

Oogenetische Studien.

Von

Dr. Ludwig Will,

Assistenten am zoologischen Institut zu Rostock.

I. Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L.

Mit Tafel XIII, XIV und zwei Holzschnitten.

1. Das Primordialei und seine Umwandlung in eine mehrzellige Eianlage.

Die Eiröhren von *Colymbetes fuscus* L. laufen von ihrem unteren Ende nach oben hin, wo sie in den Endfäden übergehen, ganz allmählich spitz zu, ohne dass sie sich unterhalb des letzteren noch zu einer Anschwellung erweiterten, die bedeutend genug wäre, um mit vollem Recht den ihr beigelegten Namen eines Endfaches zu verdienen. Wenn man aber die letztere Bezeichnung gebrauchen will, so muss man sich klar sein, dass ihr keinerlei morphologische Bedeutung zukommen kann, da der Inhalt des Endfaches ganz allmählich in den des darauf folgenden Theiles der Eiröhre übergeht und bekanntlich nicht nur das Endfach, sondern die ganze Eiröhre als keimbebreitendes Organ aufzufassen ist.

Ziemlich scharf ausgeprägt ist dagegen der Übergang der Eiröhrenspitze in den Endfaden (Fig. 1 und 2), welcher letztere sich auch in seiner histiologischen Beschaffenheit ganz anders verhält, wie der Inhalt der Eiröhre.

Die Wandung von Eiröhre und Endfaden wird von einer gemeinsamen völlig strukturlosen und außerordentlich elastischen Membran gebildet, die als *Tunica propria* bezeichnet wird (*tp* in Fig. 1). Außerhalb von dieser findet sich aber noch eine andere die ganze Eiröhre einhüllende Haut, welche zahlreiche ovale Kerne enthält, zwischen denen keinerlei Zellgrenzen nachgewiesen werden konnten. Doch würde die zu einem solchen Zweck nöthige Silberimprägnierung

nicht in Anwendung gebracht. Diese bindegewebige Haut (*pe*, Fig. 1) stellt die äußere oder Peritonealhülle der Ovarialröhre dar. Da dieselbe nur ganz locker dem Eierschlauche anhängt, wird sie bei der Isolirung der einzelnen Eiröhren behufs der Anfertigung von Schnittpräparaten meist zerrissen und daher an Schnitten nur in größeren oder kleineren Fetzen, wenn überhaupt vorgefunden.

Der Inhalt des Endfadens besteht aus einer nach Anwendung von Essigsäure und anderen Reagentien feinfaserigen Grundsubstanz, die nur als ein in besonderer Weise differenzirtes Protoplasma aufzufassen ist. Die einzelnen Fibrillen verlaufen in der Längsrichtung und nehmen bei Karmintinktion eine geringe Färbung an. In dieser fibrillären Grundsubstanz (Fig. 2), die ich schon an den Endfäden von *Notonecta*¹ beschrieben habe, liegt nun eine Anzahl kleiner ovaler Kerne eingebettet, die ihre chromatische Substanz in Form kleiner tinktionsfähiger Körnchen enthalten, von denen selten eines eine so hervorragende Größe besitzt, um als Nucleolus bezeichnet werden zu können. Wie ich den hier abweichenden Angaben LEYDIG'S² gegenüber besonders hervorhebe, fand ich die Kerne stets von gleicher Größe. Sie liegen lange nicht so dicht bei einander, wie wir das gleich von den großen Kernen der eigentlichen Eiröhre sehen werden, sondern finden sich in relativ großen Zwischenräumen im Protoplasma des Fadens zerstreut.

An der Stelle jedoch, an der der Endfaden unter allmählicher Anschwellung in die eigentliche Eiröhre übergeht, ändert sich die gesammte Struktur. Zunächst tritt an dieser Stelle die fibrilläre Beschaffenheit des Protoplasmas in den Hintergrund und macht einer mehr gleichartigen und bei der Färbung hell bleibenden plasmatischen Grundsubstanz Platz. Besonders aber fällt auf, dass konstant an dieser Stelle die Kerne außerordentlich dicht bei einander liegen und mit ihrem Längsdurchmesser fast ausnahmslos quer zur Achse der Eiröhre gerichtet sind. Bei *Colymbetes* bemerkte ich auch, was ich sonst auch noch bei Laufkäfern beobachten konnte, in dem hellen Plasma der Endfadenbasis spärliche Faserzüge einer nicht tinktionsfähigen stark lichtbrechenden Substanz, die quer zum Endfaden zwischen den Kernen verlaufen (Fig. 2 *x*).

Der oberste Theil der eigentlichen Eiröhre wird von ziemlich

¹ LUDWIG WILL, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1885. p. 314. Fig. 5, 6, 7.

² FRANZ LEYDIG, Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Verhandl. d. kaiserl. Leop.-Carol. deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. XXXIII. 1867.

regelmäßigen Zellen eingenommen, die in Folge gegenseitigen Druckes eine polyedrische Gestalt anzunehmen pflegen. Diese Zellen stellen die jüngsten Stadien der Eianlagen dar und werden als Keimzellen oder Primordialeier bezeichnet (Fig. 1, 2). Ihr Zellenleib besteht aus einem hellen, gegen Tinktionsmittel völlig indifferenten Protoplasma, welches sich nach außen durch einen zwar zarten, doch sehr distinkten Kontour abgrenzt und in seinem Inneren einen runden Zellenkern, den Eikern¹ enthält.

Der Eikern ist, wie namentlich aus Fig. 2 hervorgeht, im Verhältnis zur Größe des Primordialeies ein außerordentlich stattliches Gebilde, indem er den umgebenden Zellenleib, der Anfangs nur eine schmale Zone um den Kern bildet, bedeutend an Masse übertrifft. An seiner Oberfläche zeigt er zu dieser Zeit gewöhnlich eine deutliche Kernmembran, welche ihn scharf von dem umgebenden Zellenleibe abgrenzt. Oft aber wird die einzige Umgrenzung durch die dicht bei einander gelagerten am meisten peripherischen Chromatingranulationen gebildet. Die von der Kernmembran umschlossene Inhaltmasse des Kernes besteht aus einem hellen Kernsaft, der sich gegen Reagentien genau so verhält wie das helle Protoplasma des umgebenden Zellenleibes, also von Tinktionsmitteln in keiner Weise beeinflusst wird. Im Kernsaft suspendirt finden sich geformte Bestandtheile in Gestalt zahlreicher kleiner Granulationen und ansehnlicherer, mannigfach gewundener Fäden, deren Substanz als Kernsubstanz oder chromatische Substanz bezeichnet wird. Sie unterscheidet sich von dem hellen Kernsaft durch größere Konsistenz, höheres Lichtbrechungsvermögen, so wie besonders durch die Fähigkeit, in gewissen Farbstofflösungen, die in der mikroskopischen Technik speciell als Kernfärbungsmittel in Gebrauch sind, eine äußerst lebhaft Tinktion anzunehmen. An den jugendlichen Kernen ordnen sich diese kleinen chromatischen Körnchen in der Regel in der so oft beschriebenen Form eines zarten Kerngerüstes an, welches selbst an Schnittpräparaten nicht zu verkennen ist.

Dem Kernkörperchen oder Nucleolus, welches von zahlreichen Autoren als ein weiterer integrierender Bestandtheil der Zelle angesehen wird, kann nach meinen Untersuchungen keinerlei morpho-

¹ Da der Name Keimbläschen für dieses Gebilde durchaus unpassend ist und nur noch historischen Werth haben kann, wählte ich dafür in meiner oben citirten Arbeit den Namen »Ooblast«. Wenn nun auch diese letztere Bezeichnung ganz korrekt ist, so ziehe ich jedoch jetzt aus rein praktischen Gründen den Namen »Eikern« vor, erstens weil er kein Fremdwort ist, und zweitens, weil dieses Wort sich bereits für ein gewisses Stadium dieses Kernes eingebürgert hat.

logische Bedeutung zukommen. Was wir Kernkörperchen nennen, ist nach meiner Auffassung nichts als ein besonders großes Stück Chromatinsubstanz. So können wir es verstehen, dass bald eines (O_3 , Fig. 2), bald mehrere (O_4 , Fig. 2), bald endlich gar keine (O , Fig. 2) vorhanden sind.

So besitzt das junge Primordialei von *Colymbetes* genau dieselben Charaktere, wie sie uns von den Primordialeiern zahlreicher anderer Thiere, besonders der Vertebraten, bekannt sind. Im weiteren Verlauf der Entwicklung jedoch zeigt es zahlreiche höchst charakteristische und interessante Erscheinungen, die deshalb von hohem Interesse sind, weil sie uns die wichtigsten Aufschlüsse über die physiologische Funktion und Bedeutung des Zellkernes an die Hand geben.

Während der Eikern unter sehr allmählicher Größenzunahme an Alter zunimmt, fällt als wichtigste Veränderung bald auf, dass das Massenverhältnis von Kernsaft und Kernsubstanz im Laufe der Zeit ein anderes wird, indem die chromatische Substanz weit schneller zunimmt als der Kernsaft. Im einfachsten Falle geschieht das in der Weise, dass die kleinen tinktionsfähigen Granulationen außerordentlich an Zahl zunehmen, wodurch der Kern nach Behandlung mit Farbstoffen weit dunkler gefärbt erscheint, als das früher der Fall war. Eben so häufig aber bleibt die Anzahl der Chromatinkörner sich ungefähr gleich, dafür aber erreichen eines oder mehrere, wie in Fig. 2 O_3 , O_4 , eine bedeutendere Größe. In jedem dieser Fälle geht die Zunahme der chromatischen Substanz in dem Maße weiter, dass nach einiger Zeit der eben noch körnige Eikern eine vollkommen homogene Beschaffenheit annimmt und eine solide Kugel von stark tinktionsfähiger Kernsubstanz darstellt. Es ist das eine um so interessantere Thatsache, als die Existenz solider homogener Kerne vielfach und von berufenster Seite angezweifelt worden ist; dem gegenüber kann ich jedoch nur konstatiren, dass es mir selbst mit der homogenen Immersion ($1/18$) von ZEISS nicht möglich war, die Masse des Kernes in einzelne Granulationen aufzulösen¹. Eine Kernmembran ist zu dieser Zeit als ein deutlich vom Kerninhalt gesondertes selbständiges Gebilde nicht nachzuweisen. Vielmehr wird die äußere Umgrenzung des Kernes einzig und allein von der dichteren Oberflächenschicht der soliden Chromatinkugel gebildet. Ob die früher deutlich isolirte Kernmembran geschwunden oder fest mit der soliden Chromatinkugel verschmolzen ist, bleibe dahingestellt. Bemerken muss ich jedoch, dass in einigen Ovarien die

¹ Ich werde auf diesen Punkt noch einmal in meiner nächsten Mittheilung zurückzukommen haben.

Kerne diese solide Beschaffenheit nicht annehmen, dass sie sich aber trotzdem in den folgenden Stadien genau so verhielten, wie wir es von den der Beschreibung zu Grunde liegenden Kernen sehen werden.

Gleichzeitig mit dem Eikern hat auch der Protoplasmaleib des Primordialeies eine andere Beschaffenheit angenommen. Während er auf den jüngsten Stadien vollkommen hell und klar war und auch Farbstoffen gegenüber sich indifferent verhielt, erweist er sich zu jetziger Zeit nach Behandlung mit Karminfarben schwach rosa gefärbt, eine höchst wichtige Erscheinung, auf deren Erklärung ich erst im dritten Kapitel eingehen kann. Außerdem bemerkt man an sehr vielen dieser jungen Eier mittels hinreichend starker Vergrößerung innerhalb des Plasmaleibes eine zarte Grenzlinie, die ungefähr concentrisch zum Umfang des Kernes verläuft und das Zellenprotoplasma in eine innere und eine äußere Zone theilt. Es ist das eine Erscheinung, der wir später noch in weit charakteristischer Ausprägung begegnen werden und welche im Stande sein wird, uns einige ganz interessante Aufschlüsse zu geben.

Bereits an Eiern, deren Kerne noch nicht die homogene Beschaffenheit angenommen haben, bemerkt man zuweilen neben dem großen Eikern einen kleineren Kern (Fig. 2 O_7) von sonst genau demselben Habitus. Derselbe ist ein Tochterkern des großen Eikernes und aus dem letzteren durch einen Process entstanden, der ganz entfernte Ähnlichkeit mit einer Knospung hat, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man die Eier O_5 und O_9 derselben Figur zum Vergleich heranzieht.

In der Regel hebt jedoch dieser, sagen wir vorläufig Knospungsprocess, erst an, nachdem der Eikern seine homogene Beschaffenheit erlangt hat und bleibt nie bei der Bildung eines Tochterkernes stehen, sondern giebt einer ganzen Reihe solcher Gebilde den Ursprung. Dieser vom morphologischen Standpunkt außerordentlich wichtige Process, auf den sich erst in neuester Zeit die Aufmerksamkeit der Forschung gerichtet hat¹, nimmt gerade bei Colymbetes einen so charakte-

¹ BALBIANI, Sur l'origine des cellules du follicule etc. chez les Géophiles. Zool. Anz. 1883, Nr. 455, 456. — FOL, Sur l'origine des cellules du follicule etc. chez les Ascidies. Comptes rend. de l'Ac. des sciences de Paris. 28 mai 1883. — Derselbe, Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciens. Recueil zool. science. 4. No. 4. 1883. — M. NUSSBAUM, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVIII. 1880. — L. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris. 9 avril 1883. — SABATIER, Sur les cellules du follicule etc. Recueil zool. suisse. I. No. 3. 1884. — L. WILL, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen

ristischen Verlauf, dass dieses Objekt als klassisches Beispiel für alle dem ähnlichen Vorgänge aufgeführt zu werden verdient. Die Fig. 4—19 erläutern denselben so vollständig, dass ich mich im Text auf das Nothwendigste beschränken kann. Von dem vollkommen kugeligen und soliden Eikern, wie er sich in Fig. 4 bei O_3 so wie in Fig. 3 abgebildet findet, hat sich im folgenden Stadium (Fig. 4) ein Stück der homogenen Kernmasse abgelöst und liegt in einer tiefen rundlichen Aushöhlung der jetzt kalottenförmigen Hauptmasse des Kernes, von der es nur durch einen schmalen von Kernsaft ausgefüllten Spaltraum geschieden wird. Darauf zerfällt dann in den meisten Fällen das abgelöste Stück Kernsubstanz, das vielfach wie mit einem Messer aus der Kernkugel herausgeschnitten erscheint, in zahlreiche gröbere in Kernsaft eingebettete Granulationen, die sich so anordnen, dass sie ein kugeliges oder ellipsoides Gebilde darstellen, welches der Konkavität des Hauptstückes eingelagert ist, jetzt aber in Folge des durch den Zerfall des Chromatins vergrößerten Volumens in der Regel eine knospenartige Hervorragung auf der Kernoberfläche bildet (Fig. 5).

