plötzlicher, starker Verdünnung in den Oviduct fortsetzt (Fig. 21). Dieser Ring — ich bezeichne ihn als Ovarialmund (*Ovm*) — ist in der Regel geschlossen und erscheint dann in Gestalt zweier wulstiger Lippen, die eine feine Längsspalte begrenzen, oft aber habe ich ihn auch geöffnet gefunden und dann ist er mehr oder weniger eiförmig bis kreisförmig (Fig. 24).

Es sei hier gleich seine Beziehung zum Keimlager erwähnt. Dieses erscheint hier — wie ich schon früher angab — in Gestalt einer ziemlich dünnen und ganz scharf begrenzten Scheibe (Keimscheibe) und liegt »in der umgeschlagenen Spitze des Ovariums« und, wie ich jetzt hinzufügen möchte: mehr oder weniger entfernt vom Keimstock, d. h. dem Theil des Ovariums, welcher bereits Keimzellen enthält. Es liegt in der medianen Wand des Ovarialmundes (Fig. 24 *Ks*). Diese Keimscheibe verändert nicht nur ihre Gestalt, wie ich früher beobachtet hatte, wird »bald oval, bald kreisrund, bald aber unregelmässig gestaltet mit buchtigen Rändern«, sondern auch die Kerne in ihrem Innern können den Platz verändern.

Ich habe einmal gesehen, und zwar am lebenden Thier, wie diese Kerne sich in lebhafter Bewegung gleichsam tanzend in Kreisen umeinander bewegten. Die Lippen des Ovarialmundes waren halb geöffnet

und man sah im Innern der gegenüberliegenden Wand derselben diese wirbelnden Bewegungen einige Minuten anhalten, dann schwächer werden und völlig aufhören. Die Bewegungen schienen veranlasst zu sein durch krampfhaftes Zuckungen der kleinen Muskelbündel, welche sich an dieser Stelle dem Ovarium anheften, sie erfolgten nicht gleichmässig anhaltend, sondern rhythmisch; indirect waren sie wohl durch den Druck des Deckgläschens hervorgerufen. Jedenfalls aber sind sie ein eclatanter Beweis, dass das Protoplasma dieser Keimscheibe vollkommen flüssig ist und noch durchaus nicht zu Zellenleibern um die Kerne herum verdichtet; es ist die denkbar einfachste und ursprünglichste Form eines Keimlagers.

Ein weiterer kleiner Zusatz zu meinen früheren Angaben betrifft die Mündung des Oviducts nach aussen. Diese ist nämlich mit einem kleinen Kranz strahlig gestellter Muskelfäden umgeben und kann in Form einer niedrigen Papille sich über die Haut erheben (Fig. 23). Dies mag insofern von Bedeutung sein, als beim Manne der Ausführungsgang des Hodens durch ganz ähnlich angeordnete Muskeln in Form einer kegelförmigen, kurzen Papille über die Haut hervortreten kann. Ohne solche Vorragungen würde eine Begattung wohl unmöglich sein. Dass dieselbe aber in der Weise stattfindet, dass Samen in den Oviduct des Weibchens gelangt, soll später genauer dargelegt werden.

Ich kehre zu den weiteren Schicksalen der Wintereier zurück, welche aus dem Ovarium in den Eileiter gelangt sind. Sie treten sodann in den Brutraum über, der durch die den Körper fest anschliessende Schale gebildet wird. Hier zieht sich die Eimasse langsam zusammen und nimmt schliesslich, frei schwebend in der Flüssigkeit des Brutraums, die Gleichgewichtslage, d. h. die Kugelgestalt an. Alsdann aber erhärtet die oberflächlichste Schicht der dicken Protoplasmarinde und bildet eine  $3\mu$  dicke, aus zwei etwa gleich dicken Lagen bestehende derbe und feste Schale (Fig. 13 A u. B), die einzige Hülle, welche das Ei vor der Einwirkung winterlichen Klimas schützt. Nachdem dieselbe gebildet ist, werden die völlig farblosen, wasserklaren und im Wasser nahezu unsichtbaren Eier ins Wasser abgesetzt und sinken sofort unter, es sei denn, sie wären durch einen Zufall mit Luft in Berührung gekommen. In diesem Fall schwimmen sie auf der Oberfläche und können nur dadurch zum Sinken gebracht werden, dass man sie untertaucht und so mit Wasser die ihnen adhärende Luftschicht abspült. Auch die Sommereier der *Leptodora* bilden eine cuticulare Schale; dieselbe ist aber so dünn, dass sie ein genaues Messen nicht mehr zulässt, ihre Dicke mag etwa 0,0005 Mm. betragen.

Ich glaube, dass die Wintereier das Austrocknen vertragen. Ein Winterei, welches bis zum December in Wasser, dann aber während sechs Wochen in einem trocknen Glasschälchen im Zimmer aufbewahrt wurde, zeigte sich nach dem Anfeuchten mit Wasser in seiner Gestalt, wie auch in seinem Inhalt völlig unverändert; ein Embryo hat sich allerdings bis jetzt noch nicht aus ihm entwickelt.

Ob im Freien die Eier an den Strand gespült werden und dort im Schlamm überwintern, oder ob sie bis zu einer gewissen Tiefe unter-sinken und dort schwebend den Winter über ausdauern, weiss ich nicht. Die weite Verbreitung der Art macht es aber wahrscheinlich, dass auch der erste Fall vorkommt, da auf andere Weise eine Verschleppung von einem See in den andern nicht geschehen könnte.

