Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalocephala*.

Von

Dr. **Otto Zacharias** in Hirschberg i. Schl.

Hierzu Tafel VIII. IX. X.

Das Nematoden-Ei ist ein Object, an welches sich nicht bloss in neuester Zeit, sondern auch schon früher biologische Untersuchungen von weittragender Bedeutung geknüpft haben. Es ist, glaube ich, nicht zuviel behauptet, wenn man sagt: dass die Lehre von der Befruchtung des thierischen Eies schwerlich so rasche Fortschritte gemacht haben würde, wenn die Geschlechtsprodukte der grossen *Ascaris*-Species nicht so eingehend in Bezug auf ihr gegenseitiges Verhalten und hinsichtlich ihrer Bildungsgeschichte studirt worden wären. Die namhaftesten Forscher waren es, welche vor drei Decennien diesem Gegenstande ihre intensive Aufmerksamkeit zuwendeten; Dinge, die wir heutzutage verhältnissmässig leicht feststellen können, führten damals zu den leidenschaftlichsten Controversen. So war es bekanntlich eine Streitfrage zwischen den besten Beobachtern: ob das Samenkörperchen bei der Befruchtung wirklich in den Dotter eindringe oder nicht. Nelson, Meissner, Bischoff, Allen Thompson, Claparède und Munk nahmen lebhaften Antheil an den bezüglichen Debatten. Die beiden letztgenannten Forscher erörterten die actuellen Fragen mit solcher Umsicht und Sachkenntniss, dass ihren Abhandlungen ein wesentlicher Einfluss auf die Klärung der Begriffe zugeschrieben werden muss. E. Claparède publicirte seine Arbeit (*De la formation et de la fécondation des oeufs chez les vers nématodes*) im Jahre 1859. Dieselbe war aber schon am 30. April 1857 beim Dekanat der medicin. Facultät an der Universität Berlin als Beantwortung einer von dieser Körperschaft

gestellten Preisfrage eingereicht und am 3. August desselben Jahres gekrönt worden.

Herm. Munk trat mit seiner Abhandlung (Ueber Ei- und Samenbildung bei den Nematoden) schon 1858 hervor¹⁾ und er war es, der die später sich bestätigende Vermuthung aussprach, „dass möglicher Weise nicht das ganze Samenkörperchen ins Ei eindringe und dass es vielleicht nur die flockige Kuppe mit dem Kernkörperchen gewesen sei, die auf irgend eine Weise zur Befruchtung diene“.

Claparède hingegen nahm in seiner Preisschrift noch eine skeptische Haltung dieser Frage gegenüber ein, insofern er das Eindringen der Spermatozoen in die Eier als „une opinion purement hypothétique“ bezeichnete²⁾.

Um eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie wenig Sicheres damals in allen diesen Dingen feststand, muss man sich vergegenwärtigen, dass ein Forscher wie Bischoff die von Nelson und Meissner im Oviduct der Weibchen klar nachgewiesenen Spermatozoiden von *Ascaris mystax* für blosse Fortsätze der inneren Oberfläche des Eileiters hielt, die er als solche „Epithelialkegelchen“ nannte. Allen Einwänden gegenüber berief sich Bischoff auf das Urtheil der „ersten Mikroskopiker“, indem er versicherte, dass diese sich von dem natürlichen Zusammenhange der betreffenden Gebilde mit der Innenfläche des Oviducts überzeugt hätten³⁾.

In solchem Grade waren damals optische Täuschungen möglich. Heute wissen wir mit unzweifelhafter Bestimmtheit, dass die kegelförmigen Körperchen, welche Meissner und Nelson in den Eileitern von *A. mystax* wahrgenommen hatten, Spermatozoen sind. Für uns ist auch das Eindringen der Samenkörper in den Dotter keine Hypothese mehr, sondern ein sicher beglaubigtes Factum, welches wir — Dank der modernen Färbetechnik — jeden Augenblick zu demonstrieren in der Lage sind. Ein Tropfen Essigcarmin reicht hin, um das Spermatozoon innerhalb des *Ascaris*-Eies binnen wenigen Minuten schön rubinroth zu tingiren, und es in gleich deutlicher Weise wie den Kern der Eizelle selbst sichtbar zu machen.

1) Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. VIII.

2) l. c. S. 97.

3) Th. Bischoff, Ueber Ei- und Samenbildung bei *Ascaris mystax*. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. VI. 1855.

Dagegen stehen sich die Meinungen der Forscher in Bezug auf das weitere Schicksal, welches dem eingedrungenen Samenkörperchen zu Theil wird, vielfach noch sehr unvermittelt gegenüber. Es scheint fast so, als hätten sich die Gegensätze in den Ansichten wieder in ähnlicher Weise zugespitzt, wie in den fünfziger Jahren. Das Objekt, welches den neueren Untersuchungen über die Frage der Nematoden-Befruchtung zu Grunde liegt, ist das Ei des gewöhnlichen Pferdespulwurm (A. megaloccephala Cloquet). Schon wegen seiner Grösse (circa $\frac{1}{10}$ mm) empfiehlt sich dasselbe zu so ausserordentlich peniblen Forschungen besser, als das von A. mystax oder A. suilla. Anton Schneider hat es für das Studium der Befruchtung bei den Nematoden zuerst empfohlen, und ihm gebührt das Verdienst, es auf die Tagesordnung gesetzt zu haben. Er selbst hat sich aber nicht sehr eingehend mit den Befruchtungerscheinungen beschäftigt, welche das Ei der genannten Ascaris-Species in so vorzüglicher Weise zu beobachten gestattet, — sonst würde er an diesem Object keine Stütze für seine Ansicht gefunden haben: dass das Spermatozoon als solches im Cytoplasma des Eies untergehe, ohne irgend ein morphologisches Derivat zu hinterlassen. Schneider behauptet bekanntlich (vergl. Das Ei und seine Befruchtung, 1883), dass sich das Samenkörperchen von Ascaris megaloccephala einige Zeit nach seinem Eintritt in den Dotter auflöse, dass es — um seinen eignen Ausdruck zu gebrauchen — „wie eine Wolke“ zerflüsse und keine morphologische Rolle mehr bei der Befruchtung spiele. Diese Ansicht erinnert lebhaft an die früher von Meissner geäusserte Meinung, dass das eingedrungene Spermatozoon einer regressiven Metamorphose anheimfalle und sich in Fett verwandele¹⁾. Dem gegenüber hat aber Kölliker schon damals auf Grund eingehender Untersuchungen mit Recht geltend gemacht, dass es nicht recht begreiflich erscheine, wie so schwer lösliche Gebilde, als welche die Samenkörper zu betrachten seien, sich im Dotter sollten auflösen können²⁾. Dies sei aber nur nebenbei bemerkt. Genug — Schnei-

1) Näheres darüber enthält Meissner's Aufsatz im VI. Bd. der Zeitschr. f. w. Zoologie, 1855: Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter.

2) A. Kölliker, Physiol. Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. w. Zoologie. VII. Bd. 1858.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

der behauptet das Zerfließen des Spermatozoons und stellt die direkte Bethheiligung desselben am Befruchtungsacte in Abrede. Es hegt diese Ansicht keineswegs bloss in Bezug auf das Ei von *A. megaloccephala*, sondern ganz allgemein; indessen scheint es so, als ob seine Beobachtungen an anderen Objecten durch die am *Ascaris*-Ei erhaltenen negativen Resultate beeinflusst worden wären. Ich erinnere hier nur an die skeptische Haltung, welche Schneider gegenüber den Befunden W. Flemming's (am Echiniden-Ei) eingenommen hat, und wohl noch einnimmt, weil es ihm nicht möglich gewesen ist, am befruchteten Ei von *Sphaerechinus microtuberculatus* sich von dem Fortbestehen des eingedrungenen Samenkörperchens zu überzeugen. Er zieht deshalb die Richtigkeit der Flemming'schen Beobachtungen in Zweifel¹⁾.

Nun hat aber M. Nussbaum in einer trefflichen Abhandlung (Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, Archiv f. mikr. Anatomie, XXIII. Bd. 1884) dargethan, dass das Spermatozoon im Ei von *A. megaloccephala* keineswegs zerfließt, sondern in modificirter Form fortbesteht. Die Modification besteht — nach Nussbaum — darin, dass das Protoplasma der Samenzelle mit dem des Eies verschmilzt, worauf die färbare Substanz des Spermatozoons in solcher Weise „zerfällt“ wird, dass daraus die Form des ruhenden „aufgeblähten“ Kernes restituirt werden kann. Diese Umbildung (vergl. l. c. p. 171 und 172) betrachtet Nussbaum als ein Mittel zur Erleichterung der Befruchtung. Einer ähnlichen Metamorphose unterliegt auch das Keimbläschen, nachdem es unter karyokinetischen Erscheinungen einen ansehnlichen Theil seines Chromatins an die beiden Richtungskörper abgegeben hat. Der zurückbleibende Rest der färbaren Substanz verwandelt sich nun ebenfalls in einen ruhenden Kern. Durch allmähliches Vorrücken kommen diese Gebilde in Berührungsnähe und verschmelzen mit einander. Der Befruchtungsact ist damit abgeschlossen und die Furchung des Eies beginnt.

Das sind die von Nussbaum erzielten Ergebnisse, durch welche die früheren Beobachtungen A. Schneider's an demselben Object in dankenswerther Weise ergänzt und berichtigt werden.

1) Vergl. W. Flemming: Die Befruchtung und Theilung des Eies bei Echinodermen. Arch. f. mikr. Anatomie, XX. Bd., 1882.

Inwiefern, meiner Meinung nach, auch die Nussbaum'sche Darlegung noch einer Berichtigung bedarf, wird später (hauptsächlich im V. Abschnitt dieser Schrift) zu erörtern sein. Die Bedeutung der Untersuchungsergebnisse des Bonner Forschers wird dadurch aber nicht im Geringsten geschmälert. Denn Nussbaum ist der Erste gewesen, der den ernstlichen Versuch gemacht hat, die Befruchtungerscheinungen, welche sich im *Ascaris*-Ei zur Beobachtung darbieten, mit der Hertwig'schen Conjugationstheorie in Einklang zu bringen.

Fast gleichzeitig mit Nussbaum's bahnbrechender Abhandlung, welche im Februar 1884 erschien, publicirte E. van Beneden seine ausgezeichneten *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire*, in welchen eine Fülle von neuen Beobachtungen niedergelegt ist, die der genannte Forscher durch seine fortgesetzten Studien über das Ei von *A. megalocéphala* zu machen in der Lage war. Prof. v. Beneden's Werk trägt die Jahreszahl 1883; es gelangte aber erst im April des folgenden Jahres (1884) zur Veröffentlichung. Es ist ein Buch, welches — wie Flemming mit Recht bemerkt — „in besonderem Grade beansprucht und verdient gelesen zu werden“. Die Lectüre desselben wirkt ausserordentlich anregend.

Dennoch nehme ich keinen Anstand zu erklären, dass Prof. Nussbaum in manchen Punkten schärfer beobachtet und richtiger gesehen hat, als der Lütticher Forscher. Dies gilt ganz besonders von der Richtungskörperbildung, welche nicht als ein Vorgang *sui generis*, sondern als eine wahre mitotische Theilung aufzufassen ist, wie ich durch eigene Beobachtungen feststellen konnte. In Bezug auf die Bildung, Veränderung und Copulation der Gebilde, welche Nussbaum für Vorkerne (Pronuclei) im Hertwig'schen Sinne ansieht, ist v. Beneden gleicher Ansicht wie sein deutscher Vorgänger. Nur findet er, dass nicht eine wirkliche Verschmelzung der beiden Kernsubstanzen erfolgt, sondern dass bei der ersten Mitose der Eizelle die chromatische Figur in der Weise gebildet wird, dass jeder Kern für sich zwei primäre Fadenschleifen liefert, die sich gemeinsam zu einem sogenannten „Mutterstern“ anordnen. Ist dies geschehen, so erfolgt die Bildung der Tochtersterne (Dyasteren) und die erste Theilung der Eizelle genau in derselben Weise, als ob

anstatt der beiden Halbkerne (*demi-noyaux*) ein wirklicher „Furchungskern“ in dem Sinne, wie Oscar Hertwig diese Bezeichnung gebraucht, vorhanden gewesen wäre.

Während also Nussbaum angiebt, dass er eine Verschmelzung der beiden „Pronuclei“ beobachtet habe, stellt v. Beneden diese Thatsache gänzlich in Abrede und sagt: „*Les deux pronucleus ne se confondent jamais*“.

Ich halte diese Differenz für sehr wesentlich wegen der Consequenzen, welche sich in theoretischer Hinsicht daraus ergeben. Bekanntlich verwerthet der Verfasser der *Recherches* das aus seinen Beobachtungen sich ergebende Factum des Getrenntbleibens der männlichen und weiblichen Chromatinsubstanzen in der Weise, dass er hypothetisch annimmt, es vollziehe sich nun auch bei der weiteren Blastomerenbildung keine eigentliche Verschmelzung, sondern es seien in jeder Zelle des sich entwickelnden Embryo die Elemente männlicher und weiblicher Provenienz stets morphologisch gesondert vorhanden. Auf diese Möglichkeit basirt v. Beneden seine Theorie vom Hermaphroditismus der Zelle (vergl. *Recherches* p. 395, p. 404 u. ff.), welche umgekehrt wieder dazu dient, die Bildung der Richtungskörper zu erklären und es wahrscheinlich zu machen, dass es sich bei der Befruchtung nicht um einen Zeugungsact, sondern um einen Verjüngungsprocess der Zellen handelt.

Nach Professor v. Beneden hat sich Kanonikus J. B. Carnoy in Löwen aufs Neue in eingehendster Weise mit dem Ei von *A. megalocephala* befasst, und zwei Abhandlungen darüber veröffentlicht, in denen eine grosse Anzahl trefflicher Beobachtungen enthalten ist. Ich werde in den speciellen Capiteln Gelegenheit haben zu zeigen, dass Carnoy hervorragenden Antheil an der Klärung verschiedener Punkte hat, welche unser Untersuchungsobject betreffen. Die bezüglichen Arbeiten des Löwener Forschers erschienen 1866 unter dem Titel *La Cytodiérèse de l'oeuf* in der wissenschaftlichen Zeitschrift „*La Cellule*“. Die erste Abhandlung (vom 15. Mai 1886) hat *la vésicule germinative et les globules polaire de l'Ascaris megalocephala* zum Gegenstande, während die zweite (vom 15. Dec. 1886) sich mit der Richtungskörperbildung bei verschiedenen Nematoden-Arten und mit den Furchungserscheinungen am Ei derselben Würmergruppe beschäftigt. Ich werde der Kürze

halber diese beiden Arbeiten unter der Bezeichnung *La Cytodiérèse* I und II citiren.

Carnoy erklärt die Behauptung v. Benedens, dass die Kerne des entwicklungsreifen Eies von *A. megalocephala* „niemals“ eine Verschmelzung mit einander eingehen — in solcher Allgemeinheit ausgesprochen — für falsch. Nach seinen Beobachtungen kommt in vielen Fällen ein wirklicher Furchungskern zu Stande und in einem einzigen Präparate fand er sogar 6 Eier, welche verschmolzene Kerne enthielten. Allerdings fügt Carnoy sogleich hinzu, dass es sich nicht immer so verhalte (vergl. *Cytodiérèse* II, p. 78) und dass die Furchung gewöhnlich schon beginne, noch ehe eine Conjugation der beiden Kerne stattgefunden hat. Er beruft sich dabei auf seine Beobachtungen an den verschiedensten Nematoden-Species. Daraus scheine — so meint Carnoy — hervorzugehen: „que le fait de la fusion ou de la non-fusion des noyaux, avant la cénèse, ne peut avoir aucune importance physiologique.“

Wie steht es nun angesichts solcher Thatsachen mit der O. Hertwig'schen These, wonach das Wesentliche bei der Befruchtung auf der Verschmelzung geschlechtlich differenzirter Zellkerne beruhen soll? „Die Befruchtung — sagt Hertwig — erscheint nicht bloss als ein chemisch-physikalischer Vorgang wie die Physiologen meist annehmen, sondern gleichzeitig auch als ein morphologischer Vorgang, insofern ein geformter Kerntheil des Spermatozoons in das Ei eingeführt wird, um sich mit einem geformten Kerntheil des letzteren zu verbinden¹⁾.“ Nach den Befunden von v. Beneden und Carnoy würde es den Anschein gewinnen, als ob die Befruchtung des Nematoden-Eies nicht dazu dienen könnte, die Hertwig'sche These zu stützen. Mindestens ist durch die Thatsachen, über welche die beiden genannten Forscher berichten, eine Schwierigkeit gegeben, die für den Augenblick ganz unlösbar erscheint. Als solche ist sie aber geeignet den Zweifel zu erwecken, ob nicht etwa auch in den Fällen, wo Fol, Selenka, Flemming und Hertwig selbst eine wirkliche Verschmelzung der Geschlechtsprodukte konstatirt zu haben glauben, dieser Vorgang doch nur ein scheinbarer war? Das ist eine sehr wichtige Frage. Und müsste man dieselbe bejahen, so wäre das, was Hertwig als das

1) O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. 1884.