Schon zu dieser Zeit zeigt der kleine kugelige, dem Eikern entstammende und diesem noch anliegende Körper einen ausgesprochen Kerncharakter, indem derselbe in Beschaffenheit und Struktur völlig den Kernen der jüngsten Primordialeier gleicht, abgesehen etwa davon, dass eine nachweisbare Kernmembran zu dieser Zeit noch nicht vorhanden ist. Frappant aber ist diese Ähnlichkeit in solchen Fällen, in denen die beschriebenen Vorgänge schon zu einer Zeit eintreten, wo der Eikern die spätere homogene Beschaffenheit noch nicht angenommen hat, sondern seine Chromatinsubstanz noch in Gestalt zahlreicher im Kernsaft suspendirter kleiner Körnchen enthält, wie das z. B. in den Eiern O_5 , O_7 , O_9 , O_{10} der Fig. 2 der Fall ist. Hier ist absolut kein anderer Unterschied als eine Größendifferenz zwischen dem Eikern und dem Tochtergebilde zu konstatiren, und es kann desshalb schon aus diesem Grunde nicht der geringste Zweifel an der Kernnatur des letzteren obwalten. Völlig sicher gestellt wird die Kernnatur dieses Gebildes durch die weitere Entwicklung desselben.

Nachdem der Tochterkern auf diese Weise angelegt ist, löst er sich von dem mütterlichen Eikern vollständig ab und rückt allmählich an die Peripherie des Eies (O_7 in Fig. 2, Fig. 6 a—c).

Nicht immer erlangt der vom Eikern sich ablösende Chromatinballen zu so früher Zeit den typischen Kerncharakter, sondern in einigen

bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz. 1884, Nr. 167, 168. — Derselbe, Bildungsgeschichte u. morphologischer Werth des Eies von *Nepa* etc. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.

in einigen selteneren Fällen, die mir jedoch bei *Dytiscus* häufiger begegnet sind, begiebt er sich in seiner ursprünglichen oft unregelmäßigen Gestalt an die Oberfläche des Primordialeies, um erst hier sein definitives Aussehen anzunehmen.

In anderen, häufigeren Fällen runden sich zwar die sich ablösenden Chromatinballen zur Kugelgestalt ab, bleiben aber völlig homogen (Fig. 1 O_7 , O_4 , Fig. 2 O_8) und stellen alsdann eben so solide Chromatinkugeln dar, wie der Eikern selbst. Diese Tochterkerne erinnern alsdann so wenig an die bekannten Kernformen, dass wir sie in der That nicht für Kerne halten würden, wenn sie ihre Kernnatur nicht durch die weitere Entwicklung dokumentirten und wenn die Mutterkerne, denen sie ihren Ursprung verdanken, nicht genau dieselben Charaktere zeigten. Sie bewahren vielfach diesen ihren homogenen Zustand sehr lange Zeit (*Rzk* in Fig. 20).

Ganz in derselben Weise, wie der erste Tochterkern entstanden ist, kommt es darauf zur Bildung eines zweiten (Fig. 7, 8), eines dritten (Fig. 9, 10) und so fort, bis schließlich eine ganze Anzahl von Tochterkernen von dem Eikern gebildet ist, die alle den letzteren verlassen, um eine mehr oberflächliche Lage am Eikörper einzunehmen.

Während in den meisten Fällen, in denen der Kern des Primordialeies eine solide Masse von chromatischer Substanz darstellt, derselbe in Folge der dichteren Beschaffenheit seiner Oberfläche vollkommen scharf kontourirt war mit alleiniger Ausnahme derjenigen Stelle, an der ein neuer Tochterkern in Bildung begriffen ist, so war doch zuweilen von einer derartigen scharfen Begrenzung keine Spur vorhanden. So z. B. stellt der in Fig. 15 abgebildete Eikern lediglich einen Fleck von Chromatinsubstanz dar, welcher an seiner Oberfläche ganz allmählich in die Substanz des umgebenden Protoplasmaleibes übergeht. In der Mitte dieses Kernes waren zwei runde Tochterkerne sichtbar, über deren Entstehung ich detaillirtere Angaben nicht machen kann, die aber ohne Zweifel sich eben so verhalten und an die Peripherie des Eikörpers bewegen werden, wie das von den übrigen Tochterkernen geschildert wurde. Die Fig. 16 könnte wohl als das auf Fig. 15 folgende Stadium gelten.

Außer den zuweilen auftretenden, vorhin schon erwähnten, Unterschieden in der Struktur der Tochterkerne (körnige und homogene Beschaffenheit), die jedoch weder eine besondere weitere Entwicklung bedingen noch eine besondere morphologische Bedeutung besitzen, kommen bei diesen ihrer Genese nach vollkommen gleichen Gebilden nur noch Differenzen hinsichtlich ihrer Größe vor, denen jedoch eine höhere Wichtigkeit zukommt. Unter den innerhalb des jungen Primor-

dialeies neu gebildeten Kernen unterscheiden wir nämlich größere und kleinere, von denen die ersteren vorzugsweise im Anfange der kernbildenden Thätigkeit des Eikernes entstehen. Erst wenn der letztere dadurch bis zu einem gewissen Grade erschöpft und an chromatischer Substanz ärmer geworden ist, pflegen die neugebildeten Kerne kleiner auszufallen. Durchgreifend ist jedoch dieser Zeitunterschied keineswegs, denn man kann die Bildung kleiner Kerne vielfach schon zu einer Zeit beobachten, wo noch gar keine, oder doch erst sehr wenige große Kerne gebildet sind (Fig. 42).

Die großen vom Kerne des Primordialeies gelieferten Tochterkerne werden zu den Kernen derjenigen Elemente, welche als Dotterbildungszellen oder Einährzellen in der Litteratur bekannt sind, von mir aber im Folgenden als Riesenepithelzellen bezeichnet werden sollen, weil sie mit einer Ernährung und Dotterbildung absolut nichts zu thun haben. Wie erwähnt, rücken sie an die Peripherie des Eies, doch nicht in der Weise, dass sie dasselbe mit einem geschlossenen Follikel umgeben, sondern, wie Fig. 9 und folgende zeigen, so, dass sie lediglich die eine Seite des Eies einnehmen. Dadurch wird der größere Eikern auf die entgegengesetzte Seite des Plasmaleibes gedrängt, so dass er nicht mehr wie früher in Fig. 3 und 4 und überhaupt in allen jüngsten Primordialeiern das Centrum der gesammten Eianlage bildet. Auf diese Weise kann man von jetzt an an den meisten Eianlagen zwei entgegengesetzte Pole und eine dieselbe verbindende Längsachse, die Längsachse des Eies, unterscheiden.

Diese letztere zeigt aber zur Zeit noch keine bestimmte und feste Richtung zur Längsachse des ganzen Ovarialschlauches, wie das später stets der Fall ist. Wie man vielmehr aus dem Vergleich der Eier O_4 , O_5 , O_8 , O_9 und anderer der Fig. 4 ersieht, verlaufen Anfangs die beiden Achsen einander bald parallel, bald bilden sie einen Winkel mit einander, der von einem spitzen bis zu einem rechten, ja zuweilen sogar bis zu einem Winkel von 180° schwanken kann, indem alsdann diejenige Eihälfte, welche den Eikern enthält, nach oben, d. h. nach der Spitze der Eiröhre gewandt ist. Erst etwas weiter nach unten, in Fig. 4 etwa vom Ei O_{12} an, nimmt die Längsachse der Eianlage eine fixe Lage an und zwar verläuft sie von da ab stets der Längsrichtung der Eiröhre parallel und ist immer der die Riesenepithelkerne enthaltende Pol nach oben, der durch den Besitz des Eikernes charakterisirte nach unten gewandt, wie man an allen Abbildungen älterer Stadien verfolgen kann.

Wie die Entstehung der großen Tochterzellen einerseits den Eikern

aus seiner centralen Lage verdrängt, übt sie andererseits auch einen bedeutenden Einfluss auf die Gestalt der ganzen Eianlage aus. Während das Ei zu der Zeit, wo noch keine Riesenkerne gebildet sind, eine regelmäßige Kugel darstellt, welche nur in solchen Eiröhren, in denen, wie meistens der Fall, die Primordialeier sehr dicht gelagert sind (Fig. 2), in Folge gegenseitigen Druckes in eine polyedrische Gestalt übergeht, wird die äußere Form nach der Entstehung der großen Tochterkerne eine unregelmäßigere. Zunächst geht die kugelige Gestalt in eine ovoide (Fig. 6 B) über, worauf dann an der Oberfläche des von den großen Tochterkernen eingenommenen Eiendes sich kugelige Hervorwölbungen bilden, die die betreffenden Kerne in sich aufnehmen und mit der zunehmenden Zahl der letzteren selbst zahlreicher werden (Fig. 9 und die folgenden). Indem auch der den Eikern enthaltende untere Theil der Eianlage sich durch eine leichte Einschnürung von dem oberen Theil (Fig. 18, 19) wenigstens äußerlich in geringem Maße abgrenzt, wird eine Form erreicht, wie sie für die Eianlagen dieses Alters in gewisser Weise typisch ist.

Während aller dieser Vorgänge nimmt die Eianlage kontinuierlich an Größe zu. Da aber damit zugleich der Druck, den die einzelnen Anlagen nothwendigerweise auf einander ausüben, in demselben Maße wächst, so treten bald Lageverschiebungen innerhalb der Eiröhre ein. Diese führen dahin, dass die Eianlagen, welche im oberen Theil der Eiröhre noch zu mehreren neben einander Platz haben, sich schließlich streng hinter einander anordnen, eine Lagerung, die von diesem Zeitpunkt an immer inne gehalten wird.

Wie p. 335 und 336 bereits hervorgehoben, fallen nicht alle vom Eikern gelieferten Tochterkerne so groß aus, wie die zu den Riesenepithelkernen werdenden Elemente. Vielmehr werden durch denselben Process, der jenen den Ursprung gab, auch kleinere Tochterkerne gebildet, welche zu den Kernen der eigentlichen Epithelzellen, d. h. jener Gebilde werden, welche später das Ei mit einem kontinuierlichen Follikel umgeben. Gewöhnlich entstehen diese kleinen Kerne erst, nachdem bereits mehrere oder zuweilen auch sämtliche großen Dotterbildungskerne ihren Ursprung genommen haben (Fig. 12, 13, 14, 17, 19). Doch wie keine Regel, so ist auch diese nicht ohne Ausnahmen. So finden wir z. B. in Fig. 2 schon in einigen der jüngsten Primordialeier (*O*, *O*₀ und andere), deren Kern noch nicht die homogene Beschaffenheit angenommen hat und deren Protoplasma sich Tinktionsmitteln gegenüber noch vollkommen indifferent verhält, solch einen kleinen Tochterkern, bevor überhaupt irgend ein großer entstanden ist.

Auch die Epithelkerne rücken an die Peripherie des Eies, doch ordnen sie sich an derselben in der Weise an, dass sie unterhalb der Gruppe der Riesenepithelzellen zu liegen kommen. Während nun aber diese letzteren in den oberflächlichen Theilen des Plasmaleibes liegen bleiben, treten die Epithelkerne meist schon zu sehr früher Zeit aus dem Körper des Eies heraus, wobei sie dann in die Zwischenräume sich lagern, welche einerseits zwischen den benachbarten Eianlagen, andererseits zwischen den Eianlagen und der Eiröhrenwandung sich befinden (*ep*, Fig. 4).

In Fig. 13, 19 so wie bei O_{10} und O_{13} in Fig. 4 liegen die wenigen Epithelkerne, obwohl bereits an der Oberfläche des Eies, doch noch ganz innerhalb des Protoplasmaleibes. In den Figuren 12, 14, 17 dagegen deuten einige ihren Austritt bereits dadurch an, dass sie noch zur Hälfte innerhalb des Eiplasmas, mit der anderen Hälfte dagegen bereits über die gewölbte Eioberfläche sich erheben. An dem Ei O_1 der Fig. 20 ist bereits ein Epithelkern völlig herausgetreten und liegt als ein etwas gekrümmtes Gebilde in den Zwischenräumen zwischen den Eianlagen O_1 und O_2 , während die anderen beiden kleinen Kerne noch im Ei selbst gelegen sind. In den darauf folgenden Eianlagen derselben Figur sind bereits zahlreichere Epithelkerne vorhanden und liegen theils innerhalb, theils außerhalb des Eies. In dem Ei O_{15} der Fig. 4 dagegen haben bereits die meisten Kerne den Eikörper verlassen und sich dem zwischen Eianlage und Tunica propria der Eiröhre befindlichen Zwischenraum eingelagert; nur ein einziger Epithelkern ist noch im Protoplasma des Eies selbst sichtbar. Zu bemerken ist jedoch, dass auch die eigentlichen Epithelkerne nicht in allen Fällen aus dem Eiplasma heraustreten, sondern, dass sie manchmal in den peripherischen Theilen desselben liegen bleiben (Fig. 24 *ps*), um sich dann in späterer Zeit durch auftretende Zellgrenzen vom Eikörper abzutrennen.

Wenn eine solche direkte Beobachtung der Abstammung der Epithelkerne vom Eikern die frühere Ansicht, nach der die Epithelzellen nur modificirte Keimzellen darstellen, auch schon vollkommen widerlegt, so will ich dennoch nicht unterlassen, einen indirekten Beweis für die Unrichtigkeit der älteren Anschauung anzuführen. Derselbe besteht darin, dass man in den oberen Theilen der Eiröhre immer nur außerordentlich spärliche epitheliale Elemente zwischen den Eianlagen antrifft, oft aber, wie in Fig. 4 oberhalb von O_{13} , dieselben hier ganz oder wenigstens auf weite Strecken vollständig vermisst, so dass immer erst, abgesehen von den vereinzelt Vorläufern, weiter nach unten (in der angeführten Figur unterhalb O_{14}) von dem Auftreten der epithelialen Gebilde die Rede sein kann. Wenn nun die Epithelzellen nur

durch die Entwicklungsrichtung von den Primordialeiern verschiedene Keimzellen wären, so wäre es doch, damit alle Primordialeier mit einem Epithel umgeben werden, vor allen Dingen nothwendig, dass sie überall zwischen den jungen Eizellen vorhanden wären und nicht auf große Strecken vollständig fehlen.

Den hierin liegenden Widerspruch löst in völlig befriedigender Weise nur die gemachte Beobachtung, dass die Epithelkerne in gleicher Weise wie die Dotterbildungskerne vom Eikern geliefert werden und bald nach ihrer Entstehung aus dem Zellenleib des Primordialeies austreten.

Während das Primordialei auf dem Stadium, mit dem wir unsere Schilderung begannen, unstreitig eine einfache Zelle ist, bestehend aus Protoplasmaleib und Kern, giebt dasselbe seinen einzelligen Charakter in Folge der Tochterkernbildung auf, indem es dadurch in einen mehrkernigen Zustand übergeht. Doch auch dieser letztere ist vergänglich; er stellt nur das Übergangsstadium zwischen dem einzelligen und dem jetzt folgenden mehrzelligen Zustand dar. Um die Zeit nämlich, wo ungefähr alle großen Tochterkerne entstanden sind, grenzt sich im Umkreise um dieselben (Fig. 48, 49) ein schmaler Zellenleib ab, so dass dadurch das früher einzellige Primordialei in eine mehrzellige Eianlage übergeführt wird. Die gewöhnlichen Epithelzellen, die ihrer größten Masse nach erst etwas später entstehen, bilden um die untere große den Eikern umschließende Zelle einen Follikel (Fig. 22), der gewöhnlich erst nach längerer Zeit gesonderte Zellen unterscheiden lässt.