Einige Zeit nach der Ablage der Eier geht noch eine Veränderung mit ihnen vor, die ich nicht ganz unerwähnt lassen kann. Während nämlich Eier acht Tage nach dem Ablegen noch eine breite Zone jenes hellen, homogenen Protoplasmas unter der durchsichtigen, farblosen Schale zeigten, fehlte diese Zone vollständig bei Eiern, welche schon vier Wochen im Wasser gelegen hatten. Hier waren die grossen, unregelmässigen Dotterballen bis dicht unter die Schale herangetreten oder waren doch nur durch eine Schicht kleinerer Dotterballen und Körnchen von ihr getrennt (Fig. 15). Das homogene Protoplasma hatte sich also gleichmässig mit den übrigen Dotterelementen gemischt, nachdem es seine einstweilige Aufgabe, die Schale zu bilden, erfüllt hatte. Ohne allen Zweifel wird im Frühjahr dasselbe sich wieder an der Oberfläche sammeln, wie ja bei allen Crustaceen mit Deutoplasma das Protoplasma im Beginn der embryonalen Entwicklung die Rindenschicht des Eies bildet. Dass dasselbe sich aber während des Winters zwischen die andern Elemente des Dotters zurückzieht, darf vielleicht auch als eine Schutz Einrichtung aufgefasst werden.

So wird also die Hülle des Wintereies bei *Leptodora* lediglich vom Ei selbst gebildet, ganz so, wie dies für die Sommereier der Daphniden schon lange bekannt ist. Morphologisch ist sie nichts anderes als eine Zellmembran, ihre Zusammensetzung aber aus zwei Schichten bietet insofern besonderes Interesse dar, als sie der erste Schritt zu den viel weiter gehenden Schalendifferenzirungen ist, wie ich sie später von einigen andern Daphniden beschreiben werde und wie sie kürzlich CLAUS für *Argulus* nachgewiesen hat<sup>1)</sup>. Die Eier von *Argulus* besitzen

1) Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Diese Zeitschr. Bd. XXV. p. 217 (1875).

- eine doppelte Schale, von denen auch die äussere nicht von aussen hinzukommt, sondern vom Ei selbst gebildet wird, trotzdem dieselbe auffallend dick und von sehr ungewöhnlichen physikalischen Eigenschaften ist.

### Erklärung der Abbildungen.

Wo es nicht ausdrücklich anders angegeben ist, sind die Zeichnungen nach dem lebenden Thier entworfen, und zwar mit dem Zeichenapparat.

Folgende Bezeichnungen haben auf allen Figuren dieselbe Bedeutung :

- Ks* = Keimscheibe,  
*Kst* = Keimstock,  
*Nk* = Nährkammer,  
*Eik* = Eikammer,  
*Os* = Ovarialscheide,  
*Ep* = Epithelzellen,  
*Nz* = Nährzelle,  
*Kz* = Keimzelle,  
*Sb* = secundärer Nährballen,  
*P* = Protoplasma }  
*D* = Deutoplasma } des Eies,  
*Od* = Oviduct,  
*Ovm* = Ovarialmund.

#### Tafel V.

Fig. 4. Linker Eierstock; von fünf Eikammern (*Eik*) sind nur zwei und ein Stück der dritten gezeichnet; die erste (*Nk*) ist im ersten Stadium der Umwandlung in eine Nährkammer begriffen; Grenzlinien ihrer Nährzellen kaum erkennbar, ebenso die blasigen Kerne; Ovarialscheide (*Os*) abgehoben, Epithel (*Ep*) im Beginn der Wucherung. HARTNACK 2/VII.

Fig. 4A. Dieselbe Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure. Ovarialscheide (*Os*) mit den Epithelzellen deutlich, von welchen eine (*Ep*) in eine entsprechende Vertiefung der Nährzelle passt. Die drei hellen Kerne (*k*) bei schwacher, der dunkle (*k'''*) bei starker Essigsäurewirkung gezeichnet.

Fig. 4B. Kerne einer um Weniges jüngeren Nährkammer bei schwacher Essigsäurewirkung; *k'* zeigt noch den doppelten Contour der Kernmembran, der bei *k''* schon fehlt; *n*, Rest des Nucleolus.

Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 2A. Eine etwas weiter vorgeschrittene Nährkammer. Grenzlinien der Nährzellen nur an einer Stelle noch erkennbar (*x*), Protoplasma gleichmässig granulirt; die Umwachsung durch helle, blasige Epithelzellen beinahe vollständig, doch liegt an mehreren Stellen — so bei *a* — das Protoplasma der Nährzellen noch unmittelbar unter der cuticularen Ovarialscheide. *kz* eine einzelne Keimzelle des Keimstocks, wie sie nur sehr selten vorkommt, sonst stets Keimzellgruppen (*kgr*).

Fig. 2B. Dieselbe Nährkammer nach Essigsäurezusatz und Anwendung geringen Druckes. Nährzellen (*Nz*) noch völlig gesondert, aber stark ineinander geschoben, keine Kernreste mehr sichtbar. Vergrösserung HARTNACK 2/VII.

Fig. 3. Dasselbe Stadium einer Nährkammer nach Einwirkung von Essigsäure.

A, ventrale,

B, dorsale Ansicht.

Die vier Nährzellen stark ineinandergeschoben, jede mit Nucleolusrest. Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

n, ein Nucleolusrest bei HARTNACK 2/VII.

