Die amöboiden Bewegungen und Strömungen in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne.

Von

Josef Spek.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. November 1916.)

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit stellt eine Fortsetzung der in Heft I, Bd. 44 dieser Zeitschrift veröffentlichten Studien über das Auftreten und die Rolle etwaiger Oberflächenspannungsdifferenzen am Leib der Eizelle während der ersten Entwicklungsvorgänge dar. Ich habe in meiner früheren Arbeit eine Reihe von Erscheinungen beschrieben, die für die Richtigkeit der Annahme sprechen, daß die Durchschnürung des Zelleibes während der Zellteilung durch eine Erhöhung der Oberflächenspannung im Äquator der Zelle zustande komme, oder doch mitbedingt sei. Das Auftreten dieser Erhöhung der Oberflächenspannung in der Äquatorzone der in Teilung begriffenen Zellen sollte durch eine Reihe vor jeder Zellteilung in ganz gesetzmäßiger Weise immer wieder eintretender Faktoren, durch eine ganz typische Differenzierung des Zelleibes während der Mitose, verbürgt, gesichert werden. In der vorliegenden Arbeit will ich nun zeigen, wie auch bei anderen Vorgängen am Körper der lebenden Zelle Erscheinungen zustande kommen, die wir in Anlehnung an physikalische Experimente, ebenfalls als notwendige Folgen bestimmter Oberflächenspannungsdifferenzen betrachten können. Es handelt sich dabei zum Teil um ein regelloses Spiel lokal auftretender und wieder verschwindender Oberflächenspannungsdifferenzen, in einem anderen Falle aber, und zwar bei der Vereinigung der Vorkerne in den Eizellen einiger Nematoden, wieder wie bei der Zellteilung — entsprechend der physiologischen Wichtigkeit des Prozesses der Vereinigung der Vorkerne — um eine ganz gesetzmäßige, immer wieder in gleicher, typischer Weise erfolgende und mit dem gleichen Effekt endende Veränderung der Oberflächenspannung des Körpers der Zelle.

Bevor ich mit der detaillierten Beschreibung meiner Beobachtungen beginne, seien die physikalischen Grundlagen der auf ihnen aufgebauten Betrachtungen an dieser Stelle kurz rekapituliert.

Bei der Betrachtung der uns hier interessierenden Wirkungen von Oberflächenspannungsdifferenzen an Flüssigkeitsoberflächen gehen wir am besten aus von einer in einer zweiten Flüssigkeit freischwebenden Flüssigkeitskugel. Wirken gar keine äußeren Einflüsse auf diese Kugel ein, so nimmt sie die allein durch die Oberflächenspannung bestimmte Kugelgestalt an. Treten nun lokale Oberflächenspannungsänderungen auf, so müssen sie natürlich auch ganz bestimmte Formveränderungen zur Folge haben. Eine Verminderung der Oberflächenspannung an einem beschränkten Bezirk der Oberfläche bedingt stets eine Vorwölbung dieses Bezirkes. Der gegenüber der Stelle verminderter Spannung stärkere Krümmungsdruck der übrigen Partien der Flüssigkeitskugel treibt die Flüssigkeitsmasse nach jener Stelle der Spannungsverminderung vor. Eine Wiederherstellung des gestörten Gleichgewichtes wird erst dann wieder eintreten, wenn die Spannungsverminderung durch die durch die Vorwölbung (Erhöhung der Krümmung!) bedingte Vergrößerung des Krümmungsdruckes jener Stelle kompensiert ist. Eine lokale Erhöhung der Oberflächenspannung hat stets eine Abflachung, eine Verringerung der Krümmung jener Stelle der Flüssigkeitskugel- fläche zur Folge.

Die Formveränderungen sind aber nicht die einzige Wirkung der Spannungsdifferenzen an einer schwebenden Flüssigkeitskugel. Sie rufen in dem Tropfen auch je nach dem Viskositätsgrad der betreffenden Flüssigkeit mehr oder weniger heftige Strömungen hervor. Die Entstehung einer Vorwölbung bringt einen nach der Stelle verminderter Oberflächenspannung gerichteten »axialen Vorstrom« mit sich. An die Spitze der Vorwölbung, d. h. an die Oberfläche angelangt, geht dieser in einen von der Stelle verminderter Oberflächenspannung, dem »Ausbreitungszentrum« allseits ausstrahlenden oberflächlichen »Ausbreitungsstrom« über. Indem nämlich die tangentielle Spannung der Oberflächenschicht rings um das »Ausbreitungszentrum« stärker ist als im Zentrum selbst, muß diese oberste Flüssigkeitsschicht von der Stelle verminderter Oberflächenspannung gegen den entgegengesetzten Pol des Tropfens wie ein elastisches Häutchen zusammenschnurren. Ist der Ausbreitungsstrom so kräftig, daß er bis zum entgegengesetzten Pol gelangt, so biegt er hier wieder in den Tropfen ein, d. h. er geht in den axialen Vorstrom über, kurz, es entsteht im Tropfen eine geschlossene Wirbelbewegung.

Wird die Oberflächenspannung lokal erhöht, so bewegt sich zu diesem »negativen« Pol von allen Seiten ein oberflächlicher Zustrom hin und biegt vom Zentrum der Oberflächenspannungserhöhung als »axialer Abstrom« oder »Rückstrom« in das Innere der Flüssigkeitskugel gegen den gegenüberliegenden Pol ein. Wir erhalten einen dem erstbeschriebenen direkt entgegengesetzt gerichteten Strömungsverlauf.

— Verändern wir die Oberflächenspannung einer Flüssigkeitskugel zugleich an mehreren Stellen, so wird natürlich die Form derselben sowie das Strömungsbild nur um so vielgestaltiger, immer aber lassen sich in dem Komplex von Veränderungen die eben beschriebenen Zusammenhänge im Einzelnen erkennen.

Zur Demonstrierung dieser Erscheinungen eignen sich insbesondere in Wasser schwebende Öl-Chloroformtropfen (ich verweise im Einzelnen auf meine Angaben in Heft 1 dieser Zeitschrift), an denen man durch Alkali lokale Verseifungen entstehen läßt, durch die die Oberflächenspannung beträchtlich vermindert wird. An Quecksilbertropfen läßt sich durch lokale Oxydation eine solche Verminderung der Oberflächenspannung herbeiführen (Bernstein 1900). An mikroskopischen Schäumen (Ölseifenschäumen) können durch Oberflächenspannungsdifferenzen hervorgerufene Formveränderungen und Strömungen ebenfalls in allen Einzelheiten genau verfolgt werden (Bütschli 1892).

Die amöboiden Bewegungen der Nematodeneizellen.

Die große Übereinstimmung zwischen den durch Oberflächenspannungsdifferenzen an homogenen Flüssigkeitstropfen sowie an Schäumen verursachten Formveränderungen und Strömungserscheinungen einerseits und den an Amöben und lobopoden Rhizopoden überhaupt beobachteten Bewegungen und Strömungen andererseits¹⁾ hat dazu geführt, auch letztere als Folgen von Oberflächenspannungsdifferenzen, die an der Oberfläche der lebenden Zelle entstehen und verschwinden, aufzufassen. Diese Anschauung ist insbesondere von Bütschli (1892, Mikroskopische Schäume usw.) und Rhumbler (1898 und 1905) ausgebaut worden. Ich möchte nun in diesem Abschnitt zeigen, daß eine ebenso große Analogie auch zwischen den oben skizzierten physikalischen Erscheinungen und den amöboiden Bewegungen der befruchteten Eizellen der kleinen freilebenden Nematoden existiert, mit anderen Worten, daß der Typus der Formveränderungen dieser nackten, im Safttraum liegenden Zellen und aller ihrer Begleiterscheinungen dem der lobosen Rhizopoden gleichzusetzen ist. Die Durchführung der Parallele zwischen dem physikalischen Modell, der Amöbe und der amöboid beweglichen Eizelle ist das Resultat der unten folgenden Beobachtungen.

¹⁾ Ein häufiger Bewegungstypus der Amöben, bei welchem kein eigentlicher Ausbreitungsstrom und vor allem kein oberflächlicher Rückstrom zustande kommt und der insbesondere von Jennings (1904) und Rhumbler (1905) genauer beschrieben worden ist, wird im folgenden nicht weiter berücksichtigt werden, da die frei im Safttraum schwebenden Eizellen natürlich keine solche »Adhäsionsströmungen« zeigen können.

Die Beobachtungen wurden ausgeführt an den Eiern von: *Rhabditis pellio* (Schneider), *Rhabditis papillosa* (Schn.), *Rhabditis dolichura* (Schn.), *Diplogaster longicauda* (Claus) und *Rhabdonema nigrovenosum* (Rud.). Bezüglich der Technik und Methode der Untersuchungen ist dem in Heft 1, S. 56 ff. dieser Zeitschrift Gesagten nichts hinzuzufügen.

Ich beginne mit der Beschreibung der Vorgänge im Nematodenei von dem Zeitpunkt an, in dem die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers vollendet ist. Das Ei steht in diesem Stadium jedenfalls in einer Periode großer stofflicher Umsätze. Es geht dieses schon daraus hervor, daß, wie z. B. v. Erlanger (1897, S. 328) von *Ascaris megalcephala* angibt — ich will mich auf Beobachtungen an Nematodeneiern beschränken —, gerade in diesem Stadium auch ganz bedeutsame histologische Veränderungen stattfinden. v. Erlanger schreibt darüber: »Während noch auf dem Stadium der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Peripherie des Eies von großen Vakuolen durchsetzt wird und somit ein grobschäumiges Ektoplasma von einem feinwabigen Entoplasma unterschieden werden konnte, tritt dieser Kontrast auf dem Stadium der konjugierten Vorkerne lange nicht so deutlich hervor.«

Es ist nun gar nicht anders zu erwarten, als daß sich diese großen Veränderungen im Innern des Eies auch an der Oberfläche geltend machen werden, wenn die Oberfläche des Eies von einer solchen physikalischen Beschaffenheit ist, daß sie sichtbare Veränderungen, also z. B. Formveränderungen, erleiden kann. Formveränderungen, amöboide Bewegungen — diese »Oberflächenerscheinung« kommt für uns hier zunächst allein in Betracht — werden nur entstehen können, wenn das Protoplasma nicht zu viskos, zu zähflüssig ist, und wenn nicht eine zu »formbeständige« Membran vorhanden ist. In dieser Beziehung können wir bei Nematodeneiern alle Übergänge von einem Extrem bis zum anderen vorfinden. Es ist bekannt, daß bei *Ascaris*-Eiern gar nichts von amöboiden Bewegungen wahrzunehmen ist, und entsprechend der hohen Viskosität des Protoplasmas dieser Eier findet auch die Formveränderung des sich teilenden, durchschnürenden Zelleibes im Verhältnis zu den Eiern der kleinen freilebenden Nematodenformen nur ganz langsam statt. Die Eier dieser kleinen Formen sowie auch die von *Rhabdonema nigrovenosum* erleiden alle in dem Stadium der Ausbildung der Vorkerne recht bedeutende Formveränderungen. Diese Formveränderungen entstehen bei den einen, z. B. — wenigstens gewöhnlich — bei *Rhabdonema nigrovenosum*, so langsam, daß man dabei eine Bewegung gar nicht recht wahrnimmt. Vorwölbungen und Einkerbungen bleiben verhältnismäßig lange bestehen, um sich dann schließlich — aber meist auch nur allmählich — wieder auszugleichen oder von anderen verwischt zu werden.

Bei anderen Formen weisen die Eizellen amöboide Bewegungen auf,

die meist auch schon bei gewöhnlicher Zimmertemperatur von deutlichen Strömungen begleitet sind, ich will als Beispiel *Rhabditis pellio* anführen. Das Protoplasma ist bei ihnen schon weniger »plastisch«, sie wechseln ihre Gestalt rascher; immerhin können aber — das wollen wir als Unterscheidungsmerkmal von der nächsten Gruppe benützen — bei ihnen zu gleicher Zeit eine ganze Reihe lokal begrenzter amöboider Bewegungen in Ausbildung begriffen sein, die Strömungen, die dabei stattfinden, beschränken sich meist auf das Pseudopodium (Vorwölbung) selbst.