Von diesen drei verschiedenen zelligen Elementen der aus dem Primordialei hervorgegangenen Eianlage sollen vorläufig die beiderlei epithelialen Gebilde unberücksichtigt bleiben, da die gewöhnlichen Epithelzellen zur Bildung des eigentlichen Eikörpers nichts beitragen, sondern demselben nur das umhüllende Chorion liefern, die Riesenzellen aber überhaupt nichts mit der Bildung des Eies zu thun haben und, wie später gezeigt werden soll, durchaus nicht die Rolle von Nähr- oder Dotterbildungszellen übernehmen. Die Bildung des eigentlichen Eies geht nur von einer einzigen Zelle der gesammten Eianlage und zwar von jener großen Zelle aus, welche den ursprünglichen Eikern enthält und vom Follikelepithel umschlossen wird. Diese zum reifen Ei auswachsende große Zelle bezeichne ich zum Unterschied vom Primordialei als Follikelei. Dasselbe ist nicht, wie bisher angenommen wurde, dem Primordialei äquivalent, sondern stellt nur einen Theil desselben dar.

Es umfasst das Primordialei nach Abgabe der Tochterzellen.

2. Die Geschichte des Eikernes.

Die ersten Lebensphasen des jungen Eikernes bis zu dem Stadium, wo derselbe sich in eine homogene Kugel umgewandelt hat, habe ich bereits im vorigen Kapitel ausführlich beschrieben. Zu dieser Zeit, in manchen Fällen jedoch auch schon etwas früher, beginnt der Process der Tochterkernbildung, der, um kurz zu rekapituliren, darin besteht, dass ein oberflächliches Stück des Kernes, ein Kugelausschnitt desselben sich metamorphosirt und in einen kleinen Tochterkern umwandelt, welcher eine Weile noch in der Höhlung des Mutterkernes liegen bleibt, dann aber sich ablöst, um an die Peripherie des Primordialeies zu wandern. In Folge lebhaften Wachsthumes ersetzt der Eikern diesen Verlust an Masse bald wieder und hat sich bereits völlig wieder abgerundet, bevor eine neue Ablösung eines Tochterkernes stattfindet.

Da sich aber dieser Vorgang sehr oft, und was die Hauptsache ist, relativ schnell hinter einander wiederholt, so hat derselbe dennoch für den Eikern seine Folgen. Wenn er auch gerade keine Größenabnahme des letzteren nach sich zieht, so bedingt er doch eine auffallende Strukturveränderung. Diese besteht kurz darin, dass der Chromatingehalt des Eikernes sich verringert, dafür aber in demselben wieder Kernsaft für uns nachweisbar wird, der von jetzt ab mehr und mehr an Masse zunimmt. Da außerdem auch eine Kernmembran als distinktes Gebilde wieder wahrnehmbar wird, so stellt der vorhin solide Eikern zu jetziger Zeit ein mit deutlicher Membran versehenes Bläschen dar, welches wiederum einen gegen Tinktionsmittel indifferenten hellen Kernsaft enthält, in dem größere und kleinere Chromatinstücke suspendirt liegen. Wegen der gänzlichen Unkenntnis der physiologisch-chemischen Beziehungen zwischen Kernsaft und Chromatinsubstanz ist es mir zur Zeit unmöglich, für das plötzliche Auftreten des Kernsaftes eine Erklärung abzugeben. Ich habe mich daher soeben auf die einfache Angabe der Beobachtungen beschränkt. Die nöthigen Illustrationen für diese Vorgänge liefern uns die Fig. 4 so wie die Fig. 46 ff. Die Fig. 4 zeigt uns die einzelnen Phasen in der schönsten Aufeinanderfolge, wie wir sie fast in allen Eiröhren wiederfinden. Bei O_{13} ist zuerst der Kernsaft wiederum sichtbar geworden. Er wird von einer distinkten Membran umschlossen und enthält die in zwei größere Stücke zerfallene Chromatinkugel. In dem Kern O_{14} ist der Zerfall der Chromatinsubstanz bereits weiter vorwärts geschritten; eben so in den Eikernen der Fig. 47, 48, 49 etc. Indem dieser Zerfall der Chromatinsubstanz noch eine

Weile fortschreitet und gleichzeitig der ganze Kern kontinuierlich an Größe zunimmt, geht daraus ein runder oft etwas länglicher Kern hervor, dessen Chromatinpartikel eine außerordentlich wechselnde Gestalt haben können; bald stellen sie runde oder unregelmäßige, größere oder kleinere Granulationen (Fig. 20, 24, 23, 24, 25, 26), bald längliche wurstförmige oder S-förmig gewundene Stäbchen dar (Fig. 22, 25, 26).

Schon an so jungen Kernen fällt es auf, dass nur verhältnismäßig wenige von ihnen eine regelmäßig abgerundete Oberfläche besitzen, sondern die meisten mit Erhebungen und Vertiefungen versehen sind, ja zum Theil sogar tiefe Ausschnitte besitzen. Diese auffallende Erscheinung hat in Vorgängen seine Ursache, die im Grunde nur die modificirte Fortsetzung jenes Processes sind, welcher zu der Bildung der Tochterkerne führte. Diese Vorgänge, welche während der ganzen Existenz des Eikernes kontinuierlich fortdauern, werden uns im weiteren Verlauf dieses Kapitels ausschließlich beschäftigen.

Ich beginne die Schilderung mit der Fig. 23, welche bei starker Vergrößerung einen Kern darstellt, der ungefähr das Alter und die Größe des in Fig. 22 gezeichneten besitzt. Dieser Kern ist eben so wie derjenige der letztgenannten Figur von einer deutlich erkennbaren Kernmembran umgeben, ist im Großen und Ganzen ebenfalls von länglich runder Gestalt, nur dass diese keine so regelmäßige ist, sondern auf ihrer Oberfläche ganz leichte und flache Vertiefungen und dem entsprechende niedrige, buckelartige Hervorragungen zeigt. Der von der Kernmembran umschlossene Inhalt entspricht dem vorhin an der Hand der Fig. 20—22 entworfenen Bilde, besteht also aus einem hellen Kernsaft und groben und feineren, regelmäßigen und unregelmäßigen Körnern von Kernsubstanz. Nur am unteren Ende des Kernes bemerken wir eine besondere Modifikation des Kerninhaltes. Man unterscheidet hier weder Kernsaft noch darin suspendirte Ballen von Kernsubstanz, sondern nur eine homogene, der Kernmembran unmittelbar angelagerte Masse, die sich mit Karmin mattrosa färbt, wie das umgebende Eiplasma. Es entsteht das modificirte Aussehen dadurch, dass sich, wie sich mit Sicherheit aus den weiter folgenden Beobachtungen ergibt, an der betreffenden Stelle des Kernes die geformten Massen der Kernsubstanz in dem Kernsaft lösen und gleichmäßig vertheilen. Der Grad der Tinktionsfähigkeit hängt lediglich ab von der Masse der Kernsubstanz, die an dieser Stelle vorher im Kernsaft suspendirt war und kann daher von einem zarten Rosa bis zu einem tiefen Roth wechseln. In unserer Fig. 26 ist die Färbung des modificirten Kerninhaltes ungefähr von derselben Tiefe, wie sie zu dieser Zeit der umgebende Protoplasmaleib zeigt. Da auch in sonstiger

Beziehung die homogen gewordene Kernmasse durchaus dem benachbarten Protoplasma gleicht, so würde man, wenn man die an dieser Stelle deutlich vorhandene Kernmembran übersähe, keinerlei Bedenken tragen, die metamorphosirte Partie des Kernes dem Protoplasmaleibe des Eies zuzuschreiben. Die Fig. 24 ist so ziemlich als das Folgestadium der Fig. 23 zu betrachten. Die in Umwandlung begriffene Kernpartie liegt gerade an der entgegengesetzten Seite und färbt sich ein wenig intensiver als das im vorigen Kern der Fall war. Außerdem lässt sie in ihrem Inneren mehrere dunkler gefärbte Flecke mit verwaschenen Kontouren erkennen, welche als Ballen von Kernsubstanz aufzufassen sind, die sich noch nicht vollständig aufgelöst haben. Interessant ist nun das Verhalten der Kernmembran, welche in dieser Figur bei *a* bereits zum größten Theil geschwunden ist und nur links von diesem Buchstaben noch auf eine kurze Strecke die homogene Kernmasse von dem daranstoßenden Eiplasma trennt. Hervorzuheben ist ferner, dass sich dieser modificirte Theil des Kernes von dem unveränderten größeren Abschnitt schon bedeutend schärfer absetzt, als das in Fig. 23 der Fall war, so dass der weitere Verlauf des Processes bereits zu ersehen ist. Es schwindet bei *a* die ursprüngliche Kernmembran vollständig, so dass damit die homogene Kernpartie mit dem benachbarten Eiplasma verschmilzt, dem sie in ihrer Beschaffenheit auf das vollständigste gleicht. Auf diese Weise entsteht aus einem ursprünglich runden Eikern ein Gebilde, das auf der einen Seite einen tiefen Ausschnitt besitzt (Fig. 24). In dem zu Eiplasma gewordenen Kernausschnitt bemerkt man alsdann gewöhnlich, wie auch in der zuletzt angezogenen Figur, noch längere Zeit jene dunkleren Flecke, welche anzeigen, dass die bei der Auflösung mitbetheiligte Chromatinsubstanz noch nicht völlig mit der umgebenden Plasmamasse sich gemischt hat.

Ein hierauf bezügliches ähnliches Bild stellt die Fig. 25 dar, in welcher der ursprünglich länglich runde Eikern nach unten zu durch eine buchtige Grenzlinie scharf gegen den Eikörper abgeschnitten ist. Wenn wir aber das mikroskopische Bild so wie auch die Zeichnung genauer ansehen, so bemerken wir unterhalb des hellen Kernes noch eine zarte regelmäßige Bogenlinie, welche die ehemalige Kerngrenze darstellt und den Kern in seiner jetzigen Gestalt zu dem ursprünglichen Oblong abrunden würde. Die ehemalige Kerngrenze ist nur deswegen noch kenntlich geblieben, weil diejenige Kernpartie, welche sich abgelöst und in Eiplasma umgewandelt¹ hat, sich durch eine eben

¹ Wenn ich die Umwandlung von Kerntheilen in Eiplasma einfach hinstelle als eine Auflösung resp. gleichmäßige Vertheilung der Kernsubstanz im Kernsaft, so

für das Auge wahrnehmbare, etwas größere Intensität der Färbung von dem übrigen Protoplasma abhebt. Bei den meisten Kernen jedoch, von denen solche peripherische Theile sich abgelöst und in einen Theil des Protoplasmaleibes umgewandelt haben, verwischen die ehemaligen Kerngrenzen sich bald in Folge der innigen Verschmelzung des alten Eiplasmas mit dem neu vom Kern aus hinzugekommenen. Nur stärker gefärbte, matt kontourirte Flecke im Plasma, welche daher rühren, dass die Kernsubstanz sich noch nicht ganz gelöst hat, deuten dann in der Regel noch allein die geschilderten Vorgänge an.

Die Form und Ausdehnung der sich in Eiplasma umwandelnden Kernpartie und eben so des restirenden Kerntheiles kann natürlich in mannigfachster Weise variiren, ohne dass dadurch der allgemeine Charakter des Vorganges verwischt wird. So ist in der Fig. 26 ein schmaler peripherer, nach innen zu wellig begrenzter Saum in Umwandlung begriffen; wenn in dieser Figur die zur Zeit noch sichtbare Kernmembran an dieser Stelle geschwunden sein wird, wird der Kern an diesem unteren Ende eben so von Buchten ausgeschnitten sein, wie das an den vorhin besprochenen Figuren der Fall war.

Da nun solche Kernbuchten, die bald von winziger Größe sind, bald aber beträchtlichere Dimensionen annehmen, kontinuierlich aus dem Kernverband austretend sich in Eiplasma umbilden und in denselben fast beständig kompaktere Massen von Chromatinsubstanz sich befinden, welche in so kurzer Zeit sich nicht auflösen können, so wird dadurch der Eiinhalt immer mehr mit solchen matten Flecken erfüllt (Fig. 23 ff.), welche sich durch eine etwas intensivere Färbung von dem übrigen Eiplasma unterscheiden.

Trotzdem der Kern in Folge dieser Vorgänge ohne Unterlass Masse an seine Umgebung abgibt und abzugeben fortfährt, nimmt er dennoch und zwar in außerordentlichem Maße, an Größe zu: ein Zeichen, dass wir es hier keineswegs mit normaler Weise zu bestimmter Zeit am Eikern auftretenden atrophischen Erscheinungen, sondern mit regelmäßig fortschreitenden Wachstumsvorgängen zu thun haben. Mit dem allmählichen Größerwerden des Eikernes beginnt in demselben der Gehalt an chromatischer Substanz von Neuem zu steigen (Fig. 27—34), welcher Umstand es weiterhin besonders bewirkt, dass die an der Kernoberfläche sich abspielenden Prozesse noch mehr in die Augen fallen, als das bisher der Fall war.

In Fig. 27 sehen wir an mehreren Stellen der Kernoberfläche solche Buchten, die alle durch Umwandlung der Kernmasse in Eiplasma soll damit nur die äußere Erscheinung dieses Vorganges angedeutet werden, der sicherlich in der Hauptsache vorwiegend chemischer Natur ist.

an den betreffenden Stellen entstanden sind. Während ursprünglich alle Kernkörperchen rings von Kernsaft umgeben sind, hat sich bei a , wo der Eikern jeder scharfen Begrenzung ermangelt, dieser Kernsaft bereits vermischt mit dem in Auflösung begriffenen großen Kernkörper und dem benachbarten Protoplasmaleibe des Eies. Es findet somit ein ganz allmählicher Übergang statt zwischen dem in Auflösung begriffenen Chromatinstück und dem Eiplasma. Das weitere Stadium hierzu sehen wir an einer anderen Stelle derselben Kernoberfläche, nämlich bei a_1 . Hier liegt in einer Bucht ein Chromatinstück, das schon etwas weiter in der Auflösung vorgeschritten ist, dem aber noch deutlich alle Merkmale der noch im Kerninneren gelegenen Kernkörperchen anhaften. Noch weiter ist der Process bei a_2 gediehen, woselbst nur noch ein verwaschener, rundlicher, stärker gefärbter Fleck andeutet, dass sich an dieser Stelle ein Stück Kern mit vielem Chromatingehalt in Eiplasma umgewandelt hat. Wenn in der Bucht bei a die Umwandlung sich in der gleichen Weise vollzogen haben wird, wie das in den übrigen Kernbuchten der Fall ist, wird der Kern eine Gestalt erlangen, wie sie nebenstehender Holzschnitt wiedergibt.



Fig. I.