Wesentliche beim Befruchtungsvorgange hinstellt, vielmehr als das Nebensächliche dabei anzusehen. Er wäre fernerhin nicht mehr angänglich zu sagen: dass die Befruchtung auf der Verschmelzung geschlechtlich differenzirter Zellkerne „beruhe“¹⁾. Und auch der Flemming'sche Satz wäre nicht mehr in abstracto wahr, dass sich im Furchungskern das Chromatin sowohl eines männlichen als eines weiblichen Kerngebildes „vereinige“²⁾.

Von so bedeutsamem Einflusse auf die Gestaltung unserer theoretischen Ansichten würden die am Nematoden-Ei erhaltenen Befunde sein, wenn dieselben so beschaffen wären, dass an ihrer Richtigkeit gar kein Zweifel aufkommen könnte. Verdienet die beiden Kerne, welche man in allen legereifen Eiern von *A. megalcephala* constatiren kann, wirklich den Namen Pronuclei, und sind sie ihrer Entstehungsgeschichte nach thatsächlich geschlechtlich differenzirte Vorkerne, so ist die Hertwig'sche Befruchtungstheorie erschüttert und die Ansicht v. Beneden's, dass es sich beim Befruchtungsacte lediglich um „remplacements de certains éléments d'une cellule par des parties similaires fournies par une autre cellule“ handle, gewänne an Wahrscheinlichkeit.

Aber ich betrachte es nun gerade als meine Aufgabe, in dieser Abhandlung zu zeigen: dass jene beiden Kerne, welche alle bisherigen Beobachter des Nematoden-Eies — von Auerbach an bis zu Nussbaum und Carnoy — für Pronuclei gehalten haben, Gebilde von völlig anderer Bedeutung sind. Wie sich hiermit das von Carnoy gemeldete Factum verträgt, dass dieselben gelegentlich mit einander zu einem einheitlichen Kern verschmelzen, wird in befriedigender Weise erklärt werden. Ich werde nachweisen, dass der Befruchtungsact längst vorüber ist, wenn diese Kerne ihre definitive Ausbildung erlangt haben, und vor Allem gedenke ich zu zeigen, dass wir im Ei von *Ascaris megalcephala* ein ganz vorzügliches Object besitzen, um die Richtigkeit der Hertwig'schen Befruchtungslehre zu demonstrieren. Weit davon entfernt also, dass die Vorgänge im *Ascaris*-Ei dazu geeignet wären, die Conjugationstheorie zu er-

1) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thier. Eies. Morph. Jahrbuch, Bd. I, 1875.

2) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. Th. III. Archiv f. mikr. Anatomie 1881.

schüttern, können sie derselben vielmehr als eine kräftige Stütze dienen.

Die Thatsachen, durch welche ich meine Behauptungen zu erhärten in der Lage bin, würde ich nicht haben feststellen können, wenn ich mein Untersuchungsmaterial nur nach den Präparationsmethoden, welche Prof. v. Beneden empfiehlt, behandelt hätte. In welcher Weise sich mein Verfahren von dem der bisherigen Beobachter des *Ascaris*-Eies unterscheidet, werde ich in einem besonderen Capitel darlegen.

I. Die Präparation.

Um sich die Vorgänge, welche ich in den nachstehenden Abschnitten schildere, möglichst klar und naturgetreu zur Anschauung zu bringen, dazu ist in erster Linie eine glückliche Fixirung der Objecte erforderlich.

Die Renitenz der dickschaligen, legereifen *Ascaris*-Eier den bewährtesten Härtungsmitteln gegenüber ist bekannt. Selbst in 1%iger Osmiumsäurelösung geht die Entwicklung derselben ungestört vor sich. Ebensowenig ist man im Stande, eine Fixirung durch verdünnte Essig- oder Salpetersäure zu erzielen, wenn die Einwirkung dieser Flüssigkeiten nicht mindestens 8—10 Tage andauert. Alkohol von 40—50% dringt erst nach 2—3 Monaten in die *Ascaris*-Eier ein; absoluter Alkohol aber, wie Nussbaum konstatirt hat, in einigen Tagen. Ich spreche hier von der Härtung der späteren Stadien, d. h. von denen, welche die Eier nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers durchlaufen. Und gerade auf diese Stadien kommt es bei der Controle meiner Untersuchungsergebnisse an.

Prof. v. Beneden hat, wie er (*Recherches*, p. 282) angiebt, hauptsächlich mit Material gearbeitet, welches Monate lang in 50%igem Alkohol conservirt worden war, und er fand dasselbe „admirable“, also wunderbar schön. Den Abbildungen nach zu urtheilen, welche er auf den beiden letzten Tafeln seines Werkes publicirt hat, kann ich in dieses Lob mit einstimmen. Die Bildung der Fadenschleifen des Mutterkernes, ihre Längsspaltung und die hieran sich schliessenden Erscheinungen der Metakinese gelangen dabei in ganz befriedigender Weise zur Anschauung.

Dies erklärt sich aus dem Umstande, dass gerade diese Vor-

gänge (zumal bei kühler Temperatur) ausserordentlich langsam ablaufen, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, sie zu fixiren. Und da es sich hier um Präparate handelt, in denen stets eine grosse Anzahl von Eiern zur Ansicht gelangt, welche sich sämmtlich in den annähernd gleichen Entwicklungsstadien befinden, so kann man durch sorgfältige Vergleichung einen klaren Einblick in die continuirliche Aufeinanderfolge der oben erwähnten karyokinetischen Thatsachen gewinnen. Anders liegt aber die Sache, wenn sich die Fixirung auf rasch vorübergehende Processe erstrecken soll, zu denen beispielsweise der Befruchtungsvorgang gehören dürfte. Ich meine hier nicht das Eindringen des Spermatozoons in den Dotter, denn dies bezeichnet man richtiger als Copulation der Geschlechtsprodukte, sondern ich spreche von der wirklichen Verschmelzung der männlichen und weiblichen Chromatinsubstanz — falls eine solche in analoger Weise wie bei anderen niederen Thieren, auch bei den Nematoden vorkommen sollte. Es wäre dies ein Process, der mit allen seinen Vorbereitungen nur wenige Stunden Zeit in Anspruch nehmen würde. Ist es nur wahrscheinlich, dass ein derartig schnell vorübergehender Act bei Anwendung der bisherigen Fixirungsmethoden des *Ascaris*-Eies festgehalten und zur Darstellung gebracht werden könnte? Ich glaube nicht, denn diese Methoden werden die normale Beschaffenheit der Eier nach und nach alteriren: sie werden pathologische Erscheinungen in denselben hervorrufen müssen, bevor die Härtingsflüssigkeit so weit vordringt, dass die Fixirung endlich erfolgen kann. Einer solchen Befürchtung hat schon Flemming in einer sonst sehr anerkennenden Besprechung¹⁾ des v. Beneden'schen Buches Ausdruck gegeben, indem er sagt: „Das *Ascaris*-Ei ist gewiss für vieles ein vorzügliches Object, doch scheint es mir auch eine Schattenseite zu haben, nämlich in Bezug auf seine Fixirungsfähigkeit.“ Damit hat der bewährte Kieler Forscher einen Punkt bezeichnet, den ich bei meinen Untersuchungen nie aus den Augen verloren habe. Ein lebender Organismus (und das Ei ist ja ein solcher!), welcher Monate oder auch nur Tage lang in Alkohol liegen muss, bevor er durch dieses Fixierungsmittel getödtet wird, kann nur die relativ gröberen und stabileren Strukturen conservirt zeigen, denn die zarteren und rascher sich verändernden werden entweder (wegen der sich immer mehr verschlechternden

1) Im „*Biolog. Centralblatt*“, Bd. V, 1885, S. 180.

Lebensbedingungen) eine Rückbildung erleiden, oder unter dem langandauernden Einflusse der Härtingsflüssigkeit unkenntlich werden. Auf eine normale Conservirung ist also in letzterem Falle bei Anwendung von verdünnten Säuren oder Alkohol nicht zu rechnen.

Diese Erwägungen veranlassten mich, den Versuch zu machen, ein schneller tödtendes Fixationsmittel auszuprobiren. Nach sehr vielen Bemühungen und zahlreichen Experimenten habe ich schliesslich ein solches entdeckt. Es ist eine Säuren-Mischung, mit der ich im Stande bin, die dickschaligen Eier von *Ascaris megalocephala* in 25—30 Minuten vollständig zu fixiren. Dieser Härtingsflüssigkeit verdanke ich eine ganze Reihe werthvoller Aufschlüsse und ohne dieselbe würde es mir nicht möglich gewesen sein, die Erforschung der Vorgänge im *Ascaris*-Ei weiterzuführen, als dies durch die vorzüglichen Arbeiten v. Beneden's und Nussbaum's bereits geschehen ist.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen werde ich mein Verfahren ganz speciell darlegen, um auch andere Forscher in den Stand zu setzen, sich desselben zu bedienen. Es ist im Vergleich zu den Erfolgen, die ich damit erzielt habe, ausserordentlich einfach. Vorläufig theile ich darüber Folgendes mit.

Die möglichst frisch dem Pferdedarm entnommenen *Ascaris*-Weibchen werden eins neben das andere auf ein mit 3%iger Kochsalzlösung schwach befeuchtetes Wattestück gelegt und mit einem eben solchen zugedeckt. Das ganze Paquet kommt nun unter eine Glasglocke, und wird in derselben 2—3 Stunden lang (je nach den Stadien, auf die man reflectirt) einer Incubationstemperatur von 20° Réaumur ausgesetzt. Bei dieser Procedur kommt die Richtungskörperbildung in den jüngeren und die Segmentation des Dotters in den älteren Eiern zur flottesten Entfaltung. Man erhält auf keine andere Weise so schöne und instructive Präparate als durch das eben beschriebene Vorgehen. Es wird sich empfehlen, schon nach Ablauf der 1. Stunde einen Theil des zur Verfügung stehenden Materials zu fixiren. Zu diesem Behufe präparire ich die beiden Geschlechtsschläuche rasch aus den betreffenden Weibchen heraus, indem ich ihren gemeinsamen Ausführungsgang (vagina) an der Innenwand des geöffneten Hautmuskelschlauches durchschneide, und nun den zwischen ihnen befindlichen Darmtractus sorgfältig herauslöse. Die zahlreichen Windungen des Ovariums werden gleichfalls entfernt, so dass wir von jedem der beiden

Schläuche ein Stück erhalten, welches bis zur Vereinigungsstelle etwa 25—30 Centimeter misst. Vom oberen (dünneren) Ende angefangen, enthalten diese prall angefüllten Uterus-Schläuche Eier in allen Stadien der Reifung und Befruchtung; in den untersten Abschnitten auch solche, die sich bereits zur Furchung anschicken.

Die verschiedenen Stadien bedürfen aber einer ihren physiologischen und morphologischen Zuständen entsprechenden Behandlung mit dem Fixirungsgemisch. Im Allgemeinen möchte ich rathen, das obere Drittel eines 25 cm langen Uterus nur 5—7 Minuten in der Härtingsflüssigkeit zu belassen, das mittlere hingegen 10—15 Minuten, während das der Vagina zunächst liegende Stück, das unterste Drittel, mindestens 25 Minuten in dem Gemisch zu verbleiben hat. Indessen lassen sich hierüber nur annähernd zutreffende Angaben machen, weil sich die Eier etwas verschieden verhalten, je nachdem sie Würmern aus ältern oder jüngern, gut genährten oder herabgekommenen Pferden entstammen. Es ist darum nothwendig, dass man den Grad der Fixirung von Zeit zu Zeit (alle 3 Minuten etwa) controlirt. Für die Stadien in beginnender Furchung ist der richtige Grad der Fixirung eingetreten, wenn sich der Dotter des Eies ganz leicht zu bräunen anfängt. Ist dies der Fall, so muss man das Material augenblicklich aus der Härtingsflüssigkeit entfernen und in ein Gefäss mit absolutem Alkohol übertragen, worin es 2—3 Stunden verbleibt. Nach Ablauf dieser Zeit wird der starke Alkohol mit 70%igem vertauscht, und in diesem lassen sich die nach meiner Methode präparirten Uterusschläuche beliebig lange aufbewahren. Auf diese Weise erhält man ein sehr schönes Untersuchungsmaterial für alle die Stadien, welche auf die Ausstossung des zweiten Richtungkörpers folgen. Um mich in Bezug hierauf keiner Täuschung hinzugeben, habe ich Herrn Prof. W. Flemming in Kiel eine Anzahl von Präparaten vorgelegt und die Genugthuung gehabt, dass dieser competente Forscher der bezüglichen Conservierungsmethode das günstigste Zeugniß ausstellte.

Die Eier aus dem oberen und mittleren Drittel des Uterus behandelt man nach vollzogener Fixirung zunächst mit 30%igem Alkohol und nach einigen Stunden mit 50%igem. In letzterem lassen sie sich sehr gut längere Zeit aufheben.

Will man zur mikroskopischen Beobachtung schreiten, so ist es nöthig, die Eier vorher zu färben. Dies geschieht am aller-

besten mittels des Schneider'schen Essigcarmins, doch leistet auch eine angesäuerte Lösung von Methylgrün in Wasser gute Dienste. Die jüngeren Stadien müssen 3—4 Stunden, die späteren 8—10 Stunden in Essigcarmin liegen. Man erzielt auf diese Weise eine prachtvolle Färbung des Chromatins in allen Phasen der Karyokinese. Die Aufhellung der Präparate erfolgt durch verdünntes Glycerin (2 Volumtheile Glycerin, 1 Volumtheil Wasser), welches zugleich als Einschlussmittel dient. Frisch hergestellte Präparate sind schon nach kurzer Zeit zur Beobachtung mittels der homogenen Immersion geeignet.

Die genaue Untersuchung eines einzigen Uterusschlauches von 20 cm Länge erfordert viel Geduld und Zeit. Denn da man zu jedem einzelnen Präparate nur immer eine kleine Eiermenge verwenden kann, so entsteht eine sehr grosse Serie von aufeinander folgenden Stadien, welche einer sorgsam mikroskopischen Besichtigung unterworfen werden müssen. Für jedes Präparat reichen die Eier aus einem 2 mm langen Schlauchstück hin. Das macht also für einen einzigen Uterus 100 Objectträger nöthig. Zieht man noch den 9 cm langen Oviduct mit in die Untersuchung, so hat man zur exacten Präparation des Materials, welches ein einziges *Ascaris*-Weibchen liefert, etwa 300 Objectträger bereit zu halten. Zum mindesten muss man aber die halbe Anzahl zur Verfügung haben, da es ja in vielen Fällen genügen wird, nur einen Oviduct und einen Uterus desselben Thieres zu präpariren.

Zur Durchmusterung einer solchen Serie sind nicht bloss Tage, sondern Wochen erforderlich. Und selbst dann, wenn man glaubt, so aufmerksam als nur denkbar ist, untersucht zu haben, wird man bei erneuter Besichtigung des nämlichen Materials immer wieder neue Stadien entdecken, welche Aufklärung über den und jenen zweifelhaften Punkt bringen.

Ich habe auf das Studium der Vorgänge im reifenden und befruchteten Ei von *Ascaris megaloccephala* alle meine freie Zeit während eines ganzen Jahres verwendet, und meine Ergebnisse sind also das Resultat einer langen und consequent fortgesetzten Beobachtung. Dies möchte ich beachtet wissen, falls es einem oder dem andern Fachgenossen nicht gleich gelingen sollte, am *Ascaris*-Ei alles das zu sehen, was ich darüber berichte. Ich bin jedoch überzeugt, dass bei genauer Befolgung der oben gegebenen Präparationsvorschriften jeder nur einigermaassen geübte Mikro-

skopiker meine Befunde wird bestätigen können, wenn er sich lange genug dem Studium jenes vorzüglichen Objects widmet. Ich bin ganz der Meinung Prof. v. Beneden's, wenn derselbe sagt: „Les oeufs de l'*Ascaris megalocephala* constituent un matériel incomparable et que je ne puis assez recommander à tous ceux qui voudront s'éclairer par eux-mêmes sur les diverses questions, qui se rattachent à la fécondation“.

II. Das Ei und die Samen-Elemente von *A. megalocephala*.

Wenn die Eier aus dem untersten Abschnitte des Ovariums in den Eileiter eintreten, so besitzen sie noch immer die bekannte keulenförmige Gestalt. Die Zellsubstanz derselben zeigt, um in Leydig's Sprache zu reden, ein „schwammiges Gefüge“, und enthält Unmassen winziger Körnchen (*granula*) von unregelmässiger Form eingelagert. In manchen Präparaten lassen dieselben ein fein punktirtes Aussehen erkennen. Im dicksten Theile dieser keulenförmigen Eikörper (Fig. 1, Taf. VIII) liegt das Keimbläschen (Kbl), über dessen eigenthümliche Bauverhältnisse nähere Angaben weiter unten folgen sollen. Ausser den Körnchen constatirt man noch zwei andere Arten von Einlagerungen, nämlich 1) hyaline Kugeln, welche erst nach längerer Einwirkung der Färbemittel eine blasse Tinktion annehmen, und 2) Hohlräume im Gerüstwerk der Eisubstanz, also Vacuolen, die v. Beneden als *gouttelles homogènes* bezeichnet.