Schließlich kommen wir dann zum anderen Extrem; als Typus mögen die Eizellen von *Rhabditis dolichura* gelten. Ihr Protoplasma scheint recht dünnflüssig zu sein, denn die amöboiden Bewegungen sind überaus lebhaft. Die Zellen bieten ein Bild stetiger, und zwar sehr rasch erfolgender Veränderungen dar. Ein ununterbrochenes Aufzeichnen aller aufeinanderfolgenden Veränderungen gelingt nicht leicht. Das Charakteristische ist bei den Bewegungen des Inhaltes dieser Eier, daß jede neu entstehende Oberflächenspannungsdifferenz — daß eine solche der bewegende Faktor sein dürfte, wird noch unten zu erörtern sein — gleich den ganzen Zellinhalt in Bewegung setzt, daß also meist in der Zelle auf einmal nur ein einziges wohlausgebildetes Strömungssystem vorhanden ist oder doch vorherrscht, um im nächsten Augenblick wieder von einem anderen stärkeren verdrängt zu werden.

Auch die Eizellen ein und derselben Art zeigen, was die Viskosität ihres Protoplasmas betrifft, oft nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Außerdem läßt sich ein Einfluß der Temperatur auf die Stärke der amöboiden Bewegungen und Strömungen konstatieren, wie ich dieses schon in meiner früheren Veröffentlichung mitgeteilt habe. Auch die vorliegenden Untersuchungen wurden durchweg bei einer auf etwa 26° erhöhten Temperatur ausgeführt.

Ich wende mich nun zur detaillierten Besprechung einzelner in den Abbildungen wiedergegebener Fälle. Sie wird uns noch weitere Unterschiede zwischen den verschiedenen Species erkennen lassen.

Abb. 1 stellt eine Reihe unmittelbar aufeinanderfolgender Formveränderungen und Strömungen an einem Ei einer Nematodenspecies dar, die ich einmal in einem aus getöteten Nacktschnecken (ausgewachsenen Individuen von *Arion empiricorum*) hergestellten künstlichen Fäulnis-herd in größerer Menge vorfand. Die Würmer dürften in den Nacktschnecken parasitisch leben, denn als die getöteten, zerschnittenen Schnecken in Verwesung überzugehen begannen, starben sie rasch ab, während solche Nematodenspecies, die in den faulenden Substanzen zu leben pflegen, damals erst recht aufzutreten begannen. Die Form konnte leider nicht genauer bestimmt werden. Ich veröffentliche die an einem Ei derselben beobachteten Bewegungen nur, weil sie in unmittelbarer

Aufeinanderfolge schon in den vier in Abb. 1 *a-d* wiedergegebenen Stadien sehr charakteristische Bilder — nämlich charakteristisch für den Modus der amöboiden Bewegungen der Nematodeneier überhaupt — zeigen.

Das Ei, welches die beiden Richtungskörper schon ausgestoßen hatte — sie sind in den Stadien der Abb. 1 nicht zu sehen —, hatte nach vorausgegangenen heftigen Bewegungen einen Augenblick ungefähr ovale Gestalt mit nahezu überall ausgeglichener Oberfläche angenommen. Dann aber brach plötzlich an dem einen Pol eine halbkugelige Vorwölbung vor, die rasch immer größer wurde. Gleichzeitig floß ein kräftiger,

Abb. 1 *a-d*.

breiter Strom gegen die vorderste Kuppe der Vorwölbung (Abb. 1 *a*), teilte sich, an der Oberfläche der Vorwölbung angelangt, in einen allseits von der Vorwölbungskuppe gegen die Basislinie rücklaufenden oberflächlichen Strom, der nicht weniger deutlich zu sehen war. Indem der breite Vorstrom immer mehr Substanz aus dem hinteren Teil der Eizelle gegen die Vorwölbungskuppe führte, wölbte sich diese immer weiter vor, gleichzeitig ließ der Oberflächenstrom die nach vorwärts transportierten Plasmamassen seitlich immer weiter über die benachbarten Flächenpartien der hinteren (ruhenden) Zellhälfte überfließen. Schließlich war die Vorwölbung etwa so groß wie die hintere Eihälfte (Abb. 1 *b*), da glich sich die bei dieser Bewegung entstandene äquatoriale Furche plötzlich ganz aus, indem die Ein-

kerbung vorgestoßen wurde, und die Strömungen kamen für kurze Zeit ganz zum Stillstand.

An den eben beschriebenen Formveränderungen und Strömungen läßt sich nun ohne jede Schwierigkeit all das erkennen, was eingangs als Charakteristikum einer durch lokale Verminderung der Oberflächenspannung an einem schwebenden Flüssigkeitstropfen entstandenen Veränderung bezeichnet wurde. Man kann bei der Beschreibung des wiedergegebenen Strömungsbildes kaum den oben erläuterten Bezeichnungen »axialer Vorstrom« und »oberflächlicher Ausbreitungsstrom« aus dem Wege gehen. Wir haben also in der beschriebenen Strömung des Nematodeneies einen die Entstehung der Vorwölbung begleitenden Ausbreitungsstrom in schematischer Klarheit vor uns.

Vorwölbungen, die wie die beschriebene als ziemlich unansehnliches »Pseudopodium« am Zelleib entstehen (Abb. 1 *a* stellt nicht das früheste Stadium dar!) und dann infolge des kräftigen axialen Zustromes auf Kosten der hinteren Zelhälfte immer mächtiger anwachsen und schließlich sogar so weit fortschreiten können, daß die hintere Plasmapartie nur noch als zusammengeschrumpfter Schopf ihnen hinten aufsitzt, treten bei kräftig strömenden Nematodeneiern in verschiedenen Variationen recht häufig auf, bei Eiern mit viskosem Plasma in ausgeprägter Form nur in einem ganz bestimmten Stadium, welches wir noch später kennen lernen werden. Bei diesen Eiern kommt es meist nur zur Ausbildung zahlreicher, kleinerer Vorwölbungen. Bei ihrer Entstehung ist oft recht deutlich der Ausbreitungsstrom in seinem vollen Verlauf (axialer Vorstrom und Oberflächenstrom) zu erkennen. Bei schwachen Strömungen kann besonders der oberflächliche Ausbreitungsstrom undeutlich werden. Gut ausgebildete Ausbreitungsströme zeigen z. B. die Abb. 5 *a* und *b* oder Abb. 6 *a*, *b* und *d*. Sie sind aber keineswegs überall in den Abbildungen eingezeichnet worden, wo sie gut zu sehen waren, wenn die Aufmerksamkeit beim Aufzeichnen hauptsächlich auf andere Vorgänge gerichtet werden mußte. Es möge die Feststellung genügen, daß bei all den untersuchten Formen, bei den einen häufige und sehr kräftige Ausbreitungsströme während der Entstehung der Vorwölbungen zu sehen waren, bei den anderen nur unter günstigen Umständen, dann aber auch hier mit Sicherheit zu erkennen waren.

Nun noch einige Worte über die wohlausgebildeten Ausbreitungsströme kräftig strömender Eier. Auch das nächste Stadium *c* des in Fig. 1 dargestellten Eies zeigt uns wieder einen schönen Ausbreitungsstrom, der rechts oben entstand, nachdem die links eingezeichnete Formveränderung und Strömung, die weiter unten besprochen werden soll, zum Stillstand gekommen war. Auch in diesem Fall können wir ein weiteres Vordringen der Vorwölbungskuppe beobachten, und außerdem zeigt der hintere Pol sehr charakteristische Veränderungen (Abb. 1 *d*)

Das kleinere Pseudopodium ist beträchtlich zusammengeschrumpft, und auch neben ihm ist die Eioberfläche in Falten und kleine Höcker zusammengeschoben worden.

Eine ganze Reihe überaus klarer Strömungsbilder von diesem selben Typus finden wir weiterhin in Abb. 12 und Abb. 13 dargestellt. Sie sind an Eiern von *Rhabditis dolichura* beobachtet worden. Die Form dieser Eier wechselt fast in jedem Augenblick, das Ei ist fast ständig in starker Strömung, und fast immer sind es wieder wohlausgebildete Ausbreitungsströme mit axialem Vorstrom gegen die Vorwölbung und oberflächlichem Ausbreitungsstrom, der gegen den entgegengesetzten (hinteren) Pol zurückströmt. Ich verweise auf die Abb. 12 *a, b, c* und *d* sowie 13 *a*. In anderen Fällen scheint dagegen eine absolute lokale Erhöhung der Oberflächenspannung der die Bewegung auslösende Faktor gewesen zu sein. Wir sehen nämlich, daß die Strömungen, wie z. B. in Abb. 12 *e, f, g*, am besten an der Stelle der Einkerbung der Oberfläche ausgebildet sind, und zwar sehen wir — in vollem Einklang mit unseren theoretischen Vorstellungen über Strömungen, die durch eine lokale Oberflächenspannungserhöhung hervorgerufen werden, von der Einkerbungsstelle einen axialen Abstrom gegen den gegenüberliegenden Pol ziehen, während der Oberflächenstrom gegen die Stelle der Einkerbung gerichtet ist. Bis an den der Einkerbung gegenüberliegenden Pol gelangten die Ströme nicht, d. h. sie bildeten, wie es übrigens meistens der Fall ist, nicht eine geschlossene Wirbelbewegung, und aus diesem Grund muß man eben, wie gesagt, eine absolute Oberflächenspannungserhöhung der Einkerbungszone als das *primum movens* annehmen. — Von Interesse ist weiterhin in den Strömungsbildern der Abb. 12 die Gestaltung des dem Ausbreitungszentrum gegenüberliegenden Poles bzw. der Einkerbungsstelle. Auch hier sehen wir nämlich die Eioberfläche kleine Höcker und Falten bilden, wie z. B. in Abb. 12 *b* und *d*, die an die der Abb. 1 *d* erinnern. — In anderen Fällen, so in Abb. 12 *f, g* und *h*, entstehen an der Einkerbungsstelle eine ganze Anzahl kleiner Pseudopodien, die in Tränengestalt der Oberfläche der Eizelle aufsitzen.

Alle die bisher beschriebenen Formveränderungen der Zellen (die der Abb. 1, der Abb. 5, 6, 12 und 13) haben nun eine große Ähnlichkeit bzw. völlige Übereinstimmung mit Erscheinungen, welche wir schon von den Amöben kennen. Die Entstehung eines plumpen, großen Pseudopodiums, das aus einer kleinen halbkugeligen, ich möchte fast sagen knopfförmigen Vorwölbung seinen Anfang nimmt, dann aber infolge eines axialen Vorstromes sich immer weiter vorwölbt und sich auf Kosten der übrigen Plasmamasse immer mehr vergrößert, das infolge der oberflächlichen Ausbreitungsströmung immer weiter über die benachbarten Oberflächenbezirke fließt, so daß eine typische, rings um seine Basislinie gehende Furche entsteht, ist, kurz gesagt, ein Typus der

Pseudopodienbildung gewisser Rhizopoden und, wie oben dargelegt, eine bei den Nematodeneiern häufige Erscheinung. Es sei an dieser Stelle zum Vergleich z. B. auf Rhumblers Abb. 18 S. 146 seiner »Physikalischen Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle« hingewiesen, die die allmähliche Ausbildung eines Pseudopodiums bei *Amoeba blattae* darstellt und ein Analogon zu meiner Abb. 1 a, b oder Abb. 13 a, b ist (freilich konnten bei mir nicht alle Zwischenstadien aufgezeichnet werden).

Auch die charakteristischen Bildungen, welche, wie oben beschrieben, am ruhenden Hinterende der Eizelle entstehen, wenn das Pseudopodium fast den ganzen Einhalt in sich aufnimmt, finden wir bei den Rhizopoden wieder, ich meine den höckrigen Schopf, wie ihn Abb. 1 d einerseits und Rhumblers Abbildungen 1898, 24 und 25 und 1905, 9 und 18 andererseits zeigen.

