

## Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops.

Von

**Dr. V. Häcker,**

Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.

---

Hierzu Tafel XXIV u. XXV.

---

Die Frage nach der Beziehung zwischen Kerntheilungstypus und physiologischer Leistung der Zelle ist neuerdings von verschiedenen Gesichtspunkten aus in Anregung gebracht worden. Es war vor Allem der Gegensatz zwischen Mitose und amitotischer Theilung, welcher zur Stellung dieses Problems hindrängte, und die Frage nach der biologischen Bedeutung der letzteren ist in neuester Zeit durch H. E. Ziegler und O. vom Rath (24) in Anlehnung an einen Flemming'schen Gedanken (5) dahin beantwortet worden, dass alle Fälle von amitotischer Kerntheilung bei Metazoen „in biologischer (physiologischer) Hinsicht der Mitose gegenübergestellt werden können und im Vergleich zu dieser einen degenerativen Charakter haben.“

Fraglicher ist augenblicklich die Bedeutung der sogenannten *asymmetrischen Karyokinesen*, die seit einiger Zeit die Aufmerksamkeit namentlich pathologischer Kreise auf sich gelenkt haben und anfangs gewissen malignen Tumoren als Eigenthümlichkeit zuzukommen schienen. Die neueste einschlägige Arbeit (17) spricht sich aber gegen einen derartigen Zusammenhang aus und der Verfasser derselben will überhaupt den Zoologen die Entscheidung des Problems überlassen wissen.

Von allgemeinerem Interesse ist wohl die Frage nach der Beziehung, in welcher die Eigenthümlichkeiten der beiden Kerntheilungen, die sich in der letzten Phase der Ei- und Samenbildung abspielen, zum besonderen Zustand der copulirenden Zellen stehen. Alle Forscher, welche sich mit diesen zwei Theilungen beschäftigt haben, stiessen mehr oder weniger auf Verhältnisse, welche sich nicht in dem Schema der normalen Mitose unter-

bringen lassen; den Unterschied gegenüber der letzteren hat wohl am schärfsten Flemming (4) durch Aufstellung der von ihm in den Spermatoocyten von Salamandra verfolgten heterotypischen Form zur Darstellung gebracht. Es ergab sich bald auch mit Sicherheit, dass bei den verschiedenen Thiergruppen der Vorgang in verschiedener Weise sich abspielt. Ja, selbst innerhalb kleinerer Formenkreise herrscht keineswegs die zu erwartende Gleichförmigkeit. Während z. B. unter unsern freilebenden Copepoden der bei einigen Cyclops-Arten auftretende Modus gewisse Anklänge an die Flemming'sche heterotypische Form zeigt (10, 11), findet sich bei *Canthocamptus* ein umständlicher Vertheilungsprozess ganz eigenartiger Natur vor, und die von Ishikawa (13) kürzlich bei einem Calaniden, *Diaptomus*, gefundenen Bilder schliessen sich wieder mehr an Vorkommnisse bei Insekten an. Doch scheint auch innerhalb der Calaniden-Gruppe der Cyclops-Typus aufzutreten.

Dieser letztgenannte Typus, der sich mehr oder weniger zu Flemming's heterotypischer Form in Parallele setzen lässt, spielt nun auch im Verlauf der Embryonalentwicklung von *Cyclops* eine merkwürdige Rolle und sein Auftreten in der Urogenitalzelle war für mich die Veranlassung, die ersten Entwicklungsvorgänge und die Keimblätterbildung von *Cyclops brevicornis* Claus näher zu untersuchen.

Noch von einem allgemeineren Gesichtspunkt aus schien dies freilich eine dankbare Aufgabe zu sein: trotz der Arbeiten von Claus (3), P. P. C. Hoek (12), Grobben (9), Frič (6) und Urbanowicz (18, 19) sind noch zahlreiche Punkte in der Entwicklungsgeschichte der freilebenden Copepoden einer Nachuntersuchung bedürftig, eine um so empfindlichere Lücke in der Crustaceenforschung, als gerade „die Entwicklung der Copepoden Verhältnisse bietet, welche sich am nächsten an die der Anneliden anschliessen“ (Korschelt und Heider).

---

1) Die erste Theilung der Urmesodermzelle. Für *Cetochilus* hat Grobben (9) gezeigt, dass die hinter der „centralen Entodermzelle“ gelegene Furchungskugel, noch während ihres Aufenthalts in der Peripherie des Blastoderms, sich in vier Elemente theilt, von denen die beiden vorderen, grösseren die

„Urzellen des Mesoderms“ darstellen, während die beiden hinteren zu Ektodermelementen werden. Später theilt sich sodann jedes dieser vier Elemente in ein medianes und ein laterales Tochterelement und die vordere Vierer-Reihe rückt als „Mesodermzellen“-Gruppe in die Tiefe der Furchungshöhle.

Bei *Cyclops brevicornis* Claus tritt insofern eine Verschiebung der Verhältnisse hervor, als eine einzige Zelle frühzeitig, d. h. vor Beginn aller mit der Gastrulation zusammenhängenden Theilungen, in die Tiefe des Blastocöls tritt und sich hier in ein centrales und ein peripherisches Tochterelement theilt, wobei die Karyokinese in Form einer normalen Mitose abläuft. Die centrale Zelle (A) geht im Innern eine zweite Theilung ein, wobei die Bilder der Flemming'schen heterotypischen Form auftreten, und liefert die Genitalzellen. Von dem peripherischen Schwester-element (B) dagegen stammen die beiden primären Urmesodermzellen ab, welche jedoch erst während des Gastrulationsprozesses dem erstgenannten Genitalzellenpaare ins Innere nachfolgen. Vergleicht man die vier Elemente der dritten Generation mit den vier Grob ben'schen „Mesodermzellen“, so tritt schon in genetischer Beziehung ein Unterschied in so fern hervor, als bei *Cetochilus* zwischen denjenigen beiden Theilungsperioden, welche die vier „Mesodermzellen“ liefern, eine Abspaltung „ektodermaler“ Elemente eingeschoben ist<sup>1)</sup>.

Ehe ich auf die erste der Theilungen eingehe, möchte ich noch bemerken, dass manchmal die in den beiden Eiersäcken eines und desselben Individuums befindlichen Eier die ganze in Betracht kommende Reihe von Stadien zur Ansicht bringen. Im grossen Ganzen gelangt dann die natürliche Reihenfolge der letzteren zur Beobachtung, wenn man die Eier eines und desselben Sackes von vorne nach hinten fortschreitend durchmustert. Erst als ich mir schon die ganze Entwicklungsreihe durch Combination der einzeln gezeichneten Bilder konstruirt hatte, wurde ich auf das erwähnte Verhältniss aufmerksam und es wurde mir damit eine schöne Bestätigung für die Richtigkeit meiner Reihe zu Theil. Zu beachten ist auch das Verhalten des zweiten Richtungskörpers. In jüngeren Eiern sieht man ihn auf der Wanderung

1) Bezüglich der Angaben von Urbanowicz (18, 19) habe ich bereits darauf hingewiesen (11), dass sie in den fraglichen Punkten sich mit meinen Beobachtungen nicht wohl in Einklang bringen lassen.

ins Innere des Eies begriffen, und er befindet sich häufig sogar noch zur Zeit der ersten Theilung in der Reihe der Blastodermkerne. Während der zweiten Theilungsperiode und manchmal noch früher trifft man ihn aber innerhalb der A-Zelle an und seine Anwesenheit scheint, wie ich in einem besondern Abschnitt ausführen werde, nicht ohne Einfluss auf den Verlauf der zweiten Theilung dieser Zelle zu sein.