Jene hyalinen Kugeln sind auch bereits von Leydig gesehen und beschrieben worden. Dieser Forscher nahm dieselben als Nebenkerne in Anspruch, wie sie nicht bloss bei Infusorien, sondern auch in den Hautdrüsen von Raupen vorkommen. Es liegt nicht in meiner Absicht, an diesem Orte über die Zulässigkeit der Leydig'schen Auffassung zu entscheiden. Ich möchte nur bemerken, dass der genannte Histolog schon klar hervorhebt, dass sich der Hauptkern stärker in Carminlösung färbt, als die Nebenkernegebilde¹⁾.

Im Oviduct werden die Eier nach und nach zu rundlichen Ballen umgeformt, womit zugleich auch ein Schwinden der hyalinen Kugeln und eine gleichmässigere Ausbildung des Gerüst-

1) Fr. Leydig, Zelle und Gewebe, 1885, p. 31.

werks in der Zellsubstanz verbunden ist. Mit dem Auftreten einer äusserst dünnen Membran, welche auf der ganzen Oberfläche des Eies zur Abscheidung gelangt, erhalten die bisherigen Veränderungen einen gewissen Abschluss. Ich bezeichne mit Prof. v. Beneden (vergl. dessen *Recherches*, p. 68) diese Phase in der Lebensgeschichte des weiblichen Fortpflanzungskörpers als die erste Periode der Reifung. Zu dieser Zeit ist das Ei bereit und befähigt, das Spermatozoon in sich aufzunehmen, resp. den Copulationsact mit letzterem zu vollziehen. Das Nähere darthber bringe ich im nächsten Kapitel.

Jetzt wollen wir dem Keimbläschen des *Ascaris*-Eies eine eingehendere Betrachtung widmen, denn dieses Gebilde ist geeignet, unsere Aufmerksamkeit in hohem Grade zu fesseln. An Präparaten von keulenförmigen Eiern, welche mit Essigcarmin tingirt sind, macht man die Wahrnehmung, dass nicht bloss der sogenannte „Nucleolus“, sondern auch der übrige Theil des Keimbläschens färbbar ist, wenn auch nicht in gleichem Maasse wie der erstere. Je nach der Lage, den das unterm Mikroskop befindliche Ei in Rücksicht auf den Beobachter einnimmt, präsentiert sich das Keimbläschen in der Weise, wie es durch a, b und c in Fig. 2 veranschaulicht ist. Aus diesen Ansichten ist zu entnehmen, dass das Keimkörperchen (der Nucleolus der Autoren) nicht im Mittelpunkte des Kernes der Eizelle, sondern ganz peripherisch gelegen ist, so dass es dicht unter der Oberfläche der Kernmembran seinen stereotypen Platz hat. Ich kann die hierauf bezüglichen Beobachtungen v. Beneden's lediglich bestätigen, wenn es mir auch nicht gelang, diejenigen beiden Partien des Keimbläschens, welche der Lütticher Forscher als *Prothyalosome* und *Portion accessoire* unterscheidet (*Recherches*, p. 104 u. ff.), so scharf aus einander zu halten, wie dies in den betreffenden Abbildungen v. Beneden's der Fall ist. Daran ist höchstwahrscheinlich meine Tinctiionsmethode schuld, d. h. die etwas zu intensive Färbung mit Schneider'schem Carmin.

Im unteren Abschnitt des Ovarialschlauches von *A. megalocephala* trifft man häufig — wie jeder Beobachter weiss — auch solche Eier an, bei denen das Keimkörperchen insofern eine Umwandlung erfahren hat, als es in zwei annähernd gleiche Theilstücke zerfallen ist. Es bietet dann den Anblick dar, den ich in d (Fig. 2) skizzirt habe. Diese Erscheinung tritt um so häufiger

auf, je weiter wir im Ovarium herabgehen. Im Oviduct selbst finden wir selten noch ein Ei, welches diese Fragmentirung des Nucleolus nicht zeigt. Oefters bemerkt man in unmittelbarer Nähe der beiden Bruchstücke noch 2—3 kleinere Brocken, welche den Farbstoff in gleich begieriger Weise aufnehmen wie die grösseren Stücke. Zu der nämlichen Zeit, wo das Keimkörperchen auf solche Art zerfällt, scheint die es einschliessende Membran nicht mehr in gleichem Grade färbbar zu sein, wie vorher.

Jedes der beiden grösseren Fragmente spaltet sich alsbald weiter in vier Theile, welche sich kugelförmig abrunden, und nun zwei an Masse gleich grosse Gruppen darstellen. Von dem so umgewandelten Keimkörperchen sagt v. Beneden völlig zutreffend: *il est formé de deux disques composés l'un et l'autre de quatre globules chromatiques*, während B. Carnoy¹⁾ seine *deux taches* de Wagner als „composées chacune de quatre bâtonnets“ beschreibt. In der Ansicht, dass es Stäbchen und nicht etwa Kügelchen seien, aus denen die in Rede stehenden Gruppen bestehen, vermag ich dem letztgenannten Autor nicht unbedingt beizustimmen. Carnoy behauptet, dass die Meinung, es seien Kügelchen (*globules*) vorhanden, nur dadurch hervorgerufen werde, dass der Beobachter ganz zufällig die Stäbchen (von oben oder unten) im optischen Querschnitt zur Ansicht bekomme. Sei die Lage der chromatischen „disques“ eine andere gegen das Auge, so müsse man stets längliche Gebilde (Stäbchen) erblicken. Prof. v. Beneden, sagt Carnoy, sei einer Täuschung anheimgefallen, indem er überall in seinen Zeichnungen Kügelchen anstatt der *bâtonnets* dargestellt habe²⁾.

Nussbaum, der hier als ganz unbeeinflusster Zeuge zu gelten hat, da seine Abhandlung mehrere Wochen früher als v. Beneden's *Recherches* publicirt wurde, entscheidet sich gleichfalls für die „Fadennatur“ der chromatischen Körperchen, und steht somit auf Seiten Carnoy's in diesem Bezug³⁾.

Auf Grund meiner eigenen sehr ausgedehnten Beobachtungen bin ich nun in der Lage zeigen zu können, dass eine Vermittelung zwischen diesen beiden entgegengesetzten Befunden möglich ist.

1) *La Cytodiérèse* I, p. 12.

2) Ebendasselbst p. 14.

3) *Die Veränderung der Geschlechtsprodukte etc.*, p. 170.

Bei aufmerksamem Zusehen beobachtet man nämlich die Thatsache, dass die ursprünglichen beiden Chromatingruppen zweifellos aus je vier kugeligen Gebilden zusammengesetzt sind. Durch das Wälzen der Eier mittels Deckglasverschiebung überzeugt man sich hiervon. Es tritt aber sehr bald in manchen Eiern eine eigenthümliche Vermehrung der Kügelchen ein, insofern jedes derselben sich ein- oder mehrmals theilt, und so (unter Erscheinungen, die man mit dem Sprossungsprocess der Mikrokokken vergleichen könnte) zu einem verlängerten, stäbchenartigen Gebilde wird. Die betreffenden Chromatingruppen bestehen dann nicht mehr, wie früher, aus je vier einzelnen Kugeln, sondern aus je vier Kugelreihen, deren einzelne Elemente zum Theil mit einander verschmolzen sind. In guten Präparaten machen die so entstandenen Stäbchen daher den Eindruck, als seien sie eingekerbt. Im optischen Querschnitt gesehen präsentiren sie sich aber nach wie vor als „globules“.

Ist das Keimkörperchen in die eben beschriebenen beiden Substanzhäufchen zerfallen, so treten auch Veränderungen am Keimbläschen selbst ein, welche zunächst darin bestehen, dass dasselbe ein geschrumpftes Aussehen bekommt. Dies habe ich in e (Fig. 2) veranschaulicht. Aber das ist nur der Anfang zu einer vollständigen Auflösung dieser zerknitterten Membran in zahllose feine Fäden (f in Fig. 2), welche in der Folge das Material für die achromatischen Spindeln des ersten und zweiten Richtungskörpers liefern. Die Anordnung dieser Fäden in Bezug auf die beiden Häufchen der Chromatinstäbchen habe ich in Fig 3 dargestellt. Es sind von vornherein gleich zwei deutlich von einander gesonderte Spindelfiguren angelegt, so dass Carnoy Recht hat, wenn er bei Schilderung der Richtungskörper von einem fuseau dimidié, einer halbirten Spindel, spricht.

Wir werden im Verlaufe unserer Beschäftigung mit dem Ascaris-Ei nicht bloss diesen, sondern einen durchgehenden morphologischen Dualismus in den Lebenserscheinungen zu constatiren haben, der sich nicht bloss in der Richtungskörperbildung, sondern auch im Befruchtungsacte und beim Beginn des Furchungsprocesses kundgiebt. Bisher hat Niemand dieser Erscheinung die ihr gebührende Beachtung geschenkt und deshalb ist die merkwürdige Thatsache zu verzeichnen: dass man bisher ganz allgemein die mitotische Theilung der ersten Furchungskugel bei *A. megalocephala* für den Befruchtungsact gehalten hat, während die eigent-

liche Art und Weise, in welcher die Geschlechtsproducte mit einander verschmelzen, unbekannt geblieben ist.

Der *germinative Dualismus* des *Ascaris*-Eies (so will ich das vorhin gekennzeichnete Verhalten des Keimkörperchen und seiner Derivate benennen) ist eine der auffälligsten Erscheinungen auf dem Gebiete biologischer Erfahrung. Die frühe Spaltung einer kleinen linsenförmigen Anhäufung von Chromatinsubstanz in zweigetrennte Hälften giebt Anlass zur Bildung zweier separater Richtungsspindeln, deren jede die gleiche Anzahl von Chromatinstäbchen enthält. Es erfolgt weiterhin die Ausstossung des ersten und zweiten Richtungskörpers und selbst in diesen Auswürflingen macht sich der Dualismus noch geltend, insofern sich dieselben häufig in der Mitte einschnüren und in zwei Theile zu zerfallen streben. Diesen Vorspielen entsprechend findet nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers auch eine Doppelbefruchtung statt, indem sich je eine von den im Ei zurückbleibenden Chromatinportionen (weiblicher Provenienz) sofort mit dem Chromatin des Samenkörperchens verbindet, welches sich inzwischen ebenfalls halbt hat. Die Verschmelzung zwischen diesen Elementen erfolgt, wie wir sehen werden, in der Nähe des Richtungspoles. Hierauf bilden sich naturgemäss zwei Furchungskerne, die aber functionell nur die Bedeutung eines einzigen haben, insofern jeder von ihnen bei Beginn der Segmentation je zwei chromatische Fadenschlingen für den einheitlichen Mutterstern der ersten Furchungskugel liefert. Diese beiden Furchungskerne hat man in vollständiger Verkennung ihrer wahren Natur bisher für Pronuclei gehalten und indenselben einen geschlechtlichen Gegensatz erblickt.

Eine solche Ansicht ist aber, wie ich im 5. Abschnitt eingehend darlegen werde, durch die Thatsachen nicht gerechtfertigt. Vielmehr erklärt sich die Anwesenheit jener beiden Kerne im legerreifen Ei von *Ascaris* (und in demjenigen anderer Nematoden) durch die eigenthümliche Erscheinung, welche ich *germinativen Dualismus* nenne. Ob diese Erscheinung im Thierreiche isolirt dasteht und sich nur bei den Nematoden findet, kann ich auf Grund meiner bisherigen Studien nicht beurtheilen, weil dieselben keine genügend grosse Anzahl verschiedener Objecte umfassen. Ebensowenig oder noch viel weniger, vermag ich vor der Hand zu sagen, worin dieser Keimdualismus seine erste Begründung hat. Man müsste die Ovognese viel aufmerksamer und viel weiter zurückverfolgen, als dies bisher mit

den neueren Hilfsmitteln bei *Ascaris* geschehen ist, um sich über jene frappante Erscheinung eine Ansicht zu bilden. Man könnte nach dieser Richtung hin eine ganze Reihe von interessanten Untersuchungen anstellen und es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben zu wichtigen Ergebnissen führen würden. Ich konstatire hier zunächst nur die Thatsache des germinativen Dualismus als solche, und verwerthe sie zur Erklärung von anderen Erscheinungen am *Ascaris*-Ei, welche bisher nicht richtig gedeutet worden sind.

Den im Keimbläschen enthaltenen kleinen Körper habe ich im Vorstehenden wiederholt einen „Nucleolus“ genannt. Diese Bezeichnung ist aber schwerlich zutreffend. Denn besonders darauf gerichtete Forschungen¹⁾ haben erwiesen, dass zwischen den Gebilden, welche man gewöhnlich als Nucleolen bezeichnet und den Körnern, aus denen die färbbaren Gerüstfäden ruhender Kerne bestehen, eine chemische Verschiedenheit obwaltet. Diese kommt auch (zum Theil wenigstens) schon dadurch zum Ausdruck, dass Essigkarmin und andere angesäuerte Farbstofflösungen die Nucleolen nur schwach tingiren, während sie die Kernfäden sehr intensiv färben. Schon aus diesem Grunde ist es nicht angänglich, das stark färbbare Keimkörperchen des *Ascaris*-Eies als einen Nucleolus zu betrachten, obgleich es äusserlich viel Aehnlichkeit mit einem solchen besitzt. Dazu tritt noch die weitere Erwägung, dass eben jenes Körperchen alle geformte Chromatinsubstanz, welche der Eikern enthält, in sich begreift, so dass wir es mit dem ganzen färbbaren Fadengerüst eines gewöhnlichen ruhenden Kernes (incl. den sogenannten Nucleolen) in Parallele zu stellen haben. Wie aus dem chromatischen Fadennetz eines solchen Kernes zur Zeit der Karyokinese das Material zur Bildung der Theilungsfigur hervorgeht, so nimmt aus dem Keimkörperchen des *Ascaris*-Eies (nach seiner Umwandlung und späteren Verschmelzung mit der entsprechenden Substanzportion des Samenelements) alle chromatische Substanz ihren Ursprung, welche durch den Mutterstern der ersten Furchungskugel repräsentirt wird.

Das Keimkörperchen ist also eine Bildung *sui generis* und es wird sich demgemäss empfehlen, ihm eine Bezeichnung beizulegen, die das zum Ausdruck bringt, was wir als seine wesentliche

1) Vergl. E. Zacharias: Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung, 1885. Nr. 17, 18 und 19.

Function erkannt haben. Ich mache den Vorschlag, es Mitoblast zu nennen. Dem entsprechenden färbbaren Körperchen des Spermatozoons gebe ich denselben Namen, und spreche also fernerhin von einem männlichen und einem weiblichen Mitoblasten oder Fadenbildner.

Flemming hat bereits wiederholt hervorgehoben, dass es angezeigt sei, unsere Aufmerksamkeit auf die morphologischen Differenzirungen des Eies selbst zu richten, wenn wir in der Embryologie und Vererbungslehre gründlich weiter kommen wollen¹⁾. Die Sexualprodukte sind, wenn sie auch unter den allgemeinen Begriff der Zelle fallen, stark differenzirte Gebilde und ich halte es für sehr förderlich, wenn wir — Flemming's Mahnung beherzigend — das, worin sie sich in ihrem Bau von den Gewebszellen unterscheiden, auch in einer Bezeichnung fixiren.

Bisher ist nur von den frühesten Stadien des Ascaris-Eies in diesem Kapitel die Rede gewesen und es wird auch angebracht sein, die verschiedenen äusserlichen Veränderungen, welche dasselbe bei fortschreitender Reife erfährt, im Zusammenhange mit den inneren Vorgängen zu besprechen, welche damit Hand in Hand gehen. Letztere werden Gegenstand der beiden folgenden Abschnitte sein. Wir betrachten nun zuvörderst den Bau der Samenelemente des Pferdespulwurms.

In Fig. 4 ist ein Spermatozoon von *A. megalocephala* abgebildet, wie es im Vas deferens des Männchens zu Tausenden angetroffen wird. Als solche Kügelchen gelangen die befruchtenden Elemente in den Uterus des Weibchens und machen hier eine Reihe von Umwandlungen durch, bei deren Abschluss sie verschiedenartige Gestalten annehmen, welche sich jedoch auf einen und denselben Typus zurückführen lassen. Ich habe in Fig. 5 (a, b, c, d) die am häufigsten vorkommenden Formen dargestellt. Prof. v. Beneden giebt auf Tafel XI seines Werkes 29 verschiedene Ansichten von Samenkörpern, wie sie sämmtlich im Geschlechtsschlauch eines und desselben Weibchens gefunden werden können.