Übrigens hat diese Erscheinung auch an unserer künstlichen Amöbe, dem in Wasser schwebenden Öltropfen, der unter lokaler Einwirkung von Alkali und Seifenbildung Pseudopodien austreten läßt, ihr Analogon. Auch hier entsteht nämlich, wenn die den Öltropfen bedeckende Seifenhaut zähe genug ist, wie dieses z. B. bei Verwendung von Nachtlichteröl oder einem Gemisch von Nachtlichteröl-Olivenöl der Fall ist, am Hinterende der fortschreitenden Ölkugel ein kegelförmiger, mit einer runzligen Seifenhaut bedeckter Anhang, der aber naturgemäß etwas anders aussieht als der Schopf der Amöben, sind ja doch schon durch verschiedene physikalische Beschaffenheit des Protoplasmas verwandter Species oft sehr große Verschiedenheiten im Aussehen solcher Bildungen gegeben. Jedenfalls beweist aber die Entstehung des Anhangs an der Ölkugel die Richtigkeit der schon von Bütschli 1892, S. 202 gegebenen Erklärung der Schopfbildungen bei den Amöben. Der runzlige Schopf entsteht dadurch, daß der nach dem entgegengesetzten Pole abfließende Axialstrom aus der hinteren Zelhälfte bzw. einem Pseudopodium das Entoplasma rascher wegschafft, als daß das zähere Ektoplasma des so »entleerten« Pseudopodiums eine entsprechende Formveränderung erfahren kann, weshalb es also sich in runzlige Falten legen muß. Diese Verhältnisse sind sowohl beim Öltropfen als auch bei den Amöben wie dem Eikern gegeben und führen daher in allen drei Fällen zu analogen Bildungen.

Was die tränenförmigen Papillen bei den Eiern von *Rhabditis dolichura* (Abb. 12 f, g, h) betrifft, so dürfte es sich meiner Ansicht nach eher um durch den überaus kräftigen Oberflächenstrom abgeschleuderte Tropfen des leichtflüssigen Plasmas handeln, die übrigens auch sehr rasch wieder dem Zelleib einverleibt werden.

Unter den schönen Strömungsbildern von *Rhabditis dolichura* verdient das der Abb. 13 eine besondere Besprechung. Zufällig wurde näm-

lich in diesem Fall jeder Pol der Eizelle zu einem Ausbreitungszentrum, d. h. zu einem Bezirk verminderter Oberflächenspannung. Das aber sind die Verhältnisse, die wir auch an dem Körper der sich teilenden Zelle annehmen müssen (siehe meine Publikation in Heft 1), wir müssen also nach den gleichen Vorbedingungen auch auf denselben Effekt schließen, d. h. wir müssen auch in diesem Fall erwarten, daß sich die Äquatorzone des Zelleibes infolge ihrer (relativ) höheren Oberflächenspannung einkerbt. Dieses geschah auch in deutlichster Weise, wie Abb. 13a zeigt. Zu einer Durchschnürung kam es freilich nicht, denn die erwähnten Oberflächenspannungsverhältnisse waren nur für ganz kurze Dauer gegeben, sie waren nicht durch gesetzmäßige Differenzierungen des Zelleibes gesichert (oder gar »mehrfach gesichert«); durch Zufall entstanden, mußten sie auch einem zweiten Zufall weichen, es entstand nämlich, wie Abb. 13b zeigt, sehr bald über der Äquatorfurche eine neue Vorwölbung, und auch die vorherigen Ströme kamen zur Ruhe. Jedenfalls ist aber Abb. 13a ein weiterer hübscher Beweis für die Richtigkeit der von mir vertretenen Anschauung über den Mechanismus der Zellteilung. Einen ähnlichen Fall stellt auch noch Abb. 7 dar.

Bei den an den Eiern von *Rhabditis dolichura* beobachteten Strömungen muß noch eine häufig vorkommende Besonderheit hervorgehoben werden. Es kommt nämlich bei diesen Eiern im Gegensatz zu denen anderer Nematoden häufig zur Entstehung von Halbwirbeln, einseitig ausgebildeten Strömungsbildern. Abb. 11 stellt einen solchen Fall dar. Während sich die eine (rechte) Eihälfte in fast völliger Ruhe befindet, finden in der anderen lebhaftere Strömungen statt. Gleichzeitig verändert diese Eihälfte auch die Form immer aufs neue, und zwar bildet sich, wie Abb. 11a und b zeigen, in periodischem Wechsel bald auf der einen Seite, bald auf der anderen eine breite Vorwölbung und auf derselben Seite im Äquator eine ziemlich tiefe Einkerbung, die auch oft die oben beschriebenen kleinen papillösen Pseudopodien trägt. Während dieser Formveränderung bewegt sich stets ein kräftiger, wirbelartiger Strom an der Oberfläche gegen die Furche und setzt sich von hier als breiter abführender Strom bis tief in das Innere des Eies oder gar bis an die Oberfläche der Gegenseite fort. Der von der ruhenden Eihälfte gegen die Furche ziehende Strom ist meist nur sehr schwach ausgebildet. Das Merkwürdigste an der Strömung ist nun, daß, wie erwähnt, sobald sie auf der einen Seite zum Stillstand gekommen ist, auf der entgegengesetzten Seite eine neue Strömung von genau symmetrischem Verlauf einsetzt und so oft abwechseln kann.

Wie aus der Betrachtung der Abbildungen hervorgeht, bilden sich die Pseudopodien oft nicht symmetrisch aus, sondern greifen einseitig nur in einer Richtung über die benachbarten Teile der Eioberfläche über. Es kann dabei oft eine große Fläche von Ektoplasma vom ausströmenden

Entoplasma überflossen werden (siehe z. B. Abb. 6 c). Daß dabei das überdeckte Ektoplasma oft noch längere Zeit optisch von dem Plasma des Pseudopodiums unterschieden werden kann, ist der beste Beweis für seine Existenz überhaupt. Auch die lebhaften amöboide Bewegungen zeigenden Eier der Nematoden haben eine vom Entoplasma verschiedene, wohl zähere Außenschicht. Die überflossenen Ektoplasmateile werden dann früher oder später unsichtbar, gehen also im Entoplasma auf, Erscheinungen, wie sie von Anfang bis zu Ende von den Amöben ebenfalls sehr wohl bekannt sind. Daß bei einer solchen einseitigen Ausbildung des Pseudopodiums auch der Strömungsverlauf in gewissem Grade einseitig, asymmetrisch werden muß, ist eigentlich selbstverständlich. Namentlich der Ausbreitungsstrom wird sich nur nach der Richtung ausbilden können, nach welcher allein das Pseudopodium über die benachbarten Ektoplasmateile fließt, oder er wird doch in dieser Richtung wesentlich kräftiger sein als in der entgegengesetzten. Auch der axiale Zustrom muß durch diese Ungleichheit beeinflusst werden; er wird in der Richtung der stärkeren Hälfte der Ausbreitungsströmung abgelenkt, es resultiert also eine wirbelartige Strömung, wie sie etwa Abb. 1 c (links) oder Abb. 6 c zeigt. Als Bilder analoger Strömungen von den Amöben seien Rumbler's Abbildungen 1898, 17 u. 22 und 1905, 10 angeführt. Sie zeigen Pseudopodienbildungen von *Amoeba limicola* und *Pelomyxa Penardi*. — Die einseitige Ausbildung von Pseudopodien, mit anderen Worten das einseitige Überfließen des Pseudopodiums über benachbarte Ektoplasma bezirke dürfte in der verschiedenen physikalischen Beschaffenheit des überflossenen Ektoplasmas einerseits, andererseits aber in verschiedener Beschaffenheit des Ektoplasmas des Pseudopodiums, das dem Druck des vorströmenden Entoplasmas auf der einen Seite der Vorwölbung leichter nachgibt, seine Erklärung finden.

Um schließlich die Reihe der Übereinstimmungen zwischen der amöboiden Bewegung der lobosen Rhizopoden und der Eizellen vollständig zu machen, sei noch erwähnt, daß bei den in Bewegung befindlichen Eizellen auch die Verteilung des Zellinhaltes oft die für Amöben typischen Bilder wiedergibt. Wie z. B. an den Eiern von *Strongylus auricularis* aus dem Darm der Frösche und von der obenerwähnten Species aus dem *Arion empiricorum* für gewöhnlich, häufig aber auch an Eiern von *Rhabditis papillosa* beobachtet werden kann, strömt bei der Bildung der Pseudopodien zuerst nur körnchenfreies Ektoplasma vor, und erst nachträglich — in vielen Fällen aber auch gar nicht — schafft dann der axiale Vorstrom auch Dotterkörnchen in das Pseudopodium hinein. Häufig ist auch ein von Dotterkörnchen ganz freier Randsaum an der ganzen Peripherie der Eizelle zu sehen.

Unter dem Einfluß der bald hier, bald dort auftretenden Oberflächenspannungsdifferenzen spielen sich also alle die beschriebenen Vorgänge in regellosem Spiel an der Oberfläche der Eizelle ab. Bald hier, bald dort entsteht eine Vorwölbung der Oberfläche, ein Pseudopodium. Zwischen zwei benachbarten Pseudopodien kommt es bei der bestimmten Art der Bewegung oft zu tiefen Einkerbungen der Oberfläche. Ist das Protoplasma leicht flüssig, so fließen die zwei benachbarten Pseudopodien häufig zusammen. Bei zäherem Plasma bleiben sie meist, nachdem die Oberflächenspannungsänderungen vielleicht auch wieder verschwunden sind und alle Strömungen aufgehört haben, noch längere Zeit bestehen. Dann aber sieht man, daß oft ganz plötzlich, mit einem Ruck, die bestehenden Einkerbungen rückgebildet werden und sich ein größerer Oberflächenbezirk abzukugeln beginnt, ein Zeichen, daß eben die Oberflächenspannung hier wieder eine annähernd homogene geworden ist, und infolgedessen auch die Oberfläche die ausgeglichene Gestalt des Gleichgewichtes annehmen muß. Dann können neue lokale Änderungen der Oberflächenspannung wieder neue Formveränderungen hervorrufen, und so dauern diese Vorgänge noch so lange an, bis schließlich in dem Ei andere Prozesse zu einem bestimmten Stadium herangereift sind, in dem sie nun in ganz bestimmter, gesetzmäßiger Weise einen Einfluß auf das Spiel der Oberflächenerscheinungen ausüben. Ich meine unter diesen Prozessen die Ausbildung der Vorkerne. Während der regellosen amöboiden Bewegungen des Eies nach der Ausscheidung der Richtungskörper schwellen die anfangs als ganz kleine Bläschen erscheinenden Kerne immer stärker an, bis sie schließlich eine Größe erreicht haben, bei der dann unter Bewegungen des Eies, die bei verschiedenen Species etwas variieren, aber überall gesetzmäßig geregelt sind, ihre Vereinigung erfolgt.

Was die Bewegungen des Eies bei der Vereinigung der Vorkerne betrifft, hat insbesondere Ziegler (1895) eine ganze Reihe richtig gesehener, typischer Bilder der Eier von *Diplogaster longicauda*, *Rhabditis teres* und *Rhabdonema nigrovenosum* wiedergegeben, — übrigens finden sich solche auch schon in der 1876 erschienenen Arbeit von Bütschli und in der von v. Erlanger (1897); das Gesetzmäßige, bei jeder Kopulationsbewegung überall Wiederkehrende hat aber Ziegler nicht erkannt.

Ich will nun im folgenden bei jeder der von mir untersuchten Nematodenarten die bei der Vereinigung der Vorkerne stattfindenden Formveränderungen und Plasmaströmungen im einzelnen beschreiben und beginne die nicht willkürlich zusammengestellte Reihe mit *Rhabdonema nigrovenosum*.

Ziegler gibt (l. c. S. 374) über *Rhabdonema nigrovenosum* (dort

Rhabditis nigrovenosa genannt) nur kurz an, daß die Kerne gewöhnlich, ohne weitere Umwege zu machen, aufeinander zugehen, doch kommen sie meist nicht gerade in der Mitte des Zellkörpers zusammen, wie es Auerbach als das gewöhnliche Verhalten angibt, sondern sie treffen sich in der hinteren oder in der vorderen Hälfte des Eies ».