Fig. 4. Eine Nährkammer des gleichen Stadiums, deren Inhalt ausser den gewöhnlichen vier grossen Keimzellen, deren noch vier kleine enthält, die vom Keimstock her in die Nährkammerbildung herbeigezogen wurden.

Die Lage der Nährkammer in Fig. 3 u. 4, wie in den übrigen Figuren, d. h. Eikammern nach oben, Keimstock nach unten gerichtet.

Fig. 5A. Eine Nährkammer nach völliger Verschmelzung der Nährcytoden, im Beginn der Bildung von kolbigen Fortsätzen des Protoplasmas, welche hier von oben gesehen als vier Kugeln erscheinen. Die Epithelkapsel ist nur bei *x* noch nicht geschlossen, doch ist dieselbe auf der Oberfläche weggelassen und nur an den Seiten eingezeichnet (*Ep*).

Fig. 5B. Dieselbe Nährkammer zwei Stunden später. Kolbige Vorsprünge des Nährballens bedeutend verändert, bei *b* ein solcher in Profilsicht zwischen (oder in?) die Epithelzellen eingezwängt. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 5C. Von derselben Nährkammer eine halbe Stunde später:

*a'*, ein Protoplasmafortsatz, die Wand einer Epithelzelle einstülpend. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

*a''*, dieselbe Epithelzelle  $1\frac{1}{2}$  Stunden später, der Protoplasmaaball liegt im Innern der Zelle.

*b'*, der Fortsatz *b* von Fig. 5B 2 Stunden später, liegt als Kugel im Innern einer Epithelzelle,

*b''*, dieselbe Epithelzelle nach Einwirkung von Essigsäure.

Fig. 6. Eine Nährkammer auf der Höhe des zweiten Stadiums. Wandung der Epithelzellen, den Nährballen völlig einschliessend. Eine Menge von secundären Nährballen im Innern der Epithelzellen, theils dunkel granulirt und rein kugelförmig, theils verzogen zu unregelmässigen Formen, theils schon ganz blass und nahe der völligen Auflösung.

A, Flächenansicht,

B, optischer Querschnitt.

Nur wenige Epithelzellen sind leer (ohne Secundärballen), alle bereits stark in centripetaler Richtung angeschwollen, bei *x* wird die Wand durch Verschiebung der Zellen beim Wachsthum doppelschichtig.

*a*, die grösste der Epithelzellen, etwas unterhalb der optischen Querschnittsebene gelegen. Vergrößerung von A u. B HARTNACK 2/VII.

Fig. 6C. Ein einzelner Secundärballen in amöboider Bewegung:

*a* um 10 Uhr 15 Min.

*a'* » 10 » 40 »

*a''* » 10 » 55 »

*a'''* » 11 » 6 »

*a''''* » 11 » 30 »

Während der Bewegungen hat sich eine helle, homogene Randzone gebildet, welche vorher fehlte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 7. Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. Die Epithelzellen, auf das Maximum angeschwollen, erfüllen den ganzen Raum der Nährkammer, der primäre Nährballen ist ganz verschwunden, in der grössten der Epithelzellen (Durchmesser  $99\ \mu$ ) liegt noch ein Secundärballen, der aber auch der Auflösung nahe ist. In Zelle *a* und *a'* die letzten Reste von Secundärballen zu erkennen, in allen andern völlig homogener Inhalt. Ausser der oberflächlichen Lage sind auch einige der tiefer liegenden Zellen angegeben. Vergr. HARTNACK 3/VII.

Fig. 8. Nährkammer am Anfang des dritten Stadiums (der Schrumpfung). Epithelzellen mit wasserklarem Inhalt, bedeutend geschrumpft, trotzdem in zweien noch verspätelte Secundärballen liegen. Von den zwei Eikam-

mern sieht man ein Stück der ersten (*Eik*) mit den beiden proximalen Nährzellen (*Nz*, *Nz'*) und einem Stück der Eizelle (*Eiz*); *D*, Deutoplasma (Dotter), *P*, Protoplasma derselben. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

Fig. 8A. Eine Nährzelle in sehr geschrumpftem Zustand, nahe der völligen Auflösung.

Fig. 9. Nährkammer (*Nk*) am Ende des zweiten Stadiums. Alle Epithelzellen noch prall mit homogener Flüssigkeit gefüllt, nur in einer noch sieben Secundärballen. Optischer Querschnitt, zum Theil mussten aber auch tiefer liegende Linien eingezeichnet werden. *Nz'* die erste Nährzelle der anstossenden Eikammer. Thier sterbend.

*a'*, der Ballen *a* eine halbe Stunde später; zwei grössere Körner und ein heller centraler Fleck (Vacuole?) haben sich gebildet,

*a''*, derselbe Ballen eine Stunde später,

*a'''*, derselbe nach  $\frac{5}{4}$  Stunden (Herz des Thieres noch schlagend),

*b*, einer der andern Ballen, von dem sich eine Membran abgehoben hat.