Man unterscheidet an jedem copulationsreifen Ascaris-Spermatozoon einen amöboiden und einen unbeweglichen Theil. Der erstere wurde von den älteren Autoren „das flockige Ende“ genannt, weil es unbestimmte Contouren zeigt. Mit diesem Theile

1) W. Flemming, Zellsubstanz, Kern u. Zelltheilung, 1882. p. 69—71.

kriechen die Samenkörperchen nach Art der Amöben im Uterus vorwärts und gelangen schliesslich bis in den unteren Abschnitt des Ovariums, wo die Copulation mit den Eiern stattfindet. Das amöboide Verhalten der Nematodenspermatozoen ist von A. Schneider zuerst entdeckt worden. Das Zellprotoplasma der Ascaris-Samenkörper zeigt zahlreiche glänzende Körnchen im Innern, welche radiär angeordnet sind, wenn man das färbbare Körperchen, den Mitoblasten, als den Mittelpunkt des ganzen Gebildes betrachtet.

Der unbewegliche Theil des Spermatozoons hat die Gestalt eines Füllhorns oder einer spitz zulaufenden Mütze. Seiner Natur nach stellt er ein membranöses Gehäuse dar, welches nach unten zu vollständig offen ist. Das Innere desselben ist vollkommen von der amöboiden Substanz ausgefüllt, insoweit deren Stelle nicht von einem stark glänzenden Körper eingenommen wird, der die Form einer Keule, Glocke, Spitzkugel oder diejenige eines eingekerbten Stabes hat. Man wird dieses Gebilde leicht in Fig. 5 erkennen. Prof. v. Beneden nennt es *corps refringent*, womit nichts über die histologische Dignität dieses Zellbestandtheiles ausgesagt wird. Nussbaum bezeichnet denselben Körper als „Kopfkappe“. Mir will aber dieser Ausdruck nicht recht passend erscheinen, weil gerade derjenige Theil des Spermatozoons, welcher die Nussbaum'sche Kappe enthält, der ist, den man in Analogie mit den Bauverhältnissen der Samenkörper von höheren Thieren als „Schwanz“ bezeichnen müsste. Auch erfolgen, wie Schneider gezeigt hat, die Bewegungen der Nematodenspermatozoen in der Weise, dass der füllhornförmige Theil nachgeschleppt wird. Indessen liegt nichts am Namen, und wenn wir uns verstehen, so ist es irrelevant, ob wir „Schwanzkappe“ oder „glänzender Körper“ sagen.

Wichtiger ist Folgendes. v. Beneden nennt das chromatische Körperchen des Ascaris-Spermatozoons einen „Kern“, bezeichnet es aber auffallender Weise als *noyau chromatique*, womit er, wie mich dünkt, andeuten will: dass es ein Kern ganz besonderer Art sei. Denn wozu sonst das beigefügte Epitheton?

Ich möchte meinerseits auf Grund sehr genauer Untersuchungen (die ich nicht bloss an den Samenkörpern von *A. megalocephala*, sondern auch an denen von *A. suilla* angestellt habe) Anstand nehmen, jenes färbbare Körperchen einen Kern zu nennen. Das einzige Nucleusartige, was dem *noyau chromatique* anhaftet, ist seine centrale Lage in der Zellsubstanz. Im Uebrigen kann man

weder Spuren einer Membran noch die Anwesenheit von Gerüstfäden konstatiren. Es nützt dem gegenüber nichts, wenn man — um den Schematismus der Zelle in Anwendung zu bringen — von einem „compacten“, einem „verdichteten“ Kerne spricht und damit die Eigenthümlichkeit des hier vorliegenden Gebildes, anderen Kernen gegenüber, hervorheben will.

Um den Kernbegriff zu retten, müsste man wenigstens die das färbbare Körperchen umgebende Masse perinucléaire (v. Benedens) als ein Analogon der Kernmembran auffassen — aber das wäre kein dauernder Gewinn. Es bleibt nichts übrig, als anzuerkennen, dass wir es in diesem noyau chromatique mit dem Aequivalent des weiblichen Mitoblasten zu thun haben, mit jenem homogenen linsenförmigen Gebilde, welches im Keimbläschen alle chromatische Substanz darstellt.

Will man sich dazu verstehen, in der nämlichen Weise wie man von nackten, hüllenlosen Zellen spricht, auch von nackten Kernen zu reden, so erkläre ich mich hiermit einverstanden. Aber dann wird es immerhin gut sein, wenn man solche Kerne zum Unterschiede von anderen deutlich bezeichnet und dies geschieht, indem man sie Fadenbildner nennt. In der That stellen sie ein concentrirtes Fadengerüst dar, welches sich entfaltet und ausbildet, sobald die Bedingungen dazu gegeben sind.

Dass die farblose Grundsubstanz der Kerne unter Umständen vollständig zu schwinden vermag, wird auch durch das Studium der Spermatogenese bei den Turbellarien sichergestellt¹⁾. Die sogenannte „Mittelrippe“ des fertigen Spermatozoons besteht bei diesen niederen Würmern lediglich aus feinpunktirter Chromatinsubstanz. Von einem eigentlichen Kern oder von einer Membran, welche die Mittelrippe umkleidete, ist hier nicht die Rede. Man kann sich sehr bequem bei Mesost. Ehrenbergii von dieser That-
sache überzeugen.

Als ich im Sommer 1884 die Spermatozoen des Polyphemus pediculus in Bezug auf ihr amöboides Bewegungsvermögen studirte, bemerkte ich gleichfalls, dass die chromatische Substanz in den Samenelementen dieser Cladocere nicht in typischer Kernform, sondern in Streifen und Körnerhäufchen angeordnet sei. Ich ge-

1) Vergl. L. v. Graff, Turbellarien-Monographie, 1882. p. 158 u. 159.

statte mir auf die Abbildungen zu verweisen, die ich damals angefertigt habe¹⁾).

Für Wirbelthiere besitzen wir bekanntlich von Flemming den Nachweis, dass bei *Salamandra* der Spermatozoenkopf „fast ganz aus verdichteter chromatischer Substanz“ besteht²⁾, an welchen Befund der Kieler Anatom die Bemerkung knüpft: „es werde wohl schwerlich Jemand glauben, dass nicht ein gleichartiges Verhalten durch das ganze Thierreich gehe“. Es unterliegt nach alledem keinem Zweifel, dass die sonst bekannten Thatfachen meiner Auffassung des sogenannten „Kerns“ der Samenzelle (als eines lediglich aus Chromatin bestehenden Gebildes) das Wort reden. Ich beziehe indessen meine Darlegung zunächst nur auf die Verhältnisse am Samenkörperchen des Pferdespulwurms, weil ich dieses Object am eingehendsten untersucht habe.

Man könnte nun in Auknüpfung an das Vorstehende die Frage aufwerfen, ob die Spermatozoen unter solchen Umständen noch als echte Zellen anzusehen sind, oder nicht. Jedenfalls sind sie Producte unzweifelhafter Zellen, der Spermatogonien, und wenn wir es, wie schon oben angedeutet, nicht für wesentlich halten, dass der Zellkern eine Membran besitzen muss, so steht einer Subsumtion der Samenkörper unter den allgemeinen Zellbegriff nichts im Wege.

Anders verhält es sich, nach meiner Ansicht, mit der Behauptung M. Nussbaum's, dass Samen und Ei „homologe Zellen“ seien³⁾. Dieser Meinung kann ich mich nicht anschliessen. Denn soll die Homologie — wie es Nussbaum anzunehmen scheint — darin bestehen, dass die beiden Zeugungselemente nur histologische Variationen einer und derselben Grundform sind, so sehe ich nicht recht ein, worin sich in diesem Punkte die Geschlechtszellen von den somatischen Zellen unterscheiden. So aufgefasst, würden überhaupt alle aus einem und demselben Keimblatt hervorgehende Zellenarten einander homolog sein müssen: denn sie

1) Ueber die amöboiden Bewegungen der Spermatozoen von *Polyp. pediculus*. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 41, Taf. XVI, 1884.

2) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. Theil II. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 20, 1882, p. 34.

3) M. Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. 1884, p. 184.

haben offenbar eine gemeinsame Grundlage, aus der sie durch Differenzirung ihren Ursprung nehmen. Es wären hiernach die Zellen des Nerven- und Gangliengewebes denen des Schmelzgewebes homolog zu setzen; ja man könnte sogar nicht umhin, die Homologie bis auf das Epithel des Gehörlabyrinths zu erstrecken, denn diese Gewebsspecies gehen sämmtlich aus dem äussern Keimblatte hervor. Aber in diesem weitern Sinne wird kein Histolog dem Begriffe der Homologie Geltung eingeräumt wissen wollen. In dem Sinne, wie im vorliegenden Falle die Bezeichnung „homolog“ von Prof. Nussbaum angewendet wird, sind schliesslich auch alle Zellen eines und desselben Organismus homolog, insofern sie aus der ersten Furchungskugel durch Differenzirung hervorgehen.

Aber die Abkunft von einer morphologisch-identischen Grundlage ist — meine ich — allein nicht geeignet, eine Homologie zu begründen. In der vergleichenden Anatomie der Organe ist es klar, was wir mit diesem Begriffe zum Ausdrucke bringen wollen. Wenn sich dieselben Bestandtheile in verschiedenen Organen wiederfinden, und zwar so, dass sie in Bezug auf einander die gleichen Lageverhältnisse darbieten, da sprechen wir von homologen Organen in den zum Vergleich kommenden Thiergruppen. Wir schliessen mit Recht aus der Thatsache, dass solche Homologien vorhanden sind, auf die Abstammung der betreffenden Organismen von einem gemeinsamen Urerzeuger zurück, weil wir uns eine derartige Uebereinstimmung nicht anders als durch Vererbung zu erklären vermögen. Homologe Organe in verschiedenen Gruppen gestatten also den Rückschluss auf einheitliche Descendenz. Keineswegs ist aber das umgekehrte Schlussverfahren gestattet, um aus gemeinsamer Herkunft das Vorhandensein von Homologie zu erweisen. Aus diesem Grunde fühle ich mich abgeneigt, die Geschlechtselemente als homologe Zellen zu betrachten; und das um so mehr, als es mir unmöglich ist, Uebereinstimmungen solcher Art, wie sie etwa ein Arm und ein Vogelflügel darbieten, an jenen histologischen Gebilden zu entdecken.

Die Spermatozoen sind bei allen Thieren das Product einer viel grösseren Anzahl von Theilungen des ursprünglichen Zellenmaterials, als die Eier, und schon desshalb ist anzunehmen, dass ihr Protoplasma sowohl wie ihre Kernsubstanz eine ganz andere Molecularstructur besitzen, als sie den entsprechenden Ei-

bestandtheilen zukommt. Auch diese Erwägung verhindert mich, die Nussbaum'sche Ansicht von der Homologie der Geschlechtszellen zu der meinigen zu machen.

Ei und Samenkörper sind allerdings wirkliche Zellen, wie wir seit den epochemachenden Forschungen von la Valette St. George wissen, aber sie sind ganz verschiedenen physiologischen Functionen angepasst, sodass sie im copulationsreifen Zustande eine ebenso grosse morphologische Verschiedenheit darbieten, wie zwei somatische Zellen aus differenten Geweben. Darin freilich unterscheiden sie sich von den Gewebszellen, dass sie nicht indifferent wie diese sich einander gegenüberstehen, sondern dass sie eine ausgesprochene physiologische Affinität (wenn ich den Ausdruck gebrauchen darf) besitzen, die sie zur Copulation treibt. Zum Unterschiede von anderen histologischen Elementen könnte man sie dieser Eigenschaft wegen complementäre Zellen nennen, womit klar zum Ausdrucke gebracht würde, dass sie, trotz ihrer morphologischen Verschiedenheit, speciell auf einander angewiesen sind, um ihren beiderseitigen physiologischen Zweck zu erfüllen.

Ein Blick in das Reich der Protozoen belehrt uns darüber, dass die in Copulation tretenden Fortpflanzungszellen gar nicht morphologisch differenzirt zu sein brauchen, um ihrer Aufgabe genügen zu können. Dies liefert uns weiter den Beweis dafür, dass das, was wir mit dem Mikroskop an Uebereinstimmungen oder Verschiedenheiten bei den copulirenden Zeugungselementen nachweisen, ihre wesentliche Function nicht beeinflusst. Eine Homologie der Geschlechtsproducte, wenn sie sich begründen liesse, würde also keineswegs geeignet sein, die eigentliche Natur des Befruchtungsactes in ein helleres Licht zu rücken.

Orientiren wir uns an einem concreten Beispiel. Kein Object eignet sich zur Demonstration der hier in Betracht kommenden Dinge besser, als *Stephanosphaera pluvialis* Cohn, ein Repräsentant der coloniebildenden Flagellaten, welcher sich nach heftigen Regengüssen in ausgehöhlten Steinplatten, Felsblöcken u. dergl. vorzufinden pflegt.

Die männlichen und weiblichen Gameten (Mikrogonidien) gehen hier aus den Primordialzellen der Mutterkugel hervor, und haben somit einen morphologisch-identischen Ursprung. Gewöhnlich bilden sich alle Zellen einer und derselben Colonie zu Ga-

meten aus. Letztere sind spindelförmig und am Vorderende mit zwei Cilien versehen. Sie liegen, bevor sie zur Vollziehung des Befruchtungsactes ausschwärmen, in Haufen oder Bündeln beisammen, und erinnern durch diese Anordnung lebhaft an die Spermatozoenbündel vieler Metazoen. Nach Erreichung der vollständigen Copulationsreife wimmeln jene Gebilde stürmisch durcheinander und jedes sucht sich einen Partner aus, mit dem es sich verbindet. Die Verschmelzung erfolgt zuerst am Vorderende, und erstreckt sich nach und nach weiter, bis eine vollständige Vereinigung der beiden Paarlinge zu constatiren ist. Eine eingehende Beobachtung dieses interessanten Actes an den Gameten der *Stephanosphaera* verdanken wir Prof. Georg Hieronymus (Breslau). Er hat darüber ausführlich in Cohn's „Beiträgen zur Biologie der Pflanzen“ (1885) berichtet. Denselben Forscher gelang es auch nachzuweisen, dass es immer die Gameten aus verschiedenen Primordialzellen sind, welche mit einander copuliren. Hierdurch sind wir zu der Annahme berechtigt, dass eine Differenzirung besonderer Art in den Derivaten mancher Primordialzellen eintritt, und dass der Copulationsact, den wir die Gameten der *Stephanosphaera* vollziehen sehen, die Bedeutung des Zusammentritts von Samen und Ei hat. Aber eine morphologische Verschiedenheit ist an den copulirenden Mikrogonidien nicht vorzufinden; dieselben gleichen sich vielmehr in jedem Punkte vollständig. Ihre Differenz kann somit nur eine solche in physiologischer oder chemischer Hinsicht sein. Hieronymus nennt sie „geschlechtlich polarisirt“; dies ist aber ein Ausdruck, der zu Missverständnissen Anlass geben kann. Wenden wir uns jetzt zu *Pandorina*, einer andern koloniebildenden Flagellaten-Gattung, so sehen wir, dass die Zahl der Zelltheilungen, welche der einen Gruppe von Gameten ihren Ursprung giebt, geringer ist, so dass dieselben schliesslich eine beträchtlichere Grösse besitzen, als die anderen. Wir sind also bereits bei den Protozoen in der Lage zu zeigen, dass in der Geschichte der Organismenwelt schon sehr frühe die Tendenz zu Tage tritt, die Fortpflanzungszellen morphologisch zu differenziren und ihren weitem Entwicklungsgang in verschiedener Weise zu beeinflussen. Hierdurch wird die Ansicht, dass wir es in den Zeugungselementen der höhern Thiere (Metazoen) schliesslich mit ausserordentlich differenten und physiologisch ganz ungleichwerthigen Gebilden zu thun haben, stark gestützt — falls

dieselbe durch die früher angeführten Argumente noch nicht hinlänglich begründet erscheinen sollte.