Verfolgen wir nunmehr an der Hand der Abbildungen die Vorgänge im Einzelnen. Wir gehen dabei aus von dem Moment, wo die vorletzte gemeinschaftliche Theilung der Blastomeren eben im Ablauf begriffen ist. Die um den vegetativen Pol gescharten Zellen sind, wie die Figur 1 zeigt, ihren Genossinnen vorangegangen, und dementsprechend sind ihre Kerne bereits wieder auf dem feinfadigen Knäuelstadium angelangt. Dies ist in Figur 1, wie auf allen folgenden Figuren, durch einen gleichmässigen Ton angedeutet, wobei eine dunklere Schattirung besagt, dass die obere Schnittebene durch die Kerne hindurchgeht, eine helle, dass die letzteren in der Tiefe des Schnittes gelegen sind. Die Kerne der gegenüberliegenden Hemisphäre zeigen alle möglichen Phasen der Mitose, ein Beweis dafür, dass mit fortschreitender Entwicklung die in den ersten Furchungsstadien zu Tage tretende Gleichzeitigkeit der Kerntheilungen einer unübersichtlicheren Gesetzmässigkeit gewichen ist. Bei fh ist die ursprüngliche Furchungshöhle, bei rk der auf der Wanderung begriffene zweite Richtungskörper zu bemerken. Eine Zelle, deren Kern gleichfalls das feinfadige Knäuelstadium erreicht hat, ist ins Innere des Eies getreten: es ist dies die gemeinschaftliche Stammzelle der Urmesodermzellen und Urogenitalzellen.

Der feinfadige Knäuel geht nunmehr in ein Spirem über (Fig. 2) und zugleich vollzieht sich die Längsspaltung des Chromatinfadens. Nach erfolgter Quertheilung ordnen sich sodann die schleifenförmigen Doppelfaden-Segmente in normaler Weise in der Aequatorebene einer achromatischen Spindel an, wie dies in Fig. 3 in der Seitenansicht und in Fig. 4 in der Polansicht wiedergegeben ist. Namentlich die letztere lässt die Achtzahl der schleifenförmigen, längsgespaltene Segmente in überaus deutlicher Weise erkennen, und ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass acht die Normalzahl der während der Kern-

theilung auftretenden Chromatin-Elemente bei sämtlichen Cyclops-Arten ist (10, 11). Ich habe mich speziell an den Blastodermkernen während ihrer vorletzten gemeinschaftlichen Theilung (Fig. 1) davon überzeugen können, dass auch hier sich in der Aequatorebene stets acht längsgespaltene Schleifen vorfinden und dass dementsprechend im Dyaster je acht einfache Segmente nach jedem Pole rücken. Sowohl in Fig. 3, als in Fig. 4 sehen wir den zweiten Richtungskörper (rk) als dunkelgefärbte, anscheinend homogene Masse innerhalb der Zelle liegen und am Rande der letzteren finden sich ausserdem stets mehrere grössere Lücken zwischen den Dotterschollen. Von diesen Lücken sind häufig zwei an den Polen der Spindel gelegen und in diesen hellgefärbten Plasmainseln gelang es mir in seltenen Fällen das schwer zu erkennende Centrosoma festzustellen.

Fig. 5 gibt eine etwas schräge Polansicht des Dyasters. Acht Schleifen sind nach der einen Seite, d. h. hier nach oben, acht nach unten gerückt. Sehr auffallend ist die schon hier auftretende Verschiedenheit der Schleifen in den beiden Tochterhälften. Die acht Elemente des einen Theilkerns (B) färben sich bei Alaunkarmintinktion dunkel und zeigen die bekannte Häkehen- oder Schleifenform, dieselbe, die in der Aequatorialplatte (Fig. 4) noch allen Elementen zuzukommen scheint; die acht anderen (unteren) Schleifen (A) dagegen tingiren sich heller und strecken sich noch während des Auseinanderrückens der Theilkerne zu längeren, stäbchenförmigen Gebilden aus, welche eine paarweise Anordnung und eine theilweise Verklebung benachbarter Fadenenden hervortreten lassen. Die letztgenannten Eigenthümlichkeiten der paarweisen Zusammenlagerung und der theilweisen Verklebung lassen es als möglich erscheinen, dass bei dieser ersten Theilung nicht ein Auseinanderrücken der durch die Längsspaltung erzeugten, zusammengehörigen Schwisterelemente, sondern eine Vertheilung der Doppelsegmente als solcher stattfindet, in der Art, wie es bei der Bildung des ersten Richtungskörpers von Cyclops zu erfolgen scheint (10, 11).

Nach dieser Theilung bleibt die eine Zelle, A, deren Schicksale wir zunächst weiter verfolgen, im Innern des Eies, während die B-Zelle wieder zwischen die Blastodermzellen zurückgeschoben wird. Dieser Phase gehört das in Fig. 6 wiedergegebene Stadium an: die B-Zelle, deren Kernsubstanz immer noch auf die

acht, unregelmässig neben einander gelagerten Häkchen vertheilt ist, hat sich wieder der Reihe der Blastodermzellen eingefügt. Eine ganz eigenthümliche Erscheinung bietet aber das Chromatin der centralgelegenen A-Zelle dar. Die acht Fäden sind noch etwas länger und dünner geworden und haben grossentheils eine hufeisenförmige Gestalt angenommen. Sämmtliche Hufeisen sind mit ihren Bögen nach einer Seite und zwar gegen die B-Zelle gerichtet und an der Umbiegungsstelle scheint eine gewisse Tendenz zur Knickung oder zum Durchbruch der Fäden vorzuliegen, so dass sich einzelne der Fäden geradezu zu herzförmigen Figuren zusammenschliessen. Es ist dies die zierlichste und zugleich klarste Kerntheilungsfigur, welche im Verlauf der an schönen Bildern so reichen Eientwicklung von Cyclops auftritt.

Allein dieser Schleifenreigen scheint nicht von längerer Dauer zu sein. Die Elemente büssen ihre Selbständigkeit wieder ein und es tritt im folgenden Stadium innerhalb der A-Zelle ein lockeres, vermuthlich aus einem einzigen zusammenhängenden Faden bestehendes Spirem auf (Fig. 6a und Fig. 22). Bis zu welchem Grade die Umbildung zum feinfadigen Knäuel fortschreitet, habe ich nicht mit Sicherheit ausmachen können.

---

2) Die zweite, heterotypische Theilung der A-Zelle. Die nächsten Bilder stellen die Umlagerungen des Chromatins dar, welche die zweite Theilung der A-Zelle einleiten und begleiten. Ich habe bereits vorausgeschickt, dass diese zweite Kerntheilung im grossen Ganzen nach dem Schema der heterotypischen Mitose verläuft.

Die Figur 7 zeigt zunächst, dass sich das Spirem auf's Neue in eine Gruppe von acht Fäden umsetzt, welche eine paarweise Anordnung hervortreten lassen. Die beiden Elemente eines Paares streben sichtlich eine Verklebung der benachbarten Enden an, allein dieser Verbindung wirken offenbar vorerst noch andersgerichtete Kräfte entgegen. Und so kommt es, dass z. B. in Figur 7 die Fäden des mittleren Paares fast ihrem ganzen Verlaufe nach an einander geschmiegt sind und speziell noch auf der einen Seite eine Verklebung der Enden aufweisen und dass im Gegensatz dazu die Elemente des untersten

Paare eine vollständige Selbständigkeit zeigen. Ich werde weiter unten auf die Frage zu sprechen kommen, ob hier eine ursprüngliche Zusammengehörigkeit je zweier Fäden vorliegt oder ob die paarweise Anordnung sekundärer Natur ist.

Neben den centrifugalen Richtkräften scheinen übrigens auch noch Torsionskräfte im Spiele zu sein. Denn „die Knäuel haben in diesem Stadium eine sonderbare Disposition dergestalt, dass nach der einen Seite zu die Windungen sich dicht geschlängelt zusammenhäufen, auf der entgegengesetzten mit gradem Verlauf und in ziemlich gleichem Abstand über den Kernumfang ziehen, während das Innere des Kerns nur von wenigen Zügen durchsetzt ist. — In diesen Knäueln tritt im Innern, zwischen den chromatischen Fäden, eine unregelmässige, streifig-netzige Struktur hervor, die ich — als wesentliche Anlagesubstanz der Kernspindel betrachte.“ (Flemming, S. 405. Vgl. meine Figuren 8 und 9). In der Fig. 10, welche das folgende Asterstadium in Seitenansicht gibt, tritt die achromatische Spindel deutlicher hervor, und in dem betreffenden Präparat war auch am Rande der Zelle das eine der Centrosomen aufzufinden. Wie aus dieser Figur ferner hervorgeht, lagern sich die mit den Enden verklebten Fadenpaare im Aster derart um, dass die Verklebungsstellen in die Aequatorebene zu liegen kommen. Dies tritt sehr deutlich hervor an dem am weitesten rechts gelegenen Paar, bei welchem indess noch beide Fadenbögen nach einem Pole gerichtet sind. Ein zweites Paar liegt nicht nur mit seinen Verklebungsstellen, sondern auch mit der Hauptrichtung seiner Fäden in der Aequatorebene; bei dem am weitesten links gelegenen Paar ist nur die eine sehr deutlich erkennbare Verklebungsstelle in der genannten Ebene gelegen, die beiden andern Enden des Fadenpaares sind durch die dagegen wirkenden Kräfte an der Vereinigung verhindert oder nachträglich auseinandergeschleudert worden. Bei dem letzten Paar, bei welchem die Richtkräfte zuerst die erstrebte Anordnung erzielt haben, ist gleichfalls eine Verklebung nicht mehr zu erkennen. „Möglich ist es ja, dass an einzelnen Segmenten die Endverschmelzung sich verzögert, oder selbst ganz ausbleibt“ (Flemming l. c., S. 407, Anm. 26). „Es gibt überhaupt vielfach Bilder, in denen der grösste Theil der chromatischen Stränge schon den Spindelfasern angeordnet liegt, ein anderer

Theil aber noch in wirren Touren herausgeschleudert erscheint“ (Flemming l. c., S. 408).