Zieglers allgemeine Charakteristik besagt also, in anderen Worten ausgedrückt, daß sich die Vereinigung der Vorkerne bei *Rhabdonema nigrovenosum* fast immer in gleicher und einfacher Weise vollzieht und viel weniger zufälligen Variationen unterliegt als bei anderen Formen. Aus diesem Grund will ich die Verhältnisse bei *Rhabdonema nigrovenosum* auch an erster Stelle besprechen.

Wir sehen in Abb. 2a noch fast die ganze Oberfläche des *Rhabdonema*-Eies mit breitgelappten Vorwölbungen bedeckt, nur an dem Pol, an dem der schon ziemlich große Spermakern liegt — und zwar liegt der Spermakern zuerst unmittelbar unter der Oberfläche —, hat sich die Oberfläche, nachdem sie vorher mit ebensolchen breitgelappten Pseudopodien bedeckt war, geglättet und abgerundet und hat ganz scharfe Konturen an-

Abb. 2 a—d.

genommen. Dieser Teil des Eies ist aber nicht vielleicht in ein Stadium vollständiger Ruhe getreten, sondern das, was wir in Abb. 2a

am Spermapole entstehen sehen, ist der erste Effekt einer jetzt — mit dem Zentrum über dem Spermakern — einsetzenden, zwar bei *Rhabdonema* nicht besonders kräftigen, aber lange und stetig fortschreitenden Ausbreitungsströmung, die von dem Zentrum einen oberflächlichen Ausbreitungsstrom gegen den Eipol entsendet und durch einen axialen Zustrom das Plasma vom Eikernpol gegen den Spermakernpol vorfließen läßt. Wir haben also in der Bildung der Abb. 2a die Entstehung einer Vorwölbung vor uns, die offenbar einer Verminderung der Oberflächenspannung am Spermakernpol ihre Entstehung verdankt und, wie die weiteren Stadien zeigen, immer weiter ausgebildet wird. In Abb. 2a ist die Vorwölbung schon sehr deutlich ausgebildet, aber eine Strömung noch nicht deutlich zu sehen — das *Rhabdonema*-Ei zeigt allgemein nur sehr langsame Strömungen —, im Stadium b ist nun der oberflächliche, immer weiter gegen den Eikernpol fortschreitende Ausbreitungsstrom sehr deutlich zu sehen; inzwischen ist auch der Eikern sichtbar geworden; er ist jedenfalls nicht an dieser Stelle und nicht jetzt erst entstanden, sondern war nur wegen ungünstiger Lage in dem nicht gepreßten und daher wenig durchsichtigen Ei nicht zu sehen. Im Stadium c ist, wie wir sehen, der oberflächliche Ausbreitungsstrom noch weiter vorgeschritten, er ist besonders dort, wo er gegen die noch unregelmäßig ausgebuchtete Oberfläche des Eikernpoles fortschreitet, gut zu sehen. Auch der axiale Vorstrom ist nun gut sichtbar geworden, er läßt immer mehr Entoplasma aus den Vorwölbungen am hinteren Pol (im Sinne der Strömung) gegen den Spermakernpol fließen, leert also dort die Pseudopodien gewissermaßen aus, so daß sie schon zusammenzuschumpfen beginnen. * Gleichzeitig hat der axiale Vorstrom den Eikern um eine beträchtliche Strecke gegen den Spermakernpol, gegen den Spermakern vorgeführt. Der Spermakern ist in einer dem axialen Vorstrom entgegengesetzt gerichteten Bewegungsrichtung etwas von der Oberfläche des Eies gegen die Eimitte gerückt. Schließlich wird der Eikern durch den Axialstrom so weit vorgeführt, daß er mit dem Spermakern in Berührung kommt und sich ihm anlegt. Die Vereinigung der Vorkerne ist vollendet! Der Oberflächenstrom ist noch im Vorschreiten begriffen, kommt aber jetzt zur Ruhe. Am Hinterende des Eies (mit Bezug auf die Strömung), also an der Stelle und bei dem Vorgang, bei dem wir es nach unseren früheren Erwartungen allein erwarten dürfen (!), ist ein typischer »Schopf« entstanden, der durch die aus jedem Pseudopodium sich in den Axialstrom ergießenden Abströme immer mehr rückgebildet wird, bald nur noch ein Paar Höcker am Richtungskörperpol darstellt und schließlich ganz verschwindet. Damit ist dann die ganze Oberfläche ganz abgerundet und geglättet. Die Oberflächenveränderungen hören von nun an bis zur ersten Teilung ganz auf,

denn die Oberfläche hat unter der Einwirkung einer vis major, nämlich dem zur Ausbildung kommenden Strahlensystem der ersten Richtungs-
spindel, eine überall ausgeglichene, gleichartige Beschaffenheit erlangt.
Es beginnen die Vorgänge im Ei, die ich im ersten Teil meiner Veröffentlichungen dargestellt habe.

Abb. 3 stellt die eben beschriebenen einzelnen Stadien der Vereinigung der Vorkerne bei einem anderen Ei von *Rhabdonema nigrovenosum* dar. Der Vorgang verlief hier etwas schneller, so daß zwar die einzelnen Phasen der Formveränderung des Eies weniger gut unterschieden werden konnten, um so deutlicher sind dafür aber die Strömungen zu sehen.

Abb. 3a stellt noch das letzte Stadium der Periode dar, in der bald hier, bald dort Pseudopodien aus- und rückgebildet werden. Die Kerne sind schon beide gut ausgebildet, der Spermakern hat aber noch nicht seine volle Größe erreicht. Er liegt wieder unmittelbar an der Oberfläche des Eies. Bald schwillt er dann zur vollen Größe an, und nun setzt wieder mit großer Deutlichkeit eine Strömung ein, welche einen durch die ganze Längsachse des Eies gehenden Vorstrom bildet, der gegen

Abb. 3 a—c.

die Stelle an der Oberfläche des Eies gerichtet ist, wo der Spermakern liegt, und der von dieser Stelle als dem Ausbreitungszentrum gegen den Eikernpol oberflächlich zurückströmt und dabei auch hier wieder alle Unebenheiten glättet, so daß der vordere abgerundete Teil des Eies ganz scharfe Konturen erhält. Auch hier beförderte der axiale Vorstrom den Eikern fast durch das ganze Ei hindurch bis in unmittelbare Nähe

des Spermakernes, und auch hier entstand an dem Richtungskörperpol, also wieder dem hinteren Pol im Sinne der Strömung eine typische Schopfbildung, und wie im ersten Fall rückte auch in diesem Ei der Spermakern etwas von der Oberfläche des Eies ab, gegen die Eimitte zu. Gerade bei dem hier in Abb. 3 wiedergegebenen Kopulationsvorgang konnte nun so deutlich wie kaum ein zweites Mal erkannt werden, daß der Spermakern nur in einem Momente gegen die Eimitte, das ist auch gegen den Axialstrom, vorwärts kommen kann, wenn der Axialstrom vorübergehend ganz aussetzt, oder doch zum mindesten für einige Augenblicke sehr viel schwächer wird, um dann schon sehr bald wieder in voller Stärke gegen das Ausbreitungszentrum vorzuströmen. Der Spermakern rückt also in einer kurzen Strömungspause gegen die Eimitte vor, wird dann von dem neu einsetzenden Axialstrom oft wieder an seinen früheren Standort, also gegen die Zellwand zurückgedrängt und macht schließlich, wenn die große Strömung überhaupt ganz zu erlahmen beginnt, noch eine letzte kleine Vorwärtsbewegung gegen den inzwischen ganz nahe an ihn herangekommenen Eikern. — Bei der in Abb. 3c eingezeichneten Bewegung des Spermakerns schien eine ganz schwache Strömung der Dotterkörnchen seiner Umgebung stattzufinden, wie sie die gestrichelten Pfeile angeben. Sie könnte den Eindruck einer gegen die Stelle der Oberfläche über dem Spermakern gerichteten oberflächlichen Zuströmung (die also durch eine lokale Erhöhung der Oberflächenspannung dieser Region entstanden wäre) machen, da aber eine entsprechende Formveränderung hier wie in anderen Fällen nicht eintrat, und da, wie schon erwähnt wurde und nochmals nachdrücklich betont werden soll, diese Bewegung der Dotterkörnchen sehr viel schwächer war als alle sonst an demselben Ei beobachteten Strömungen, halte ich sie nur für ein Nachdringen der Körnchen nach dem durch andere Kräfte aktiv vordringenden Spermakern.

Das auf Abb. 3c folgende letzte Stadium der Strömungen während der Kopulation der Kerne brauche ich wohl nicht mehr abzubilden. Der wieder deutliche Axialstrom ließ den Schopf am Hinterende ganz verschwinden und führte den Eikern bis zum Spermakern. Dann trat auf der ganzen Oberfläche des Eies Ruhe ein.

Die Abb. 2 und 3 können als Typus der nur selten Variationen aufweisenden Veränderungen im Ei von *Rhabdonema nigrovenosum* während der Vereinigung der Vorkerne gelten.

Ich gehe nun über zur Besprechung der Kopulationswege der Vorkerne und der sie begleitenden Vorgänge bei *Rhabditis papillosa*.

Im Vergleich zu den bei *Rhabdonema nigrovenosum* beschriebenen Verhältnissen kann man sagen, daß bei *Rhabditis papillosa* insbesondere die Formveränderungen nicht in jedem Fall so streng übereinstimmende Bilder entstehen lassen, wie das eben bei der ersten Art

der Fall ist. Ein bestimmtes allgemeines Aussehen, der Habitus — wenn man so sagen darf — der amöboide Bewegungen ausführenden Zelle ist ja jedenfalls durch bestimmte physikalische Eigenschaften des Plasmas bestimmt; dieser Habitus der *Rh. papillosa*-Eier ist nun eben in dem uns interessierenden Stadium nicht so auffallend gleich bei jedem Ei, immerhin kann man aber bei jeder Kopulation der Vorkerne auch hier ohne jede Schwierigkeit und ohne Zwang gesetzmäßig sich wiederholende, typische Vorgänge erkennen. Diese Erscheinungen lehnen sich nahe an an die Verhältnisse bei *Rhabdonema*; sie kommen auch hier dadurch zustande, daß bei einer gewissen Größe des Spermakerns an dem über ihm gelegenen Oberflächenbezirk ein starkes Ausbreitungszentrum einer Strömung entsteht, die nun die Eizelle in typischer Weise umgestaltet.

In Abb. 4a sind die Vorkerne schon beide deutlich ausgebildet, der Eikern aber noch ziemlich klein. Das Ei steht noch im Stadium regelloser amöboider Bewegungen. Dieses gilt auch noch für das Stadium b. Hier sehen wir (links oben) eine breite Vorwölbung entstehen, die von einem schönen Ausbreitungszentrum begleitet ist. Das Ausbreitungszentrum befindet sich in der Nähe des Eikernes, aber nicht direkt über ihm, so daß der Eikern von dem einen (rechten) Arm der Strömung erfaßt weit gegen den anderen Pol des Eies verschleppt wird. Trotzdem er dadurch aber viel näher an den Spermakern herangekommen ist (Abb. 4c), bewegen sich die Kerne doch nicht aufeinander zu, sondern der Eikern wird sogar wieder weit weggeführt. Sein erster Abtransport aus der Spermakernnähe geschieht dadurch, daß er in den Machtbereich einer eben einsetzenden Strömung kommt, die mit der Ausbildung der starken Vorwölbung der Eioberfläche über dem Spermakern in Beziehung steht. Wir sehen in Abb. 4c den Spermakern in der bruchsackartigen, halbkugligen Vorwölbung mit den scharfen Konturen liegen, diese Vorwölbung bildet sich, während an anderen Teilen des Eies noch regellose Formveränderungen stattfinden, immer weiter aus (Abb. 4d), und schließlich sind im Stadium e auch die Strömungen mit so unzweideutiger Klarheit ausgebildet, daß wir nun die ganze Situation mit Sicherheit beurteilen können. Wie bei *Rhabdonema nigrovenosum* ist der über dem Spermakern gelegene Oberflächenbezirk zu einer Zone verminderter Oberflächenspannung geworden; diese neu entstehende Oberflächenspannungsdifferenz ist dabei jedenfalls größer als alle übrigen auf der Oberfläche des Eies entstehenden Differenzen. Aus diesem Grunde und weil auch die Ursache der Oberflächenspannungsänderung nicht gleich wieder verschwindet, nimmt sie allmählich bestimmenden Einfluß auf die Gestaltung der gesamten Oberfläche.