Zufällig fand ich in einem meiner Präparate unter den höchst mannigfaltigen Kernformen einen Eikern auf (Fig. 29), dessen Gestalt so ungefähr wenigstens diesem Holzschnitt entsprechen würde und der demnach als Folgestadium der Fig. 27 aufgefasst werden könnte. Sonst zeigt dieser in Fig. 29 abgebildete Kern nur dieselben Erscheinungen, wie ich sie an der eben besprochenen Figur erläutert habe und wie wir sie an den verschiedensten Eikernen von *Colymbetes* wiederfinden. Die Kernoberfläche ist von Buchten wild zerrissen, in denen bei a und a_1 , die in Auflösung begriffenen Chromatinkörper noch ziemlich deutlich als solche kenntlich sind; in der großen Bucht bei a_2 , jedoch ist von dem aufgelösten Kernkörper nur noch ein großer mattröther Fleck übrig geblieben, der allein durch eine größere Intensität der Färbung sich von dem übrigen Eiplasma abhebt. Das Eiplasma finden wir reich durchsetzt von größeren und kleineren dunkleren Flecken, die alle demselben Vorgange den Ursprung verdanken.

In Fig. 28 hat sich der Gehalt an Chromatinsubstanz innerhalb des Kernes noch außerordentlich gesteigert; sie erfüllt denselben in Form mächtiger unregelmäßiger Stücke, deren Gestalt schwer zu definieren ist und daher am besten aus der Abbildung ersehen wird. Innerhalb der Kernbuchten liegen mächtige dunkle Flecke, die in Bezug auf ihre Größe ungefähr mit den Chromatinstücken innerhalb des Kernes

harmoniren und von denen der bei *a* gelegene roth gefärbte Fleck auch noch beinahe in der Färbungsintensität der intranuclearen Kernsubstanz gleich kommt. Es deuten die großen Dimensionen der in den Konkavitäten des Kernes gelegenen dunklen Flecke darauf hin, dass zur Zeit, als die jetzt in Eiplasma umgewandelten resp. sich umwandelnden Kernbuchten noch dem Kern selber angehörten, sie von eben so mächtigen Chromatinschollen erfüllt waren, wie sie zu jetziger Stunde in dem restirenden Theil des Kernes noch unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

Wenn sich von einem so außerordentlich chromatinreichen Kern viele Kerntheile nach einander ablösen, um sich in Eiplasma umzuwandeln, so ist die nothwendige Folge, dass, wie wir es in Fig. 30 verwirklicht sehen, der ganze Eikörper durchsetzt wird von den noch in Auflösung begriffenen Chromatinschollen, welche meist eine konvexe schärfer begrenzte Seite dem Eikern zuwenden. Es deuten diese konvexen Flächen der Flecke, namentlich wo mehrere derselben, wie bei *a* und *a*, in Verbindung stehen, noch auf die frühere Gestalt des Eikernes hin, die von regelmäßigeren und tieferen Buchten ausgeschnitten war, als das momentan der Fall ist. Übrigens zeigt dieser Kern zur Zeit nicht überall eine scharfe Begrenzung. An der rechten Seite nämlich sieht man den hellen Kernsaft ganz allmählich in das mattrothe Eiplasma übergehen und mit ihm sich mischen, wie auch die Chromatinstücke des Kernes einen Übergang zu den bereits dem Eihalt angehörenden Chromatinflecken erkennen lassen. So dürfte es unmöglich sein zu sagen, ob die Stücke *b* und *b*, bereits dem Eihalt angehören oder noch dem Eikern zuzurechnen sind.

Die Fig. 34 gewährt uns ein weit regelmäßigeres Bild, wie ich es bei *Colymbetes* nur selten getroffen habe. In dem vorliegenden Falle jedoch waren vier auf einander folgende Entwicklungsstadien an vier auf einander folgenden Eiern einer und derselben Eiröhre sichtbar. In dem ersten Ei dieser Entwicklungsreihe war der Kern noch vollständig rund, während er an dem vierten schon bedeutend weiter vorgegangen und an demselben der Kontour bei *a* bereits etwas mehr verwischt war, als das in Fig. 34 der Fall ist. Ich habe gerade das dritte der auf einander folgenden Eier zur Abbildung gewählt, weil in demselben diese Grenzlinie, die in so fern für das Verständnis des vorliegenden Processes von Wichtigkeit ist, als sie die Lage und Gestalt der früheren Kerngrenze wiedergiebt, noch scharf vorhanden war. Wie wir bei *a* in dieser Fig. 34 sehen, war der frühere Umriss des Eikernes ein ziemlich regelmäßiger und annähernd rundlicher, der also dem erwähnten runden Kern des ersten der vier auf einander folgenden

Eier entsprechen würde. Von diesem ehemals rundlichen Eikern haben sich aber darauf rings an der Peripherie Theile abgegliedert, indem die Chromatinsubstanz dieser sich mit dem Kernsaft vermischt und damit die Substanz der sich metamorphosirenden Kerntheile die Beschaffenheit des benachbarten Eiplasmas annahm. Da diese Umwandlung der peripherischen Kernmasse wieder, wie das bisher bei *Colymbetes* gewöhnlich der Fall war, innerhalb kleinerer oder größerer Kernausschnitte vor sich geht, so wird hierdurch ein Bild hervorgerufen, wie es Fig. 31 zeigt. Die ganze jetzige Kernoberfläche ist in ihrer gesammten Ausdehnung tief ausgeschnitten und ausgebuchtet und zeigt zwischen den dicht an einander liegenden Buchten lange, um an das Bild einer busenreichen Meeresküste zu erinnern, landzungenartige Hervorragungen, die bald schmal sind und spitz auslaufen, bald aber ein knospenartiges Ansehen annehmen, wie besonders links im Bilde. Wie lange der ehemalige Kernkontour bei *a* noch kenntlich bleiben wird, lässt sich genau nicht angeben. Da sich jedoch die zwischen der alten und der jetzigen gebuchteten Kerngrenze befindliche neu geschaffene Plasmamasse wegen ihres höheren Chromatingehaltes noch ziemlich stark in der Intensität der Färbung von der peripheren unterscheidet, so ist sehr wahrscheinlich, dass sich dieser Unterschied zwischen dem alten und dem neu hinzugekommenen Eiplasma wohl erst nach längerer Zeit ausgleichen wird. Im Allgemeinen gilt als Regel, dass die alten Kerngrenzen um so länger sich erhalten, je größer der Unterschied im Chromatingehalt zwischen dem Eiplasma und dem in Umwandlung begriffenen Kernstück ist. Besonders lange bleiben sie noch sichtbar, wenn der alten Kernmembran unmittelbar größere Massen von Kernsubstanz angelagert waren, die sich nicht so rasch auflösen können, wie das bei Chromatinpartikeln von geringerer Größe der Fall ist. Auf diese Weise hat sich in Fig. 32 noch mitten im Protoplasma eine ehemalige Kerngrenze erhalten, welche namentlich bei *a*, woselbst der Auflösungsprozess der Chromatinsubstanz noch nicht weit genug vorgeschritten ist, ganz besonders deutlich hervortritt. Es hat in dieser Figur sich die Umwandlung der peripheren Kerntheile in Protoplasma in einer etwas anderen Weise vollzogen, indem sich nicht einzelne Kernausschnitte, sondern die gesammte kontinuierliche Oberflächenschicht des Kernes metamorphosirte. Übrigens lassen sich zwischen diesem hier nur ausnahmsweise beobachteten Modus und dem vorhin beschriebenen bei *Colymbetes* gewöhnlichen alle Übergänge auffinden. Sehr häufig wird er uns bei *Dytiscus* begegnen; ja, so weit bis jetzt meine Erfahrungen reichen, scheint die Ablösung und Umwandlung konzentrischer Kernringe bei ande-

ren Thieren gerade die häufigste Form zu sein, in der dieser interessante Process sich vollzieht. Beiläufig sei hier nur hinzugefügt, daß die Ablösung concentrischer Ringe auch den ursprünglichen Verlauf des Vorganges im Thierreich zu bezeichnen scheint, von dem erst jene Modifikation, welche wir bei *Colymbetes* und anderen Thieren finden, sich sekundär ableitet. Solche concentrische Grenzlinien im Protoplasma, die bei manchen Thieren (z. B. Fischen) häufig zu mehreren in einem Ei angetroffen werden und stets als ehemalige Kerngrenzen aufzufassen sind, lassen sich sehr wohl als Wachstumsringe bezeichnen, um mit diesem Ausdruck an eine gewisse Ähnlichkeit mit den Jahresringen im Stamme der Laub- und Nadelhölzer zu erinnern.

Der Reichthum des Eikernes an chromatischer Substanz, der schon in Fig. 30—32 einen sehr hohen Grad erreicht hat, erreicht sein Maximum nach noch weiterem Größenwachstum an Kernen von dem Alter der in Fig. 33 und 34 abgebildeten. Wenn schon bisher die auf die Bildung von Eiplasma hinziehenden Vorgänge ziemlich unregelmäßig im Vergleich zu anderen Thieren verlaufen, so gestaltet sich jedoch der Process in Folge der fortwährenden Vermehrung der chromatischen Substanz noch unregelmäßiger. So ist es bereits in der Fig. 33 ganz unmöglich, jene Vorgänge, welche zu der Entstehung dieser höchst complicirten Kernform hinführten, genau zu analysiren. Dieser Kern, der in seiner äußeren Gestalt vielmehr einer unregelmäßig verästelten Pigmentzelle als einem Kerne gleicht, zeigt nur links im Bilde stellenweise eine schärfere Abgrenzung nach dem Eiplasma hin und ist an seiner ganzen Oberfläche mit höchst mannigfaltigen und unregelmäßigen Ausläufern besetzt, welche, wie der Kern selbst, sämmtlich aus Chromatinsubstanz und Kernsaft bestehen. In der Regel herrscht jedoch in diesen häufig auch verästelten Fortsätzen die Chromatinsubstanz in einer Weise vor, dass ihr gegenüber der Kernsaft für das Auge fast verschwindet; dasselbe ist auch in der vorliegenden Figur der Fall, wesshalb es unmöglich war, in diesen Ausläufern den schmalen Saum von Kernsaft, welcher die Kernsubstanz derselben umgiebt, im Bilde anzudeuten. Alle diese Ausläufer sind auf dieselbe Weise entstanden wie in Fig. 31 die zwischen den Kernbuchten gelegenen theils spitzen, theils knospenartigen Kernvorsprünge. Freilich sind sie in unserer Figur sehr viel unregelmäßiger angeordnet, doch sieht man wenigstens bei *a* eine Stelle, an welcher unser Bild sich leicht auf dasjenige jenes regelmäßig gebuchteten Kernes zurückführen lässt.

Wenn von einem Kern, der so von Buchten ausgeschnitten ist, wie wir das in Fig. 31 sahen, neue oberflächliche Partien sich in Eisubstanz umwandeln sollen, so müssen hierbei nothwendigerweise die durch

die Ausbuchtungen hervorgerufenen Vorsprünge und knospenartigen Erhebungen zur Auflösung kommen, gleichviel welche Modifikation auch der Vorgang annimmt. Diese Auflösung geht nun bei *Colymbetes* und auch bei anderen Thieren in der Regel nicht von der Spitze der zungen- oder knospenförmigen Protuberanzen aus, sondern zumeist wandelt sich zunächst an der Knospenbasis Kernsaft und Kernsubstanz zu jener uns bekannten homogenen Masse um, welche in jeder Beziehung dem benachbarten Eiplasma gleicht. Dadurch wird nun der distale Theil der Knospe, an welchem die Umwandlung noch nicht begonnen hat, außer Zusammenhang mit dem Kern gesetzt, von demselben getrennt und dem Protoplasmaleib des Eies eingebettet. Diesen Vorgang sehen wir auf das Mannigfaltigste durch die Fig. 33 und 34 illustriert¹. In der ersteren sehen wir das Ei in der gesammten Umgebung des Eikernes erfüllt von solchen losgelösten knospenartigen Ausläufern, die sich in nächster Nähe des Kernes mit derselben Intensität färben, wie die chromatische Substanz des Kernes selbst; nach der Eioberfläche zu jedoch verlieren sie allmählich an Färbung, indem sie sich mehr und mehr mit dem umgebenden Eiplasma mischen, in dem sie schließlich vollständig aufgehen. In der Fig. 34 ist das Bild nur dadurch ein anderes geworden, dass die unregelmäßigen Kernausläufer geringere Mengen von Kernsubstanz, dafür aber mehr Kernsaft enthalten. Hier lassen die vom Kern losgelösten Theile desselben noch mitten im Protoplasmaleib mit großer Deutlichkeit dieselbe Struktur erkennen, die wir am Kerne selbst wahrnehmen, sie bestehen noch zum großen Theil aus den beiden getrennten Substanzen, aus Kernsaft und Kernsubstanz. Erst bei solchen, die bereits in der Nähe der Peripherie angelangt sind, tritt eine Vermischung beider ein, so dass es damit wiederum zur Bildung von verwaschenen Flecken kommt, die schließlich völlig in dem umgebenden Eiplasma verschwinden.

Bevor ich aber weiter gehe, sei hier noch kurz auf die eigenthümliche Struktur der großen Chromatinstücke hingewiesen, die uns in den letzten Kernen begegnet sind. Sie sind durchaus nicht homogen, sondern sind von einem unregelmäßigen Balkenwerk einer dichteren und sich daher tiefer färbenden chromatischen Substanz durchzogen. Es ist die Möglichkeit im Auge zu behalten, dass dieses Balkenwerk in den mächtigen Chromatinschollen etwas Ähnliches darstellt oder gar auf dieselbe Bildung zurückzuführen ist, wie diejenige, welche wir als Kerngerüst bezeichnen. Zu bemerken ist jedoch, dass ein Kerngerüst, wie es von anderen Objekten so bekannt ist, bei den Eikernen unserer

¹ Eine besonders schöne Erläuterung dieses Verhältnisses liefert die bald zu besprechende Fig. 36.

Thiere nur im Primordialeistadium zu beobachten ist, bevor der Eikern solide geworden ist. Später wird ein solches nie wieder nachweisbar. Da diese Strukturverhältnisse im Vergleich mit denjenigen Erscheinungen, auf deren Schilderung es mir hier hauptsächlich ankommt, immerhin sehr nebensächlicher Natur sind, will ich mich mit diesem Hinweis begnügen.

Mit den eben besprochenen Stadien hat der Kern ungefähr seinen größten relativen wie absoluten Chromatingehalt erreicht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt er wohl noch eine Zeit lang ganz beträchtlich an Größe zu, doch ist daran besonders der Kernsaft betheilig, während die Kernsubstanz nicht mehr in einem solchen Maße wächst, dass die bei der Umwandlung der peripheren Kerntheile in Eiplasma stattfindenden Verluste gedeckt werden. Daher wird von jetzt an eine allmähliche aber stetige Abnahme an Chromatinsubstanz innerhalb des Kernes bemerkbar, mit welcher zugleich ein langsamer Zerfall der bisher großen Chromatinstücke in kleinere Partikel Hand in Hand geht.

An der Fig. 35 nehmen wir bereits den Beginn dieser Umwandlungen ganz deutlich wahr. Die Menge der vorhandenen Kernsubstanz ist im Vergleich zu den beiden zuletzt betrachteten Kernen bereits merklich geringer geworden und hat überdies in derselben der erwähnte Zerfall der Chromatinstücke bereits seinen Anfang genommen. Aus wenigen großen unregelmäßigen Klumpen sind zahlreiche Theilstücke entstanden, die theils ansehnliche, langgestreckte oder kürzere Balken bilden, theils in Form grober Körner im Kernsaft vertheilt sind. Eine scharfe Begrenzung vermisst man am oberen Ende und an der rechten Seite des Kernes vollständig, an welchen Stellen im Gegentheil der Kernsaft ganz allmählich in das mattrothe Protoplasma, und die groben Chromatinkörner eben so in die dunklen Flecken des Protoplasmas übergehen.