#### Tafel VI.

Fig. 40. Eine Nährkammer am Ende des zweiten Stadiums. In der angrenzenden Eikammer ein beinahe völlig reifes Ei, dessen Protoplasmarinde (*P*) sich scharf vom Dotter (*D*) absetzt. Die beiden proximalen Nährzellen der Eikammer (*Nz*) sind aus dieser in die Nährkammer übergetreten als granulirte Kugeln ohne erkennbare Kerne. Sie sind eingebettet in dem Rest des Nährballens (*Nb*), der sich noch im Centrum der Nährkammer befindet und in welchen die Epithelzellen (*Ep*) rundlich vorspringen. Auch die oberflächliche Lage der stark geschwellten Epithelzellen ist grossentheils eingezeichnet, bei dreien auch ihre Kerne (*k*) angegeben, die indessen erst nach Zusatz von Essigsäure hervortreten. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 41. Linkes Ovarium eines am 5. October eingefangenen Thieres, welches an diesem Tage noch eine Eikammer mit Keimgruppe, sodann eine Nährkammer am Ende des ersten Stadiums enthalten hatte. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

*A*, das Ovarium am 8. October. Die Nährkammer (*Nk*) ist bis auf einen Ring blasiger Epithelzellen zusammengeschrumpft, die Eikammer aber befindet sich nun auch im Beginn der Umwandlung zu einer Nährkammer (*Nk''*), die vier Keimzellen erscheinen granulirt, ihre Kerne (*n*, *n'*) geschrumpft, ihr Contour wellig, den Anfang der Contractionen anzeigend, welche die Verschiebung und Zusammenballung der Keimzellen herbeiführen. In eine der Epithelzellen ist bereits ein Secundärballen (*Sb*) eingetreten; *ep*, vereinzelt Epithelzellen. Thier matt.

*B*, dasselbe Ovarium (aber von der andern Seite gesehen!) am 9. October. Die Keimzellen der Nährkammer II stark gegeneinander verschoben, ihre Kerne klein, oberflächlich gelegen. Der Rest der Nährkammer I tritt in dieser Ansicht stärker hervor; *f*, Fortsatz, den das Protoplasma der einen Zelle der zweiten Nährkammer in die angrenzende Epithelzelle der ersten entsendet.

Fig. 42. Ovarium eines frisch eingefangenen Thieres, nur aus Keimstock und einer Nährkammer bestehend. Letztere am Ende des zweiten Stadiums, centraler Nährballen bereits völlig geschwunden, in einigen der Epithelzellen noch Secundärballen auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 43. Ein bereits mit Schale versehenes Wintereiaus dem Brutraum. *S*, Schale, *P*, Protoplasmarinde, *D*, Dotter.

*A*, ein Stück des unverletzten Eies, optischer Querschnitt.

*B*, dasselbe Ei nach Behandlung mit Osmiumsäure zerrissen. Schale deutlich zweischichtig. *N*, Nischen in der Rinde für die Dotterkugeln. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 44. Ein fertiges, mit Schale versehenes Wintereia nach Behandlung mit Osmiumsäure von 0,2 Proc. *P*, protoplasmatische Rinde, bei *a* in Flächenansicht, bei *b* in Profil; die Körner darin gelblich, die Grundsubstanz farblos. *N*, Nischen,

aus denen die Fettkugeln *F* herausgefallen; diese grünlich-schwarz; *N'*, ebensolche kleinere Nischen von der Fläche gesehen. Vergrößerung HARTNACK 3/VIII.

Fig. 15. Ein Winterei, welches vier Wochen im Wasser gelegen hat. Die grossen Dotterballen (*D*) reichen bis nahe unter die Schale, die Protoplasmaschicht ist verschwunden und durch kleine Dotterballen und -körnchen ersetzt. Optischer Querschnitt. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 16. Ovarium eines Weibchens, welches zwei Tage früher noch fünf ganz gleiche Eikammern gehabt hatte. Jetzt sind noch vier vorhanden, indem die erste sich zur Nährkammer (*Nk*, optischer Querschnitt) umgewandelt hat. Dieselbe befindet sich am Ende des ersten Stadiums, die vier Eikammern ebenfalls noch in ersten Stadium.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17A. Rechtes Ovarium eines frisch gefangenen Weibchens am 30. October. Drei Eikammern (*Eik'*, *Eik''*, *Eik'''*), in jeder eine schon bedeutend gewachsene Eizelle (*Ei'*, *Ei''*, *Ei'''*), in welcher die Dotterbildung in vollem Gange. Das Keimbläschen (*K*) liegt auf der Oberfläche des Dotters. Zwei Nährkammern (*Nk'*, *Nk''*), beide ausnahmsweise auf gleichem Stadium und durch eine Eikammer getrennt. Die drei Nährzellen jeder Eikammer schon sehr reducirt.

Bei HARTNACK 3/IV aus freier Hand gezeichnet.

Fig. 17B. Dasselbe Ovarium fünf Tage später (4. November). Die Nährkammern zu einem Ring blasiger Zellen geschrumpft, die Eier legereif, zwei (*Ei'''* u. *Ei''*) zeigen bereits die Gestaltveränderungen, die sie beim Austreten annehmen und die hier durch den Druck des Deckglases hervorgerufen sind.

Die Figuren 16, 17A u. B sind halbschematisch, d. h. zwar direct nach der Natur skizzirt, aber nicht in allen Einzelheiten durchaus dem Original entsprechend.