Auf Grund ganz anderer Erwägungen ist auch N. Pringsheim¹⁾, wie man weiss, zu der Ueberzeugung gekommen, dass es ungleichartige histologische Bildungen seien, welche sich in Zeugungsacte vereinigen. Er sagt in Betreff der Geschlechtsproducte wörtlich: „Sie sind unbeschadet ihres histologischen Characters als Zellen oder Zellbestandtheile und unbeschadet ihrer Entstehung dennoch specifisch differenzirte Bildungsproducte der Sexualzellen, und als solche unter sich zugleich äusserst verschiedene Dinge“²⁾. Und am Schlusse der nämlichen Abhandlung fasst derselbe Forscher seine Ansicht nochmals in den Satz zusammen: „So lange man noch genöthigt ist, den Sexualvorgang als einen Vorgang sui generis, verschieden von Ernährung und Wachsthum aufzufassen, so lange wird man seine morphologische Manifestation auch nicht in der Verbindung gleichwerthiger Elemente, aus denen kaum etwas specifisch Neues hervorgehen kann, suchen können.“

So viel durch mikroskopische Beobachtung festgestellt werden kann, zeigt die Substanz des reifen Eies bei *A. megalcephala* eine ganz andere Structur als der protoplasmatische Theil der copulationsfähigen Samenzelle. Auch sind die häutigen Abscheidungsproducte, welche als Hüllen bei beiden Geschlechtsproducten desselben Rundwurms vorhanden sind, total von einander verschieden. Nicht minder different ist der Kern der Eizelle von dem des amöboiden Spermatozoons. Wie erinnernlich sein wird, entspricht der ganze Kern der Samenzelle dem rundlichen Chromatingebilde, welches im Eikern das concentrirte Fadengerüst darstellt, und für das ich die Bezeichnung „Mitoblast“ in Vorschlag gebracht habe. Beide Zeugungselemente sind also zu der Zeit, wo sie in Copulation treten, sehr differente Bildungen und keinesfalls einander homolog im gewöhnlichen Verstande dieses Wortes. Dieser Befund schliesst aber nicht aus, dass nach dem Copulationsacte Theile des Eies einer Veränderung unterliegen,

1) Neue Beobachtungen über den Befruchtungsact der Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*. Sitzungsber. der königl. preuss. Akademie der Wiss. 1882, p. 539 u. ff.

2) l. c. p. 540.

wodurch dieselben entsprechenden Theilen der Samenkörper morphologisch gleichwerthig werden, so dass — trotz der ursprünglichen morphologischen Verschiedenheit beider Sexualzellen — doch schliesslich gleichartige Elemente beim Befruchtungsvorgange zur Verschmelzung gelangen. Wir werden sehen, dass dieser Fall wirklich eintritt, und dass die miteinander verschmelzenden Derivate der Geschlechtsproducte nicht mehr in dem Sinne, wie diese letzteren selbst, different genannt werden können.

Die Verschiedenartigkeit von Samen und Ei dient nur dazu, diese beiden complementären Zellen (behufs Ausführung der Copulation) zusammenzubringen. Dabei fällt dem Spermatozoon die Aufgabe zu, die weibliche Sexualzelle aufzusuchen, während diese letztere wieder dazu organisirt ist, plastisches Material in sich aufzuspeichern, aus welchem der Leib des Embryo aufgebaut werden kann. Im Ei findet nachweisbar ein weit regerer Stoffwechsel statt, als im Samenkörperchen. Assimilation und Ausscheidung sind dort im flottesten Gange, wie die Grössenzunahme des Eies während der Reifeperiode beweist. Das Ei ist späterhin nicht bloss activer Theilnehmer am Befruchtungsvorgange, sondern auch das Behältniss, in welchem sich derselbe vollzieht. Es ist ferner der Schauplatz der ganzen embryonalen Entwicklung, oder richtiger gesagt: der Nährboden für dieselbe, woraus begreiflich wird, dass es von Anfang an für alle diese Vorrichtungen specifisch vorgebildet sein muss. Ich betone das zum Schluss dieses Capitels nochmals ausdrücklich, um die Ansicht, dass Samen und Ei ganz differente histologische Bildungen sind, als die den Thatsachen entsprechendere erscheinen zu lassen.

III. Die Copulation der Sexualzellen.

Dieser Vorgang ist von v. Beneden mit sehr grosser Ausführlichkeit geschildert worden (vgl. *Recherches*, S. 138—185) und ich kann im Allgemeinen die Beobachtungen des genannten Forschers bestätigen. Im Besonderen aber habe ich über abweichende Befunde zu berichten. Dies gilt hauptsächlich von der Art und Weise, wie das Spermatozoon in das Ei eindringt. In Betreff dieses Punktes finde ich weder die Beschreibung, welche Prof. v. Beneden davon giebt, bestätigt — noch auch seine Abbildungen auf den Tafeln XI und XII der *Recherches*.

Es ist bekannt, dass der Lütticher Forscher der Ansicht huldigt, das Spermatozoon dringe an einer bestimmten Stelle in das *Ascaris*-Ei ein. Dieser Copulationspol (pôle d'imprégnation) soll einem der beiden Endpunkte der Ei-Axe entsprechen und eine wahre Mikropyle darstellen, insofern die Dotterhaut daselbst unterbrochen wäre und das Eiprotoplasma nackt hervorträte. An keiner anderen Stelle (vgl. *Recherches*, S. 149) soll ein Spermatozoon in das Ei eindringen können, als lediglich an dieser.

Dem gegenüber constatiere ich, dass ich eine derartige Mikropyle nicht habe finden können, wenn ich (durch vorsichtige Präparation der leicht verletzbaren jungen Eier) jede Möglichkeit einer Quetschung durch Deckglasdruck ausschloss. Es kann freilich vorkommen, dass an stark gedrückten Eiern das Protoplasma an einem der Eipole etwas hervorquillt, und dann entsteht ein Gebilde genau von der Art, wie v. Beneden es unter dem Namen *éminence de fixation* beschreibt.

Es ist selbstverständlich, dass ich diesen abweichenden Befund nur registriere, weil es mir absolut unmöglich gewesen ist, einen vorgebildeten Imprägnationspol aufzufinden. Einem Forscher von der Bedeutung v. Beneden's widerspreche ich nur auf Grund von sehr sorgfältigen Untersuchungen. Wochenlang habe ich mich mit der einen Frage befasst, ob eine solche Discontinuität in der Dottermembran vorhanden sei oder nicht. Schliesslich habe ich mich auf das Bestimmteste davon überzeugt, dass die Eisubstanz nirgends nackt hervortritt, um dem Spermatozoon als Anheftungspunkt zu dienen.

Wie aber dringt das Samenkörperchen in das Ei hinein, wenn letzteres allseitig von einer deutlich wahrnehmbaren, wenn auch zunächst noch ganz dünnen Membran umschlossen ist? Hierfür habe ich durch fortgesetzte Beobachtungen an gut fixirten und mit Essigkarmin gefärbten Präparaten folgende Erklärung gewonnen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass dem amöboiden Theile der *Ascaris*-Spermatozoen die Fähigkeit innewohnen muss, den Bezirk der Dotterhaut, auf dem es sich festsetzt, aufzulösen. Ja, der Act der Fixirung selbst scheint bereits auf den Beginn einer solchen Auflösung hinzuweisen. Man sieht oft deutlich, dass das Spermatozoon unter Aussendung von pseudopodienartigen Fortsätzen in den Dotter einsinkt (Fig. 6, Taf. VIII), und dann seine

vorherige Gestalt fast ganz genau wieder annimmt. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass es auf seinem weiteren Wege nach dem Mittelpunkte der Dotterkugel jener Pseudopodien nicht mehr bedarf, sondern dass es in mehr passiver Weise durch wiederholte Contractionen der Eizellsubstanz in das Centrum dieser letztern gelangt. Hier mag sogleich zur Erwähnung kommen, dass der Protoplasmakörper des Spermatozoons alsbald nach seinem Eindringen in das Ei tingirbar wird, was er so lange nicht ist, als das Spermatozoon sich noch ausserhalb des Eies befindet. Selbst bei mehrtägiger Einwirkung von concentrirtem Essigkarmin färbt sich der amöboide Theil des Samenkörperchens, wenn dieses uncopulirt bleibt, absolut nicht.

Werfen wir noch einen Blick auf das eben in's Ei eindringende *Ascaris*-Spermatozoon (vgl. Fig. 9, 10 und 11), so zeigt es sich, dass der Wiederverschluss der temporären Mikropyle genau in dem Maasse erfolgt, als sich die Copulation ihrer Beendigung nähert. Man sieht, dass die Oeffnung in der Dotterhaut (Fig. 11) bereits vollständig wieder verschwunden ist, wenn das füllhornartige Ende des Samenkörpers mit seiner letzten Spitze eben in's Eiprotoplasma unterzutauchen beginnt. Der Verschluss erfolgt höchstwahrscheinlich durch eine locale Regeneration (Neuproduction) von Dotterhaut an der betreffenden Copulationsstelle. Später ist nicht mehr die geringste Spur von einer vorhanden gewesenen Oeffnung wahrzunehmen.

Ich habe mir auch das Ei von *A. suilla* mit Bezug auf die Frage nach der Existenz eines specifischen Imprägnationspoles angesehen, konnte aber auch an diesem nahe verwandten Object nichts entdecken, was die Schilderungen Prof. v. Beneden's zu bestätigen geeignet wäre.

Ich kann daher auf Grund meiner Beobachtungen das Vorhandensein einer mikropylartigen Oeffnung im *Ascaris*-Ei nicht zugeben, sondern muss behaupten, dass das Spermatozoon als solches die Fähigkeit besitzt, durch die geschlossene Perivitellinmembran hindurch zu wandern. Und zwar in der Weise, dass es diese das Ei umgebende Haut in eigenthümlicher Weise erweicht und auflöst, um dann mit Hülfe pseudopodienartiger Fortsätze nach Art einer Amöbe so weit vorwärts zu kriechen, bis es in wirkliche Berührung mit dem Dotter gelangt. Diesem gegenüber beharrt es aber lange Zeit seine Selbstständigkeit. Es dauert sehr

lange, ehe das Protoplasma des Samenkörpers innerhalb des Eies unkenntlich wird. Zuerst wird vielmehr der glänzende Körper (k in Fig. 8) vom Dotter aufgelöst; diesem folgt die kappenartige Umbüllung (das füllhornförmige Gehäuse, g in Fig. 8) nach. Dann erst nimmt man wahr, dass sich die protoplasmatische Substanz des Spermatozoons inniger mit der Dottermasse des Eies vermischt. Der männliche Mitoblast (mm) nimmt aber an allen diesen Copulationserscheinungen keinen Theil. Er verändert auch seine rundliche Form zu dieser Zeit nicht im Geringsten, sondern hat genau noch das Aussehen eines ruhenden „noyau chromatique“.

Erst später, wenn die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers nahe bevorsteht, kommt Leben in den chromatischen Theil des Spermatozoons. Wir werden uns später eingehend mit den betreffenden Vorgängen beschäftigen.

Jetzt komme ich noch einmal auf die Thatsache zurück, dass die *Ascaris*-Spermatozoen die Fähigkeit besitzen, durch eine vollständig geschlossene Membran hindurch zu wandern. Diese Art der Copulation von Geschlechtsprodukten hat ihr Analogon in Pflanzenreiche, und es ist vollständig gerechtfertigt, in Anknüpfung an das vorstehend Berichtete, der Art und Weise zu gedenken, wie sich die Copulation bei gewissen Fadenpilzen vollzieht. Ich erinnere hauptsächlich an die Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia*, und verweise zugleich auf die sehr interessanten Beobachtungen, welche Pringsheim an diesen niederen Pflanzen angestellt hat¹⁾. Dort liegt der nämliche Fall vor, dass ein mit amöboider Bewegung ausgestattetes Plasmagebilde, welches die Function eines Samenkörpers ausübt, plasmodienartig die Membran des mit der Oosphäre copulirenden Befruchtungsschlauches durchdringt, so dass der Austritt dieser „Spermamöben“ am blindgeschlossenen Ende jenes Schlauches erfolgt. Diese Thatsache hat nichts Hypothetisches an sich, sondern sie lässt sich durch ganz unmittelbare Beobachtung verificiren. Aber auch sonst liegen noch verschiedene Erfahrungen über den Durchtritt protoplasmatischer Substanz durch geschlossene Zellwände vor. Pringsheim citirt in seiner Abhandlung eine Wahrnehmung von Cornu, der an *Nectria* constatirte, dass hier zum Zwecke der Sporenbildung das

1) N. Pringsheim, Neue Beobachtungen etc. Sitzungsber. d. Königl. Akademie der Wiss. in Berlin. 1882.

Protoplasma fünf Scheidewände passiren muss, ohne dass vorgebildete Wege (Canäle oder dergl.) dazu vorhanden wären.

Zu Anfang dieses Capitels ist erwähnt worden, dass es die Meinung Prof. v. Beneden's ist, das Eindringen des Spermatozoons erfolge an einem der beiden Endpunkte, durch welche die organische Axe des Eies bestimmt wird. Nussbaum¹⁾ spricht seinerseits die Vermuthung aus, dass es der dem Keimbläschen entgegengesetzte Pol sein möchte, der von Samenkörperchen „angebohrt“ wird. Die beiden genannten Forscher denken sich also die Möglichkeit (oder halten es vielmehr für sehr wahrscheinlich), dass dasjenige Ende des keulenförmigen Eies, welches ursprünglich mit der Rhachis in Verbindung stand, späterhin als Imprägnationspol fungirt.

An den Eiern von *A. megaloccephala*, die zur Zeit der Copulation die Form von rundlichen Ballen oder wirklichen Kugeln besitzen, ist es schwer die Richtung der organischen Axe zu ermitteln. Ich habe mir daher die entsprechenden Stadien der Copulation von *A. suilla* verschafft, um über die in Rede stehende Angelegenheit in's Klare zu kommen. Die Eier des letzterwähnten Rundwurmes sind ellipsoidisch gestaltet, und wenn ich auch zunächst nicht sagen kann, ob die beiden Pole des Ellipsoids genau je einem der Endpunkte der organischen Axe entsprechen, so stehen sie doch sicher in einer bestimmten geometrischen Beziehung zu dieser Axe. Denn schwerlich wird Jemand annehmen, dass die Verkürzung und Umformung der langgestreckten Eier, wenn sie sich von der Rhachis losgelöst haben, in jeder beliebigen Richtung erfolgen könne. Wäre nun Prof. v. Beneden's Ansicht richtig, so müsste ich bei meinen Beobachtungen der in Copulation begriffenen Eier von *A. suilla*, wenn auch keinen vorgebildeten Imprägnationspol, so doch wenigstens eine bevorzugte Stelle, an welcher sich die Spermatozoen angeheftet zeigten, haben ausfindig machen können. Aber dies ist nicht der Fall gewesen. Ich traf die männlichen Elemente ebenso oft an einem der Pole wie an einer der langen Seiten der Eier festsitzend (vergl. Fig. 12 und 13). Hieraus wird, meiner Ansicht nach, klar ersichtlich, dass keine feste Beziehung zwischen den Punkten, wo die Copulation

1) M. Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. p. 167.

des Samens mit dem Ei stattfindet, und der organischen Axe dieses letzteren zu constatiren ist.

Höchst merkwürdig ist es nun aber, dass in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur ein einziges Spermatozoon mit dem *Ascaris*-Ei in Copulation tritt. Ist keine vorgebildete Imprägnationsstelle vorhanden, so ist es ganz unerklärlich, warum immer nur ein einziges Samenkörperchen von den vielen Hunderten, welche das Ei im oberen Theile des Uterus umgeben, zur Anheftung gelangt. Allerdings geschieht es, aber dies ist ein relativ sehr seltenes Vorkommniß, dass sich mit einem und demselben Ei (Fig. 14 auf Taf. VIII) 2 oder 3 Samenkörperchen (jedes an einer anderen Stelle) copulirt zeigen. Es sind mir auch Eier zu Gesicht gekommen (von *A. megaloccephala*), in denen 6, 8, ja selbst 10 Spermatozoen enthalten waren. Diese Fälle sind aber äusserst selten, und höchst wahrscheinlich gelangen derartige Eier niemals zur Entwicklung. So viel ich mich erinnern kann, weisen dieselben auch sonst Anomalien im Gerüstwerke ihrer Zellsubstanz, in der Structur der Dotterhaut und auch Störungen in der Anordnung der Chromatinstäbchen der ersten Richtungsfigur auf. Es sind dies also jedenfalls kranke oder abortive Eier gewesen.

Wie man es sich (bei Nichtanwesenheit einer Mikropyle) begreiflich machen soll, dass die Copulation des Eies immer nur mit einem einzigen Spermatozoon vor sich geht, dazu geben die zu beobachtenden Thatsachen gar keinen Anhalt. Möglicher Weise spielt dabei die Zellsubstanz (der Dotter) eine active Rolle, aber so, dass keine bestimmte Stelle des Eies dabei in Frage kommt. Wir wissen, dass die protoplasmatische Eisubstanz im hohen Grade amöboid ist und dass so heftige Contractionsbewegungen in ihr stattfinden können, dass es aussieht, als würde sie von unsichtbaren Händen heftig durchgeknetet. Bei solchem Verhalten der copulationsreifen Eikörper kann es auch zur Hervorwölbung einer kleinen Protoplasmapartie kommen, zu einer analogen Bildung des „*cône d'attraction*“, dessen Auftreten Fol am Echinodermen-Ei beobachtete. Und ein solcher Attractionskegel, auch wenn er nur sehr klein und unscheinbar wäre, könnte leicht die Veranlassung dazu werden, dass sich das in der Nähe befindliche Samenkörperchen gerade dort und an keinem anderen Punkte der Eikugel anheftete. Dieser Modus des Conjugirens ist im hohen Grade wahrscheinlich, weil etwas dem Entsprechendes bei anderen

thierischen Eiern bereits mehrfach constatirt worden ist. Neuerdings hat Fr. Vejdovsky (Prag) dergleichen buckelartige Hervorwölbungen auch am Ei von *Rhynchelmis* (*Euaxes*) zur Zeit der Copulation entstehen sehen¹⁾. Eine directe Beobachtung über diesen Punkt würde bei *A. megaloccephala* freilich mit den grössten Schwierigkeiten verknüpft sein, da die zarten, leicht verletzbaren jungen Eier schwerlich auf dem Objectträger ihren Copulationstrieb bethätigen würden, wenn man sie auch noch so frisch dem mütterlichen Körper entnehmen wollte.