Bemerkenswerth sind aber in unserer Figur die beiden anderen Seiten des Kernes. Ohne dass hier eine Spur einer Membran vorhanden wäre, sehen wir zwischen dem Kernsaft und dem Eiplasma dennoch eine scharfe, tief buchtig ausgeschnittene Grenzlinie (*b*), welche mit vielen Zacken und zungenförmigen Spitzen in den Plasmakörper des Eies hineinragt. Wir kennen bereits hinreichend diese buchtenreiche Kernbegrenzung als hervorgerufen durch die Umwandlung peripherischer Kerntheile in Eisubstanz. Mitten im Protoplasma aber, bei *a a*, bemerken wir eine ganz ähnliche Grenzlinie, welche ein helleres Binnenplasma von einem dunkler tingirten Außenplasma scheidet. Diese Linie bei *a a*, bildete zu einer früheren Zeit einmal die äußere

Begrenzung des Kernes und machte daher die Zone zwischen *b* und *a a*, auf einer jüngeren Altersstufe die peripherische Partie des Kernes aus, welche sich späterhin in Eiplasma umwandelte. Aus der geringen Tinktionsfähigkeit dieser Schicht so wie aus dem gänzlichen Mangel größerer Chromatinflecke in derselben lässt sich weiterhin mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, dass diese Zone während ihrer Kernzeit nicht viel anders beschaffen sein konnte, wie zur Zeit der Kerninhalt bei *c*, d. h. sie war jedenfalls nicht sehr reich an tinktionsfähigen Substanzen und enthielt dieselbe ferner nur in kleinen Partikeln. Als sich daher später die Zone zwischen *b b*, und *a a*, in Eisubstanz umwandelte, indem ihre Chromatinmasse sich in dem Kernsaft gleichmäßig vertheilte resp. auflöste, resultirte daraus eine Masse, die zwar dem mattröthen Eiplasma außerhalb der mit *a a*, bezeichneten Grenze durchaus ähnlich beschaffen war, doch wegen eines etwas geringeren Chromatingehaltes bei der Tinktion einen helleren Farbton annahm, so dass in Folge dessen die ehemalige Kerngrenze sich bis zu diesem Augenblick erhielt.

Ein nicht weniger interessantes Bild bietet uns die Fig. 36, deren Kern abermals einen weit geringeren Gehalt an chromatischer Substanz aufweist, indem größere Stücke derselben bis auf einzelne auch bereits in Zerfall begriffene vollständig fehlen und nur grobe Körnchen tinktionsfähiger Substanz den Eikern erfüllen, welche zum Theil gruppenförmig bei einander liegen und dadurch noch ihren Ursprung aus dem Zerfall größerer Stücke andeuten. Das Hauptinteresse knüpft sich jedoch an die höchst mannigfaltig gestaltete Oberfläche des Kernes, deren Beschaffenheit ungefähr dem Bilde gleicht, wie ich es seiner Zeit von gewissen Stadien des Eikernes von *Bufo* beschrieb¹, in denen derselbe an seiner ganzen Oberfläche mit buckelförmigen Erhebungen bedeckt ist, von welchen einige im Begriff sind, sich abzulösen. In ähnlicher Weise erweist sich auch die Oberfläche des vorliegenden Eikernes mit unregelmäßigen und vielfach lappig getheilten knospenartigen Fortsätzen besetzt, welche alle sekundär dadurch entstanden sind, dass sich die zwischen ihnen gelegenen Theile des Eikernes in der Form jener Kernbuchten in Eiplasma umgewandelt haben. Freilich ist Letzteres aus diesem Bilde nicht mehr direkt zu ersehen, doch muss die erwähnte Art der Entstehung der Kernknospen mit Nothwendigkeit aus dem Gesagten geschlossen werden, besonders da die letzteren sich in keiner Weise von jenen Kernfortsätzen und -Ausläufern unterscheiden, welche wir bereits kennen gelernt haben, und

¹ LUDWIG WILL, Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei Amphibien und Insekten. Zool. Anz. 1884. Nr. 167, 168.

z. B. in hohem Grade denen gleichen, welche Fig. 31, vor Allem unten links, aufweist.

Beim weiteren Fortschreiten der Umwandlung peripherer Kerntheile in protoplasmatische Substanz kommen nun nothwendigerweise die Kernknospen zur Ablösung, ein Process, der an der rechten Seite unserer Figur lebhaft im Gange ist. An verschiedenen der knospenartigen Erhebungen der Kernoberfläche bemerken wir, dass sie schon den Zusammenhang mit dem Kern verloren haben oder wenigstens im Begriffe sind, denselben aufzugeben. Nach dem bereits p. 348 Gesagten geschieht das dadurch, dass die in den betreffenden Kerntheilen ursprünglich scharf von dem Kernsaft gesonderte Kernsubstanz sich gleichmäßig in dem Kernsaft vertheilt resp. auflöst und diese Vermischung beider Substanzen zuerst die basalen Theile der Knospen ergreift. Es tritt das besonders bei *c*, und *c*₁₁ hervor, an welchen Punkten das distale Ende der knospenförmigen Protuberanz noch mit Chromatingranulationen erfüllt ist. Die ganz peripherischen, hier besonders dicht bei einander liegenden Granulationen sind die letzten, welche dem Zerfall und der Auflösung unterliegen und daher noch für längere Zeit die ehemaligen Kerngrenzen deutlich erkennen lassen. Indem sich auf diese Weise an der ganzen Oberfläche des Kernes Kernsaft und Kernsubstanz vermischen, wird wiederum jene Substanz hergestellt, die in jeder Weise bis auf eine etwas intensivere Färbung der Masse des Protoplasmakörpers gleicht. Zugleich damit wird die bisherige Grenze zwischen Kern und Protoplasma verschoben; die Kerngrenze, die so eben noch bei *c*, *c*₁₁, *c*₁₂ lag, rückt jetzt auf *d*, *d*, zurück.

Auch die dunklen Flecke, die den Protoplasmakörper erfüllen, waren einst Bestandtheile des Kernes, die sich in ganz derselben Weise, wie eben geschildert wurde, loslösten. In der Regel zeigt die der Eiperipherie zugewandte Seite derselben eine schärfere Begrenzung, welche davon herrührt, dass an dieser Seite meist noch Chromatingranulationen vorhanden sind, die sich noch nicht ganz gelöst haben; diese distale Seite der dunklen Flecke stellte einmal eine Kerngrenze dar. Wenn, wie gesagt, die künftige Kerngrenze bei *d* liegen wird und die jetzige sich bei *c* befindet, so liegt die nächst ältere Kerngrenze bei *b*, eine noch ältere bei *a*.

Bisher war der Eikern trotz des äußerst lebhaften Überganges seiner peripheren Theile in plasmatische Substanz immer noch im Stande, diesen Verlust an Masse wieder zu decken, ja, es war ihm in Folge lebhafter Assimilation noch möglich, beträchtlich an Größe zuzunehmen. Dies Größenwachsthum, das in den Jugendstadien am regsten

vor sich geht, nimmt mit zunehmendem Alter des Kernes mehr und mehr ab, bis es zu einer gewissen Zeit ganz aufhört. Das ist in dem Stadium der Fall, welches Fig. 36 darstellt. In diesem hat der Eikern seine Maximalgröße von 0,29 mm erreicht und nimmt von jetzt an unter noch weiterem Zerfall seiner Kernsubstanz in immer kleinere Partikelchen nur noch an Größe ab.

In Fig. 37 hat der Kern, welcher jedoch nur zur Hälfte gezeichnet ist, nur noch eine Größe von 0,24 mm. Während in der vorigen Figur der Längsdurchmesser des Eies den Kerndurchmesser nur 2,8mal übertraf, wird durch die stattgefundenen Größenabnahme die Zahl 2,8 auf 3,82 erhöht. Der Zerfall der Chromatinsubstanz, der sich schon in den vorigen Figuren anbahnte, ist hier bereits so weit gediehen, dass alle größeren Stücke vollständig verschwunden und zum Unterschied von Fig. 36 die kleinen Granulationen ziemlich gleichmäßig durch den ganzen Kern vertheilt sind. Die Oberfläche des Kernes, welche bereits in Fig. 36 nicht mehr die Mannigfaltigkeit der Fig. 33, 34 und 35 aufwies, zeigt sich in Fig. 37, in der der Chromatingehalt noch geringer geworden ist, wieder regelmäßiger gegliedert, indem sie von den bekannten tiefen Buchten ausgeschnitten wird, zwischen denen sich entsprechende zungenartige Hervorragungen finden, von welchen nur einzelne einen knospenartigen Charakter annehmen. Dieselben Vorgänge, welche zu allen bisher betrachteten Kernformen die Veranlassung waren, haben auch dieses Bild geschaffen. Breite buchtig begrenzte Kernschichten haben sich metamorphosirt und in ein ziemlich satt gefärbtes homogenes Plasma umgebildet. Überall noch ist die äußere Grenze dieser abgelösten Schicht, d. h. mit anderen Worten, die ehemalige Kerngrenze, deutlich zu erkennen und an verschiedenen Stellen (*a, a*, etc.) sogar noch durch nicht ganz gelöste Chromatinpartikel besonders für das Auge markirt. Wie aus dem Bilde hervorgeht, war die ehemalige Kerngrenze der jetzigen außerordentlich ähnlich.

Diese Vorgänge reduciren den Kern auf eine immer geringere Größe, bis sein Durchmesser in Fig. 38 kaum noch ein Achtel der Eilänge ausmacht. Gleichzeitig aber bemerken wir, dass die chromatischen Kernkörperchen noch weiter in ganz winzige Körnchen zerfallen sind und außerdem auch bedeutend an Zahl abgenommen haben. Diese Abnahme ist natürlich durch die Abgabe an den Protoplasmaleib zu erklären; zu einem kleinen Theil jedoch ist sie bei so alten Kernen auch mit dadurch veranlasst, dass auch in dem Kernsaft des Kernes selbst die Chromatinsubstanz bereits angefangen hat sich zu lösen. In Folge dessen ist der Kernsaft des Eikernes in diesem Alter nicht mehr völlig indifferent gegen Tinktionsmittel, sondern er färbt sich bereits

ganz matt rosa, ein Verhalten, das schon in Fig. 36 bemerkbar wurde. Dadurch erhält der alternde Eikern fast das Aussehen eines grobkörnigen Protoplasmas, welches durch den Mangel jeglicher Kernmembran noch gehoben wird. Das gesammte Protoplasma des Eies hat sich zu dieser Zeit bereits in eine große Menge von größeren und kleineren Dotterpartikeln umgewandelt, mit Ausnahme einer schmalen Schicht homogenen Plasmas in der direkten Umgebung des Kernes, welche aber ebenfalls ihrer baldigen Umwandlung in Dottersubstanz entgegen sieht und an den meisten Kernen dieses Alters (Fig. 39) schon nicht mehr nachweisbar ist. Trotzdem der gleichalterige Kern dieser letzteren Figur um 0,11 mm länger ist wie der vorige, kommen beide einander an Volumen dennoch ziemlich gleich, da der Kern der Fig. 39 so außerordentlich in die Länge gestreckt ist; von der Struktur des letzteren ist besonders zu bemerken, dass er zu dieser späten Zeit noch ausnahmsweise große Chromatinkügelchen enthält.

Während der zuletzt betrachteten Stadien hat sich auch eine Lageveränderung des Kernes vollzogen. Der Kern verlässt die Mitte des Eies und rückt ganz allmählich, wie das von zahlreichen Thieren bekannt ist, an die Peripherie des Eies. Er beginnt diese seine Wanderung in der Regel auf dem durch Fig. 36 bezeichneten Stadium und hat sich in Fig. 38 und 39 schon so weit der Eioberfläche genähert, dass er nur noch durch einen kleinen Zwischenraum von derselben getrennt wird.

Das Schlussstadium der Kernentwicklung habe ich bei *Colymbetes* nicht verfolgen können, doch liegt keinerlei Grund vor, dass hier der Kern sich anders verhalten solle, wie ich das im nächsten Beitrag von *Dytiscus* zeigen werde. Danach würde auch hier der Eikern vollends an die Oberfläche des Eies herantreten, sich auf derselben ein wenig ausbreiten und sich allmählich in ein feinkörniges Protoplasma umwandelnd als Kern schwinden — doch nicht ganz. Ein kleiner Theil der Kernmasse bliebe nach Analogie meiner Befunde bei *Dytiscus* von der Metamorphose in *Eiplasma* verschont, indem sich in der Umgebung einiger Chromatingranula ein Quantum hellen Kernsaftes ansammelt, welche beiden Theile dann die Gestalt eines kleinen hellen Bläschens von runder Form annehmen. Dieses winzige Gebilde bliebe allein von dem früher riesengroßen Eikern übrig, um den definitiven Kern des reifen Eies darzustellen, an welchem bald darauf die Spindelbildung¹ eintritt, welche zur Ausstoßung der Richtungskörperchen hinführt.

¹ Es ist mir an Schnitten durch reife *Dytiscuseier* gelungen, die verschiedenen Stadien, welche der Bildung des ersten Richtungskörperchen vorausgehen, zweifellos nachzuweisen, ohne jedoch die Ablösung selbst gesehen zu haben.

Nachdem wir so den Kern während seines ganzen Lebens bis zum Eintritt der Embryonalentwicklung verfolgt haben, habe ich jetzt noch einige Bemerkungen über die Membran desselben mitzutheilen. Wo eine Kernmembran als gesondertes Gebilde vorhanden ist, wird sie, was zuerst VAN BENEDEN mit Nachdruck hervorgehoben, aus chromatischer Substanz gebildet; daher erscheint sie in vielen Fällen gefärbt. Wenn in manchen Fällen die Kernmembran völlig farblos bleibt, so kann ich das nur dadurch erklären, dass die chromatische Substanz der Kernmembran in ähnlicher Weise eine Umwandlung erfahren hat, wie das von den Dotterkugeln bekannt ist, die sich Anfangs vermöge ihren hohen Chromatingehaltes stark tingiren, deren Färbung aber mit zunehmendem Alter allmählich schwächer wird, bis sie schließlich gar nicht mehr oder kaum noch nachweisbar ist. Dass es in der That Kernsubstanz ist, welche die Membran des Eikernes aufbaut, dafür liefert gerade Colymbetes zahlreiche Anhaltspunkte; ich führe nur die Fig. 36 und 37 zum Beweise an. In der ersteren Figur sehen wir nur bei *m* ein kurzes Stück sich stark tingirender kontinuierlicher Kernmembran, welches nach oben und nach unten hin in eine Reihe kleiner Chromatinkörner übergeht. Diese Granulationen unterscheiden sich in keiner Weise von den übrigen Chromatinkörnern des Kernes, sie liegen nur an der Kernoberfläche besonders dicht bei einander und färben sich eben so intensiv wie die Kernmembran bei *m*. Da wir weiter hinter der sich ablösenden Knospe *c*, bei *d*, also dort, wo die neue Kernoberfläche zu liegen kommt, die Chromatinkörnchen wieder so angeordnet sehen, dass sie eine Membran vortäuschen, so halte ich es in diesem Falle für erwiesen, dass die Kernmembran sich aus den oberflächlichsten Chromatintheilchen aufbaut. Wenn mit der sich in Protoplasma umwandelnden oberflächlichen Kernschicht auch die ehemalige Kernmembran sich auflöst, bildet sich hinter ihr, an der Stelle, welche jetzt zur Kernoberfläche wird, eine neue Kernmembran, welche sich aus den dort vorhandenen Chromatintheilchen aufbaut. So sehen wir in Fig. 37 hinter der alten Kernmembran (*a*, *a*, *a*) eine neue entstehen, die theilweise (rechts in der Figur) bereits eine kontinuierliche Membran darstellt, theilweise aber erst durch die dicht an einander gereihten noch nicht verschmolzenen Granulationen angedeutet wird.