„Aber auch sie werden schliesslich in Ordnung gebracht und es liegt nun die Form der chromatischen Figur vor, die ich schon früher als den Spermatoocyten eigenthümlich beschrieben habe und die sich am einfachsten mit einer bauchigen Tonne vergleichen lässt.“ (Flemming, l. c. S. 408.) Meine Figuren 11—13 geben diese Tonnenform wieder. Namentlich in der ersten derselben „kann man bei einem Theil der Fäden sehen, dass sie vollständig geschlossene Schlingen bilden, deren Schenkel an den zwei Polseiten winklig in einander umbiegen und im Aequator fortlaufend zusammenhängen“ (Flemming, l. c. S. 409). Nur Flemming's „äquatoriale Anschwellungen vermochte ich nirgends zu finden, wohl aber häufig Knicungen in der Aequatorebene, welche offenbar den ursprünglichen Verklebungsstellen entsprechen (Fig. 12), sowie die von dem genannten Autor gleichfalls gefundenen Unterbrechungen an der gleichen Stelle (Fig. 13). Die Unterbrechung in der Aequatorebene vollzieht sich bald an sämtlichen Schlingen und es kommt ein Bild zur Ansicht, wie es Fig. 14 darstellt. „Es wird also nun jede Schlinge, die früher von einer Polseite zur andern reichte, im Aequator in zwei Hälften zerlegt, die sich allmählich polarwärts von einander begeben und dabei ihre Schenkel verkürzen“ (Flemming, l. c. S. 412). Ebenso wie Flemming es bei seinem Object beschreibt, dauern auch hier sowohl Metakinese, als die erwähnten Zwischenstadien zwischen Metakinese und Dyaster relativ sehr lange, man findet sie wenigstens in sehr zahlreichen Eiern eines und desselben Eiersacks.

Demnächst tritt die gegenseitige Abgrenzung der Tochterzellen ( $a_1$  und  $a_2$ ) hervor, Fig. 15—17, und es befinden sich nun sowohl im inneren als im äusseren Theilkern je vier, offenbar sehr bald (Fig. 17) in Kugelechromosomen sich auflösende Schleifen. In den Fig. 13—17 habe ich diese Zahl wenigstens im inneren Theilkern auf's genaueste feststellen können, nachdem ich mich selbstverständlich überzeugt hatte, dass die Theilkerne vollständig zwischen die beiden Schnittebenen der sehr dicken Schnitte fallen. Am klarsten tritt die Vierzahl der Elemente und ihre eigenthümliche steile Anordnung in der Fig. 14 hervor, deren oberer Theil, stärker vergrössert, die Fig. 14a darstellt.



Es liegt also bezüglich der Zahl der Theilungseinheiten eine „Reductionstheilung“ vor, indem die beiden Derivate von A an Stelle der Normalzahl „acht“ nur noch je vier Schleifen enthalten. Oder, wenn wir uns auf diejenigen Theilungseinheiten beziehen, in welche das gesammte Chromatin während der Metakinese zerlegt ist, und wenn wir die Annahme machen, dass diese morphologischen Elemente in sämtlichen verschiedenen Kerntheilungstypen physiologisch gleichwerthig sind (d. h. mit Weismann stets auch die gleiche Anzahl von „Iden“ enthalten, 21), so befinden sich in den Derivaten  $a_1$  und  $a_2$  ebenso viele Einheiten, wie im zweiten Richtungskörper, in der befruchtungsfähigen Eizelle und in der Samenzelle und halb so viele als in sämtlichen übrigen Kernen.

Ausser dem Richtungskörper, mit dessen Schicksalen sich ein besonderer Abschnitt beschäftigen wird, ist in den Fig. 11—19 am Rande der A-Zelle eine mondsichelartige, dotterfreie Plasmainsel zu bemerken, die ich bis jetzt nur als Analogon einer Attractionssphäre zu deuten im Stande bin. Ihre besondere Gestalt und Lagerung mag mit der Lage des Centrosomas am Zellrand zusammenhängen. Auffallend ist aber immerhin, dass diese Plasmasisel immer nur in der Einzahl und zwar am inneren Pole der A-Zelle auftritt.

Das Chromatin der beiden Theilkerne löst sich nunmehr in kuglige Chromosomen auf, die in einer dunkel sich färbenden Plasmainsel eingebettet sind (Fig. 18). Die Fig. 19 zeigt endlich, wie die beiden Kerne die Bläschenform annehmen: in dem offenbar mit einer zarten Membran sich umgebenden Kern sind ein unregelmässiges chromatisches Gerüst und mehrere kuglige Kernkörperchen zu bemerken; es tritt also hier der nämliche Typus auf, den die beiden Copulationskerne von Cyclops vor der ersten Theilung (vergl. 11, Fig. 26) und ebenso die Furchungskerne in ihren Ruheperioden aufweisen (vergl. 11, Fig. 29).

---

3. Mesoderm- und Entodermbildung. Wir haben gesehen, dass, nach Ablauf einer allgemeinen Theilung der ektodermalen Elemente, eine Zelle in's Innere tritt und zunächst eine

erste Theilung nach dem Schema der gewöhnlichen Mitose ein-  
geht.

Die eine Tochterzelle, die A-Zelle, theilt sich nach dem heterotypischen Schema ein zweites Mal und die beiden Tochterkerne treten im Bläschenstadium in die Mitte des Dotters (Fig. 19). Hier sind dieselben während des ganzen Verlaufs der Embryonalentwicklung wahrzunehmen, deutlich kenntlich durch ihre Grösse, ihre Bläschenform und die Feinheit des chromatischen Fadengerüsts. Es sind die schon von Grobben (9) angegebenen Genitalzellen des freien Nauplius.

Die B-Zelle, durch die Massigkeit ihres Chromatins kenntlich, ist zunächst wieder zwischen die Randzellen des späteren Blastoporus zurückgetreten (Fig. 6a, B: Die Invagination hat hier soeben ihren Anfang genommen und der Schnitt geht schräg durch die Oeffnung hindurch). Sie beginnt nunmehr gleichfalls sich zu theilen, und zwar nach dem Schema der normalen Mitose, aber mit sehr breiten Dyasterfiguren, wie solche in den ersten Furchungsstadien vorkommen (Fig. 22). Die Theilproducte ( $b_1$  und  $b_2$ ), welche in den ersten Spiremstadien durch den langgestreckten Fadenknäuel ausgezeichnet sind (Fig. 20 und 21), zwängen sich nun, den Genitalzellen folgend, zwischen den Nachbarzellen hindurch und die Bahn dieser voluminösen Elemente wird durch das Lumen des Blastoporus angezeigt. Die Derivate der B-Zelle stellen die primären Urmesodermzellen dar.

Die Fig. 23 gibt einen genau durch die dorsale und ventrale Mittellinie geführten Sagittalschnitt durch einen Embryo wieder. Die ventrale Seite zeichnet sich im Vergleich zur dorsalen durch dichtere Zusammenlagerung der Kerne und deutlich erhaltene Dotterklüftung aus. In der Mitte des Schnittes liegen hintereinander die zwei grossen blassen Urgenitalzellen ( $a_1$  und  $a_2$ ). Zu beiden Seiten derselben ist je eine primäre Urmesodermzelle ( $b_1$  und  $b_2$ ) aufgerückt. Während aber die erstgenannten Zellen während der ganzen Embryonalentwicklung im Bläschenstadium verharren, gehen die beiden Urmesodermzellen alsbald je eine Theilung in der Längsrichtung des Embryos ein.