Der oberflächliche Ausbreitungsstrom schreitet die Oberfläche glättend immer weiter gegen den Richtungskörperpol fort, und gleich-

zeitig geht ein axialer Vorstrom von einem Pol bis zum anderen durch (ist naturgemäß auch hier, wie auch der Oberflächenstrom dort an

Abb. 4 a—g.

deutlichsten sichtbar, wo er die auffälligsten Veränderungen hervorruft) (Abb. 4 f). Dieser Axialstrom führt den Eikern durch das ganze Ei

gegen das Ausbreitungszentrum und läßt ihn mit dem Spermakern, welcher auch hier meist im letzten Stadium der Strömungen etwas von der Oberfläche ab- und gegen die Mitte zu rückt, zusammentreffen. Daß es auch in diesem Fall zu schöner Schopfbildung am Hinterende kommt, geht aus Abb. 4 *f—g* klar hervor. Ist der Schopf ganz rückgebildet, so herrscht auf der ganzen Fläche des Eies wieder Ruhe.

Der eben beschriebene Verlauf der Vereinigung der Vorkerne ist bei *Rhabditis papillosa* Regel. Ich konnte ihn sehr häufig in ganz analoger Weise bis zu Ende verfolgen. Dann aber beobachtete ich gelegentlich auch Abweichungen von diesem gewöhnlichen Modus, welche stets dadurch zustande kamen, daß der Spermakern schon in frühem Stadium von unregelmäßigen Strömungen im Ei erfaßt und bald her, bald hin geführt wurde, so daß er zur Zeit seiner endgültigen Ausbildung zufällig schon in der Nähe des Eikerns lag, so daß dann die Vereinigung sehr rasch zustande kam, ohne daß es zur Ausbildung des großen Ausbreitungsstromes gekommen wäre.

Bei der Beschreibung der Vorgänge im Ei von *Rhabditis pellio* kann ich mich kürzer fassen. Schlagworte für uns nun schon bekannte Erscheinungen werden genügen, mit Hilfe der nebenstehenden Abbildungen die ganze Entwicklung der Dinge dem Leser bekannt zu machen. Ich will nur noch im voraus daran erinnern, daß wir es nun wieder mit lebhafter strömenden Eiern zu tun haben.

Abb. 5 *a*. Letztes Stadium der regellosen amöboiden Bewegungen. Vorkerne — oben Eikern, unten Spermakern — schwellen immer mehr an. Im Stadium der Abb. 5 *b* entsteht schon über dem Spermakern eine deutliche Vorwölbung. In Abb. 5 *c* ist ein deutlicher Ausbreitungsstrom an der Oberfläche sichtbar. Abb. 5 *d*: Vorwölbung, in der der Spermakern wie in einem Bruchsack drinnen liegt, ist noch ausgeprägter geworden. Scharfe Konturen! Abb. 5 *e*: Breiter, stark ausgebildeter axialer Vorstrom, der den Eikern zum Ausbreitungszentrum transportiert. Oberflächenstrom schreitet weiter fort. Abb. 5 *f*: Typische Schopfbildung! Eikern schon um ein Beträchtliches dem Spermakern näher gebracht. Die Strömungen halten noch an, bis es schließlich zur völligen Vereinigung der Kerne kommt.

Wir erkennen auch in den Vorgängen in den Eiern von *Rhabditis pellio* eine Kette uns schon wohlbekannter kausaler Zusammenhänge!

Auf welche Weise auch bei *Rhabditis pellio* unter Umständen Abweichungen von dem allgemeinen Typus der Vereinigung der Vorkerne vieler Nematoden — ich darf wohl von einem solchen sprechen — eintreten können, will ich in Abb. 6 darlegen:

In Abb. 6 *a* sehen wir unten den Spermakern im ersten Stadium der Ausbildung begriffen. Bevor er nun aber die volle Ausbildung, die zur Ausübung jenes bestimmten Einflusses auf die Oberflächenspannung

nötig zu sein scheint, erlangt, wird er von den in seiner Nähe entstehenden regellosen Strömungen erfaßt und von seiner Stelle weggeführt, und zwar wird er — das ist das Entscheidende — von der Oberfläche entfernt. Im Ei entstanden noch immer bald hier, bald dort Formveränderungen und starke Strömungen, welche nicht alle aufgezeichnet werden konnten. Die Abb. 6 *b—e* geben ein Bild davon. Der im Stadium *e*

Abb. 5 *a—f*.

einsetzende Strom führt nun den Spermakern wieder gegen die Oberfläche, erst nachdem aber das Pseudopodium, welches durch diese letzte Bewegung entstanden ist, noch eine weniger energische, kleine Formveränderung durchgemacht hat, bleibt der Spermakern längere Zeit ungestört in Oberflächennähe liegen; damit aber sind nach vielerlei Umwegen nun doch wieder die Ausgangsbedingungen gegeben, die dann den normalen, typischen Verlauf der Vereinigung der Kerne zur Folge haben. Daß sie auch wirklich eintreten, lehrt uns Abb. 6 *g* und *h*. Das Stadium *g* zeigt die rasche Ausbildung der abgekugelten, scharf

in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne. 237

konturierten Vorwölbung über dem Spermakern und zugleich die Entstehung der Ausbreitungsströmung. Im Stadium *h* hat der Eikern

Abb. 6 *a—h*.

den Spermakern schon fast erreicht, und die Schopfbildung ist ausgeprägter geworden; die folgenden Stadien verliefen alle wie gewöhnlich.

Abb. 7 wurde schon an früherer Stelle erwähnt, und zwar wegen der Entstehung einer tiefen Ringfurche in der Äquatorgegend. Wir er-

kennen ohne Schwierigkeit, daß es sich um ein Stadium handelt, in welchem eben der von der Vorwölbung über dem Spermakern ausstrahlende kräftige Ausbreitungsstrom noch im weiteren Fortschreiten begriffen ist. Die kleinere obere Hälfte des Eies ist nichts anderes als eine Schopfbildung, welche aber hier vorübergehend gerade eine abgerundetere, regelmäßigere Gestalt angenommen hat, als dieses für gewöhnlich bei den Schopfbildungen der Fall ist. In dem in Abb. 7 dargestellten Stadium entstehen noch neue Pseudopodien am Richtungskörperpol, und wie oben erwähnt wurde, läßt eben das Zusammenwirken der eingezeichneten Formveränderungen und Strömungen die tiefe Ringfurche entstehen. Daß es sich tatsächlich um die uns bekannten Bildungen (also insbesondere auch um die Schopfbildung) handelte, bewies am sichersten die Weiterentwicklung: Der Eikern wurde durch die Ringfurche hindurch durch den vorströmenden Axialstrom zum Spermakern

Abb. 7.

getragen. Der weiter fortschreitende oberflächliche Ausbreitungsstrom schob zunächst die Furche gegen den Richtungskörperpol weiter. So wurde also die untere Zellhälfte auf Kosten der oberen größer. Diese letzte verlor auch ihre abgerundete Gestalt sehr bald und schrumpfte schließlich in genau derselben Weise zusammen, wie wir es auch bei einer Schopfbildung vom gewöhnlichen Typus in späteren Stadien beobachten können.

Ich habe diese Bildungen hier erwähnt und besprochen, weil es nach v. Erlangers Beschreibung und seinen Abbildungen (S. 155, 1897) scheinen könnte, als ob dieses der gewöhnliche

Verlauf der Formveränderungen der Eier von *Rhabditis pellio* und *dolichura* in den uns hier interessierenden Stadien wäre, was sich aber von ungepreßten Eiern keineswegs behaupten läßt. Immerhin kann man aber solche tief einschneidende Ringfurchen bei *Rh. pellio* öfters beobachten.

Abb. 8 stellt noch einen interessanten anormalen Fall dar, der bei *Rhabditis pellio* beobachtet wurde.

Das in Abb. 8 a dargestellte Ei steht gerade im Stadium der Ausscheidung des zweiten Richtungskörpers. Die Dotterkörnchen sind aus der Nähe der austretenden Richtungskörper alle weggerückt, eine Erscheinung, welche in gutem Einklang steht mit den in meiner früheren Arbeit entwickelten Anschauungen über die Mechanik der Richtungskörperbildung (s. das.). Schon in diesem Stadium ist der Spermakern deutlich ausgebildet, und zwar liegt er anormalerweise mitten im Ei. Wie auch aus meinen Abb. 5 und 6 a hervorgeht, erscheint sonst der Spermakern bei *Rh. pellio* unmittelbar unter der Oberfläche des Eies.

Im Stadium *b*, welches 7 Minuten nach *a* erreicht wurde, sind nun schon beide Kerne gut ausgebildet. Gleichzeitig werden schwache amöboide Bewegungen an der Oberfläche des Eies bemerkbar. Diese Bewegungen reichten nun aber nicht aus die Kerne an eine andere Stelle zu verlagern. Vor allem gelangte auch der Spermakern nicht in die Nähe der Eioberfläche, und es war daher auch nicht anders zu erwarten, als daß auch die durch die Oberflächennähe des Spermakerns bedingten typischen Veränderungen im Ei alle ausblieben und das Ei sich überhaupt nicht weiter entwickelte, weil eben die Vereinigung der Kerne nicht zustande kam. Nach 2 Stunden lagen die Kerne noch an derselben Stelle.

Schließlich sei auch noch ein anormaler Fall von *Rh. pellio* beschrieben. In einem Ei ging die Ausscheidung der Richtungskörper und die Ausbildung des Eikerns in ganz normaler Weise vonstatten. Ein Spermakern trat aber nicht auf. Es konnte keine Spur von ihm wahrgenommen werden. Der Eikern wurde durch amöboide Bewegungen in die Eimitte getragen; jene typischen Formveränderungen und Strömungen traten aber im Ei nicht auf, und es entwickelte sich offenbar überhaupt nicht weiter. Es konnte wenigstens selbst nach 80 Minuten keine Veränderung bemerkt werden, während sonst die Vorgänge, welche zur Vereinigung der Vorkerne führen, in durchschnittlich 15 Minuten vollendet sind!

Abb. 8 a und b.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Vereinigung der Vorkerne bei *Rhabditis dolichura*. Schon im voraus sei bemerkt, daß auch bei den Eiern dieser Art konstatiert werden konnte, daß längerdauernde Oberflächennähe des Spermakerns eine Verminderung der Oberflächenspannung des über dem Spermakern gelegenen Oberflächenbezirkes hervorruft, welche dann auch hier jene Reihe typischer Formveränderung zur Folge hat.

Wenn wir aber bedenken, daß die Eizellen von *Rhabditis dolichura* unter Umständen überaus starke Strömungen zeigen, so werden wir uns von vornherein sagen können, daß diese Strömungen, welche den ganzen Plasmahalt durchwühlen, verhältnismäßig oft zufällig die Vorkerne zusammenführen werden, ohne daß es also in diesem Fall überhaupt jene oben erwähnten Vorgänge einsetzen könnten. Es wurde

oben aber auch schon erwähnt, daß die Strömungen bei einigen Eiern nur schwach bleiben, in anderen wieder einen besonderen Charakter, nämlich den eines Halbwirbels, haben. Bei diesem Sachverhalt wird man also annehmen müssen, daß sich die störende, verwischende Einwirkung dieser regellosen Strömungen auf den ganz gesetzmäßig verlaufenden Teil der Vorgänge bei diesem verschiedenen Bewegungstypus der Eier in verschiedenem Grade äußern wird. Das ist, wie wir sehen werden, auch der Fall.