Besonders aber muss hervorgehoben werden, dass die Kernmembran durchaus nicht nothwendig zum Wesen des Kernes gehört: sie fehlt häufig, in welchem Falle alsdann Kernsaft und Eiplasma einander direkt berühren (Fig. 35). Ihr Vorhandensein richtet sich meiner Meinung nach offenbar danach, ob in der peripherischen Kernschicht das Material zu ihrem Aufbau vorhanden ist oder nicht. Derselbe Kern,

der eben noch eine Kernmembran besaß, kann dieselbe bei der Plasmabildung einbüßen, ohne fürs Erste eine andere wieder zu bekommen und umgekehrt — derselbe Kern, an dem soeben keine Spur einer Membran zu entdecken war, kann bald darauf mit einer solchen versehen sein, sobald eine chromatinreiche Kernschicht eine oberflächliche Lage gewinnt.

Auch das Mengenverhältnis von Kernsaft und Kernsubstanz innerhalb des Eikernes ist nach dem Alter des letzteren bedeutenden Schwankungen unterworfen, Schwankungen jedoch, die in den verschiedenen Kernen in bestimmter gesetzmäßiger Weise eintreten und durchweg verlaufen, wie

es nebenstehende graphische Darstellung (Fig. II) versinnlicht. Die senkrechten Linien stellen in dieser Figur die ungefähren Größen des Eikernes während verschiedener auf einander

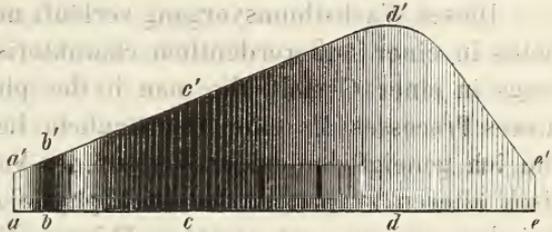


Fig. II.

folgender Entwicklungsphasen dar. Wenn $a a'$ die Größe des primordialen Eikernes bedeutet, so hat derselbe bei $d d'$ seine Maximalgröße erreicht, um darauf rasch abzunehmen und auf die geringe Ausdehnung ($e e'$) des definitiven Kernes des reifen Eies zurückzusinken. Durch die verschiedenen Abstände der Senkrechten von einander wie durch ihre Dicke soll das Verhältnis von Chromatin und Kernsaft graphisch dargestellt werden. Je näher die Linien bei einander liegen, und je dicker sie sind, desto mehr waltet die Kernsubstanz vor und umgekehrt, je feiner sie sind und je weiter dieselben von einander entfernt liegen, desto mehr Kernsaft enthält der Kern. Von $a a'$, dem Kern des jungen Primordialeies (Fig. 2 O, O_1) ausgehend, bemerken wir, dass der Chromatingehalt rasch zunimmt um bei b (Fig. 3) ein Maximum zu erreichen; dasselbe erhält sich jedoch nur kurze Zeit und sinkt nach der Bildung der Tochterkerne schnell wieder von seiner Höhe herab (Fig. 47, 48, 49). Allmählich aber giebt sich ein abermaliges Ansteigen des Gehaltes an Kernsubstanz zu erkennen, welcher bei c (Fig. 33, 34) ein zweites Maximum erreicht, das von etwas längerer Dauer ist. Nachdem der Chromatingehalt sich einige Zeit auf diesem Höhepunkte gehalten hat, fängt er jedoch an ganz allmählich abzunehmen, welches Sinken von jetzt an kontinuierlich fort dauert bis an das Ende der Kernentwicklung, d. h. bis zur Entstehung des winzig kleinen definitiven Eikernes, der bei *Dytiscus* nur noch wenige Chromatinkörnchen enthält.

Das wichtigste Resultat der vorstehenden Untersuchung betrifft jedoch ohne Zweifel jene Beziehungen, welche zwischen dem Kern und dem Protoplasmaleib der Eizelle obwalten. Von der Entstehung der Tochterkerne an konnten wir verfolgen, dass während des ganzen weiteren Verlaufes des Eiwachsthums beständig die peripheren Kernteile sich in eine Substanz umwandeln, die wir als Eiplasma auffassen müssen, da sie dem Protoplasmaleib des Eies vollständig gleicht und mit demselben verschmelzend zu seinem Wachstum beiträgt. Mit anderen Worten: unsere Untersuchung hat ergeben, dass von jenem erwähnten Zeitpunkte an der protoplasmatische Leib der Eizelle auf Kosten des Eikernes wächst.

Dieser Wachstumsvorgang verläuft nun zwar bei unserem *Colymbetes* in einer außerordentlich charakteristischen Form, doch keineswegs in einer Gestalt, die man in der phylogenetischen Entwicklung dieses Processes als eine ursprüngliche bezeichnen könnte. Vielmehr bin ich geneigt denjenigen Verlauf des Vorganges für den phylogenetisch älteren zu halten, der auch physiologisch der einfachere ist und bei den von mir untersuchten Thieren die weiteste Verbreitung hat. Er besteht darin, dass sich vom Kern aus regelmäßige und kontinuierliche konzentrische Schichten ablösen, deren Breite eine verschiedene sein kann. Bei *Colymbetes* dagegen sahen wir nur ausnahmsweise eine kontinuierliche Kernschicht sich in Eiplasma umwandeln; in der Regel vollzog sich der Umwandlungsprocess immer nur an lokal begrenzten Stellen der Kernoberfläche, wodurch zunächst buchtige Ausschnitte auf derselben entstehen. Diese Kernbuchten liegen weit von einander oder dicht zusammengedrängt, sie sind regelmäßig oder von mannigfacher Gestalt und immer getrennt durch entsprechende Hervorragungen, die vielfach den Charakter von Kernknospen annehmen und beim Fortschreiten des Processes in der p. 348 erläuterten Weise zur Ablösung kommen. Wenn auch manche Unregelmäßigkeiten und Modifikationen dieses Schemas vorkommen, so tangiren diese jedoch in keiner Weise das Wesen des Vorganges und sind nur zu zeigen geeignet, dass die Natur nicht nach Schablonen arbeitet, dass erst der Mensch es ist, der ihr das Schema unterschiebt.

Genau so wie dieser zur Bildung von Eiplasma hinführende Wachstumsvorgang verläuft auch jener Process, welcher den Tochterkernen den Ursprung giebt. Auch diese entstehen dadurch, dass sich buchtenförmige Ausschnitte aus dem Kerne herauslösen, diese abgelösten Kernstücke sich aber nun nicht dem Zellenleibe beimischen, sondern ihre Kernnatur bewahren. Diese Ähnlichkeit der begleitenden Erscheinungen ist durchaus keine zufällige; sie findet sich eben so bei ande-

ren Thieren, z. B. den Amphibien, bei denen ich bereits vor einem Jahre¹ die Ablösung von knospenartigen Kerntheilen beschrieben habe, welche zur Vermehrung des Eiplasmas beitragen. Nach den Beobachtungen von NUSSBAUM², die mir damals leider noch nicht bekannt waren, geht nun auch bei diesen Thieren die Bildung der Epithelzellen unter ganz den nämlichen Erscheinungen vor sich; auch sie entstehen durch Knospung von einem traubig gewordenen Eikern. Noch auffallender aber wird diese Ähnlichkeit in Fällen, in denen die Plasmabildung in etwas anderer Weise verläuft und diese selbe Modifikation sich dann auch bei der Bildung der Tochterkerne geltend macht, wie wir das in der Fortsetzung dieser Studien von Dytiscus sehen werden. Wenn sich nun aber an demselben Kerne gleich nach einander Prozesse abspielen, die unter genau denselben Erscheinungen verlaufen, so können wir auf die Identität der ersteren schließen. Mit anderen Worten folgt hieraus, dass der Entstehung der Tochterkerne derselbe Wachsthumsvorgang zu Grunde liegt, den wir gleich darauf zur Bildung von Eiplasma hinführen sehen. Nur das Schicksal der sich ablösenden Kerntheile ist ein verschiedenes; in dem einen Falle bewahren sie ihre Kernnatur und werden zu Tochterkernen, im anderen Falle mischt sich ihre Substanz mit dem umgebenden Eiplasma, zu dessen Vermehrung sie beitragen. Wie aber ersichtlich, kann dieses verschiedene Schicksal nicht durch den Modus ihrer Entstehung, sondern nur durch ihre substantielle Beschaffenheit bedingt sein.

Gestützt auf geeignete Beobachtungen können wir ohne Gefahr sogar noch einen Schritt weiter gehen. — Wir haben die bisher vorzüglich ins Auge gefassten Erscheinungen als den Ausfluss eines einheitlichen Wachsthumsvorganges kennen gelernt, den wir von dem Beginn der Tochterkernbildung an bis zur endlichen Entstehung des reifen Eikernes hin kontinuierlich und ohne Unterbrechung verfolgen konnten. Es erhebt sich nun noch für uns die wichtige Frage, ob dieser Process wirklich erst mit der Entstehung der Tochterkerne einsetzt, oder ob er bereits vor derselben nachweisbar ist, also von Anbeginn der Existenz des Kernes an sich vollzieht. A priori lässt sich vermuthen, dass das Letztere der Fall sein wird, da dieser Wachsthumsvorgang so innig mit dem Wesen des Kernes und der Zelle verknüpft sein muss, dass ein plötzliches Einsetzen desselben eine höchst sonder-

¹ Zool. Anz. 1884. Nr. 167.

² M. NUSSBAUM, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.

bare Erscheinung sein würde. Die Beobachtung bestätigt nun diese Vermuthung vollständig. Schon p. 333 wies ich darauf hin, dass man sehr häufig mitten im Protoplasmaleib auch der jüngsten Primordialeier zarte kreisförmige oder elliptische Linien und Grenzen vorfindet, die ungefähr concentrisch (Fig. 2 O_1, O_2, O_4, O_6) zum Eikern verlaufen. Nach den im weiteren Verlauf dieser Studien mitzutheilenden Beobachtungen an anderen Objekten erkenne ich nun in diesen Linien ganz unzweideutig jene Wachstumsringe, von denen p. 347 die Rede war. Es können dieselben nur als ehemalige Kerngrenzen angesehen werden, welche uns anzeigen, dass der Kern bereits von Anbeginn seiner Existenz an kontinuierlich oberflächliche Schichten abgiebt, die sich dem Protoplasmaleib beimischen und zu dessen Wachstum beitragen. Besonders interessant ist in dieser Hinsicht das Ei O_3 , welches ungefähr das den eben erwähnten Bildern vorhergehende Stadium darstellt. Die Membran seines Kernes entspricht den Wachstumsringen in den eben erwähnten Primordialeiern. Der von dieser Kernmembran umschlossene Inhalt ist von zwiefacher Beschaffenheit; in der peripherischen Kernzone direkt unter der Membran hat sich die Chromatinsubstanz in dem Kernsaft aufgelöst und damit zur Bildung eines homogenen mattröth gefärbten Protoplasmas Veranlassung gegeben; von diesem oberflächlichen Saume aus nach innen zu hat der Eikern seinen Charakter bewahrt, indem man hier Kernsaft und chromatische Substanz wohl gesondert wie in allen Kernen antrifft. Auf der Grenze zwischen der unveränderten Kernmitte und dem homogenen Saum finden sich die Chromatinkörnchen etwas regelmäßiger und dichter angeordnet, so dass sie als eine Reihe hervortreten, welche der oberflächlichen Körnerschicht der Kerne O_1, O_2, O_4, O_6 entspricht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nun würde die homogen gewordene Kernzone allmählich an Breite zunehmen, während die jetzige Kernmembran der Auflösung anheimfällt, was jedoch in der Regel nicht mit einem Mal, sondern nach und nach vor sich geht. Dadurch würde zunächst ein Bild entstehen, wie es die vier erwähnten weiter fortgeschrittenen Primordialeier darstellen, indem die bisherige Kernmembran noch eine Zeit lang als Wachstumsring wenigstens stellenweise sichtbar bliebe, die Körnchenreihe alsdann aber die oberflächlichste Kernschicht bildete. Wenn nun auch diese Bilder wegen der Kleinheit der jüngsten Eier nicht so klar sein können, wie diejenigen, welche ich später bei der Schilderung dieses regulären Modus der Plasmabildung beibringen werde, so zeigen sie doch immerhin, dass die Metamorphose der peripheren Kerntheile zu Eisubstanz bereits in das früheste Alter des Eies zurückreicht.

So gelangen wir zu dem wichtigen Resultate, dass der Protoplasmaleib der Eizelle zeitlebens in centrifugaler Richtung auf Kosten des Kernes wächst. Dieses Wachstum geht bei *Colymbetes* Anfangs ganz regelmäßig vor sich, indem sich kontinuierliche oberflächliche Schichten des Kernes in Gestalt konzentrischer Ringe dem Protoplasmaleib hinzufügen. Später wird dieser Wachstumsprocess auf einzelne Stellen der Kernperipherie lokalisiert, indem dann nur innerhalb seitlich begrenzter Kernausschnitte die Metamorphose sich vollzieht, so dass dadurch Buchten und Knospen auf der Kernoberfläche entstehen, die dicht beisammen liegen oder weiter von einander entfernt, regelmäßig oder unregelmäßig sein können. Je weiter der Vorgang fortschreitet, desto unregelmäßiger pflegt er im Allgemeinen zu verlaufen. Statt dass der Kern Anfangs trotz aller dieser Vorgänge dennoch mächtig an Größe zunimmt, hört gegen das Ende des Eibildungsprocesses sein Wachstum allmählich auf; da er aber nichtsdestoweniger fortfährt Masse an den Eikörper abzugeben, wird er kleiner und kleiner, bis schließlich von dem ganzen ehemals riesigen Kern nur ein winziges Gebilde als definitiver Eikern übrig bleibt, der in Bezug auf seine Größe sogar, um nach dem Beispiel von *Dytiscus* zu urtheilen, hinter dem Kern der jungen Primordialeier zurückbleibt¹.

Außer diesem mehr physiologischen Resultat gestattet uns die vorstehende Untersuchung auch Schlüsse rein morphologischer Art.