Nachdem das Spermatozoon in den Dotter des *Ascaris*-Eies eingedrungen ist, beginnt sich die Membran des letzteren zu verstärken, so dass sie schliesslich eine Maximaldicke von 0,0075 mm erlangt. Man bemerkt, dass sie aus concentrischen Schichten besteht und auf dem optischen Querschnitt im Uebrigen ein strukturloses Aussehen zeigt. Diese Umhüllung nennt man zum Unterschiede von der später sich bildenden zweiten Membran die erste Dotterhaut (*Première zone périvitelline*, v. Beneden). Als Folge des Copulationsactes sehen wir auch bei niederen Pflanzen eine ähnliche Membranbildung vor sich gehen. Ich erinnere daran, dass sich z. B. die befruchteten Eier (Zygoten) von *Vaucheria sessilis* alsbald mit einer Haut umgeben. An den Eiern von *Fucus* bemerkt man das gleiche Verhalten, und ebenso vermag man bei *Characeen* zu constatiren, dass das Ei nach der Befruchtung eine sehr starke Hülle ausscheidet.

Indessen kann man in Betreff des *Ascaris*-Eies nicht sagen, dass das Eindringen des Spermatozoons die einzige und unmittelbare Ursache für die Bildung der ersten Dotterhaut sei. Denn wir sehen, dass sich auch solche Eier mit einer Membran umgeben, welche unbefruchtet geblieben sind. Allerdings erreicht in diesem Falle die Dotterhaut niemals die oben angegebene Maximaldicke, sondern sie entwickelt sich nur schwach. Derartige Eier bieten auch noch andere Eigenthümlichkeiten dar, durch welche sie sofort auffällig werden. So ist das Gerüstwerk ihrer Zellsubstanz nicht feinfädig und in Form eines regelmässigen Maschennetzes angeordnet, sondern grobsträhnig und mit zahlreichen Körnern durch-

1) Fr. Vejdovsky: Die Embryonalentwicklung von *Rhynchelmis*. Vorläuf. Bemerkungen. Sitzungsber. der Königl. böhm. Ges. der Wiss. März 1886.

setzt, die den Einhalt stellenweise ganz verdunkeln. Auf allen Eiern aber, mögen sie befruchtet oder unbefruchtet sein, kommt eine äussere (dritte) Schicht zur Ablagerung, ein Chorion, dessen Material aus den papillenartig verlängerten Zellen des Uterusepithels secernirt wird. Im optischen Querschnitt entdeckt man an dieser äussersten Hüllschicht eine radiäre Streifung, so dass es aussieht, als stünden zahllose kurze Stäbchen senkrecht zur Peripherie des Eies und als sei die ganze Oberfläche des letzteren mit solchen Gebilden bedeckt. Bei Färbung der Eier mit Essigkarmin löst sich dieses Chorion vollständig auf, und es ist nur der scharfe Contour der ersten Perivitellinmembran an derartig behandelten Objecten zu äusserst wahrzunehmen.

Der histologische Bau des weiblichen Geschlechtsschlauches ist von Prof. v. Beneden sehr speciell beschrieben worden (vergl. *Recherches*, S. 13—45), so dass ich hier nicht weiter auf die bezüglichen Verhältnisse einzugehen brauche. Auf Taf. III der v. Beneden'schen Arbeit (Fig. 10, 15 und 16) ist auch das eigenthümliche papillenträgende Epithel des Oviducts und des Uterus, von dem oben bereits die Rede war, sehr naturgetreu dargestellt.

In der männlichen Geschlechtsröhre ist ebenfalls eine epitheliale Auskleidung vorhanden. In den oberen Partien erinnert dieselbe an die papillenträgenden Zellen des Uterus. Die innere Wandung des Vas deferens aber ist mit einem höchst merkwürdigen Zellenbelag ausgestattet, welcher anscheinend noch gar nicht näher untersucht worden ist. Querschnitte, auch wenn sie noch so fein hergestellt sind, bringen wenig Licht über diese Zellenart. Um sich einen Begriff davon zu machen, muss man sich Fig. 16 auf Taf. VIII betrachten. Diese Zeichnung ist nach einem Zupfpräparat hergestellt, welches vorher 24 Stunden mit Essigkarmin tingirt worden war. Bevor man aber die Färbung vornehmen kann, muss das herauspräparirte Vas deferens 1 Stunde lang in dieselbe Präparationsflüssigkeit gelegt werden, welche ich bei Härtung der karyokinetischen Kernstadien zur Anwendung bringe. Der Erfolg dieser Procedur ist ein ausgezeichneter.

An den isolirten Zellen, welche eine Grösse von meist 0,0110 bis 0,0120 mm besitzen, sieht man grosse ovale Kerne, deren Längendurchmesser 0,0030 mm ist. Der Leib dieser Zellen ist zitronenförmig und fast durchgängig zweigetheilt (Fig. 15). Jede der mit einander zusammenhängenden Hälften besitzt ihren Kern. In-

dessen kommen auch drei und viermal in dieser Weise getheilte Zellen der nämlichen Art vor. Ich stelle eine solche in Fig. 16 dar. Das Protoplasma dieser sich schön roth färbenden Epithelzellen hat ein exquisit streifiges Aussehen; man könnte es beinahe fibrillär nennen, so deutlich und von einander abgesetzt sind die einzelnen Linien der Streifung. Um den Kern herum entdeckt man zahlreiche Körnchen, die sich mit Essigkarmin ziemlich dunkel bräunen.

Das Merkwürdigste im Bau dieser Zellen ist nun aber der stark verlängerte Fortsatz, in den das zitzenartige obere Ende derselben ausläuft (Fig. 16, f). Zuweilen ist dieser Fortsatz auch noch dichotomisch getheilt (Fig. 15). Eine Messung ergab, dass die grössten dieser Ausläufer nahezu einen halben Millimeter lang sind. Dabei haben sie einen Dickendurchmesser von nur 0,0037 mm. Zu äusserst enden diejenigen, die man bei der Zerpupfung des Präparates vollständig unverletzt erhält, mit einer kolbenartigen Anschwellung, die ein vacuoläres Aussehen darbietet. Richtet man ein starkes Objectiv (Leitz Nr. 7 z. B. mit Ocular I) auf das Lumen dieser offenbar hohlen Fortsätze, so bemerkt man einen sich in Essigkarmin rosa färbenden Strang darin, der das in den beigegebenen Figuren skizzirte Aussehen zeigt. Meistentheils verläuft dieser Strang (st) geschlängelt, oft ist er aber auch in eigenthümlicher Weise schleifenförmig angeordnet (Fig. 15). Sein proximales Ende scheint sich im Protoplasmaleibe der Zelle zu verlieren. Wenn ich alle die Eindrücke resumire, welche ich bei wiederholter Untersuchung von diesem sich schlängelnden, äusserst dünnen Faden (denn ein solcher liegt vor) erhalten habe, — so kann ich nicht umhin, in demselben ein cilienartiges Gebilde zu erblicken. Am lebenden Ascarismännchen habe ich keine Beobachtungen angestellt, aber die Befunde, die ich an präparirtem Material zu Gesicht bekommen habe, sind so klar, dass kaum ein Zweifel über die histologische Natur jener Fäden bestehen kann. Bin ich mit meinen Beobachtungen im Rechte, so haben wir es im Epithel des Vas deferens der Ascarismännchen mit einem Excretionsapparat höchst eigenthümlicher Art zu thun, denn jede einzelne Zelle repräsentirt hier das Analogon eines jener complicirten (und aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangenen) Excretionscanäle, wie sie in der Klasse der Würmer in

so zahlreichen Modificationen (Stränge, Schleifen, Knäuel und Netze bildend) angetroffen werden.

Ich habe früher das Wassergefässsystem der Turbellarien eingehender studirt und mir insbesondere die Verhältnisse bei *Stenostoma leucops* und *Microstoma lineare* näher angesehen. Bei letztgenanntem Turbellarium habe ich überhaupt das Vorhandensein eines solchen Systems und dessen näheren Verlauf zuerst festgestellt¹⁾. Auf Grund meiner Beobachtungen an den genannten Strudelwürmern und mehrerer Räderthier-Spezies muss ich die histologische Uebereinstimmung jener Zellenausläufer mit zweifellosen Excretionscanälen als eine ganz in die Augen fallende bezeichnen. Schon damals überzeugte ich mich von der Thatsache, dass derartige Canäle häufig mit Gebilden, welche den Charakter einzelliger Drüsen tragen, in Verbindung treten und sah mich veranlasst, einer hierauf bezüglichen früheren Beobachtung von Leydig zuzustimmen, der bei *Tubifex rivulorum* ein solches Verhalten am Excretionsapparat mit gewohntem Scharfblick zuerst bemerkt hatte. Dazu stimmt nun das Aussehen der Epithelzellen des Vas deferens bei *Ascaris* trefflich, denn dieselben zeigen in der Form ihrer Kerne und in dem streifigen Wesen ihres Protoplasmaleibes eine solch' frappante Aehnlichkeit mit den Speicheldrüsen mancher Insectenlarven und den grossen Zellen der Malpighi'schen Gefässe, dass an ihrer Drüsennatur gar nicht mehr gezweifelt werden kann.

Ich bin etwas ausführlicher auf diese Thatsachen eingegangen, weil ich vermuthe, dass in Ermangelung einer genügend zarten Isolirungsmethode jener merkwürdige Zellenbelag im Genitalschlauch der *Ascaris* Männchen noch nicht specieller mikroskopisch untersucht worden ist.

In Fig. 17 gebe ich die Ansicht des Vas deferens eines Pferdespulwurmes. Bei grossen Männchen ist es halb so gross, als ich es hier gezeichnet habe. Die Stelle, wo sich die in Fig. 15 und 16 skizzirten Zellengebilde am Massenhaftesten vorfinden, ist durch Schraffirung besonders kenntlich gemacht.

1) O. Zacharias, Das Wassergefässsystem bei *Microstoma lineare*. Zoolog. Anzeiger, Nr. 196, 1885.

IV. Die Bildung und Ausstossung der beiden Richtungskörper.

Hierüber hat sich Prof. v. Beneden in seinem grossen Werke mit besonderer Ausführlichkeit verbreitet. Die bezüglichlichen Schilderungen erstrecken sich von S. 185 bis zu S. 273. Es ist bekannt, dass der Lütticher Forscher zu dem Endresultat gelangt ist, die Bildung der Richtungskörper biete so erhebliche Abweichungen von der gewöhnlichen Kerntheilung dar, dass man sie zum Unterschiede von letzterer als „Pseudokaryokinese“ bezeichnen müsse.

Bevor ich die Frage, ob die Thatsachen zu einer solchen Auffassung hinleiten, näher erwäge — will ich den Vorgang, um den es sich handelt, nach eigenen Beobachtungen beschreiben. Ich verweise dabei auf die Abbildungen (Fig. 1—12), welche ich auf Tafel IX dargestellt habe.

Man weiss, dass bei *Ascaris megalocephala* 2 solche Auswürflinge, welche man aus bekannten Gründen „Richtungskörper“ nennt, gebildet werden. Ich gedenke nicht mit der gleichen Umständlichkeit, wie dies Prof. v. Beneden gethan hat, auf alle Einzelheiten ihrer Bildung einzugehen, sondern möchte nur das, was dabei am auffälligsten ist, hervorheben.

Der 1. Richtungskörper. Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, dass sich die Membran des Keimbläschens in zarte Fäden auszieht, aus denen sich die nicht färbbare Doppelspindel, resp. die beiden Halbspindeln des ersten Richtungskörpers, schon zu der Zeit hervorbilden, da das Spermatozoon eben erst mit dem Ei in Copulation getreten ist. Dieses Stadium habe ich auf Taf. VIII in Fig. 6 zur Anschauung gebracht. Die chromatische Substanz des Keimbläschens (der weibliche Mitoblast) zeigt sich in zwei Häufchen getheilt und jedes derselben nimmt seinen Platz in einer der beiden Halbspindeln ein. Es wurde gleichfalls schon erwähnt, dass beide Häufchen zusammen aus 8 Kügelchen oder kurzen Stäbchen bestehen, die immer zu vierten gruppirt sind.

Die Figur des 1. Richtungskörpers erweist sich hiernach als ein Doppelgebilde, welches aus dem ursprünglich einheitlichen Keimbläschen und seinem chromatischen Körperchen hervorgegangen ist. Die beiden Halbspindeln können zu einander eine sehr verschiedene Lage einnehmen. Am häufigsten sind sie parallel ge-

stellt und völlig von einander getrennt. An den Polen findet sich stets eine Anhäufung von sehr feinen Körnchen. Die gewöhnlichste Form, in der diese Spindeln sich präsentiren, ist eine bandartig abgeflachte. Doch kommt auch eine Anordnung der achromatischen Fäden vor, welche der ganzen Figur (von den Polen her besehen) eine mehr tonnenförmige Gestalt verleiht. In diesem Falle nimmt man wahr, dass die beiden Spindeln an ihren Polen mit einander vereinigt sind. Dies ist z. B. auf Taf. IX, Fig. 1 die Art der Anordnung.

Sehr häufig sieht man auch, dass die beiden Spindelhälften eine convergirende Stellung zu einander einnehmen, so dass sie dann ein gemeinsames hinteres Polende besitzen, während die vorderen Enden divergiren. Dies ist der Fall in Fig. 2 auf Taf. IX. Diesen ganz speciellen Fall der Spindelstellung hat v. Beneden zum Range einer typischen Richtungsfigur erhoben und mit dem Namen Figure Ypsiliforme belegt, weil sie in der That die Form des Buchstabens Y nachahmt, wenn sich einige lose achromatische Fäden der beiden Halbspindeln über die Convergirungsstelle hinausziehen und so einen zarten Strang bilden. Prof. v. Beneden hat dieser Y-Figur eine Detailschilderung von 17 Druckseiten (S. 196—213 der *Recherches*) gewidmet. Ich glaube jedoch nicht, dass er einen Forscher, der sich selbst eingehend mit dem *Ascaris*-Ei beschäftigt hat, zu der Ueberzeugung bringen wird, es liege hier ein typischer Fall von achromatischer Spindelbildung vor. Auch die Abbildungen Prof. v. Beneden's (auf Taf. XIV und XV) scheinen mir nicht zu Gunsten seiner Ansicht zu sprechen.

Nussbaum¹⁾ und Carnoy²⁾ sind in Bezug auf die Figure Ypsiliforme ganz gleicher Ansicht mit mir, und die Einigkeit in diesem Punkte fällt um so schwerer in's Gewicht, als bei anderen Beobachtungsergebnissen, die an demselben Object gewonnen wurden, unsere Meinungen vielfach auseinander gehen,

In dem Maasse, wie das Spermatozoon sich der Mitte der Dotterkugel nähert, rückt die Spindelfigur des ersten Richtungskörpers nach der Peripherie derselben vor. Man vergleiche Fig. 6, 7 und 8 der VIII. Tafel. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen

1) Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. 1. Mittheil. Archiv f. mikrosk. Anat. 1886, p. 528.

2) *Cytodiérèse*. I, p. 28.

möchte ich die Behauptung aufstellen, dass der Punkt, nach welchem das Vorrücken der Richtungsspindeln erfolgt, etwas mehr als 120 Bogengrade von dem Orte entfernt ist, an welchem das Spermatozoon in die Eikugel eindrang. Ist die Spindelfigur mit ihren vorderen Polen an der innern Oberfläche der Dotterhaut angelangt, so verkürzen sich die achromatischen Fäden der distalen Spindelhälften (Fig. 3 und 4, Taf. IX) zuerst, und die der proximalen folgen diesem Beispiele. Hierauf bildet sich eine kleine Hervorwölbung in der Dotterhaut (Fig. 5) und aus jedem der beiden chromatischen Häufchen treten zwei Kügelchen in die Ausbuchtung hinein. Man muss Dutzende von Eiern, welche sich in diesem Stadium der Richtungskörperbildung befinden, ansehen: um sich den Modus zu rekonstruieren, nach welchem die Abschnürung erfolgt. Wenn man das Stadium, welches in Fig. 5 dargestellt ist, genau untersucht, so bemerkt man, dass die beiden Kugelreihen durch feine (nicht ganz achromatische) Fäden verbunden bleiben, bis die endgültige Trennung erfolgt. In dem vollständig ausgestossenen Richtungskörper, welcher stets dicht an der inneren Oberfläche der ersten Dotterhaut liegt, sind immer vier von einander isolirte Kügelchen enthalten. Zuweilen theilt sich jedes derselben nach der Ausstossung nochmals, und wir finden dann ausnahmsweise Richtungskörper, welche acht chromatische Elemente einschliessen.