Fig. 18. Reife Wintereier im Moment des Austretens in den Brutraum. Das erste (*Ei'*) zwingt sich mit seinem mittleren Theil zwischen den Keimsäulen des Keimstocks durch (*Kst*), während sein vorderster Theil bereits weit in den Oviduct (*Od*) vorragt. *O*, Oeffnung des Oviducts, *F*, Fettkörperstrang, der in Verbindung mit Muskeln (*M*) den Eierstock fixirt und der während des Austritts der Eier bedeutend angespannt erscheint. Bei *x* sieht man deutlich, wie er continuirlich in die Wand des Oviducts übergeht. *Ks*, Keimscheibe in der Tiefe gelegen. Das zweite Ei ebenfalls bereits bedeutend vorgeschoben und unter dem Druck der Muskeln sanduhrförmig geworden; scharfe Trennung von Protoplasma (*P*) und Deutoplasma (*D*). *H*, Haut des Genitalsegments. Vergrößerung HARTNACK 2/VII.

#### Tafel VII.

Fig. 19. Das ganze Ovarium eines Weibchens, welches kurz zuvor reife Eier in den Brutraum entleert hatte. Durch irgend einen zufälligen Stoss oder Druck ist ein Ei während des Austretens zerrissen und die zurückgebliebenen Reste liegen theils im Oviduct, theils in einem weiten Hohlraum (*H*) zwischen den Keimsäulen des Keimstocks. Es sind Protoplasmastücke sehr verschiedener Grösse (bis 0,128 Mm.), alle kuglig und fein granulirt (*P*, *P'*, *P''*), und zerfallener Dotter, eine dunkelkörnige bräunlich-gelbe Masse (*D*), zum Theil auch mit Protoplasmaclumpen gemengt (*DP*). Die Keimzellen der beiden Keimsäulen sehr ungleich gross. Nur die in der Tiefe liegende Lippe des Ovarialmundes (*Ovm*) ist in ihrer ganzen Breite gezeichnet, die obere (*Ovm'*) nur als feine Linie angegeben. Mehrere Protoplasma-ballen, welche in der Tiefe der Ovarialhöhle lagen, sind weggelassen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 20. Theil eines Ovarium mit zwei Nährkammern, von denen die erste (*Nk'*) in Stadium 3, die zweite (*Nk''*) in Stadium 4. Trotzdem die Zellgrenzen in Nährkammer 2 noch völlig deutlich, hat doch schon die Auswanderung des Protoplasma begonnen, und zwar in die Epithelzellen der anstossenden ersten Nährkammer, in welchen zwei frisch eingetretene Secundärballen und zwei in Auflösung begriffene. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig. 21. Keimstock eines Ovariums mit dem Ansatz des Oviducts, um die Verbindung des Letzteren mit dem Fettkörper (*F*) zu zeigen. Die Zellen des Fett-

körpers bilden die Lippen des Ovarialmundes (*Ovm* u. *Ovm'*), die cuticulare Hülle des Fettkörpers setzt sich direct in die Wand des Oviducts fort. *Ch*, chitinisirte feine Fäden zur Fixation des Eileiters an der Haut.

Fig. 22. Das rechte Ovarium eines während des Eiaustritts verletzten (gequetschten?) Thieres, Ei theils in der Höhle des Keimstocks, theils im Oviduct zurückgeblieben. Letzterer prall gefüllt mit grossen, blassen, völlig homogenen Dotterkugeln, stellenweise auch feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (bei *a*); dieselbe auch im Grunde des Ovarialeingangs (*a'*), daneben feinkörnige Protoplasma-kugeln (*P*), die Keimsäulen des Keimstocks noch durch eine enge Spalte getrennt, durch welche das Ei austrat, und im Grunde des Keimstocks feinkörnige, gelbliche Zerfallmasse (*a''*). Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 23. Die weibliche Geschlechtspapille (*P*), durch Vorstülpung des Oviducts (*Od*) gebildet, in Profilsicht. Vergrößerung HARTNACK 3/IV.

Fig. 24. Keimstock und Ovarialmund (*Ovm*), letzterer aus grossen Zellen des Fettkörpers gebildet; in denselben eingebettet: die Keimscheibe (*Ks*), aus freiem Protoplasma mit zahlreichen, frei in demselben schwimmenden Kernen bestehend. Dieselbe ist hier in der Ovariallippe auf der Kante stehend zu sehen, biegt sich aber von da ab in die Tiefe so, dass mehr von der Fläche sich darstellt. *K*, Kern einer Fettkörperzelle der Ovariallippe; *sp*, Spalte zwischen den Keimsäulen des Keimstocks.

Fig. 25. Rechte Niere (Schalendrüse) einer Leptodorenlarve (Wintergeneration). Die Schale (*S*) beginnt als Hautfalte hervorzuwachsen und innerhalb der Duplicatur zieht sich die Hypodermis (*Hy*) zu feinen Fäden aus, den später chitinisirenden »Stützfasern« der Schale. Eben solche Fäden spannen sich auch zwischen der Hypodermis und den Drüsenschläuchen der Niere. *lo*, laterales Ohr der Drüse, viele dunkle, feine Körnchen in der Umgebung der Zellkerne aufweisend, *Vg*, Verbindungsgang nach dem »medianen Ohr«. Beide Theile der Drüse besitzen annähernd schon die spätere Gestalt, dagegen ist *grD*, der »gerade Drüsenschlauch« weit voluminöser und viel kürzer als im ausgebildeten Thier, und der Ausführungsgang setzt sich scharf von ihm ab, was später nicht der Fall ist. Schale und die beiden Drüsenohren sind im optischen Querschnitt, der gerade Theil der Drüse in der Flächenansicht gezeichnet, so dass man die grossen sechseckigen Zellen erkennt, welche ihn zusammensetzen. Vergrößerung HARTNACK 3/VII.