Zugleich mit der Einwanderung der soeben besprochenen

Zellen hat von der nämlichen Stelle aus der Gastrulationsprocess seinen Anfang genommen<sup>1)</sup>. Schon in früheren Stadien waren vereinzelt in der Gegend des animalen Pols tangential und schräg zum Radius gestellte Dyaster wahrnehmbar (Fig. 6, 6a und 11 beie), während sämtliche übrigen Blastodermkerne eine dichte Knäuelfigur darstellen. Vielleicht beziehen sich diese vereinzelt Bilder auf die Theilungen der Grobbo'schen „centralen Entodermzelle.“ Zur Zeit der zweiten Theilung der A- und B-Zelle nimmt die Anzahl dieser Theilungsfiguren zu und die durch die Einwanderung der a- und b-Zellen erzeugte Vertiefung, der spätere Blastoporus, ist nummehr von mehreren, so viel ich sehen konnte, 4 oder 5 Eckzellen umstellt, welche mit schräg zum Radius gestellten Spindeln in periodische Thätigkeit treten (Fig. 23). Das Product jeder einzelnen Simultantheilung ist eine Generation von Entodermelementen, welche staffelweise in's Innere tritt, zunächst dem Blastoporus entlang die Richtung auf die Eimitte einhaltend, dann aber um die central gelegenen Polzellenpaare herum schalenförmig sich ausbreitend. Das Resultat dieser Vorgänge ist eine becherförmige Gastrula mit weiter und tiefer Blastoporusöffnung (Fig. 23). Ausser in den primären Urmesodermzellen (b-Zellen) und Urentodermzellen (Eckzellen des Gastrulamundes, Polzellen des Entoderms) finden sich in diesem Stadium niemals Mitosen vor, weder im Ektoderm, noch in den Entodermzellen, noch in der Genitalzellen-gruppe (a-Zellen).

Die Fig. 24 gibt einen etwas tiefer gelegenen Schnitt durch denselben Embryo. Auch hier sind zwei von den Polzellen des Entoderms getroffen und ausserdem eine Anzahl von einwandernden Entodermkernen, von welchen einige in den Wandungen des Blastoporus gelegen sind (vrgl. hierzu Fig. 23), während die ältesten, in zwei parallelen Staffeln angeordnet, die Mitte des Embryos einnehmen. Da die Polzellen des Entoderms stets die nämliche Theilungsphase aufweisen, so entspricht jede Staffel einer gleichaltrigen Generation von Entodermzellen.

Die Fig. 25 stellt einen Frontalschnitt dar, der

---

1) Die Gastrulation wurde bei den freilebenden Copepoden zuerst von P. P. C. Hoek (12) beobachtet.

grossentheils in die untere Hälfte des Embryos fällt und desshalb fast lauter Ektodermzellen von ventralem Habitus enthält. Die Urogenitalzellen liegen immer noch hinter einander in der Längsrichtung des Embryos und die Kerne der primären Urmesodermzellen sind in das Asterstadium eingetreten.

Nach etwa sechs Theilungen der Entodermopolzellen schliesst sich der Gastrulamund (Fig. 26) und zu gleicher Zeit unternehmen sämtliche Ektodermzellen eine letzte gemeinschaftliche Theilung. Im Stadium der Fig. 26 sind übrigens nur noch die Kerne der dorsalen Seite in voller Thätigkeit, während die ventral gelegenen bereits wieder das Ruhestadium erreicht haben. Die Form des Gastrulabechers ist während des Einrückens der letzten Entoderm-Generationen dadurch eine unsymmetrische geworden, dass die einwandernden Kerne mehr und mehr die Richtung nach der dorsalen Seite bevorzugten; die allerletzten Generationen haben sich zu einem Säckchen geschlossen, welches einen Rest der ursprünglichen Gastrulahöhlung in sich begreift (Gastrula-Endsäckchen). Die Urogenitalzellen liegen noch hintereinander, auf jeder Seite begleitet von je zwei gleichfalls hintereinander gelegenen, sehr grossen und chromatinreichen Zellen (secundäre Urmesodermzellen  $\beta_1$ — $\beta_4$ ), den Abkömmlingen der primären Urmesodermzellen, welche letztere auf früheren Bildern (Fig. 23 und 25) in der bezüglichen Theilung begriffen waren. In Fig. 26 kommt selbstverständlich nur das Paar der einen Seite zur Ansicht ( $\beta_1, \beta_2$ )<sup>1)</sup>.

Ob diese letztere allerdings die rechte oder die linke Seite des Embryos ist, habe ich leider nicht mit Sicherheit feststellen können. Keines meiner Präparate liefert genügende Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage, ob das Proktodäum oder das Stomodäum an der Stelle des Gastrulamundes auftritt. Die Urmesoderm- und Urogenitalzellen befinden sich im Stadium der Figur 26, annähernd in der Mitte des Embryos und können demgemäss nicht zur Entscheidung herangezogen werden. Ich

---

1) Die Fig. 26 hat eine gewisse Aehnlichkeit mit Grobben's Figur 21. Da ich aber alle vorangehenden Stadien in lückenloser Reihe besitze, so ist für mich die entodermale Natur der mit ent bezeichneten Kerne keine Frage.

möchte aber doch auf einen andern Punkt hinweisen, der eine Lösung der Frage zu ermöglichen scheint. In den folgenden Stadien, in welchen die primäre Segmentirung des Embryos in drei gleiche Abschnitte erfolgt, findet sich im vordersten Segmente stets eine kleine Gruppe von strahlig gestellten Kernen, welche einerseits grosse Aehnlichkeit mit dem Gastrula-Endsäckchen besitzt, andererseits aber in späteren Embryonalstadien direct in die flaschenbauchförmige Erweiterung des Oesophagus (Fig. 27) überzugehen scheint. Ich habe wenigstens mehrere Bilder gesehen, wo der letztere erst durch eine seichte Vertiefung des Ektoderms angedeutet ist, und unterhalb derselben die erwähnte sternförmige Kerngruppe auftritt. Vielleicht sind also Gastrula-Endsäckchen und Oesophaguserweiterung ein und dasselbe Gebilde. Diese Auffassung würde freilich mit sonstigen Befunden bei Crustaceen und speciell mit der H o e c k 'schen Angabe über die freilebenden Copepoden (12) im Widerspruch stehen und sich nur mit der G r o b b e n 'schen Beobachtung an *Moina* (8) decken.

Die Fig. 27 gibt einen Frontalschnitt durch einen kurz vor dem Auschlüpfen stehenden Embryo. Vorne hat sich der 'Oesophagus „eingestülpt“, wahrscheinlich als Product der Thätigkeit einiger „oesophagealer Polzellen“. Ich habe wenigstens nur an seiner Mündung mitotische Theilungen beobachtet. An seinem distalen Ende ist er blasenförmig erweitert und ich habe oben bereits die Vermuthung ausgesprochen, dass dieser Abschnitt mit dem charakteristischen Gastrula-Endsäckchen identisch sei. Die Entodermkerne haben sich durch die ganze Dottermasse ausgebildet und dieselbe secundär in polyedrische Zellbezirke zerklüftet. Einen mehr ventral gelegenen Schnitt durch denselben Embryo stellt die Fig. 28 dar: Der hinterste Abschnitt enthält die beiden dicht neben einander gelegenen Genitalzellen und zu beiden Seiten derselben findet sich als Derivat der  $\beta$ -Zellen je eine kleinere Gruppe von Kernen vor, die sich nach vorne je in einen geschweiften Bogen vielgestaltiger Kerne fortzusetzen scheint. Da die letzteren sich in ihrem ganzen Habitus von den kleineren, dunkel sich färbenden Entodermelementen unterscheiden und da ich die Kerne zu beiden Seiten der Genitalzellen häufig in mitotischer Theilung fand, so fasse ich die  $\beta$ -Zellen, wie vorausgeschickt wurde, als Polzellen des Mesoderms und die beiden

bogigen Kernreihen als **Mesodermstreifen** auf. Jeder der letzteren setzt sich übrigens aus mindestens zwei schräg übereinander liegenden Kernreihen zusammen und die Elemente derselben breiten sich lateralwärts nach der Rückenseite des Embryos aus (Fig. 27, m). Es liegen also hier Verhältnisse vor, welche mit den neueren Beobachtungen an **Isopoden** verglichen werden können; namentlich zeigen die beiden bogigen Mesodermreihen, welche in einiger Höhe über dem ventralen Ektoderm verlaufen, eine gewisse Aehnlichkeit mit dem **Patten'schen** Befunde bei *Cymothoa* (15, Fig. 17). Die eingangs berührte Frage nach den Beziehungen der Copepoden- zur Annelidenentwicklung werde ich im Folgenden kurz streifen.