In Bezug auf den Punkt, dass aus jedem der beiden chromatischen Häufchen zwei Kügelchen bei Bildung des ersten Richtungskörpers entfernt werden, theile ich die Ansicht Prof. v. Beneden's vollkommen, und finde es ganz unrichtig, wenn Carnoy sagt (Cytodiérèse I, p. 38), es werde stets eine der beiden Stäbchengruppen ganz und gar aus dem Ei ausgestossen. An guten Präparaten sieht man auf's Deutlichste, dass sich jede der beiden Gruppen mit je zwei Elementen an der Bildung des ersten Polkörperchens betheiligt.

Die Hauptfrage, auf die ich schon zu Eingange dieses Kapitels hindeutete, ist nun aber die: ob wir es bei der Ausstossung der Richtungskörper mit einem karyokinetischen Vorgange zu thun haben oder nicht. Prof. v. Beneden behauptet das letztere. Und zwar auf Grund der Angabe, dass nach seiner Beobachtung die Theilung der Richtungsfigur nicht quer gegen die Längsaxe derselben erfolge, sondern in der Richtung dieser Axe selbst,

in einer Ebene, welche der tangirenden des Eies parallel gerichtet sei. „Ce n'est pas l'un des pôles du fuseau, qui est éliminé; mais dans le plan équatorial que se fait l'élimination.“

Wie verhalten sich nun die am Ascaris-Ei zu beobachtenden Thatsachen zu dieser These?

Ich spreche zunächst nur vom ersten Richtungskörper. Nach Nussbaum's und meinen eigenen Beobachtungen unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass die Richtungsspindel, mag sie vorher eine Stellung eingenommen haben, welche sie will, zu der Zeit, wo die Ausstossung des Polkörpers erfolgt, mit ihrer Längsaxe nicht tangential, sondern radial zur Oberfläche des Dotters gerichtet ist. In diesem Punkte, auf welchen v. Beneden so grossen Werth legt, unterscheidet sich also die Richtungsfigur nicht von den gewöhnlichen mitotischen Figuren. Dies hat schon Nussbaum so nachdrücklich wie möglich betont¹⁾, und ich kann seine Beobachtungen, nachdem ich sie sorgsamst nachgeprüft habe, auf's Genaueste bestätigen. Um dieses Factum festzustellen, muss man sich frischestes Material verschaffen. Am besten sind Ascaris-Weibchen, welche dem noch lebenden Pferd mittels der bekannten Arsenikpillen abgetrieben wurden. Wenn solche Würmer sofort in 70% igen Alkohol oder in meine schnelltödtende Mischung geworfen werden, so findet man bei der nachfolgenden Untersuchung sehr wenig tangential gerichtete Spindeln, sondern fast lauter solche, welche eine radiale Stellung haben. Es scheint demnach, dass die „pseudokaryokinetische“ Querlage der Richtungsfigur, welche Prof. v. Beneden für ein typisches Vorkommniss hält, lediglich durch krampfhaft Contractiven des Protoplasmas in den langsam absterbenden Eiern verursacht wird.

Man sieht an diesem Beispiele recht deutlich, welch grosser Werth auf möglichst frisches Untersuchungsmaterial und eine Fixierungsmethode zu legen ist, mittels welcher man die Eier recht schnell zu tödten vermag. Bei meinem Verfahren genügen oft schon 3—5 Minuten dazu, um die Stadien der Ausstossung des ersten Richtungskörpers zu conserviren.

Mit dem Nachweis aber, dass die Spindelfigur des ersten Polkörpers (und, wie wir sehen werden, auch die des zweiten)

1) Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. l. c. p. 528.

sich in derselben Weise theilt, wie jede andere Kerntheilungsfigur — mit diesem Nachweise kommt der Hauptgrund in Wegfall, die Ausstossung der Polkörper als einen von der gewöhnlichen Karyokinese verschiedenen Vorgang aufzufassen. Die färbbaren Elemente rücken bei der Bildung der Richtungskörper in ganz derselben Weise aus ihrer äquatorialen Stellung fort nach den beiden bezüglichen Polen der Spindel, wie dies bei den Kerntheilungserscheinungen überhaupt der Fall ist. Wenn indessen jene Elemente nicht alle jene Veränderungen durchmachen, welche wir sonst in den einzelnen Phasen der Kernbewegung beobachten können, so erklärt sich dies daraus, dass die Abschnürung eines Richtungskörpers keine eigentliche äquale Zelltheilung, sondern mehr eine Abspaltung, eine Fragmentirung ist, welche darauf abzielt, den für die Embryonalentwicklung entbehrlichen oder hinderlichen Theil des weiblichen Mitoblasten aus der Eizelle zu entfernen. Nichtsdestoweniger aber ist es angezeigt, den Vorgang dieser Fragmentirung unter den Begriff der indirecten Zelltheilung zu subsumiren, da er sich seinen wesentlichen Einzelheiten nach an letztere ungezwungen anschliesst.

Der zweite Richtungskörper. Prof. v. Beneden hat zwischen der Bildungsweise des ersten und derjenigen des zweiten Richtungskörpers bei *A. megaloccephala* erhebliche Abweichungen constatiren wollen; ich finde aber mit Nussbaum und Carnoy, dass es nicht möglich ist, solche Unterschiede zu entdecken. Ich sehe vielmehr an meinen Präparaten, dass sich die achromatische Figur des zweiten Richtungskörpers ebenfalls auf zwei Halbspindeln zurückführen lässt, welche gegen einander die verschiedensten Stellungen einnehmen können. Hierdurch entstehen allerdings sehr mannichfaltig gestaltete Richtungsfiguren, aber jede derselben lässt sich unschwer auf das Schema zweier paralleler oder convergirender Spindeln reduciren. Die chromatischen Elemente sind durch Ausstossung der halben ursprünglichen Anzahl auf vier vermindert, und von diesen wird abermals die Hälfte bei Abschnürung des zweiten Polkörpers entfernt, so dass alsdann 3 Viertheile des weiblichen Chromatins von der Betheiligung an der Embryonalentwicklung ausgeschlossen worden sind.

Ich habe die am häufigsten vorkommenden Richtungsfiguren der zweiten Art in Fig. 6, Fig. 7 und Fig. 8 zur Darstellung ge-

bracht. In Fig. 6 sieht man zwei parallel zu einander gestellte Spindeln; in den beiden nächsten Figuren solche, welche mit ihren hinteren Polen vereinigt sind. Ein Unterschied gegen die Spindeln des ersten Richtungskörpers macht sich an denen des zweiten insofern bemerklich, als die letzteren spitz zulaufende Enden besitzen und aus viel feineren achromatischen Fäden bestehen. Dazu weisen sie auch eine sehr sark Polstrahlung auf, die man an den Spindeln des ersten Richtungskörpers gänzlich vermisst. Ganz besonders eigenthümliche Systeme solcher Polstrahlungen entstehen, wenn sich die zweite Richtungsfigur der Dotteroberfläche nähert (Fig. 9, Taf. IX) und sich zur Abgabe ihres Polkörpers anschickt.

Bevor letzteres geschieht, aber erst ganz kurze Zeit vorher, wird die zweite Dotterhaut (*la seconde couche périvitelline*) abgeschieden, welche — wie man am lebenden Ei sehen kann — ein merkwürdig verfilztes Aussehen zeigt, als ob sie aus lauter feinen Fasern bestände. An conservirten Eiern ist es nicht mehr möglich, diese Structur zur Ansicht zu erhalten, weil jener Filz unter Einwirkung der Reagentien sich verändert und aufquillt. Zuletzt wird er ganz unsichtbar.

Kurz vor Austritt des zweiten Polkörpers (Fig. 10 und 11) wechselt auch das Spermatozoon, welches bisher ganz unbetheiligt im Centrum der Dotterkugel verweilt hatte, seinen Ort, und rückt in unmittelbarste Nähe der chromatischen Kügelchen, von denen in unserer Fig. 10 die beiden mittelsten im Begriff stehen, mit einer sehr kleinen Portion Zellsubstanz umhüllt, auszutreten. In Fig. 11 ist der Moment der Abschnürung veranschaulicht, so wie ich ihn an Hunderten von Eiern beobachtet habe. Die Austrittsstelle scheint für beide Richtungskörper die nämliche zu sein; wenigstens kann man in den meisten Fällen den Mittelpunkt der Dotterkugel und die beiden Auswürflinge durch eine gerade Linie verbinden. Diese Ansicht wird auch durch Fig. 12 bestätigt, wo ich ein Ei dargestellt habe, bei welchem sich anormaler Weise der erste Richtungskörper noch in Zusammenhang mit seiner Ursprungsstätte befindet. Durch diese Hemmungsbildung wird es fast zur Gewissheit, dass beide Richtungskörper an einer und derselben Stelle der Dotterkugel ausgestossen werden. Wir sehen in Fig. 12 den ersten Richtungskörper einer Ausbuchtung des Dotters aufsitzen, welche offenbar die Stelle bezeichnet, an welcher sich eventuell der zweite Richtungskörper gebildet haben würde.

Ist die Ausstossung des letzteren wirklich erfolgt (vergl. Fig. 13), so stellt sich der im Ei zurückbleibende Rest des weiblichen Mitoblasten in der Form von zwei chromatischen Kügelchen oder Stäbchen dar, die in Grösse und Aussehen genau den beiden Substanzbrocken gleichen, welche ihrer Herkunft nach auf den chromatischen Theil des Spermatozoons zurückzuführen sind, und somit das Halbirungsprodukt des männlichen Mitoblasten repräsentiren.

Der germinative Dualismus, der schon ganz früh im Ei zu Tage trat, macht sich also — wie wir deutlich sehen — nun auch im Spermatozoon geltend, insofern sich der rundliche Chromatin-kern desselben zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörpers erst etwas in die Länge streckt und dann wirklich in zwei ganz distincte Hälften zerfällt, die den gleichfalls tingirbaren Gebilden weiblicher Provenienz in Grösse und Form, also in morphologischer Hinsicht, ganz gleichwerthig gegenüberstehen. Ich ersuche den geehrten Leser bei Nachprüfung meiner Untersuchungsergebnisse auf diesen Punkt ganz besonders zu achten, weil derselbe von höchster Wichtigkeit für das Verständniss des Befruchtungsvorganges bei *Ascaris megalocephala* ist. Ich werde im nächsten Kapitel an die Thatsache des schon mehrfach erwähnten Keimdualismus wieder anknüpfen und zeigen, in wie frappanter Weise derselbe die im *Ascaris*-Ei sich abspielenden Befruchtungserscheinungen beeinflusst.

Zum Schluss der vorstehenden Beschreibung der Richtungskörperbildung möchte ich noch berichten, dass auch vom völlig unbefruchteten Ei des Pferdespulwurms ein erster Richtungskörper ausgestossen wird, wogegen die Bildung eines zweiten unterbleibt.

Ueber die biologische Bedeutung der Richtungskörper lässt sich noch keine bestimmte Meinung äussern. Bütschli hat in einem geistvollen Aufsatz Gedanken über die morphologische Bedeutung dieser Gebilde entwickelt und unter Hinweis auf die Geschlechtsverhältnisse gewisser Flagellaten die Ansicht zu begründen versucht, dass in den Richtungskörpern noch „ein Anklang an die ehemalige Bildung einer weiblichen Gameten-Colonie“ zu finden sein möchte¹⁾. Weismann hat sich ebenfalls neuerdings in dieser Frage vernehmen lassen²⁾, aber im Gegensatz zu

1) Biolog. Centralblatt. 1884. p. 5 u. ff.

2) Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 70–87.

Bütschli bemerkt, es sei ihm unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der sich in den allerersten Stadien der Ontogenese abspiele und somit auf sehr alte phyletische Verhältnisse zurückweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte — wenn ihm nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung zukäme, und letztere erblickt Weismann darin, dass die Ausstossung der Richtungskörper nichts Anderes sei, als die Entfernung desjenigen Kernplasmas, welches bisher das Wachsthum der Eizelle beherrschte, und welches er aus diesem Grunde das ovogene nennt.

Wenden wir diese theoretische Ansicht auf das *Ascaris*-Ei an, so wäre anzunehmen, dass hier der weibliche Mitoblast (das Keimkörperchen des Eikerns) zu drei Viertheilen aus ovogenem Kernplasma bestanden haben müsste, weil thatsächlich diese Quantität Chromatin ausgestossen wird. Leider besitzen wir kein Reagenz um das ovogene Chromatin von dem andern zu unterscheiden, welches die Vererbungserscheinungen vermittelt. Und so bleibt Weismann's Ansicht zunächst lediglich Theorie.

Indessen verdient dieselbe ebenso wie diejenige Bütschli's die Beachtung aller Forscher, welche sich mit cellulären Problemen beschäftigen. Man muss dankbar für die Eröffnung jeder neuen Perspective in Bezug auf die schwierige Frage der Richtungskörperbildung sein, welche allem Anschein nach noch weit von ihrer definitiven Lösung entfernt ist.

Was die ansprechende und auf den ersten Augenblick sehr bestechende Hypothese von Minot¹⁾ anlangt, dass die Richtungskörperbildung den Zweck habe: der ursprünglich hermaphroditischen Eizelle (um sie befruchtungsfähig zu machen!) die männlichen Bestandtheile zu entführen, so ist diese Hypothese im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn man die Consequenzen derselben genauer erwägt. Das Ei von *Ascaris megalocephala* wäre darnach vor Abgabe der beiden Richtungskörper zu drei Viertheilen männlich und nur zu einem Viertel weiblich. Denn nur dieser geringe Bruchtheil von Chromatinsubstanz bleibt, wie wir sahen, wirklich im Ei zurück. Eine hermaphroditische Zelle aber, die zum grössten Theile männlich ist, erweist sich als eine *contradictio in adjecto*. Mindestens hätte die Natur das Verhältniss zwischen den beiden

1) C. S. Minot: Account etc. — Proceedings Boston Soc. nat. hist. Vol. XIX, p. 165, 1877.

Geschlechtsantheilen sehr schlecht getroffen. Aber ganz unanwendbar ist die Ansicht von Minot auf parthenogenetisch sich entwickelnde Eier. Dass diese gleichfalls einen Richtungskörper austossen, ist durch die neueren Beobachtungen von Weismann am Sommer-Ei verschiedener Cladoceren (*Polyphemus*, *Bythotrephes*) ganz sicher gestellt¹⁾. Bei dieser Art von Eiern kann man selbstverständlich nicht annehmen, dass sie ein männliches Element eliminiren, denn dadurch würden sie ja (weil ihnen kein Ersatz für den Verlust durch Befruchtung wird) ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen müssen. Die Minot'sche Hypothese, welcher auch Prof. v. Beneden huldigt, kann hiernach nicht den Anspruch erheben, die Richtungskörperbildung in befriedigender Weise zu erklären. Zu Ungunsten dieser Hypothese fällt auch noch schwer in's Gewicht, dass von der Eizelle nachweislich nicht bloss weibliche, sondern auch männliche Eigenschaften vererbt werden und von der Samenzelle gilt dasselbe in umgekehrter Hinsicht — so dass man füglich nicht von einer geschlechtlichen Differenzirung der Fortpflanzungselemente in dem Sinne reden kann, wie wir sie den Individuen zuschreiben, wenn wir bei getrennten Geschlechtern von männlichen und weiblichen Organismen derselben Gattung und Art sprechen.

Wenn wir dasjenige Individuum, welches Eier producirt, als weiblich und dasjenige, welches Sperma liefert, als männlich bezeichnen, so ist das eine vollkommen klare Definition. Damit sagen wir aber nicht das Mindeste über die Natur der Geschlechtsproducte selbst aus. Von der Eizelle und dem Samenkörperchen wissen wir lediglich so viel, dass beiden die Fähigkeit zukommt, sich nach ihrer Vereinigung zu einem neuen Individuum zu entwickeln. Ob dieses neue Wesen männlichen oder weiblichen Geschlechts sein wird, hängt von Einflüssen ab, die uns nicht näher bekannt sind. Anstatt demnach mit Minot, Balfour und v. Beneden zu sagen, dass die Fortpflanzungsproducte hermaphroditische Zellen seien, scheint es mir vielmehr richtiger, sie mit Weismann²⁾ „geschlechtlich indifferent“ zu nennen.

Das schliesst natürlich nicht aus, dass sie in mancher an-

1) A. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 122. Vergl. ferner: „Zool. Anzeiger“, Nr. 233, 1886.