Fig 9.

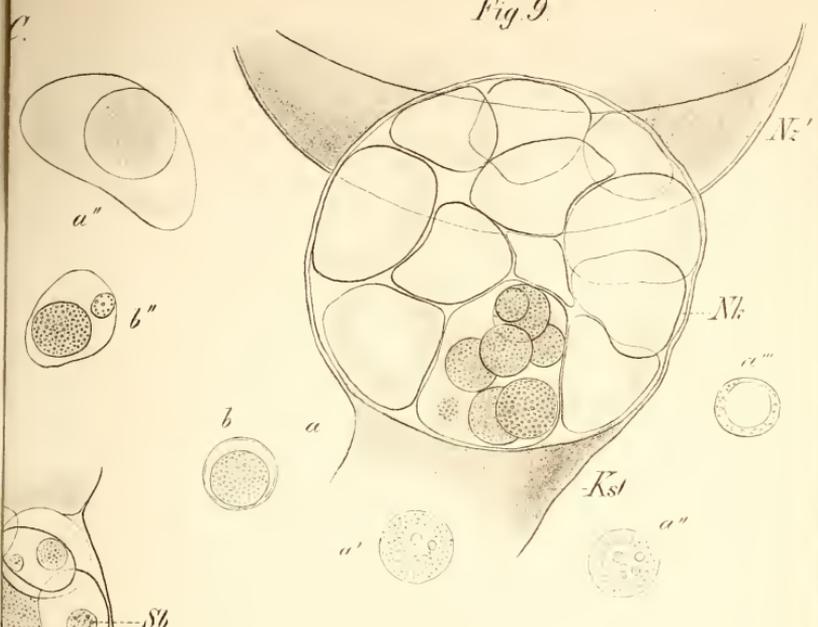
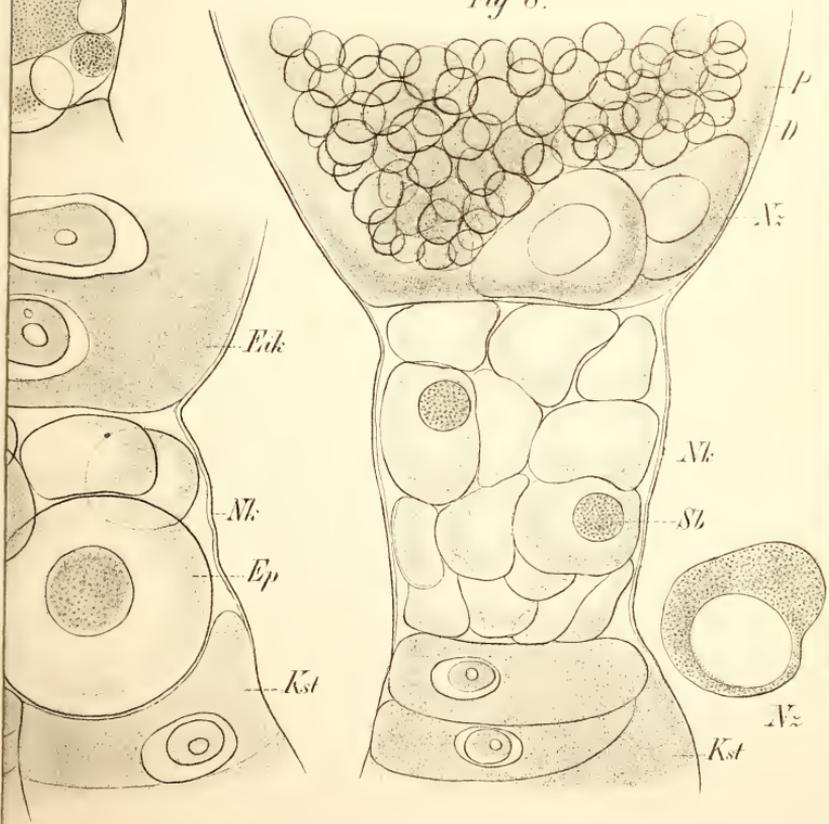
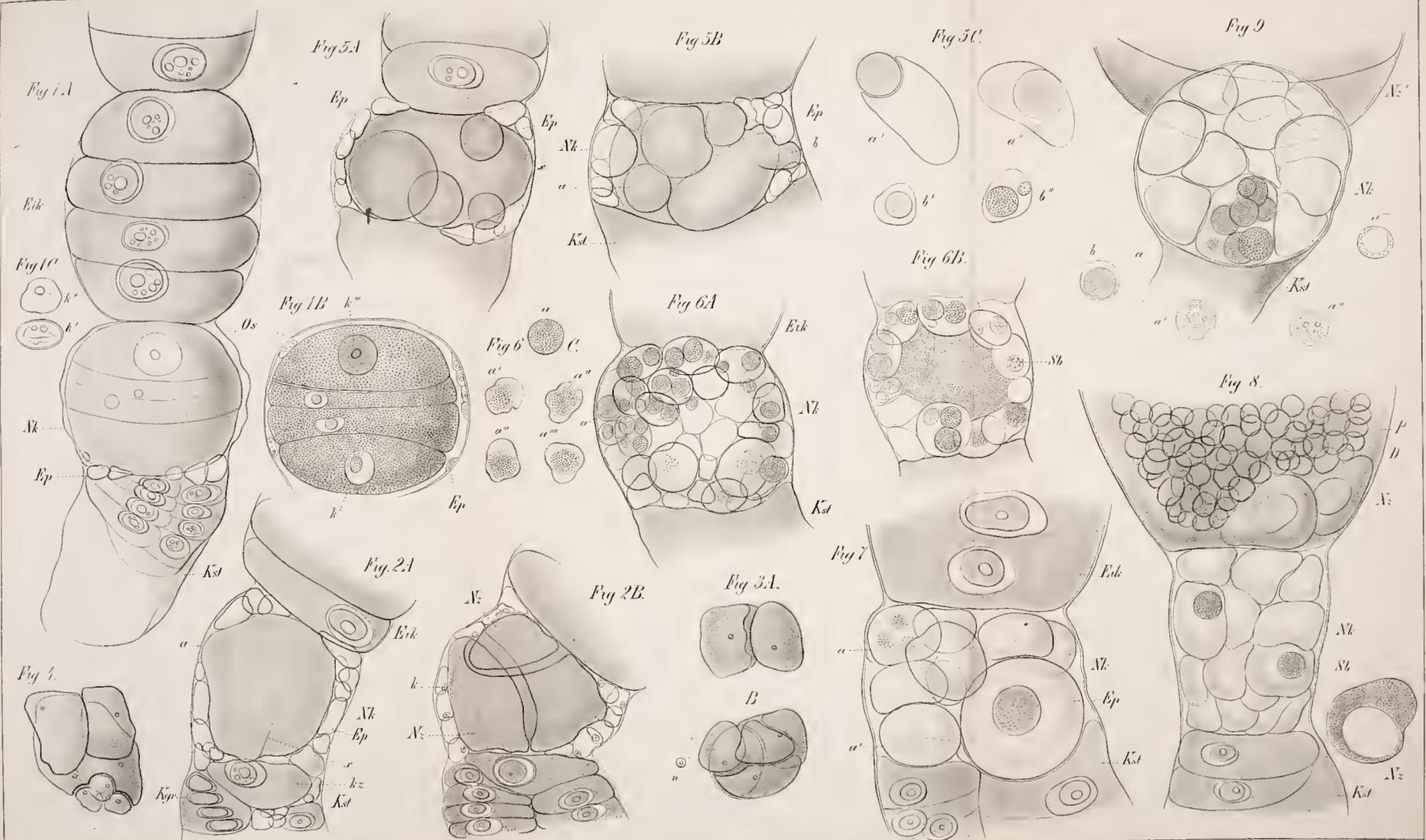