---

4. Die Bedeutung der Gastrulation bei *Cyclops*. Prüfen wir die im vorigen Abschnitt skizzirten Vorgänge hinsichtlich ihrer theoretischen Bedeutung. Die Thatsache, auf welche ich zunächst am meisten Werth legen möchte, ist die frühzeitige und jedesmal auf wenige Elemente beschränkte Differenzirung der Urzellen oder Polzellen des Entoderms, des Mesoderms und der Genitalanlage.

Speciell das Entoderm geht durch eine Folge von Theilungen aus wenigen, oberflächlich gelegenen Polzellen hervor, welche mit schräg zum Radius gestellter Kernspindel generationsweise Staffeln von Entodermzellen nach dem Innern abstossen. Einerseits die in der Theilungsrichtung der Polzellen begründete Anfangsdirection, andererseits das im Wege stehende Hinderniss der genitalen und mesodermalen Polzellenpaare bewirkt eine **becherförmige** Ausbreitung der einrückenden Elemente. Eine Vermehrung der letzteren im Innern des Eis findet offenbar bis zum definitiven Zusammenschluss des Mitteldarms nicht mehr statt. Ich habe wenigstens nie im entodermalen Gewebe Mitosen entdecken können und die geringe Anzahl der später sich zum Mitteldarm zusammenschliessenden Elemente spricht gleichfalls gegen die Annahme einer nachträglichen Proliferaton der Gastrulakerne. Dieselben verbreiten sich vielmehr nach dem Schluss des Gastrulamunds im Dotter und nur das Endsäckchen der Gastrula, das sich vermuthlich zum Theil aus den ursprünglichen Polzellen zusammensetzt, bewahrt einen epithelialen Charakter.

Eine ähnliche „Becher-Gastrula“ scheint auch dem Lucifer zuzukommen (2; die betreffende Abbildung ist von Korschelt und Heider auf S. 312 ihres Lehrbuchs wiedergegeben). Jedoch müsste durch eine Nachuntersuchung entschieden werden, ob auch hier die Gastrulation durch Wucherung von einzelnen Polzellen aus erfolgt. Unwahrscheinlich ist es keinesfalls, dass auch in andern Fällen, ausser in dem von mir beobachteten, die Invagination in der beschriebenen Weise vor sich geht.

Das Auftreten der Invaginationsgastrula ist also, wenigstens in unserem Falle, mit der frühzeitigen, phyletisch jedenfalls sekundären Differenzirung von Polzellen auf's Innigste verknüpft. Dieser Zusammenhang legt uns aber nahe, diese Invaginationsgastrula gleichfalls als etwas Sekundäres, als eine Eigenthümlichkeit zu betrachten, die im Zusammenhang mit der Concentrirung der Fähigkeit, spezifische Entodermelemente abzuspalten, entstanden ist, oder, wie sich nicht schwer zeigen lässt, entstehen musste. Denken wir uns (Fig. 29) die beiden in einem Medianschnitt getroffenen Polzellen des Entoderms in schräg zum Radius gestellter Richtung sich theilend. Die central gelegenen Tochterzellen der ersten Generation werden zusammenstossen, und wenn weitere Nachschübe zwischen sie und die bleibenden Polzellen eingeschaltet werden, so wird die resultirende Wirkung der ursprünglichen Theilungsrichtung und des gegenseitigen Seitendrucks die Bildung eines Gewölbes sein, aus denselben mechanischen Gründen, aus denen sich auch die Zellen der Blastula zu einem kugelförmigen Gewölbe zusammenschliessen. Der Vorgang erscheint noch klarer, wenn in den Polzellen eine zunehmende Drehung der ursprünglich tangentialen Spindeln in die Radiusrichtung herein angenommen wird, eine Voraussetzung, die bei Cyclops mit der Beobachtung übereinstimmt. Diese Gewölbe-Gastrula (bezw. die hier auftretende Form der Becher-Gastrula) stellt aber ein wichtiges Verbindungsmitglied in der Reihe der Gastrulatyphen dar.

Metschnikoff hat es in seinem Medusen-Werke (14) als hauptsächlichsten Mangel der Gasträa-Theorie bezeichnet, dass die Ableitung und Erklärung der Delamination aus der Invagination auf ernste Schwierigkeiten stosse. Er selbst denkt sich

als Urmetazoon eine Parenchymella (Phagoeytella), bei welcher durch multipolare Einwanderung von peripherischen Elementen ein solides, intracellulär verdauendes Parenchym erzeugt wurde. Jedenfalls „muss grundsätzlich angenommen werden, dass die multipolare Entodermbildung eine ursprünglichere Form als die concentrirte repräsentirt, denn die umgekehrte Annahme stösst auf zu starke Hindernisse.“ Aus der concentrirten Einwanderung kann sodann nach *Metschnikoff* un schwer die Invagination abgeleitet werden. So trete bei *Laodice* in dem durch polare Einwanderung entstandenen Parenchym eine sekundäre Höhlung auf, wobei auch das Entoderm einen epithelartigen Charakter bekommt. Bei Annahme einer weiteren Abkürzung im Entwicklungsgang könne man sich denken, dass die oberflächlich differenzirten Entodermzellen, anstatt einzeln einzuwandern, sich gemeinschaftlich einstülpen und dieser Process könne sich endlich auch auf benachbarte Blastodermelemente ausdehnen, wodurch der eingestülpte Sack allmählich grösser wird<sup>1)</sup>.

Ich stelle mir die Entstehung des bei *Cyclops* auftretenden Invaginationstypus auf folgende Weise vor. Ich möchte die primitive Entodermbildung in das Stadium einer Blastula verlegen, deren Elemente sämmtlich gleichwerthig sind, und sich mit tangential gestellten Spindeln periodisch und gleichzeitig theilen, in der Art, wie wir es in den früheren Furchungsstadien zahlreicher Formen finden. Wenn dann die Spannung im Kugelgewölbe ihr Maximum erreicht hatte, mussten, wofern die Kolonie ihre Einheit bewahren sollte, die Elemente von geringerer Spannkraft von ihren Schwesterzellen in die Tiefe der Hohlkugel ge-

---

1) *Balfour* lässt die Frage, ob Einstülpung oder Abspaltung die Art des Uebergangs von den Protozoen zu den zweischichtigen Metozoen wiederhole, offen (I, II, S. 307), er hält es jedoch für möglich, dass die Colenteraten Vorfahren besaßen, bei welchen der Verdauungskanal physiologisch durch eine solide Masse von amöboiden Zellen vertreten war (I, I, S. 172). In bestimmterer Weise nimmt *Götte* (7, S. 184) für Cölenteraten und hypogastrische Würmer eine Sterrogastrula-ähnliche Stammform an, und von anderen Gesichtspunkten als die genannten Forscher ausgehend, hat *H. E. Ziegler* (23) betont, „dass wir, wenn wir in der Ontogenese eine Ausstülpung finden, die Möglichkeit erwägen müssen, dass diese Ausstülpung sekundär aus einem Proliferations- oder Wucherungsprozess entstanden ist“.