Bekanntlich besteht die Zelle in dem ursprünglichsten und einfachsten Zustande, in welchem sie bei zahlreichen der niedersten Thiere und Pflanzen gefunden wird, aus einer vollkommen einheitlichen und kontinuierlichen Masse, welche wir Protoplasma nennen. Im weiteren Verlauf der phylogenetischen Entwicklung hat sich in diesem bisher in seiner Masse überall völlig gleichförmigen Elementarorganismus ein Gebilde differenziert, das als Kern bezeichnet wird und durch eine membranartige Bildung sich scharf von dem umgebenden Protoplasmaleibe abgrenzt. — Es lässt sich nicht leugnen, dass mit der Entstehung des Kernes sich innerhalb der Zelle ein gewisser Dualismus geltend macht, indem die letztere jetzt nicht mehr aus einer einheitlichen Masse, sondern aus Zellenkern und Zellenleib besteht, welche beiden Theile, abgesehen von dem vorübergehenden Schwund der Kernmembran bei indirekten Zelltheilungen, nach unseren bisherigen Erfahrungen während des gesammten Zellenlebens durch eine scharfe Grenze geschieden sind.

Dass ein solcher Dualismus nicht bestehen darf, liegt auf der

¹ Auf eine hier sehr nahe liegende Darlegung des Stoffumsatzes innerhalb der Eizelle gehe ich erst in meiner nächsten Mittheilung ein.

Hand, denn er verträgt sich nur sehr schlecht mit unserer Zellentheorie, welche für die letzte Einheit des organischen Lebens auch ein einheitliches Substrat fordert.

Dass derselbe aber in der That besteht, zeigt am besten der Umstand, dass einzelne Forscher mit demselben rechnen, indem sie einem dieser Zelltheile, nämlich dem Kern, Eigenschaften beilegen, die diesen zu noch größerer Selbständigkeit erheben, als ihm so wie so schon durch die Abgrenzung gegen den Protoplasmakörper zukommen müsste. So lassen einige Forscher den Kern amöboide Bewegungen ausführen, Bewegungen also, die, weil völlig selbständig und unabhängig vom umgebenden Protoplasma, jenem einen so hohen Grad von Individualität zuschreiben, dass damit die Zelle nothwendigerweise aufhören muss, ein Elementarorganismus zu sein. In theilweisem Zusammenhang mit dieser Ansicht steht dann auch die Theorie, welche dem Kern der Eizelle Zellencharakter vindicirt und damit die Eizelle selbst als einen zusammengesetzten Organismus hinstellt.

Richtig sind meiner Meinung nach nur diejenigen Forscher verfahren, welche den in der Trennung von Kern und Zellenleib liegenden Dualismus vorläufig ignorirt haben, weil sie die einheitliche Organisation der Zelle als unverrückbares Ziel klar vor Augen hatten und sich bewusst waren, dass jener in seiner Existenz nur durch unsere unvollkommene Kenntnis der Zellennatur bedingt sein konnte und früher oder später fallen musste, sobald es nur einmal gelang, die nothwendig existirenden morphologischen und physiologischen Beziehungen aufzufinden, welche Zellkern und Zellenleib einigend verbinden.

Dieses in den letzten Zeilen bezeichnete Problem glaube ich nun gelöst zu haben, indem es mir gelungen ist, außer den bereits angeführten physiologischen auch die rein morphologischen Beziehungen zwischen den beiden Zelltheilen aufzudecken. Ich habe gezeigt, dass wohl der Kern in gegebenen Momenten für unser Auge bestimmt abgegrenzte Gestalt besitzt, dass diese aber schon für die rein anatomische Betrachtung in manchen Entwicklungsphasen vermisst wird. Stellen wir uns sodann aber auf den höheren entwicklungsgeschichtlich-morphologischen Standpunkt und blicken wir von diesem auf die Entwicklung des jungen Primordialeies zum reifen Ei als auf einen fortlaufenden einheitlichen Vorgang, so wird jede scharfe Abgrenzung für unser geistiges Auge illusorisch, indem wir kontinuierlich Kern und Zellenleib in einander übergehen sehen und wahrnehmen, dass eine zeitweilig bestehende Kernmembran höchst vergänglicher Natur ist, da sie bereits im nächsten Augenblicke schwindet und eine nach dem

Schwunde dieser etwa neu auftretende Kerngrenze durchaus nicht mit der früheren zu identificiren ist. So entbehren Kern und Zellenleib für sich jedes morphologischen Abschlusses; wohl besitzen sie eine Kontinuität hinsichtlich ihrer Masse, doch fehlt ihnen ein wichtiges Erfordernis, die Kontinuität der Form. Beide Eigenschaften und damit einen bestimmten morphologischen Werth erlangen sie erst in ihrer Vereinigung zu dem Gebilde, welches wir Zelle nennen. Erst die Zelle ist kontinuierlich sowohl an Masse wie auch an Form; sie stellt daher das einfachste Formelement dar, welches nicht weiter eine Statuirung von Unterabtheilungen zulässt, sondern selbst da eine einheitliche Organisation zeigt, wo die anatomische Untersuchung einen scharf begrenzten Kern im Protoplasma nachweist.

Einheitlich wie in ihrer Substanz sind die beiden Theile der Zelle auch hinsichtlich ihres Ursprunges, da sich die Zelle auf einen niedrigsten Zustand zurückführen lässt, in welchem ihre Substanz aus einer auch für das Auge völlig einheitlichen Masse besteht. Ein eigenthümliches Licht wirft nun meine Untersuchung auf diese einfachste ursprüngliche Form der Zelle, indem sie zeigt, dass bei ihr zu dieser Zeit noch die Begriffe Zelle und Kern zusammenfallen, dass man sie auf diesem Stadium sowohl als Zelle als auch als Kern auffassen kann. Verfolgen wir nämlich den Bildungsprocess des Eies einmal in umgekehrter Richtung, so können wir zunächst, wenn wir als Ausgangspunkt irgend ein Ei eines späteren Stadiums nehmen, einen Theil des Plasmaleibes auf seinen Ursprung vom Kern zurückführen; auf einem nächst jüngeren Stadium gelingt uns derselbe Nachweis von einer weiteren Plasmazone und so fort, bis wir schließlich beim jungen Primordialei anlangen. Es ist nun ein höchst folgerichtiger Schluss, wenn wir auch den schmalen Plasmaleib dieses letzteren vom Kern, mithin das gesammte Primordialei von einem Stadium ableiten, in dem die ganze Zelle noch Kern war, in dem die Begriffe Kern und Zelle sich noch decken. Das wäre aber gerade jener einfachste Zustand der Zelle, von dem soeben die Rede war, und in dem die Masse derselben noch von völlig gleichförmiger Beschaffenheit war. Ob man nun einen solchen Elementarorganismus als Zelle oder als Kern bezeichnet, bleibt sich für unsere Auffassung der weiteren Entwicklung zur kernhaltigen Zelle in der Theorie vollständig gleich; nur lautet die Beschreibung dieses Entwicklungsprocesses in jedem Falle im Ausdruck verschieden. In dem ersten Falle würde man sagen: in der ursprünglichen gleichförmigen Zelle tritt eine Differenzirung ein, in Folge welcher sich eine oberflächliche Schicht von der centralen Masse absetzt; wir bezeichnen von jetzt ab

beide mit einem besonderen Namen, die erstere als Zellenleib, die letztere als Kern. Im anderen Falle hieße es: die obersten Schichten des Kernes grenzen sich in Folge einer eingetretenen Differenzirung von den centralen ab, durch welchen Vorgang sich der Kern zum Charakter einer Zelle erhebt; wir bezeichnen von jetzt ab nur noch die centrale Partie als Kern, während die von demselben geschiedene peripherische Schicht nunmehr mit dem Namen Zellenleib belegt wird.

Geschichte des Plasmaleibes.

Der Zellenleib der jüngsten Primordialeier besteht eben so wie bei anderen Thieren aus einem vollkommen hellen Protoplasma, welches sich den in der mikroskopischen Technik gebräuchlichen Tinktionsmitteln gegenüber vollkommen indifferent verhält. Ich bezeichne dasselbe als achromatisches Plasma und halte es für wesentlich dieselbe Substanz wie den Kernsaft; wenn der Chemiker einmal Unterschiede zwischen beiden nachweisen kann, so können es sicher nur Unterschiede sein, welche der engen Zusammengehörigkeit beider keinerlei Abbruch thun. Ich führe für diese meine Ansicht zunächst an, dass beide Substanzen, wie aus dem vorigen Kapitel folgt, ursprünglich eins, ursprünglich von ganz gleicher Beschaffenheit sein mussten. Dafür, dass sie auch jetzt von gleicher Beschaffenheit sind, spricht ihr gleiches Aussehen und ihr gleiches Verhalten gegen Reagentien so wie der in der weiteren Entwicklung hervortretende Umstand, dass aus der Mischung von achromatischem Plasma und chromatischer Substanz dasselbe sich mattrosa färbende Plasma resultirt, welches bei der Mischung von Kernsaft und Kernsubstanz entsteht. Als einen besonders wichtigen Beweis sehe ich es an, dass bei den Wasserwanzen die erste Anlage des Protoplasmaleibes der jungen Epithelzellen sich direkt vom Kernsaft der primordialen Eikerne (in der citirten Arbeit Ooblasten genannt) ableitet¹.

Mit zunehmendem Alter ändert sich aber dieses Verhalten des Protoplasmaleibes. Derselbe beginnt ganz allmählich eine matte Färbung anzunehmen, welche sich im Laufe der Zeit bis zu jener Intensität steigert, welche wir von den älteren Eiern der verschiedensten Thiere kennen. Es wandelt sich hiermit das bisher vollkommen helle Plasma in ein chromatisches um.

Diese Umwandlung hat natürlich ganz allein ihren Grund in den im vorigen Kapitel ganz ausführlich behandelten Vorgängen. Indem sich periphere Theile des Kernes dem Zellenleib hinzufügen, wird

¹ LUDWIG WILL, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L. Diese Zeitschr. Bd. XLI. p. 327—329.

demselben neben Kernsaft auch Kernsubstanz beigemischt. Das helle Protoplasma wird also chromatinhaltig, welche Veränderung auch die veränderte Reaktion gegen Farbstoffe nothwendig im Gefolge hat. Anfangs handelt es sich nur um geringere Chromatinmassen, die, da sie in Gestalt kleinster Granulationen im Kernsaft suspendirt sind, sich bei der Ablösung einer Kernschicht leicht in dem umgebenden Kernsaft resp. hellen Protoplasma lösen. Daher stellt der Zellenleib der jungen Primordialeier auch nach aufgenommener Chromatinsubstanz meist noch eine gleichförmige Masse dar, die sich zum Unterschied von früher nur mattröth färbt und als einzige die gleichmäßige Struktur störende Bildung höchstens ganz zarte konzentrische kreisförmige Linien aufweist, welche noch die ehemaligen Kerngrenzen andeuten. Da aber in späterer Zeit die Kernsubstanz innerhalb des Kernes in ganz außerordentlichem Maße zunimmt und meist auch in Form mächtiger Stücke auftritt, so bekommt dadurch zugleich mit den Wachstumserscheinungen auch der Zellenleib des Eies ein ganz verändertes und höchst charakteristisches Aussehen. Die massigen Stücke von Kernsubstanz, die sich in den abgelösten Kerntheilen dem Protoplasma hinzufügen, können sich nicht so bald in demselben auflösen und erfüllen daher, indem beständig vom Kern her neue hinzukommen, den ganzen Zellenleib mit jenen uns bekannten dunklen Flecken. Ganz naturgemäß erscheinen diese in der Nähe des Kernes am intensivsten gefärbt und am schärfsten kontourirt, um in Folge fortschreitender Auflösung nach der Eioberfläche zu allmählich verschwommener, matter gefärbt aber auch größer zu werden, bis sie schließlich sich vollkommen mit dem übrigen Eiplasma mischen und für unsere Beobachtung verschwinden. Die fortschreitende Entfernung der Flecke von dem Kerne beruht jedoch keineswegs, wie man vielleicht annehmen könnte, auf einer selbständigen amöbenartigen Bewegung, sondern sie erfolgt lediglich in passiver Weise, indem sich zwischen ihnen und der Kernoberfläche beständig neue Plasmamassen einschoben.

Das Eiplasma bewahrt sein fleckiges Aussehen während einer sehr langen Zeit, bis der Eikern seinen größten Reichthum an chromatischer Substanz abgegeben hat und die Dotterkörner aufzutreten beginnen. Wenn Letzteres eintritt, sind die Flecken in der Regel bereits ganz oder fast ganz in dem übrigen Plasma aufgegangen, bis vielleicht auf die nächste Umgebung des Kernes, so dass der Protoplasmaleib meist wieder eine bedeutend gleichförmigere Beschaffenheit angenommen hat. Dann tritt die Bildung der Dotterelemente ein, welche sämmtlich im Eie selbst gebildet werden und zwar aus

dem stark chromatinreichen Plasmaleib desselben sich aufbauen. Sie entstehen dadurch, dass der gesammte Zellenleib in eine große Anzahl kleinerer und größerer Kügelchen zerfällt, die gegen Farbstoffe im Anfang fast genau so reagiren wie das chromatische Plasma vor seinem Zerfall. In Eiern, in denen das Plasma zu dieser Zeit wieder nahezu gleichförmig geworden ist, tritt dieser Zerfall im ganzen Ei ziemlich gleichzeitig ein mit alleiniger Ausnahme wiederum der nächsten Umgebung des Kernes, in welcher die Bildung der Dotterkörner in der Regel am spätesten sich vollzieht, da an dieser Stelle immer noch neues chromatisches Plasma vom Kern aus dem Körper des Eies hinzugefügt wird, allerdings lange nicht mehr in so bedeutenden Massen wie das früher der Fall war. In Eiern jedoch, in denen beim Eintritt der Dotterbildung die dunkleren Flecken von größerem Chromatingehalt noch nicht geschwunden sind, tritt der erwähnte Zerfall des Protoplasmas zuerst in der zwischen den Flecken gelegenen Substanz ein, während die Flecken selbst erst später nachfolgen (Fig. 37). Besonders hervorgehoben zu werden verdient hier der Umstand, dass die Dotterkörner durchaus nicht alle in Gestalt kleinster Körnchen entstehen, sondern zu einem guten Theil bereits bei ihrem Ursprung ansehnlichere Kugeln darstellen.

Entgegen meinen früheren in dieser Zeitschrift¹ und im Zoologischen Anzeiger² gemachten Angaben jedoch muss ich nunmehr in Folge genauerer Beobachtungen den Epithelzellen sowohl wie jenen Gebilden, welche allgemein als Nähr- oder Dotterbildungszellen bekannt sind und von mir als Riesenzellen bezeichnet werden, jede Bedeutung für die Dotterbildung absprechen. Diejenigen meiner früheren Beobachtungen, welche mich veranlassten, für die Betheiligung der betreffenden Zellen an dem Process der Dotterbereitung zu plaidiren, können für diese Fragen durchaus nicht in Betracht kommen, da sie sich, wie ich jetzt erkenne, zum Theil auf Eier beziehen, die nicht mehr zur Ablage gelangen und an denen der noch wenig studirte Process der Rückbildung seinen Anfang genommen hat. Eine eigene Konstellation verschiedener Umstände täuschte mich lange Zeit. Hierher gehört vor allen Dingen auch jene Fig. 29 meiner Arbeit über die Eibildung von *Nepa* etc.³, welche ich als hauptsächlichstes Beweisstück für die Dotterbildende Bedeutung des Follikelepithels ins Gefecht führte. Die dort beschriebene Einwanderung der epithelialen Elemente und ihrer Zerfallprodukte

¹ LUDWIG WILL, *Bildungsgesch. und morphol. Werth des Eies von Nepa etc.* Diese Zeitschr. Bd. XLI.