Abb. 9 stellt eine Eizelle dar, in welcher es nach der Ausscheidung der Richtungskörper überhaupt nur zu sehr geringfügigen amöboiden Bewegungen kam, und zwar erfolgten sie auch hier vornehmlich am Eikernpol. Sehr bald nahm dann das Ei über dem Spermakern eine deutlich vorgewölbte und abgerundete Gestalt an. Die Abkuglung machte sich sehr früh schon fast auf der ganzen Eimasse geltend. Die am Richtungskörperpol vorhandenen kleinen Pseudopodien wurden dann

Abb. 9 a und b.

auch eingezogen. Die dabei entstehenden Strömungen verstärkten den durch die Achse des Eies vorströmenden Vorstrom, welcher freilich in diesem Falle wie alle Strömungen an diesem Ei nur sehr schwach ausgebildet war. Jedenfalls genügte er aber, um den Eikern gegen den Spermakern zu transportieren, er hinderte aber den Spermakern nicht, eine Strecke weit gegen die Eimitte aufzusteigen. Sobald die Vereinigung erfolgt war, hörten alle Strömungen im Ei vollständig auf.

Es wird wohl niemand verkennen, daß sich auch in diesem Ei der uns von früher her wohlbekannte Zyklus von Veränderungen abspielte, wenn diese auch, der geringen amöboiden Beweglichkeit dieses Eies im allgemeinen entsprechend, nur in wenig ausgeprägter Weise geschah.

Betrachten wir nun das in Abb. 10 dargestellte Ei. Es erscheinen eben die Vorkerne als kleine Bläschen. An einigen Stellen der Oberfläche entstehen unregelmäßige Pseudopodien und verschwinden zum Teil wieder. Nach sechs Minuten hatten die Vorkerne die Größe erreicht, welche im Stadium b der Abb. 10 eingezeichnet ist, und nun begannen folgende Veränderungen: Von der Stelle der Oberfläche, wo

der Spermakern lag, ging ein kräftiger oberflächlicher Ausbreitungsstrom nach rückwärts. In der Richtung auf den Spermakern verlief ein kräftiger axialer Vorstrom. Die Fläche über dem Spermakern glättete sich. Die Abrundung über dem Spermakern wurde immer größer und bekam die charakteristischen scharfen Konturen. Der axiale Vorstrom wurde immer deutlicher und führte den Eikern zum Spermakern (Abb. 10 c) Am entgegengesetzten Pol des Eies entstanden noch unregelmäßige Pseudopodien, welche aber bald wieder zusammenschrumpften. Erst als die Strömung wesentlich schwächer geworden war, konnte der Spermakern etwas gegen die Eimitte rücken. Die in Abb. 10 d noch bestehende

Abb. 10 a—d.

Schopfbildung ist zwar als solche unverkennbar, doch hat sie nicht ein so scharf geprägtes Aussehen, wie wir es bei anderen Nematodeneiern gefunden haben, das rührt natürlich davon her, daß im dünnflüssigen Plasma der *Rhabditis dolichura* so plastische Bildungen überhaupt nicht entstehen können bzw. sofort wieder verschwinden müßten. — Nach völliger Abkuglung des Eies hörten alle Strömungen auf.

Abb. 11 stellt, wie schon oben erörtert wurde, ein Ei dar, in welchem am Eikernpol jene bei *Rh. dolichura* ziemlich häufig zu beobachtende Halbwirbelströmung zustande kam. Die Spermakernhälfte des Eies lag dabei in fast völliger Ruhe. Der Eikern wurde (Abb. 11 a) von den längere Zeit periodisch abwechselnden Wirbeln bald nach der einen, bald nach der anderen Seite getragen. Schließlich aber wurde er bei

der in Abb. 11 *b* eingezeichneten Strömung durch den hier etwas abbiegenden axialen Abstrom binnen wenigen Sekunden zum Spermakern geführt. Dieser war etwas gegen die Mitte des Eies aufgestiegen. Sobald die Vereinigung der Kerne vollzogen war, hörten die Wirbelbewegungen auf. Bei anderen Eiern konnte aber in analogen Fällen beobachtet werden, daß sie sich nach der Kopulation der Kerne noch einige Male wiederholten. Ob sich im vorliegenden Fall in der scheinbar ruhenden Spermakernhälfte des Eies nicht vielleicht doch die hier gewöhnlich erfolgenden Vorgänge abgespielt haben, ließ sich aus Strömungserscheinungen nicht mit Sicherheit erschließen, für ausgeschlossen halte ich es jedenfalls nicht.

Abb. 12 stellt den schon oben beschriebenen Fall dar, in welchem eine Reihe überaus kräftiger Strömungen, welche in raschem Wechsel unmittelbar hintereinander erfolgten, zu sehen war. Bei *Rhabditis*

Abb. 11 *a* und *b*.

dolichura sind ähnliche Fälle oft zu beobachten, meist sind aber die Strömungen doch nicht so kräftig, daß auf einmal nur ein einziger Ausbreitungsstrom das ganze Ei durchströmt. Meist sind an einem Ei zwei bis drei Ausbreitungspole zu bemerken.

Von den starken Strömungen wurden nun die schon ausgebildeten Vorkerne in mannigfaltigster Weise in der ganzen Eimasse herumgeführt. Die Abbildungen geben ein Bild davon. Schließlich waren sie im Stadium *c* zufällig recht nahe aneinander herangekommen, wurden dann zwar im Stadium *g* nochmals etwas weiter auseinander geführt, schließlich ließ sie aber dann eine neue Strömung aufeinander prallen, und es erfolgte nun ihre endgültige Vereinigung, hier also rein zufällig. Die Strömungen hörten nach der Vereinigung der Kerne sofort auf. — In keinem einzigen Stadium der Veränderungen, die sich in dem Ei abspielen, ist irgend etwas von den Vorgängen zu bemerken, welche wir als Folgeerscheinungen der Oberflächennähe des Spermakernes kennen gelernt haben, von einer längerdauernden Oberflächennähe irgendeines der beiden Kerne kann aber in keinem Stadium der beschriebenen Umwandlungen die Rede sein (welcher der beiden Kerne

in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne. 243
 der Spermakern war, habe ich leider in meinen Aufzeichnungen nicht
 angegeben).

Abb. 12 a-h.

Ich konnte die Entwicklung von so stark strömenden Eiern von *Rh. dolichura* auch noch in vielen anderen Fällen in den uns hier interessierenden Stadien zu Ende verfolgen und konnte dabei konstatieren, daß in einigen Fällen das Endergebnis dasselbe war wie in dem ab-

gebildeten Beispiel, in anderen Fällen gelangte der Spermakern zufällig an die Oberfläche des Eies, und wurde er nicht durch eine spätere Strömung ebenso zufällig wieder von der Oberfläche des Eies entfernt, so wurde seine Oberflächennähe hier, wie immer, die Ursache einer Oberflächenspannungsänderung, welche alle nachfolgenden Veränderungen im Ei beherrschte oder bestimmte, d. h. es kam zu den charakteristischen Formveränderungen und Strömungen, welche zur Vereinigung der Vorkerne führten und mit ihr endeten, genau so, wie sie z. B. auch in Abb. 10 c von *Rh. dolichura* zu sehen sind. Da es ja nichts prinzipiell Neues bieten würde, kann ich die Vorführung weiterer so langer Reihen in Abbildungen unterlassen; die Abbildung des Endresultates allein würde nichts beweisen.

In einigen Fällen dauerten die starken Strömungen auch nach Vereinigung der Vorkerne noch längere Zeit an, so wurden in dem Ei, von welchem Abb. 13 zwei Entwicklungsstadien darstellt, die aneinander

Abb. 13 a und b.

gelegten Kerne noch 20 Minuten lang, bald hin, bald her getragen. Dann erst begann die Entwicklung der ersten Teilungsspindel.

Es bleibt mir nun noch die Beschreibung der Kopulationswege der Kerne von *Diplogaster longicauda* übrig. Ich habe *Diplogaster longicauda* in meiner Reihe absichtlich an das Ende gestellt, denn die Entwicklungsstadien ihrer Eizellen zeigen eine Besonderheit, welche bei den Eizellen der übrigen von mir untersuchten Nematodenarten nicht vorzufinden ist. Das Spermatozoon dringt nämlich bei *Dipl. longicauda* tief in das Ei ein, der Spermakern erscheint nicht wie bei den anderen Species in der Nähe der Oberfläche, sondern mitten im Ei. Es ist klar, daß dadurch gerade für den Kernpunkt der hier erörterten Fragen besonders interessante Verhältnisse geschaffen sind.

Ich begann meine Beobachtungen an den Eiern von *Diplogaster longicauda* erst, als ich die Untersuchungen bei den übrigen Nematodenformen schon abgeschlossen hatte. Ich kannte also, als ich diese meine letzten Beobachtungen begann, die oben beschriebenen merkwürdigen Gesetzmäßigkeiten bei der Kopulation der Vorkerne der anderen Nematodenarten schon und ging daher mit der größten Neugierde an die Er-

mittlung der Fragen, ob etwa die Vereinigung der Kerne bei *Diplogaster longicauda* erfolgt, ohne daß der Spermakern überhaupt an die Oberfläche gelangt, ohne daß also dann infolgedessen jene charakteristischen Gesetzmäßigkeiten überhaupt stattfinden können, ob aber nicht, wenn der Spermakern nun doch einmal, und sei es auch nur ausnahmsweise, an die Eioberfläche zu liegen kommt, dadurch auch hier wie bei den anderen Nematodeneiern die charakteristischen Folgeerscheinungen verursacht würden. Die Resultate meiner Beobachtungen seien an Hand

Abb. 14 a-f.

der aus der Reihe aufgezeichneter Fälle hier in Abb. 14 und 15 veröffentlichten Entwicklungsserien mitgeteilt. In Abb. 14 a sehen wir den Spermakern noch mitten im Ei liegen. Dann beginnen langsame amöboide Bewegungen im Ei, welche den Kernen eine ganz andere Lage geben. Der Spermakern rückt immer mehr dem Richtungskörperpol zu, der Eikern nach der entgegengesetzten Richtung. Schließlich gelangte der Spermakern (Abb. c) so nahe an die Oberfläche, daß man wohl annehmen mußte, daß damit das kritische Stadium erreicht war, und tatsächlich traten sofort die allgemein durch die Oberflächennähe des Spermakerns hervorgerufenen Folgeerscheinungen ein, wie Abb. 14 d-f

in überzeugender Weise zeigen, nämlich Entstehung einer gut ausgebildeten Ausbreitungsströmung (mit Oberflächenstrom und axialem Vorstrom), deren Zentrum über dem Spermakern liegt, Abkuglung der vorgewölbten Spermakernhälfte, Schopfbildung und Verlagerung des Eikernes bis in unmittelbare Nähe zum Spermakern, so daß dann sogleich die Aneinanderlagerung der Kerne erfolgt. Im besonderen mache ich auf die schöne Ausbildung des Schopfes an dem hinteren Ende der vor-

Abb. 15 a—e.

strömenden Eizelle aufmerksam. Sie erfolgt bei dem recht hohen Viskositätsgrad des *Diplogaster*-Plasmas fast jedesmal in dieser Weise.

Recht interessante Verhältnisse zeigt uns auch Abb. 15. Der Spermakern erscheint wieder in der Mitte des Eies. Abb. 15 b—d zeigt dann die Stadien regelloser amöboider Bewegungen, welche den Spermakern fast bis zum Richtungskörperpol in nächste Nähe des Eikernes führen. Trotzdem erfolgt aber die Vereinigung nicht, sondern der Spermakern wird durch eine neue Strömung gegen den anderen Pol geführt, wobei er an die Oberfläche des Eies zu liegen kommt. Die über ihm gelegene

Zone der Oberfläche wird zum Zentrum einer Ausbreitungsströmung, und der axiale Vorstrom befördert den Eikern bis zum Spermakern. Die Strömungen kommen zu deutlicher Ausbildung, die Schopfbildung hingegen ist nur angedeutet, da die Oberfläche ohnehin schon vor dem Einsetzen der Ausbreitungsströmung fast keine Unebenheiten zeigt.