drängt und demzufolge auf die Ausübung ihrer vegetativen Funktionen beschränkt werden. Nachdem sodann sowohl die multipolare Einwanderung als die damit verbundene Arbeitstheilung zu einer erblichen Eigenthümlichkeit geworden war, stellten sich die Theilungsspindeln von vornherein in die Radiusrichtung ein und es kam auf diese Weise die Entodermbildung durch Delamination zu Stande (eine Drehung der Spindeln des Blastoderms aus der tangentialen in die radiäre Richtung lässt sich sehr schön bei den Winteriern der Daphniden verfolgen). Nun ist aber für die Weiterentwicklung der Organismenwelt die zunehmende Differenzirung ursprünglich gleichwerthiger Elemente, die fortschreitende Arbeitstheilung, ein Prinzip von der weittragendsten Bedeutung. Ihm zu Folge wird sich auch wohl die Fähigkeit der Abspaltung morphologisch und physiologisch ungleichwerthiger Elemente, welche ursprünglich sämtlichen Blastulaelementen in gleicher Weise zukam, allmählich auf bestimmte Regionen der Blastulaoberfläche und weiter auf beschränkte Zellgruppen concentrirt haben. Wir können uns also zunächst denken, dass in der Parenchym-Gastrula eine Concentrirung der erwähnten Fähigkeit auf beschränkte Partien der Oberfläche stattgefunden habe: Daraus ging die Gastrulation durch polare Einwucherung hervor, ein Typus, auf welchen sich wiederum eine Reihe specieller Formen zurückführen lässt. Bei fortschreitender Concentrirung ist es endlich zur Differenzirung weniger Entoderm-Polzellen gekommen, und wir haben gesehen, wie in diesem Fall die Bildung einer Gewölbe-Gastrula zu Stande kommt.

Als Beleg dafür, dass auch in andern Fällen die Invagination des Entoderms sekundär entstanden ist, darf vielleicht das verschiedene Verhalten der Winter- und Sommereier der Daphniden herangezogen werden, von denen die ersteren, als die geschlechtlich erzeugten, vermuthlich einen ursprünglicheren Typus darstellen. Das Winterei entspricht in seinem Dauerzustand einer typischen Parenchym-Gastrula, und ich habe wenigstens bei den Winteriern von *Sida crystallina* und *Moina paradoxa* feststellen können, dass dieselbe durch multipolare Delamination zu Stande kommt. Die parthenogenetisch erzeugten Sommereier dagegen weisen, wie namentlich Grob ben's schöne Untersuchungen an *Moina* (8) zeigen, eine typische Invaginationsgastrula auf bei

gleichzeitiger früher Differenzirung der mesodermalen und genitalen Polzellen.

Wenn wir also die Invaginations-Gastrula von Cyclops andern Invaginationstypen gegenüberstellen und sie als spezielle Anpassung betrachten, die neben und im Zusammenhang mit der frühzeitigen Differenzirung von entodermalen, mesodermalen und genitalen Polzellen aufgetreten ist, so erscheint es fraglich, ob wir es hier mit besonders ursprünglichen, an anneliden-ähnliche Vorfahren erinnernden Verhältnissen zu thun haben. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass einerseits bei den Copepoden, andererseits bei den Anneliden Polzellen-Differenzirung und Invagination das Ergebniss einer Parallel-Entwicklung sind.

---

5. Das Endschiedsal des zweiten Richtungskörpers. Bereits in meiner früheren Arbeit habe ich über die eigenthümliche Wanderung des zweiten Richtungskörpers einige Angaben gemacht und es als wahrscheinlich bezeichnet, dass derselbe zu einer der centralen Zellen in Beziehung tritt. Bei solchen Individuen, welche ich Ende Januar und Mitte Juni konservirte, ist der Richtungskörper in den früheren Furchungsstadien auf der Wanderung ins Innere begriffen, im Blastodermstadium liegt er an der Wandung der Furchungshöhle (11, Fig. 30) und noch in späteren Stadien, wenn sich schon der Gastrulamund geschlossen hatte, fand er sich fast regelmässig etwa im Centrum des Embryos vor. Sein definitives Schicksal konnte ich jedoch nicht verfolgen.

Beispiele einer derartigen Lebensdauer und Aktivität einer Richtungszelle werden in der neueren Litteratur vielfach angeführt. So hat neuerdings Zelinka (22) bei gewissen Rotatorien eine besondere Lebensfähigkeit dieses anscheinend funktionslosen Elements festgestellt. Bei Cyclops brevicornis geht dieselbe aber noch viel weiter, denn hier scheint es in der That dem zweiten Richtungskörper noch beschieden zu sein, in den Verband der embryonalen Zellen wieder aufgenommen zu werden.

Bei einigen Thieren, welche Mitte März konservirt wurden, habe ich ihn in zahlreichen Eiern, welche die erste Theilung der „Stammzelle“ aufwiesen, mit Regelmässigkeit innerhalb oder wenigstens dicht neben der letzteren vorgefunden, während er in etwas

älteren Eiern mit der A-Zelle in der nämlichen Verbindung stand. Selbstverständlich vermag ich nicht zu entscheiden, ob sein Vorkommen innerhalb der Stammzelle und später in der A-Zelle ein zufälliges ist, aber so viel steht fest, dass er da, wo er sich wirklich in ihrem Innern befindet, nicht ohne Einfluss auf den Verlauf der Theilungen ist. So sehen wir ihn in Fig. 3 u. 4 während des Asterstadiums der ersten Theilung scheinbar theilnahmslos am inneren Zellrand liegen. Sicherlich ist es aber nicht zufälliger Natur, dass er sich stets in der Ebene des Spindels-Aequators befindet, vielmehr ist wohl diese Lage gleichfalls durch die zur Zeit der Zellkörper beherrschenden Richtkräfte bestimmt. Auch zur Zeit des Tonnenstadiums wird diese Stellung von ihm eingenommen (Fig. 11—13) und ist offenbar nicht ohne Einfluss auf den Verlauf der Theilung. Wenigstens weisen in Fig. 12 drei von den ihm zunächst gelegenen Tonnenreifen in der Aequatorebene eine starke Knickung auf, und noch viel auffallender konvergiren in Fig. 13 die schon unterbrochenen Fäden der einen Seite nach seinem Standorte hin. Dieselbe Erscheinung tritt in Fig. 14 zu Tage und es scheint sogar, als ob er die ihm zunächstliegende Schleife des oberen Theilkerns in ihrer Wanderung zum Pol aufgehalten habe. In Figur 16 und 17 befindet er sich mitten unter den vier Schleifen des innersten Enkelkernes, während er allerdings in Fig. 15 sich relativ weit ausserhalb der A-Zelle befindet. In Fig. 18 zeigt er gleich dem inneren Enkelkerne eine Auflösung in kugelige Chromosomen, in den späteren Stadien aber, welche sich noch in denselben Eiersäcken wie die obigen vorfinden, ist er nicht mehr aufzufinden gewesen.

Alles in Allem lässt sich vorerst nur soviel sagen, dass in gewissen Fällen der zweite Richtungskörper zum inneren Abkömmling der A-Zelle in Beziehung tritt. Es mag dabei vielleicht in Betracht kommen, dass die Richtungszelle hinsichtlich der ganzen Art ihrer aktiven Wanderung an Eigenthümlichkeiten der Samenzelle erinnert und dass die A-Zelle ihrerseits auf Grund ihres Kernteilungsmodus mit den zur Copulation sich verbreitenden Geschlechtszellen verglichen werden kann; es wäre also sehr gut denkbar, dass durch diese Verwandtschaft, welche die beiden in Betracht kommenden Zellen zu den Geschlechtszellen zeigen, ihre gegenseitige Attraktion bedingt werde. Ja, es wäre sogar sehr nabeliegend, hier eine regelmässige Ver-

schmelzung der beiden Elemente anzunehmen, aus dem Grunde, weil die vier Chromatinschleifen des Richtungskörpers die vier Elemente der innern Zelle auf die Normalzahl „acht“ bringen würden. Aber, wie gesagt, die Regelmässigkeit des Vorganges ist durch die oben mitgetheilten Beobachtungen ausgeschlossen, und ich muss mich daher zunächst auf den Hinweis beschränken, dass es sich vielleicht hier um einen sekundären Copulationsprocess handelt, der unter Verwerthung der zweiten Richtungszelle in phylogenetischer Entstehung begriffen ist.