Fig 8.









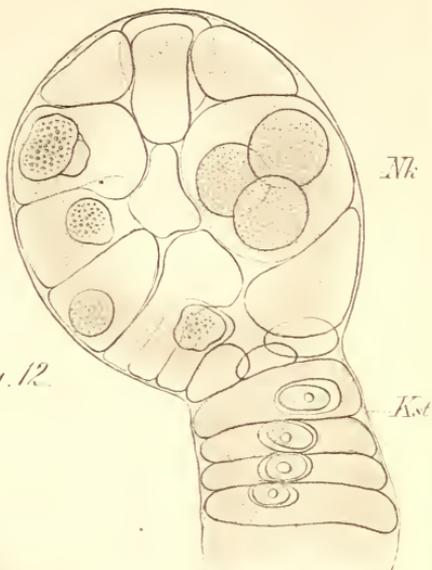
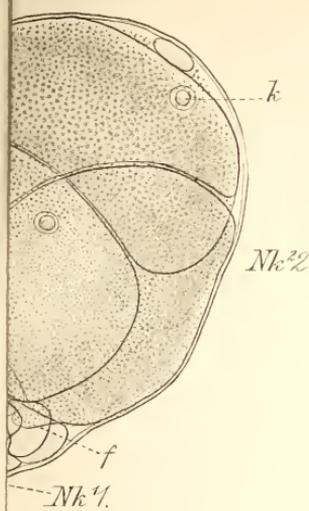


Fig. 12.