² LUDWIG WILL, *Zool. Anz.* 1884. Nr. 167, 168.

³ l. c.

hat jedoch gar nichts mit dem Process zu thun, welchen ich dieser Erscheinung unterschob, sondern stellt vielmehr die gewöhnliche Einleitung des Rückbildungsprocesses dar, welchem alle nicht zur Ablage gelangenden Eier unterworfen sind. Ganz genau so steht es mit den Riesenepithelzellen; auch sie haben mit der Dotterbildung in keiner Weise etwas zu schaffen, wie fast allgemein angenommen wurde. Dass eine solche Ansicht sich allgemein einbürgern konnte, trotzdem es an geeigneten Beweisen für dieselbe vollständig fehlte, hat wohl besonders darin seinen Grund, dass man meinte, so hervorragende Bildungen, deren Vorhandensein der Eiröhre einen ganz besonderen Charakter aufdrückt, müssten nothwendigerweise auch irgend eine wichtige physiologische Rolle zu übernehmen haben. Da blieb denn kaum etwas Anderes übrig, als ihnen einen Antheil an der Dotterbildung oder wenigstens an der Ernährung des Eies zuzuschreiben, für welche Auffassung eigentlich nichts weiter sprach als der Umstand, dass sie von einem gewissen Zeitpunkt an an Größe abnehmen, während das Ei noch zu wachsen fortfährt. Getäuscht durch Bilder, in denen normale und atrophische Vorgänge in eigenthümlicher Weise in einander greifen, glaubte ich in meiner Notiz im Zoologischen Anzeiger zum ersten Mal der erwähnten Ansicht eine positive Stütze geben zu können, um jetzt jedoch, nachdem ich die Riesenzellen von ihrer Entstehung an Schritt für Schritt bis zu ihrem Untergange verfolgt habe, gänzlich meine Ansicht zu ändern. Sie stehen in keinerlei Konnex zur Dotterproduktion: dem Primordialei entsprossen wachsen sie bis zu kolossaler Größe heran, um dann der Atrophie anheimzufallen, welche ich noch genauer beschreiben werde. Sie vergehen, ohne dass sie irgend eine physiologische Funktion¹ im Interesse des Eibildungsprocesses verrichtet hätten und ohne dass man aus ihrem Untergange das Recht ableiten könnte, sie in allgemeinerer Weise als dem Ei zugeordnete Nährzellen aufzufassen. Allerdings besitzen sie eine Bedeutung, und zwar eine ganz hervorragende; allein diese liegt nicht auf physiologischem Gebiete, sondern ist eine rein geschichtliche. Die Riesen- und eben so die kleinen Epithelzellen sind, wie ich noch ausführlicher darlegen werde, ihrer ganzen Entstehung nach höchst wahrscheinlich als Homologa derjenigen Gebilde aufzufassen, welche im nämlichen Geschlechte in ganz ähnlicher Weise dem männlichen Urei entstammen, hier aber nicht atrophiren, sondern zur Bildung der männlichen Geschlechtsstoffe hinführen. Ihr Bestehen im weiblichen Geschlechte neben dem sich ent-

¹ Man wird kaum so weit gehen wollen, in dem später zu schildernden Antheil der Riesenzellen an der Entstehung kleiner Epithelzellen eine besondere physiologische Funktion zu sehen.

wickelnden Follikelei ist aber deshalb von so hoher Bedeutung, weil es auf einen ehemaligen zwitterigen Zustand des Primordialeies hinweist, der bei unseren Käfern sich noch ziemlich ausgeprägt bewahrt hat.

Von der weiteren Entwicklung der Dotterkugeln ist nichts Besonderes zu vermelden; sie nehmen längere Zeit an Größe zu, wobei sich schließlich auch eine Gestaltveränderung bemerkbar macht, indem sie aus der Kugelgestalt in eine Form übergehen, die dem Dotterplättchen des Amphibieneies nicht unähnlich sieht. Begleitet werden diese Umwandlungen von tiefgreifenden chemischen Processen, welche dadurch angedeutet werden, dass im Laufe der Zeit die Dotterkörnchen, die Anfangs in ihren Reaktionen dem chromatischen Plasma, dem sie ihren Ursprung verdanken, völlig gleichen, eine ganz andere Lichtbrechung so wie ein ganz anderes Verhalten gegen Reagentien annehmen.

Da ich die letzten Stadien des Eibildungsprocesses nur bei *Dytiscus* genau verfolgt habe, so habe ich zur Zeit noch keine Veranlassung, die Frage nach dem morphologischen Werthe des Eies zu erörtern. Nur so viel sei hier zur Orientirung gesagt, dass ich auf Grund meiner Untersuchungen an *Dytiscus* meine Stellung zu dieser Frage wesentlich geändert habe und zu der alten Auffassung zurückzukehren genöthigt bin, nach welcher das reife Ei eine einfache Zelle ist. Von den Motiven, die mich zu dieser Meinungsänderung geführt haben, seien hier nur als wichtigste angeführt, dass bei *Dytiscus* zu keiner Zeit ein Stadium existirt, in dem das Ei nur aus einer Summe von Dotterkörnern besteht, wie es nach meiner früheren Ansicht nöthig wäre. Im Gegentheil hat sich ergeben, dass der Eikern nicht völlig in Folge der Plasmabildung zu Grunde geht, sondern kontinuierlich¹ in denjenigen Kern übergeht, von dem die Richtungskörperchen abgestoßen werden², dass ferner auch nicht der ganze Protoplasmaleib sich in Dottersubstanz umwandelt, sondern ein Theil aktiven Protoplasmas in der nächsten Umgebung des Kernes von dieser Metamorphose ausgeschlossen bleibt.

Hier sollte sich nun noch ein Kapitel anfügen, das die Geschichte der epithelialen Elemente einschließlich der Riesenzellen behandelt.

¹ Wenn ich hier von Continuität rede, so kann natürlich nur die Continuität hinsichtlich der Masse gemeint sein, da dem Kern eine kontinuierliche Gestalt während seines ganzen Lebens vollständig abgeht.

² Vgl. Text und Anm. p. 353.

Trotzdem ich nun diese auch bei *Colymbetes* ganz ausführlich verfolgt habe, ziehe ich dennoch vor, sie gleichfalls auf meine nächste Mittheilung über *Dytiscus* zu verschieben, weil die betreffenden Elemente sich bei den Schwimmkäfern so ähnlich verhalten, dass sich in diesem Punkte, wie auch in der Besprechung der Litteratur, eine gemeinsame Behandlung beider durchaus empfiehlt.

Rostock, im Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII und XIV.

Colymbetes fuscus L.

Sämmtliche Figuren sind Längsschnitten durch die Eiröhre entnommen.

Fig. 1. Oberster Abschnitt einer Eiröhre. Vergrößerung: SEIBERT, Objekt. V, Oc. I. *pe*, Peritonealepithel; *t*, Endfaden; *tp*, Tunica propria; *O*, Eier; *ep*, Kerne des künftigen Follikel­epithels.

Fig. 2. Spitze einer anderen Eiröhre bei stärkerer Vergrößerung (SEIBERT, Obj. VI, Oc. I). *x*, besonders angeordnete Kerne an der Übergangsstelle von Endfaden und Eiröhre; *O*, wie in voriger Figur.

Fig. 3—19. Eine Serie auf einander folgender Entwicklungsstadien der einzelnen Eianlage, welche die Entstehung der Tochterkerne und die Umwandlung des einzelligen Primordialeies in eine mehrzellige Eianlage erläutert. Vergrößerung: SEIBERT, Obj. V, Oc. I.

Fig. 20. Stück einer Eiröhre, welches sich dem Alter nach an die ältesten Eianlagen der Fig. 4 anschließt. *Rzk*, Riesene­pithelkerne. Vergrößerung wie Fig. 4.

Fig. 21 und 22. Etwas ältere Eianlagen. Bezeichnung wie vorhin. Vergrößerung: SEIBERT, Obj. VI, Oc. I.

Fig. 23. Eikern von 0,028 mm Länge aus einem Ei von 0,072 mm Länge.

Fig. 24. Eikern von 0,030 mm Länge aus einem Ei von 0,076 mm Länge.

Fig. 25. Eikern von 0,026 mm Länge aus einem Ei von 0,069 mm Länge.

Fig. 26. Eikern von 0,026 mm Länge aus einem Ei von 0,070 mm Länge.

Fig. 27. Eikern von 0,044 mm Länge aus einem Ei von 0,145 mm Länge.

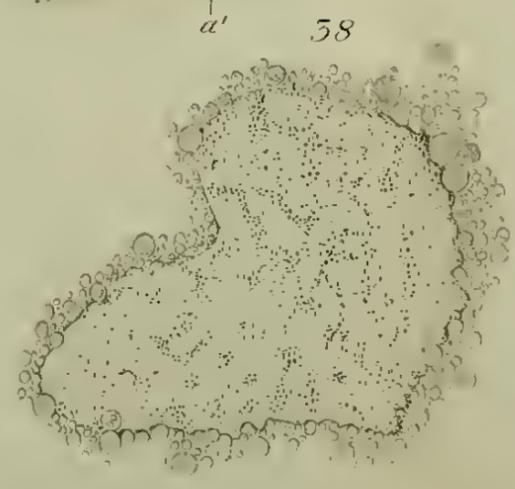
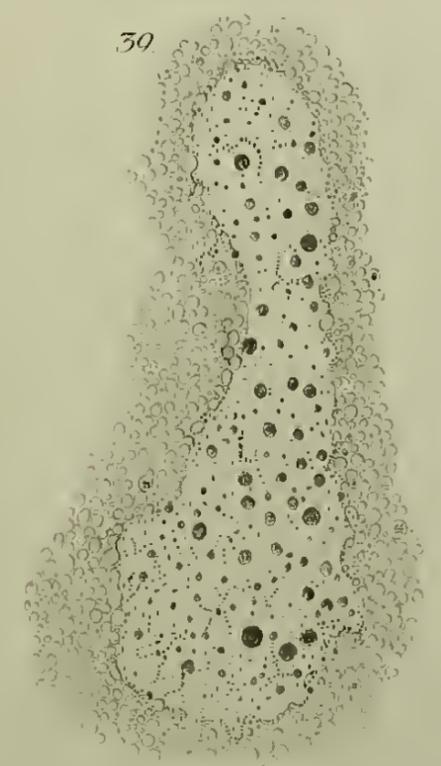
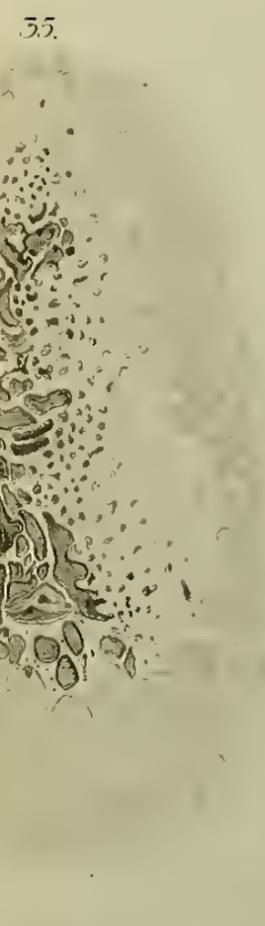
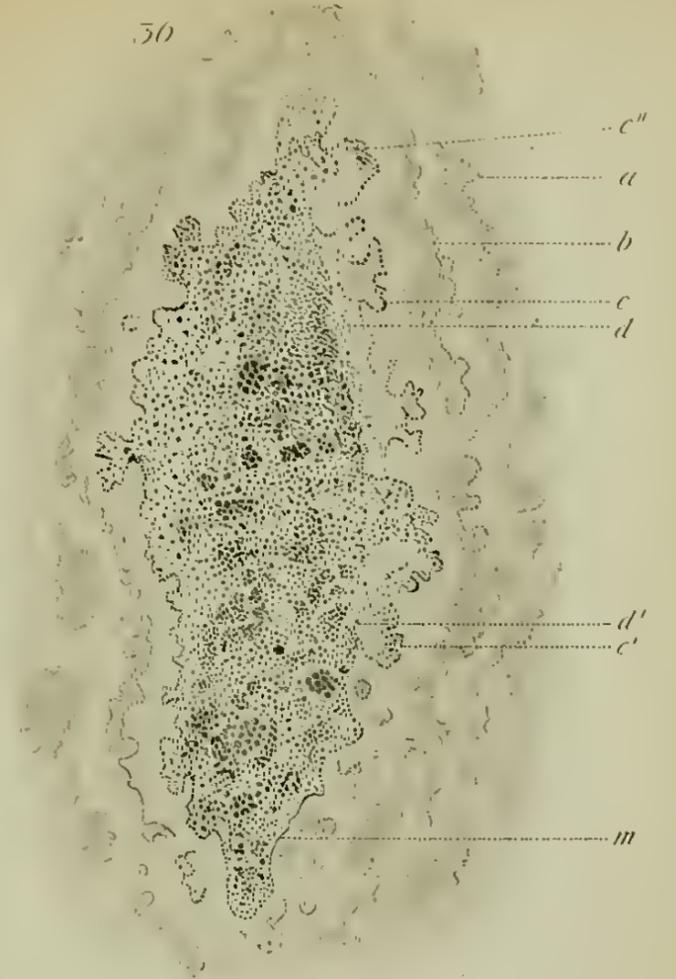
Fig. 28. Eikern von 0,044 mm Länge aus einem Ei von 0,136 mm Länge.

Fig. 29. Eikern von 0,065 mm Länge aus einem Ei von 0,136 mm Länge.

Fig. 30. Eikern von 0,094 mm Länge aus einem Ei von 0,223 mm Länge.

- Fig. 31. Eikern von 0,413 mm Länge aus einem Ei von 0,283 mm Länge.
Fig. 32. Eikern von 0,073 mm Länge aus einem Ei von 0,489 mm Länge.
Fig. 33. Eikern von 0,434 mm Länge aus einem Ei von 0,380 mm Länge.
Fig. 34. Eikern von 0,447 mm Länge aus einem Ei von 0,356 mm Länge.
Fig. 35. Eikern von 0,240 mm Länge aus einem Ei von 0,498 mm Länge.
Fig. 36. Eikern von 0,290 mm Länge aus einem Ei von 0,840 mm Länge.
Fig. 37. Theil eines Eikernes von 0,24 mm Länge aus einem Ei von 0,947 mm Länge.
Fig. 38. Eikern von 0,44 mm Länge aus einem Ei von 4,48 mm Länge.
Fig. 39. Eikern von 0,25 mm Länge aus einem Ei von 4,47 mm Länge.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1885-1886

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Will Ludwig

Artikel/Article: [Oogenetische Studien. 329-368](#)