Die Weismann-Ischikawa'sche Paracopulation (20) ist zum Vergleich nicht wohl heranzuziehen, da es nach den Bildern der genannten Autoren ausgeschlossen zu sein scheint, dass die Paracopulationszelle mit einem der Richtungskörper identisch ist. Eher noch könnten die bekannten Vorgänge im Embryosack der Phanerogamen in Analogie gebracht werden und zu erwähnen ist schliesslich ein anderer Fall von sekundärer Befruchtung, welchen der Botaniker Schmitz (16) beschrieben hat. Nach den Beobachtungen dieses Forschers gehen nämlich die aus dem befruchteten Carpogon der Florideen hervorgehenden Ooblastemfäden vor der Sporenbildung mit benachbarten Thalluszellen eine Copulation ein. Vielleicht verbreiten weitere Untersuchungen Licht über die erwähnten, im Thierreich offenbar vereinzelt stehenden Vorkommnisse.

---

6. Die heterotypische Theilung bei den Copepoden. Wie im zweiten Abschnitte ausgeführt wurde, zeigt der in der A-Zelle auftretende Kerntheilungstypus in den meisten Punkten Uebereinstimmung mit Flemming's heterotypischer Mitose. Immerhin sind zwei Unterschiede hervorzuheben. Der erste derselben betrifft die Prophasen der Theilung.

In den Spermatoocyten von Salamandra geht nämlich aus dem einfach-fadigen Spirem durch Längsspaltung des ganzen Fadens ein Doppelfaden hervor, der durch Quertheilung in eine Anzahl grösserer Doppelfadensegmente zerfällt.

In der A-Zelle von Cyclops habe ich niemals ein Spiremstadium mit längsgespaltene Chromatinfäden aufgefunden: ein

solches tritt vielmehr nur in den Prophasen der ersten Theilung der Stammzelle auf.

Vielleicht lässt sich eine Uebereinstimmung bei folgender Betrachtungsweise erzielen. Aus dem doppelfadigen Spirem der „Stammzelle“ gehen acht Doppelfadensegmente hervor (Fig. 4). Nun scheinen, wie erwähnt, die Bilder des Dyasterstadiums (Fig. 5) darauf hinzuweisen, dass in der ersten Theilung kein Auseinanderrücken der Schwester-elemente, sondern eine Vertheilung der Doppelfadensegmente als solcher erfolge. Es würden also in das Spirem des A-Kerns vier Doppelfadensegmente eintreten und die vier in den Prophasen der zweiten Theilung auftretenden Fadenpaare (Fig. 7 u. 10) liessen sich direkt auf letztere und damit genetisch, wie es das heterotypische Schema verlangt, auf ein Doppelfadenspirem zurückführen.

Eine zweite Eigenthümlichkeit der Theilung der A-Zelle besteht darin, dass in einzelnen Fällen im Dyaster ein Durchbruch der an die Pole tretenden Fadenwinkel in den Ecken und demnach eine Zerlegung derselben in ihre beiden Schenkel erfolgt. Diese secundäre Quertheilung der Schleifen in ihre Halbsegmente tritt aber keineswegs bei sämtlichen Schleifen eines Tochterkernes ein, sondern immer nur bei einzelnen derselben (Fig. 12 und 13 bei !), und in zahlreichen Bildern (Fig. 14—17) fehlt sie zweifellos überhaupt. Diese Abweichung vom Typus ist deshalb von Interesse, weil bei Cyclops auch bei der Bildung des ersten Richtungskörpers die in die beiden Theilkern eintretenden chromatischen Elemente die Form von „Doppelstäbchen“ zeigen.

Der Verlauf der Ovogenese ist bei Cyclops signatus in Kurzem folgender. An der Kuppe der Keimdrüse befindet sich ein Polster von „Stammzellen,“ welche unter fortgesetzter mitotischer Theilung die „Ureikerne“ liefern. Schon während der bezüglichen Metakinese zeigen die von letzteren übernommenen acht stäbchenförmigen Segmente eine Andeutung der Längsspaltung und zugleich eine rosenkranzartige Differenzirung in „Kugelchromosomen“. In den nächstälteren Kernen ist die Aneinanderreihung der letztern zu Stäbchen aufgegeben, jedes einzelne Kugelchromosom hat sich in der ursprünglichen Längsrichtung des Stäbchens gespalten und jedes dieser „Doppelpunktchen“ steht durch Linien-Doppelfäden mit zwei benachbarten in Verbindung („Diplose“ 11). Zur Zeit des Wachsthum des Kernkörpers wird

die Chromatinstructur undeutlicher, aber gleich mit Beginn der Dotterabscheidung tritt sofort wieder eine Anordnung desselben in äusserst zarten Doppelfadenzügen klar hervor. Dieselben werden kurz vor der Bildung des ersten Richtungskörpers massiger und nun treten vier Doppelfadensegmente auf (Fig. 30), welche an ihren Enden bei †† eine Verklebung, in ihrer Mitte bei \* eine Knickung erkennen lassen. Eine Umlagerung dieser Fäden im Sinne des Flemming'schen heterotypischen Schemas habe ich bis jetzt nie beobachten können, vielmehr scheint es beim Punkte \* zum Durchbruch zu kommen und die acht Segmente verkürzen sich sodann unter Aufgabe der Endverklebung zu acht Doppelstäbchen, von denen vier in den ersten Richtungskörper eingehen, vier im Ei verbleiben (Fig. 31). Bei der zweiten Theilung bleiben im Ei vier Einzelstäbchen, bzw. zwei Doppelstäbchen zurück.

Man kann die beschriebenen Vorgänge in zweifacher Art deuten.

Entweder findet in der That keine Umlagerung nach dem „heterotypischen“ Schema statt, d. h. der Doppelfaden des Keimbläschenstadiums zerlegt sich einfach durch Quertheilung successive in vier grössere primäre, und dann in acht kleinere Segmente. Dann würde in Figur 32 das Stadium d direkt auf das Stadium a folgen (die Fig. 32 a stellt eines der vier primären Segmente dar), und die beiden Elemente jedes Doppelstäbchens würden „identische“ Schwester-elemente sein (d. h. sie würden mit Weismann die nämlichen „Ide“ enthalten), wofern nicht während der Diplose und im Keimbläschenstadium eine gegenseitige Verschiebung der Schwesterfäden stattgefunden hat.

Oder aber, es ist vorauszusetzen, dass die erwähnte Umlagerung der Beobachtung entgangen ist. Dann würde sich der Vorgang mit der heterotypischen Mitose decken, wofern man eine sekundäre Quertheilung der Segmente an der Umbiegungsstelle annimmt, wie dies ausnahmsweise in der A-Zelle vorkommt (Fig. 32 a—d). Die Einzelelemente jedes Doppelstäbchens aber würden zwei ursprünglich hintereinander folgende Abschnitte eines und desselben Einzelfadens darstellen.

Mit dieser letzteren Auffassung wäre allerdings eine Parallele für die Vorgänge in der A-Zelle gewonnen, und ebenso liessen sich Weismann's Anschauungen recht gut mit ihr in Einklang

bringen. Allein ich vermag bis jetzt kein Bild anzuführen, welches ihr zur Stütze dienen könnte.

Zum Schlusse sei noch bemerkt, dass auch dann, wenn wirklich eine heterotypische Theilung während der Reifungsphase vorliegen würde, die Auffassung keine Einschränkung erleiden würde, dass die „Diplose“ der Copepoden mit keiner der beiden folgenden Theilungen in direktem Zusammenhang steht. Es müsste denn angenommen werden, dass die Längsspaltung der ersten Theilung eine Zurücksehbung bis in die Dyaster der Urcellen erfahren habe.

---

### Literatur-Verzeichniss.

---

1. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880.
2. Brooks, W. K., Lucifer, a study in Morphology. Phil. trans. R. Soc. London. Bd. 173, 1883.
3. Claus, C., Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863.
4. Flemming, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. für mikr. Anat. 29. Bd., 1887.
5. — — Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphären. Arch. f. mikr. Anat. 37. Bd., 1891.
6. Frič, J. A., Note préliminaire sur l'ontogénie de nos Copépodes d'eau douce. Zool. Anz. 5. Jahrg., 1882.
7. Götthe, A., Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Theil. Hamburg und Leipzig 1884.
8. Grobben, C., Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arb. Zool. Inst. Wien 2. Bd., 1879.
9. — — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* Goodsir. Arb. Zool. Inst. Wien 3. Bd., 1880.
10. Häcker, V., Ueber die Reifungsvorgänge bei *Cyclops*. Zool. Anz. Nr. 346, 1890.
11. — — Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb. 5. Bd., 1892.
12. Hoek, P. P. C., Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. II. Zur Embryologie der freilebenden Copepoden. Ned. Arch. f. Zool. 4. Bd., 1877—1878.
13. Ischikawa, C., Studies of reproductive elements. I. Spermatogenesis, oögenesis, and fertilization in *Diaptomus* sp. Journ. of the Coll. of Sc., Imp. Univ., Japan. 5. Bd. 1891.

14. Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
15. Patten, W., On the origin of Vertebrates from Arachnoids. Quart. J. Micr. Sc. 31. Bd., 1891.
16. Schmitz, F., Untersuchungen über die Befruchtung der Flo-rideen. Sitzb. Berl. Akad. 1883.
17. Ströbe, H., Zur Kenntniss verschiedener cellulärer Vorgänge und Erscheinungen in Geschwülsten. Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path. 11. Bd., 1891.
18. Urbanowicz, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Cyklopiden. (Vorl. Mitth.) Z. Anz. 7. Jahrg., 1884.
19. — — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Kosmos. Lemberg. 10. Jahrg. (Polnisch. Ref. im Neapler Jahresbericht 1885.)
20. Weismann, A. und Ischikawa, C., Ueber die Paracopulation im Daphnidenei u. s. w. Zool. Jahrb. 4. Bd.
21. Weismann, A., Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
22. Zelinka, C., Studien über Räderthiere. III. Arb. Zool. Inst. Graz 1891.
23. Ziegler, H. E., Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd.
24. Ziegler, H. E. und vom Rath, O., Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centr. 11. Bd., 1891.

---

### Erklärung der Tafeln XXIV u. XXV.

---

Durchgehende Bezeichnungen.

- fh Furchungshöhle.  
rk zweiter Richtungskörper.  
st „Stammzelle“ (der Urmesoderm- und Urogenitalzellen).  
A innere Tochterzelle der „Stammzelle“.  
a<sub>1</sub> und a<sub>2</sub> Derivate der A-Zelle (Urogenitalzellen) = ug.  
B äussere Tochterzelle der „Stammzelle“.  
b<sub>1</sub> und b<sub>2</sub> Derivate der B-Zelle (primäre Urmesodermzellen) = um.  
β<sub>1</sub>—β<sub>4</sub> Derivate der b-Zellen (sekundäre Urmesodermzellen).  
e Polzellen des Entoderms (Eckzellen des Gastrulamunds).  
m Mesodermzellen.  
a' I, a' II, a' III erstes — drittes Glied der ersten Antennen.  
a'' I, a'' II, a''ex, a''en erstes und zweites Glied, Exopodit und Endopodit der zweiten Antennen.  
mdb Mandibeln.

Die Figuren 1—29 beziehen sich auf *Cyclops brevicornis* Claus, die Figuren 30—32 auf *Cyclops signatus* Koch.



Die Fig. 1 wurde mit Zeiss homog. Immers. Apochr. Apertur 1,30 Okular 8 entworfen. Die im Folgenden neben den Nummern der Figuren gegebenen Zahlen bezeichnen das gegenseitige Grössenverhältniss, wenn die Figur 1 = 1 gesetzt wird.

- Fig. 1 (1). Eintritt der „Stammzelle“ ins Innere des Eis. Vorletzte gemeinschaftliche Theilung der Blastodermkerne.
- Fig. 2 (3). „Stammzelle“: Spirem.
- Fig. 3 (3). „Stammzelle“: Aster in Seitenansicht.
- Fig. 4 (3). „Stammzelle“: Aster in Polansicht.
- Fig. 5 (3). „Stammzelle“: Metakinese.
- Fig. 6 (3). Trennung der A- und B-Zelle.
- Fig. 6a (2). Schräger Schnitt durch den Gastrulamund. An seinem Rande die B-Zelle und zwei in Thätigkeit begriffene Entoderm-Polzellen. Im Grunde die A-Zelle.
- Fig. 7 (3). „A-Zelle“: Prophasen der zweiten Theilung. Acht paarweise angeordnete Fäden.
- Fig. 8 (3).  
Fig. 9 (3).} „A-Zelle“: Uebergang zum Aster.
- Fig. 10 (3). „A-Zelle“: Aster in Seitenansicht.
- Fig. 11 (2). „A-Zelle“: Tonnenfigur; die Schleifen sind im Aequator noch nicht unterbrochen.
- Fig. 12 (4).  
Fig. 13 (3).} „A-Zelle“: Tonnenfigur. Ablenkung der dem Richtungskörper zunächst liegenden Schleifen.
- Fig. 14 (3). „A-Zelle“: Metakinese.
- Fig. 14a (4). Dasselbe. Der obere Theilkern lässt deutlich die Vierzahl der Schleifen erkennen.
- Fig. 15 (3). „A-Zelle“. Dyaster. Trennung der Zellen  $a_1$  und  $a_2$ .
- Fig. 16 (3).  
Fig. 17 (3).} „ $a_1$ -Zelle“: Der Richtungskörper liegt in der Mitte der vier Schleifen.
- Fig. 18 (3). „ $a_1$ -Zelle“: Auflösung in Chromatinkörner. Dasselbe in dem anliegenden Richtungskörper.
- Fig. 19 (3). Uebergang der  $a_1$ - und  $a_2$ -Zelle ins „Bläschenstadium“.
- Fig. 20 (3).  
Fig. 21 (3).} Beginn der Gastrulation. Die beiden b-Zellen im Begriff, den a-Zellen ins Innere zu folgen.
- Fig. 22 (3). Theilung der B-Zelle. Aus derselben gehen die b-Zellen der beiden vorigen Figuren hervor.
- Fig. 23 ( $\frac{3}{4}$ ). (Medianer Sagittalschnitt.) Gastrulation. Im Innern die Paare der Urogenital- (a-) und primären Urmesoderm- (b-) Zellen, letztere in Theilung.
- Fig. 24 ( $\frac{3}{4}$ ). Derselbe Embryo. (Tieferer Schnitt.) Im Innern zwei „Staffeln“ (Generationen) von Entodermzellen.
- Fig. 25 ( $\frac{3}{4}$ ). (Medianer Frontalschnitt.) Im Innern hintereinander die beiden Urogenitalzellen, auf jeder Seite derselben je eine in Theilung begriffene primäre Urmesodermzelle.
- Fig. 26 ( $\frac{3}{4}$ ). (Sagittalschnitt.) Letzte Theilung der Blastodermkerne. Im Innern die hintereinander liegenden Urogenitalzellen,

bedeckt durch das eine Paar der sekundären Urmesodermzellen. Dorsalwärts die Hauptmasse der Entodermzellen (ent) mit dem Gastrula-Endsäckchen (ges).

Fig. 27 (1). Embryo vor dem Ausschlüpfen. (Frontalschnitt.) Vorne die Oesophagus-Einstülpung. Das Hinterende ist mehr tangential getroffen und daher eine Reihe von Ektoderm-elementen angeschnitten.

Fig. 28 (1). Derselbe Embryo. (Tieferer Schnitt.) Im hintersten Körperabschnitt die beiden Urogenitalzellen, begleitet beiderseits von einigen Mesoderm-Polzellen, von welchen zwei bogenförmige Mesodermzellenreihen nach vorne gehen.

Fig. 29. Schema der Invagination von Cyclops.

Fig. 30—32. Schemata der ersten Theilung in der Reifungsphase von Cyclops signatus.

Freiburg i. Brsg., 2. Februar 1892.

---

## Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut.

Von

**Dr. Behn**, prakt. Arzt in Kiel.

Hierzu Tafel XXVI.

„In Zukunft wird man specifisch gefärbte Gewebe zu verdauen und Reste der verdauten Gewebe specifisch zu färben und endlich die isolirten Resultate beider Methoden sorgfältig zu vergleichen haben.“

Dieser Wegweiser, den Unna<sup>1)</sup> für spätere Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut giebt, ist die Anregung zu folgender Arbeit geworden. Aus äusseren Gründen konnte in meiner Dissertation<sup>2)</sup> auf diese wichtige Untersuchungsmethode nicht Rücksicht genommen werden.

---

1) Fortschritte der Hautanatomie in den letzten 5 Jahren. M. f. p. D. 1888.

2) Studien über die Hornschicht d. menschl. Oberhaut speciell über die Bedeutung des Stratum lucidum (Oehl). Kiel 1887.