Die genaueste Beschreibung der uns hier interessierenden Vorgänge in den Eiern von Nematoden hat Ziegler in seiner schon an früherer Stelle erwähnten Arbeit (1895) gerade von *Diplogaster longicauda* gegeben, daher sei an dieser Stelle auch auf sie verwiesen (S. 369 l. c.).

Die Hauptresultate vorliegender Arbeit lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: Die Eizellen von *Rhabdonema nigrovenosum*, *Rhabditis papillosa*, *Rhabditis pellio* und *Rhabditis dolichura* zeigen alle in dem Stadium, in welchem die Vorkerne zur Ausbildung gelangen, lebhaft amöboide Bewegungen. Diese amöboiden Bewegungen verlaufen genau nach demselben Modus wie Bewegungen (d. i. Formveränderungen und Strömungen), die an einer frei in einer zweiten Flüssigkeit schwebenden zähflüssigen Flüssigkeitskugel infolge lokaler Oberflächenspannungsdifferenzen entstehen können. — Die amöboiden Bewegungen der Nematodeneier zeigen alle Charaktere der Pseudopodienbildung loboser Rhizopoda (abgesehen von der sog. »Adhäsionsströmung«; siehe Rumbler 1905).

Die regellose Pseudopodienbildung findet ein Ende, sobald der Spermakern zu einer bestimmten Größe herangewachsen ist und nun an irgendeiner beliebigen Stelle in die Nähe der Oberfläche zu liegen kommt. Ist dieses nämlich der Fall, so entsteht an der Stelle der Oberfläche, unter der der Spermakern liegt, eine Vorwölbung, zu welcher ein durch das ganze Ei durchgehender axialer Vorstrom zufließt. Von der Kuppe der Vorwölbung fließt ein oberflächlicher Ausbreitungsstrom nach dem entgegengesetzten Eipol und breitet sich allmählich über die ganze Eifläche aus; da die am animalen Pol noch bestehenden Pseudopodien eingezogen werden und unter der Einwirkung des axialen Vorstromes zusammenschrumpfen, erhält schließlich die ganze Eizelle eben unter der Einwirkung der die ganze Plasmamasse beherrschenden einheitlichen Strömung eine einheitliche, abgerundete Form. Am Hinterende der Eizelle bleibt gewöhnlich der zusammengeschrumpfte Schopf noch längere Zeit erhalten, bis er schließlich, immer kleiner werdend, im axialen Vorstrom aufgeht. Der axiale Vorstrom führt den Eikern bis zum Spermakern. — Der ganze Komplex von Erscheinungen zwingt zu der Annahme, daß die Nähe des Spermakernes zur Eioberfläche die Ursache einer ganz beträchtlichen, bis zur Vereinigung der Vorkerne andauernden Verminderung der Oberflächenspannung jener Stelle der Oberfläche wird.

Liegt der Spermakern schon von Anfang an in Oberflächennähe, so kommt sein Einfluß auf die Oberflächenspannung, sobald er seine definitive Ausbildung erreicht hat, sofort zur Geltung. Wird der Spermakern durch zufällige Strömungen von der Oberfläche weggeführt oder kommt er überhaupt im Eiinnern zur Ausbildung, so muß er natürlich zuerst wieder durch zufällige Strömungen an die Oberfläche des Eies gelangen, um die lokale Oberflächenspannungsverminderung hervorgerufen zu können.

Die Vereinigung der Vorkerne kommt gelegentlich rein zufällig zustande.

Der Spermakern führt auch oft eine geringe Bewegung von der Oberfläche gegen die Eimitte aus. Diese Bewegung ist jedoch nicht ein passives, durch Plasmaströmungen verursachtes Fortgeführtwerden. Sie erfolgt zum Teil sogar entgegen einer schwachen Strömung.

Es ergibt sich von selbst die Frage, auf welche Weise nun der Spermakern, wenn er in der Nähe der Eioberfläche liegt, an dieser Stelle eine Verminderung der Oberflächenspannung herbeiführen kann. Um die Frage zu beantworten, müssen wir zunächst ganz allgemein die Umstände kennen, welche eine Verminderung der Oberflächenspannung bewirken können. Eine Veränderung der Oberflächenspannung einer beschränkten Oberflächenzone eines freischwebenden Tropfens einer in kolloidalem Zustand befindlichen Flüssigkeit kann zustande kommen erstens durch Änderung der chemischen Beschaffenheit des begrenzten Oberflächenbezirkes, d. h. also, durch lokales Auftreten eines Stoffes mit anderer Spannung an der Oberfläche. Im vorliegenden Fall könnte man also daran denken, daß ein in die gewöhnlichen Plasmakolloide des Eies sich nicht aufteilendes Plasmakolloid anderer chemischer Zusammensetzung — Kolloide verschiedener Art diffundieren ja nicht ineinander! — mit dem Spermakern an die Oberfläche kommen könnte. Zweitens kann an dem schwebenden Kolloidtropfen eine lokale Oberflächenspannungsdifferenz entstehen, wenn eine lokale Änderung der Konzentration des Kolloides entsteht, und da die meisten emulsoiden Kolloide eine um so geringere Oberflächenspannung haben, je konzentrierter sie sind, könnte es sich in dem vorliegenden Fall — bei dem Auftreten einer Oberflächenspannungsverminderung — nur um eine lokale Verdichtung (Konzentrierung) des Plasmas handeln.

Die dritte Möglichkeit wäre schließlich die, daß ein lokal auftretendes elektrisches Potential der Oberfläche oder ein lokal höheres Potential derselben die Verminderung der Oberflächenspannung bewirkt. Tritt nämlich an der Grenzfläche von Flüssigkeiten ein elektrisches Potential auf, so wird dadurch die Oberflächenspannung der Grenzfläche ver-

mindert, und zwar um so stärker vermindert, je stärker das Potential ist. Elektrische Potentiale können an Grenzflächen entstehen, wenn sich z. B. eine Ionenart an der Oberfläche ansammelt, was zustande kommen kann, wenn die Grenzfläche einzelne Ionenarten eines diffundierenden Stoffes durchtreten läßt, andere aber zurückhält, d. h. für sie undurchlässig ist, oder wenn die Ionen eines Stoffes in ihrer Wanderungsgeschwindigkeit weit voneinander differieren, so daß also vorübergehend nur die schneller wandernde Ionenart an der Grenzfläche auftreten könnte, — man könnte dabei etwa an die schnell wandernden Wasserstoffionen denken.

Überlegen wir nun, in welcher Weise die drei aufgezählten oberflächen-spannungsvermindernden Faktoren in der Nähe des Spermakerns zustande kommen könnte.

Daß der Spermakern eine gewisse Menge in die gewöhnlichen Plasmakolloide nicht diffundierender, weil chemisch (oder eventuell auch physikalisch) von ihnen differierender Kolloide mit sich führt, kann als möglich angesehen werden, wenn es sich auch durch nichts eindeutig beweisen läßt. Die Annahme gewinnt insoweit sogar eine gewisse Wahrscheinlichkeit, als ja der Spermakern meist noch umgeben ist von den Substanzen der sich auflösenden Teile des Spermatozoons und vielleicht auch bei seinen Bewegungen diese »Detritusmassen« (v. Erlanger 1897) mit sich führt. Daß dann aber diese Substanzen bei ihrer Berührung mit der Eioberfläche die Oberflächenspannung derselben vermindern, und daß sie weiterhin diese Wirkung auf die Oberflächenspannung erst in dem Stadium ausüben, wenn der Spermakern seine definitive Größe erlangt hat, was uns dann also nur eine äußere Marke wäre, an der wir erkennen können, wann eben die Detritusmassen in diesen physikalisch-chemischen Zustand kommen, — das müßte vorläufig willkürlich angenommen werden. Die Annahme darf auch deswegen nicht gleich zurückgewiesen werden, weil der Detritushof jedenfalls etwas ist, was der Spermakern allein und nicht auch der Eikern hat oder haben kann, und da ja der Eikern, wenn er an die Oberfläche des Eies gelangt, keine Veränderung der Oberflächenspannung hervorruft, können wir diese Verschiedenheit als gutes Kriterium benützen.

Können nun auch lokale Verdichtungen (Konzentrationserhöhungen) in der Nähe des Spermakerns auftreten? Wenn man das Centrosom im Stadium der Sphärenbildung als Zentrum einer entstehenden Verdichtung auffaßt (ich verweise diesbezüglich auf meine kritischen Erörterungen dieser Frage in Heft 1 dieser Zeitschrift), so ist auf die Frage eine eindeutige Antwort gegeben. Der Spermakern führt ein Centrosom mit sich, das Centrosom hat in dem Stadium der gut ausgebildeten Vorkerne eine kleine Sphäre, welche auch am lebenden Objekt oft recht gut gesehen werden kann, eben ausgebildet; bisweilen ist das

Centrosom schon in die zwei Tochtercentrosome der ersten Teilungsspindel zerfallen, bevor sich der Spermakern mit dem Eikern vereinigt hat. Ist nun die Sphärenbildung wirklich eine Verdichtungserscheinung, so muß sich die mit dem Spermakern an die Oberfläche gebrachte Sphäre des Centrosoms in dem Sinne einer Herabsetzung der Oberflächenspannung bemerkbar machen, vorausgesetzt freilich — und das wird noch näher zu erforschen sein —, daß eben die Größe der Sphäre in diesem Stadium dazu ausreicht, diese Wirkung hervorzubringen. — Der Eikern führt kein Centrosom mit sich, seine Oberflächennähe könnte also auf diese Weise keine Verminderung der Oberflächenspannung verursachen.

Schließlich wollen wir auch den dritten Faktor prüfen, welcher eine lokale Oberflächenspannungsverminderung herbeiführen kann, nämlich die lokale Ansammlung einer Ionenart an der Oberfläche des Eies. Wie oben erwähnt wurde, könnte man in erster Linie an die Ansammlung von Wasserstoffionen einer Säure denken. Nun steht ja zwar der Spermakern gerade in einem Stadium, in welchem in seinen Kernkolloiden eine stetig wachsende Anreicherung von Nukleoproteiden und, wie es scheint, auch von freier Nukleinsäure stattfindet; inwieweit aber hierdurch das Auftreten von H-Ionen in der äußeren Umgebung des Spermakerns gewährleistet wäre, und weshalb sich diese Erscheinung nur beim Spermakern oder doch bei ihm wesentlich stärker als beim Eikern einstellen könnte, ist eine Frage, die erst — eventuell auf experimentellem Wege — die Richtigkeit der Annahme vorausgesetzt, gelöst werden müßte.

Bei der Erwägung der Wirkungsmöglichkeit der besprochenen drei die Oberflächenspannung vermindernenden Faktoren wird man natürlich stets beachten müssen, daß die Frage nicht lautet, ob dieser oder jener, oder der dritte Faktor in Wirkung treten könnte, daß sich mit anderen Worten die Faktoren nicht ausschließen, sondern sehr wohl zusammenwirken könnten, was dann wieder ein Beispiel für eine »mehrfache Sicherung« eines physiologisch wichtigen Prozesses, der Vereinigung der Vorkerne, wäre!

Wir müssen uns auch fragen, was für Faktoren wir für das oben beschriebene (nicht immer erfolgende) langsame Abrücken des Spermakerns von der Oberfläche gegen die Eimitte verantwortlich machen sollen. Ich glaube die Beantwortung dieser Frage erleichtern zu können, indem ich darauf hinweise, daß eine solche Bewegung des Zellkerns nicht eine in ihrer Art einzig dastehende, d. h. für den männlichen Pronucleus allein geltende Erscheinung ist, sondern daß sie in gewissen Bewegungen des Zellkerns der Blastomeren der Nematoden, welche zuerst von Rumbler (1901) beschrieben und von mir in meiner früheren Publikation (S. 100) ebenfalls erörtert worden sind, ihr vollkommenes

Analogon findet. Jeden, der die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematodeneier studiert, wird diese Analogie überraschen, um so mehr, da es sich auch gerade in der wichtigsten Beziehung, nämlich was den bewegendenden Faktor betrifft, wenn auch nicht immer, so doch oft, um eine vollkommene Übereinstimmung handelt.