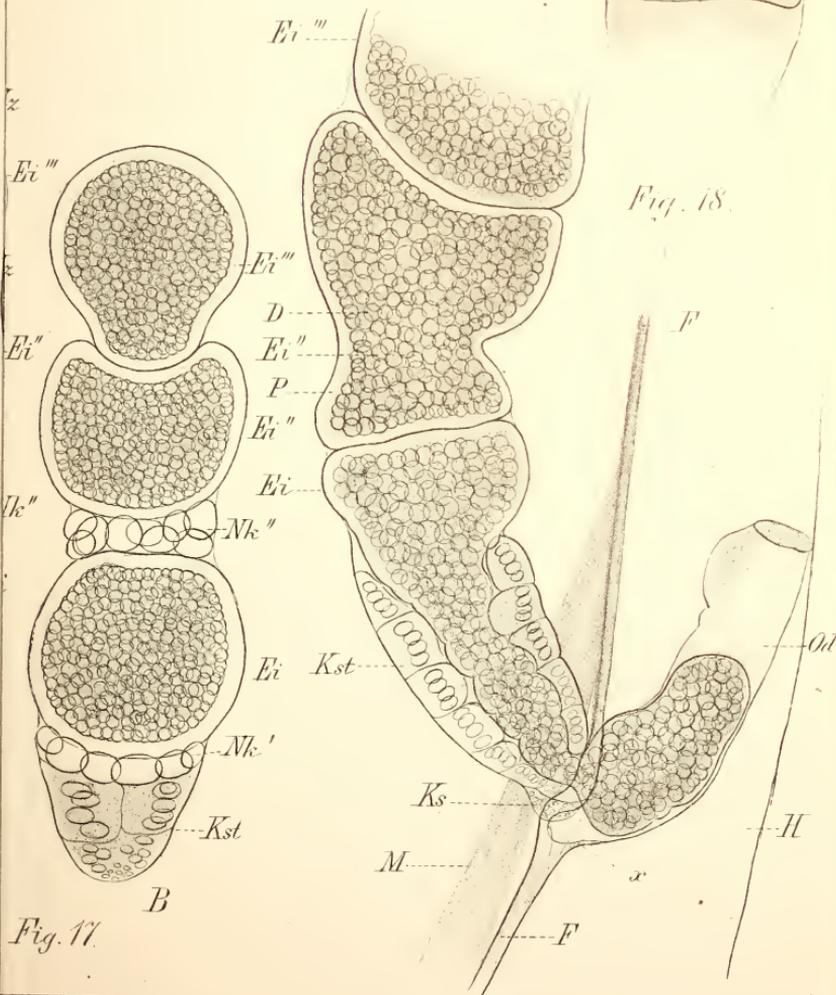
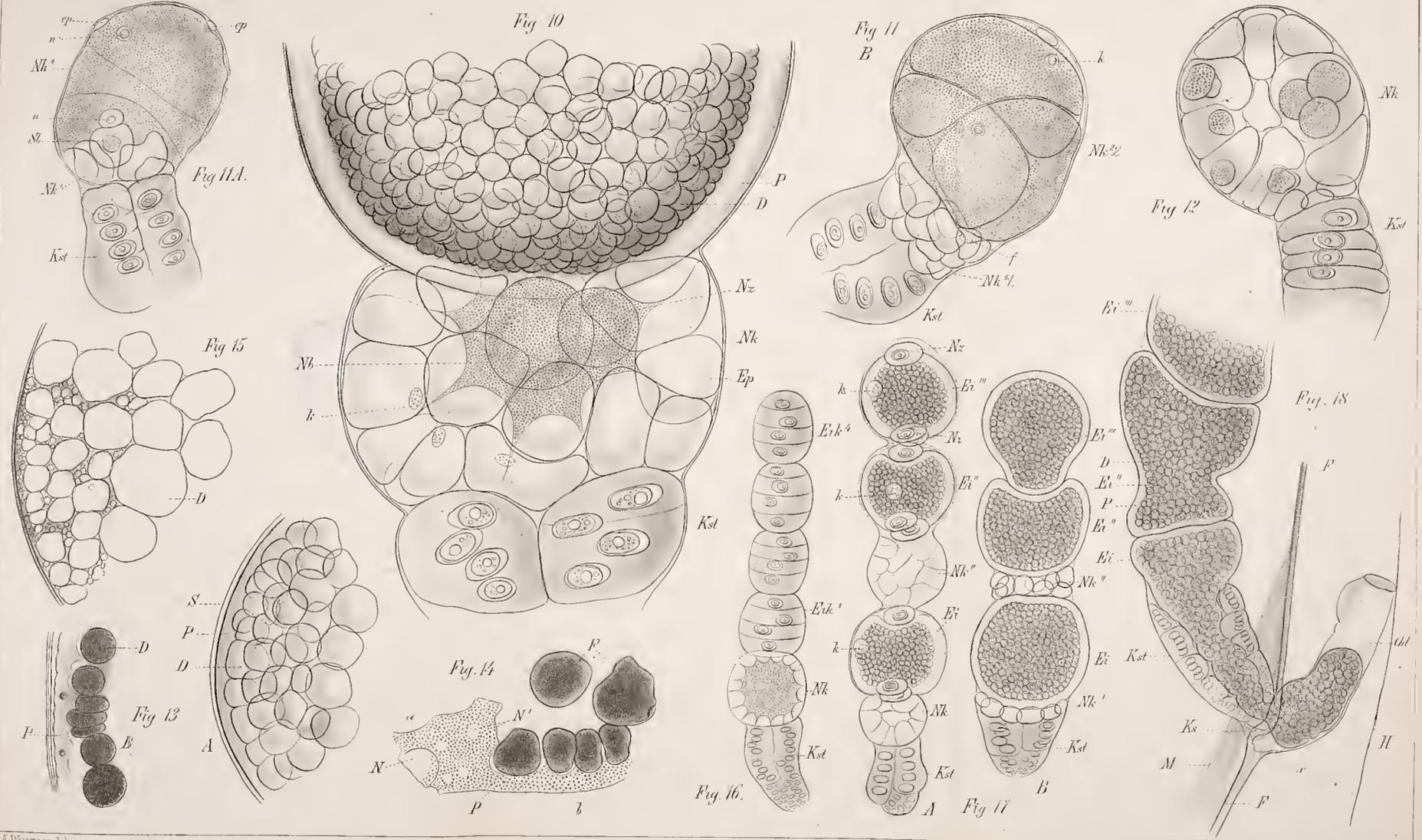


Fig. 18.

Fig. 17.

B





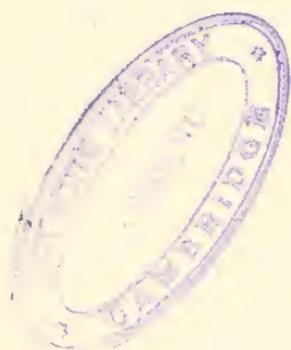


Fig 26.