Nach vollzogener Zellteilung steigen die Zellkerne der Blastomeren einiger Nematodenarten gegen die Zelloberfläche empor und verweilen dort, bis sich ihre Sphären in zwei Tochttersphären geteilt haben, und bis dann deren Strahlensysteme sich immer kräftiger zu entwickeln beginnen. In diesem Stadium erfolgt das Abrücken der Kerne von der Oberfläche gegen das Zellinnere. Was die mechanische Wirkungsweise der Strahlungen bei diesen Kernbewegungen betrifft, sei auf Rhumblers Arbeit (1901) verwiesen. In demselben Stadium der Ausbildung befinden sich nun häufig auch an dem ausgebildeten Spermakern vor der Kopulation die Sphären, d. h. die eine Sphäre des Spermakerns hat sich bereits geteilt, und die Strahlungen der Tochttersphären sind in fortschreitender Entwicklung begriffen. Ob eine aktive Vorwärtsbewegung des Spermakerns auch in dem Falle erfolgen kann, wenn die Sphäre des Spermakerns noch ungeteilt ist, wenn die Kopulation der Kerne erfolgt, (was auch häufig der Fall ist), muß ich unentschieden lassen.

[Die Stadien mit noch ungeteilter Sphäre (des Spermakerns einerseits und des Zellkerns älterer Blastomere andererseits) sind schon deswegen nicht direkt miteinander zu vergleichen, weil die Lage der Sphäre nicht übereinstimmt. Die Sphäre des Spermakerns liegt kaum jemals der Oberfläche der Zelle so an, wie es bei den älteren Blastomeren stets der Fall ist, sie ist mehr oder weniger dem Zellinnern zugewendet. — In diesem Zusammenhang will ich darauf hinweisen, daß keine Anzeichen vorhanden sind, daß die kleine, vor der Teilung stehende Sphäre des an die Oberfläche aufgestiegenen Kerns der Nematodenblastomeren, selbst wenn sie der Oberfläche dicht angelagert ist, eine merkliche Oberflächenspannungsverminderung verursacht; und da die Sphäre des Spermakerns vor der Kopulation der Kerne selten größer ist, d. h. deutlicher gesehen werden kann, halte ich es aus diesem Grunde für unwahrscheinlich, daß die Oberflächennähe der Sphäre des Spermakerns allein ausreichen könnte, den kräftigen Ausbreitungsstrom über dem Spermakern entstehen zu lassen.]

Wie wir oben gesehen haben, spielt in den Eiern der kleinen freilebenden Nematodenformen und bei *Rhabdonema nigrovenosum* die Bewegung des Spermakerns, welche also ebenso wie die Bewegung des Zellkerns späterer Blastomeren durch die Wirkung des Centrosoms zustande kommen dürfte, gegenüber der durch passives Fortgeführtwerden zustande kommenden Kopulationsbewegung des Eikerns nur eine ganz untergeordnete Bedeutung. Sie kommt aber, wie wir gesehen haben,

um so mehr zur Geltung, je schwächer die Strömungen ausfallen. Dieses Verhältnis zwischen den beiden bewegenden Faktoren bietet uns einen interessanten Ausblick auf die die Kopulationsbewegungen der Vorkerne in den Eiern anderer Tiere verursachenden Faktoren. So lebhaft Bewegungen und Strömungen, wie sie oben an den Nematodeneiern beschrieben worden sind, kommen bei anderen Tieren nicht häufig vor, weshalb natürlich an eine Verallgemeinerung der oben gewonnenen Resultate nicht gedacht werden kann. Es müssen eben bei dem Kopulationsmechanismus anderer Eizellen gerade die Momente, die wir oben als mehr oder weniger nebensächlich erkannt haben, in den Vordergrund treten, während umgekehrt die passive Bewegung der Vorkerne, welche durch Strömungen hervorgerufen wird, bei diesen fast oder ganz in Wegfall kommt, ohne daß uns natürlich ein solcher Sachverhalt berechnen würde, von dieser Beobachtung ausgehend, nun allgemein die Möglichkeit einer passiven Kopulationsbewegung in Abrede zu stellen, wie dies öfters geschehen ist. Wenn z. B. Wilson (1901) beobachten konnte, daß in den vital gefärbten Eiern von *Toxopneustes* oder den normal pigmentierten von *Arbacia* der Spermakern bei seiner Bewegung die Granula auf die Seite stößt und hinter sich zurückläßt, so kann daraus bloß geschlossen werden, daß in diesen Eiern außer eventuell vorhandenen Plasmaströmungen jedenfalls noch ein anderer bewegender Faktor angenommen werden muß. Wilsons Schluß: »This fact renders it difficult to assume the occurrence of a general protoplasmic current by which the nuclei are passively carried along« geht viel zu weit.

Auch bezüglich der übrigen mechanischen Erklärungsweisen der Kopulationsbewegung der Vorkerne sind Wilson wie auch andere Autoren voreilig zu ähnlichen unberechtigten negierenden Urteilen gekommen. Aus der Beobachtung an ätherisierten Seeigeleiern, daß gelegentlich, trotzdem in diesem Falle eine Strahlung am Spermakern gar nicht wahrgenommen werden kann, dennoch eine Vereinigung der Vorkerne stattfinden kann, zog Wilson (l. c.) den Schluß, daß die Kopulationsbewegung der Vorkerne auch unter normalen Umständen kaum direkt etwas mit der Ausbildung der Strahlung zu tun habe. Auch in dieser Schlußfolgerung geht Wilson zu weit. Ja, bei näherer Prüfung beweist eigentlich seine Beobachtung, wie dieses auch Giardina (1902) auseinander legt, gerade das Gegenteil. Brachte Wilson nämlich die ätherisierten Eier wieder in reines Seewasser, so entwickelte sich sofort eine Strahlung, die Kerne vereinigten sich, und die Entwicklung verlief normal weiter. Es ergibt sich daraus, daß die Spermakernsphäre in ihrer Entwicklung nur stark gehemmt, und daß dementsprechend auch ihre bewegende Wirkung auf die Kerne nur sehr erschwert, aber kaum ganz ausgeschaltet wurde. Daß dies Centrosom des Spermakerns im ätheri-

sierten Ei keine am lebenden Objekt wahrnehmbare Strahlung entwickelte, beweist ja noch nicht, daß mit einer Wirkung des Centrosoms auf seine Umgebung, in welcher Weise sie nun auch erfolgen mag, in diesem Falle überhaupt nicht zu rechnen wäre. Daß es sich in den mit Äther oder mit Chloral behandelten (O. und R. Hertwig 1887) oder der Kälte ausgesetzten (O. Hertwig 1890) Eiern tatsächlich nur um eine Reduktion, nicht aber eine völlige Ausschaltung des Centrosoms als bewegendes Faktor handeln dürfte, wird auch durch die Angaben dieser Autoren wahrscheinlich gemacht, daß unter diesen anormalen Umständen die Kopulation der Kerne nur selten, und zwar nur unter den günstigsten Umständen eintrat, wenn nämlich das Spermatozoon nicht weit vom Eikern entfernt eintrat. Selbst in diesem günstigsten Falle erfolgte aber die Vereinigung erst nach Stunden (!), während sie normalerweise in wenigen Minuten vollzogen ist.

Die Frage nach der Beteiligung des Centrosoms an dem Mechanismus der Kopulation der Vorkerne ist insbesondere von Giardina (1902) eingehender erörtert worden. Er sucht sowohl die Bewegung des Spermakerns als auch des Eikerns aus der Wirkung des Centrosoms, als eines Zentrums einer zentrifugalen Diffusion eines die Oberflächenspannung vermindernenden Stoffes in das Protoplasma, und einer zentripetalen Zuströmung des Hyaloplasmas zu erklären. Seine Vorstellungen von der »azione chemotattiche« des Centrosoms sind, wie ich das auch an früherer Stelle (S. 19 Heft 1) hervorhob, von physikalischer Seite nicht einwandfrei; damit ist aber noch nicht gesagt, daß der von ihm verfochtene Standpunkt, daß nämlich das Centrosom eventuell die Bewegung der Sperm- und des Eikerns zustande bringe, ebenfalls aufgegeben werden müßte, daß er sich nicht mit einer anderen Deutung der Strahlenbildung — vielleicht noch viel besser — stützen lassen könnte. — Es fehlen zur sicheren Beurteilung der Verhältnisse vor allem noch überzeugende Experimente, die in möglichst vielen Beziehungen den Vorgang der Kernkopulation möglichst naturgetreu nachahmen; es dürfte sich hierbei um ein nicht allzu schweres Kapitel synthetischer Biologie handeln. Auch die bisherigen Versuche (ich verweise insbesondere auf Roux's Methode zur Kopulation von Tropfen, 1908) weisen schon den Weg, auf dem eine solche experimentelle Untersuchung der Frage unternommen werden müßte.

Der Vollständigkeit halber sei zum Schlusse auch noch angeführt, daß es auch versucht wurde, eine eventuelle Kontraktion der Strahlen des Spermasters zur Erklärung der Bewegung der Vorkerne heranzuziehen (Conklin 1894). Conklin selbst hat aber später diese Ansicht verlassen und öfters die Möglichkeit einer Beteiligung von Plasmaströmungen am Kopulationsvorgang der Kerne betont (Conklin 1898 und 1902). — Schließlich sei auch noch die Ansicht Wilsons erwähnt,

daß die Bewegungen der Vorkerne einen chemotaktischen Charakter haben könnten, daß die Kerne zueinander geführt würden »by an actual attraction which is neutralized by union« (Wilson 1900, S. 204).

Literaturverzeichnis.

- J. Bernstein (1900), Chemotropische Bewegungen eines Quecksilbertropfens. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 80. 1900.
- Bütschli, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. 10. 1876.
- (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig, Engelmann, 1892.
- Conklin, E. G. (1894), The Fertilization of the Ovum. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Wood's Hole, Boston. 1894.
- (1898), Protoplasmic Movement as a Factor in Differentiation. Biol. Lect. — Wood's Hole. 1898.
- (1902), Karyokinesis und Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of *Crepidula* and other Gasteropoda. Journ. Acad. nat. science Philadelphia. II. Ser. Vol. XII, I. 1902.
- Erlanger, R. v. (1897), Beobachtungen über die Befruchtung und die ersten zwei Teilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. I. Biol. Zentralbl. Bd. 17. Nr. 4. 1897 und II. Ibid. Bd. 17. Nr. 9. 1897.
- (1897), Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. I. Über die Befruchtung und erste Teilung des *Ascaris*-Eies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
- Giardina, Andrea (1902), Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini. II. Sulla fecondazione. Anat. Anz. Bd. 22. 1902.
- Hertwig, O. und R. (1887), Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena, G. Fischer, 1887.
- Hertwig, O. (1890), Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 1890.
- Retzius, G. (1911), Biologische Untersuchungen. N. F. XVI. 3. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Eier von *Ascaris megalocephala*.
- Rhumbler, L. (1898), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898.
- (1901), Über ein eigentümliches periodisches Aufsteigen des Kernes an die Zelloberfläche innerhalb der Blastomeren gewisser Nematoden. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
- (1905), Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83. 1905.
- Roux, W. (1887), Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Nr. 4 (die Bestimmung der Medianebene des Froschembryos durch die Kopulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887).
- Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. II. S. 34. 1895.

- Roux, W. (1908), Eine Methode der Selbstkopulation von Tropfen. Zeitschr. f. biol. Techn. u. Methodik. 1908.
- Wilson, E. B. (1900), The Cell in Development and Inheritance. New York 1900.
- (1901), Experimental Studies in Cytology. I. Some Phenomena of Fertilization and Cell-cleavage in Etherized Eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. Heft 3. 1901.
- Wilson, E. B. and Mathews (1895), Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. Morph. Bd. 10, 1. 1895.
- Ziegler, H. E. (1895), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 3. 1895.
- (1898), Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6. Heft 2. 1898.
-