2) A. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas, 1885, p. 73.

deren Hinsicht sehr von einander differiren. Schon die Thatsache, dass das Ei und das Samenkörperchen in einem complementären Verhältniss zu einander stehen, dass sie sich im Befruchtungsacte gegenseitig ergänzen — schon dies scheint darauf hinzuweisen, dass das eine Gebilde etwas besitzen muss, was dem anderen fehlt. Welcher Art nun freilich dieser Besitz, resp. Mangel ist, können wir zur Zeit nur vermuthungsweise angeben. Höchstwahrscheinlich sind es molecularphysikalische und chemische Differenzen, die hier in Frage kommen. Und zwar wird ein solcher Unterschied hauptsächlich in Betreff der Kerne beider Fortpflanzungszellen zu statuiren sein, da aus den mikroskopischen Befunden und sonstigen Erwägungen hervorzugehen scheint, dass das Wesentliche beim Befruchtungsacte in der Verschmelzung der chromatischen Elemente von Samen und Ei besteht, während die achromatische Zellsubstanz beider Gebilde bloss eine secundäre Rolle bei diesem Processe spielen dürfte. Die Vorgänge im *Ascaris*-Ei unterstützen die Ansicht, dass der protoplasmatische Theil des Spermatozoons nur die Aufgabe hatte, durch seine amöboide Beschaffenheit das Eindringen des befruchtenden Elements zu bewirken, und dass dem Eikörper in den ersten Stadien der Ontogenese hauptsächlich die Function obliegt, den Nährboden für die beiden copulirenden Kerne und ihre Theilungsproducte abzugeben¹⁾. Der Ansicht von E. Strasburger²⁾, dass die im Geschlechtsacte sich vereinigenden Zellkerne „ihrer Natur nach“ nicht verschieden seien, kann ich mich nur mit der Bedingung anschliessen, dass unter „Natur“ in diesem Falle ihre morphologische Beschaffenheit verstanden werden soll. Zu behaupten, dass beide copulirende Kerne auch in chemischer Hinsicht völlig identisch seien, geht nicht an, so lange noch keine positiven Forschungsergebnisse vorliegen, welche ihre übereinstimmende „Natur“ auch in dieser Beziehung feststellen.

Auf Grund meiner Untersuchungen am *Ascaris*-Ei kann ich mit voller thatsächlicher Gewissheit sagen, dass nach Ausstossung des 2. Richtungskörpers der im Ei zurückbleibende Rest des weiblichen Mitoblasten in morphologischer Beziehung den entspre-

1) Vergl. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 118 u. ff.

2) E. Strasburger: Neue Unters. über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc. 1884, p. 159.

chenden chromatischen Elementen des Samenkörperchens völlig gleichwerthig ist. In dieser Hinsicht ist keine Verschiedenheit wahrzunehmen. Je zwei chromatische Kügelchen oder Stäbchen von gleicher Grösse und Gestalt stehen sich auf beiden Seiten gegenüber und harren des Momentes der Verschmelzung, deren Art und Weise eine etwas eingehendere Schilderung erheischt. Was im Inneren dieser mit einander verschmelzenden Elemente für Uebereinstimmungen oder Unterschiede vorhanden sind, dies zu ermitteln liegt jenseits der Grenzen des mikroskopischen Sehens. Wir können uns lediglich an das halten, was die besten Präparate bei Anwendung der homogenen Immersion zeigen. Darüber berichte ich im folgenden Abschnitt.

V. Der Befruchtungsact.

Die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers markirt den Abschluss der anderen Reifeperiode des Ascaris-Eies, deren Beginn ich mit Prof. v. Beneden in den Zeitpunkt verlege, wo die erste Perivitellinmembran abgeschieden wird. Während dieser ganzen zweiten Periode soll (nach v. Beneden) mit dem Spermatozoon, welches sich im Centrum der Dotterkugel befindet, keinerlei Veränderung vorgehen (vergl. *Recherches*, S. 279); es soll in einem vollkommenen Ruhezustande verharren und erst dann eine Rolle zu spielen anfangen, wenn der zweite Richtungskörper wirklich zur Austossung gelangt ist.

Ich kann auf Grund meiner eigenen Untersuchungen dieser Schilderung nicht ganz beistimmen. Meine Beobachtungen haben mir vielmehr gezeigt, dass der Mitoblast des Samenkörpers, der sehr früh eine Zusammensetzung aus 2 Hälften erkennen lässt, schon vor dem Austreten des 2. Richtungskörpers seinen Platz im Mittelpunkt des Eies verlässt und sich in die Nähe des Richtungs-poles begiebt. Die Figuren 10, 11 und 12 auf meiner Tafel IX bringen diese Thatsache zur Ansicht. Unmittelbar nachdem der Richtungskörper das Ei verlassen hat, stehen sich die Chromatin-Elemente männlicher und weiblicher Provenienz so gegenüber, wie es Fig. 13 zeigt. Ich werde, der Kürze halber, im Folgenden von diesen Elementen als vom männlichen und weiblichen Mitoblasten sprechen, möchte aber von vornherein dem Gedanken vorbeugen, dass ich mit dieser Bezeichnung eine Ge-

schlechtsdifferenz zum Ausdruck zu bringen beabsichtige. Ich erinnere hierbei an das, was ich auf S. 155 vorliegender Abhandlung über diesen Punkt ausgeführt habe.

Fig. 13 stellt den Beginn des Befruchtungsactes dar. Das unmittelbar darauf folgende Stadium ist in Fig. 14 veranschaulicht. Wir sehen, dass sich um je eine Hälfte des männlichen (mm) und des weiblichen Mitoblasten (wm) eine Höhlung im Dotter gebildet hat, welche von letzterem durch eine deutliche Membran abgegrenzt ist. Es entstehen auf solche Weise zwei kernartige Gebilde, deren jedes den gleichen Antheil von chromatischer Substanz enthält, aber so, dass dieselbe dabei immer in der Anordnung von $\frac{1}{2}$ wm + $\frac{1}{2}$ mm vorhanden ist. Die chromatischen Elemente sind der Kernmembran (denn eine solche liegt vor) stets ganz dicht angelegt, und wenn sie mehr nach dem Mittelpunkt des Kerns hin gerückt erscheinen, so ist dieses abweichende Verhalten durch die Stellung zu erklären, welche das Ei zufällig in Rücksicht auf den am Mikroskop sitzenden Beobachter einnimmt. Weiterhin zeigt sich nun, dass die Mitoblastantheile in kleine Kügelchen zerfällt werden, zwischen welche sich eine nicht tingirbare Substanz einlagert. Es bilden sich so erst gröbere, perlschnur-ähnliche Fragmente, welche sich mehr und mehr verzweigen und verfeinern, so dass zuletzt in den beiden Kernen, welche ihren Platz am Richtungspole unverändert beibehalten, eine netzartige Vertheilung der chromatischen Substanz hervorgebracht wird, wie dies unsere 15. Figur auf Taf. IX zeigt. Der Vorgang dieser allmählichen Verzweigung und Verfeinerung ist sehr schwer in einer Abbildung darzustellen und ich habe es darum vorgezogen, es bei der blossen Beschreibung bewenden zu lassen.

Der geehrte Leser wird nunmehr auch die Bezeichnung „Mitoblast“ (Fadenbildner) für die mit einander verschmelzenden Chromatin-Elemente gerechtfertigt finden, denn die augenfälligste Function derselben besteht in der Produktion eines Fadengerüstes innerhalb der von ihnen occupirten Höhlungen.

Dass jene beiden Kerne, in welchen Chromatin männlicher und weiblicher Provenienz aufs Innigste mit einander vermischt ist, nicht mehr den Namen von „Vorkernen“ (Pronuclei) verdienen, ist selbstverständlich. Es sind vielmehr Conjugationskerne im eigentlichsten Sinne des Wortes, und es hängt mit der eigenthümlichen Erscheinung, welche ich in einem früheren Capitel germi-

nativen Dualismus genannt habe, zusammen, dass im *Ascaris*-Ei immer zwei derartige Kerne zu gleicher Zeit entstehen. Nachdem dieselben vollständig ausgebildet sind und das in Fig. 15 dargestellte Aussehen zeigen, rücken dieselben von ihrer Ursprungsstätte weg und nehmen eine mehr äquatoriale Stellung ein, wie Jedem bekannt ist, der ein legereifes *Ascaris*-Ei unterm Mikroskop besichtigt hat.

Anstatt eines einheitlichen Furchungskernes finden wir also bei *A. megalcephala* zwei derartige Gebilde vor, welche man im Hinblick auf ihre merkwürdige Entstehungsweise ganz passend als Halb-Kerne bezeichnen könnte. Denn jeder von beiden enthält nur die Hälfte von dem Chromatin männlicher und weiblicher Herkunft, welches sonst in einem Furchungskern der gewöhnlichen Art enthalten zu sein pflegt. Beide Kerne benehmen sich aber bei der Mitose des *Ascaris*-Eies wie ein einheitlicher Furchungskern, insofern sie gemeinschaftlich den Mutterstern der ersten Furchungskugel bilden, nachdem erst jeder für sich zwei Chromatinschleifen producirt hat, welche eine Vförmige Gestalt besitzen (vergl. Fig. 25 und Fig. 26 auf Taf. X).

Durch die Entdeckung, dass wir es im entwicklungsreifen Ei von *A. megalcephala* mit bereits conjugirten Kernen und nicht mit Pronucleis zu thun haben, wird das Factum, dass diese Gebilde nicht mit einander verschmelzen, sehr erklärlich und der Ausspruch v. Beneden's „les deux Pronucleus ne se confondent jamais“ verliert jede Spur des Befremdenden, was ihm bisher anhaftete. Die Hertwig'sche Theorie¹⁾, wonach ein geformter Kerntheil des Spermatozoons sich mit einem geformten Kerntheil des Eies verbinden muss, um den Befruchtungsact perfect zu machen — diese Theorie erhält also an dem Object, mit dem wir uns in dieser Abhandlung beschäftigen, kein Dementi, sondern im Gegentheil eine neue Bestätigung der bündigsten Art.

Es kommt am *Ascaris*-Ei jedoch häufig auch der Fall vor, dass die Verschmelzung der männlichen und weiblichen Chromatin-Elemente nach der Formel $\frac{1}{2}mm + \frac{1}{2}wm$ unterbleibt und dass jeder der beiden Mitoblasten für sich allein die Kernform annimmt, indem er sich mit einer Membran umgiebt. Diesen Fall habe ich

1) Vergl. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch III, 1877.

in Fig. 16 vorgeführt. Hier treten nun zwei Möglichkeiten ein, von denen sich die eine stets verwirklicht. Entweder nämlich wird die verfehlte Verschmelzung von Seiten beider Kerne alsbald nachgeholt, bevor sie noch dazu gekommen sind, ihr Fadengerüst vollständig auszubilden (Fig. 17), oder jeder der beiden Kerne reift für sich heran und bildet ein Netzwerk in seinem Innern aus, welches genau so fein verzweigt und constituirt ist (vergl. Fig. 20), wie das der conjugirten Kerne in Fig. 15.

In diesem letzteren Falle, aber nur in diesem, haben wir wirkliche Pronuclei (im Sinne der Hertwig'schen Auffassung) vor uns, denn der eine enthält nur Chromatin männlicher Provenienz, der andere solches, welches dem Eikern entstammt.

Aber diese wahrhaften Pronuclei legitimiren sich auch als solche durch ihr weiteres Verhalten, insofern sie — wie ich auf das Bestimmteste versichern kann — sehr bald eine Verschmelzung mit einander eingehen. Prof. v. Beneden sagt, dass ihm der Fall einer derartigen Copulation der Kerne „niemals“ während seiner Untersuchung vorgekommen sei. Das mag sein, aber daran dürfte seine Präparationsweise die Schuld tragen. Ich habe dagegen in vielen meiner Präparate die deutlichsten Verschmelzungsstadien erhalten und zwar so schön und klar, dass eine Täuschung vollständig ausgeschlossen ist.

Ich füge hier bei, dass auch Nussbaum und Carnoy mit Sicherheit eine Verschmelzung von Kernen im *Ascaris*-Ei constatirt haben. Allerdings lassen die bezüglichen Abbildungen beider Forscher nicht viel mehr erkennen, als eben die Thatsache der Verschmelzung selbst. (Vergl. M. Nussbaum: Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. 1884, Archiv f. mikr. Anatomie, 23. B., Taf. X, Fig. 40 und B. Carnoy: Cytodiérèse II, 1886, Taf. V, Fig. 5).

In ganz vereinzelt Fällen (Fig. 19, Taf. X) bilden sich nicht bloss 2, sondern 4 Pronuclei, indem sich jedes der im Ei vorhandenen Chromatin-Elemente mit einer Membran umgiebt und Kernform annimmt. Wie es mit der Verschmelzung in diesen pathologischen (?) Fällen steht, kann ich nicht sagen. Möglicher Weise tritt eine solche überhaupt nicht ein.

Es mag noch in Erinnerung gebracht werden, dass L. Auerbach¹⁾ s. Z. auch am lebenden Nematoden-Ei (*Strongylus auricu-*

1) Organologische Studien. 3. Abschnitt, 1874, p. 214.
Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

laris und Rhabdonema nigrovenosum) die Verschmelzung der beiden Vorkerne und die Vorbereitungen dazu beobachtet hat. Seine Abbildungen lassen darüber keinen Zweifel aufkommen. Wie es dabei des Näheren zugeht, das vermag man jedoch nur an gut conservirten Präparaten zu beobachten. Nach einem solchen ist die Zeichnung in Fig. 21 angefertigt. Ich habe mich bei Erforschung dieser feinsten Detailverhältnisse einer homogenen Immersion ($\frac{1}{16}$ Zoll) aus dem Atelier von E. Leitz in Wetzlar bedient, und ich nehme Gelegenheit, diesem Objective das beste Zeugniß in Betreff seiner Leistungsfähigkeit auszustellen.

Es erscheint (vergl. Fig. 21) sehr bemerkenswerth, dass sich zu Beginn der Verschmelzung das Chromatin hauptsächlich in den Meridianen der beiden Kernkugeln anordnet, so dass die Stränge förmliche Strassen bilden, die, von einem polar gelegenen Centrum aus, nach der Fusionsstelle hinstreichen. Dabei werden die Balbiani-Pfützner'schen Kügelchen nach dieser Stelle zu immer winziger, so dass man annehmen kann, es müsse bei der Verschmelzung selbst die innigste Mischung zwischen den Elementen männlicher und weiblicher Herkunft stattfinden. Allmählich fliessen beide Pronuclei vollständig mit einander zusammen und bilden einen Furchungskern von doppelter Grösse. Das Fadengerüst desselben zeigt später ein ähnliches Aussehen, wie dasjenige der beiden separirten Conjugationskerne in Fig. 15.

In der Folge, dies mag hier vorausgeschickt werden, geht aus diesem einheitlichen und durch Verschmelzung entstandenen Kern ein Mutterknäuel (Fig. 22) hervor, welcher einen continuirlichen Chromatinfaden (Fig. 23, Taf. X) repräsentirt, der in der mannigfaltigsten Weise gekrümmt und verschlungen ist.

Ich stelle also, wie der geehrte Leser sieht, das gelegentliche Auftreten wirklicher Pronuclei bei *A. megaloccephala* keineswegs in Abrede, sondern behaupte nur, dass die zuerst geschilderte Form des Befruchtungsactes die allgemeiner vorkommende ist. Herrn Prof. v. Beneden gegenüber gestatte ich mir zu bemerken, dass in dem Falle, wo Pronuclei in seinem Sinne gebildet werden, auch eine Verschmelzung derselben stattfindet, und dass somit die O. Hertwig'sche Theorie ihre volle Bestätigung gerade an dem Object erhält, welches bisher eine Ausnahmestellung einzunehmen schien.

Ich habe mich schliesslich noch über einen Punkt mit B. Carnoy auseinander zu setzen. Dieser Forscher hat, wie schon

oben erwähnt wurde, die Verschmelzung der beiden Kerne im *Ascaris*-Ei gleichfalls beobachtet, aber da er sie in einer überwiegend grossen Anzahl von Fällen nicht eintreten sah, so schliesst er (*La Cytodiérèse* II, S. 68): „que le fait de la fusion ou de la non-fusion des noyaux, avant la cinèse, ne peut avoir aucune importance physiologique“. Und weiterhin heisst es nochmals bei Carnoy: „Quoi qu'il en soit, fusionnés, ou non, les noyaux de conjugaison entrent en cinèse.“

Dieser Schlussfolgerung gegenüber verweise ich auf meine Schilderung des Befruchtungsvorganges bei *A. megaloccephala*. Das Vorhandensein eines zweifachen Modus, wie sich die Copulation der Geschlechtsprodukte beim Pferdespulwurm (und wohl auch bei anderen Nematoden) vollzieht, erklärt die Fälle der Verschmelzung sowohl, wie die der Nichtverschmelzung in gleich zufriedenstellender Weise. In Betreff der Fälle, wo bereits conjugirte Kerne (Halbkkerne) zur Bildung des Mutterkernes der ersten Furchungskugel zusammentreten, hat v. Beneden Recht, wenn er sagt: „Les deux noyaux ne se confondent jamais.“ Im andern Falle, d. h. wenn wirkliche Pronuclei zur Ausbildung gelangt sind, bestätigt sich die Wahrnehmung derjenigen, welche (wie M. Nussbaum) der Kernverschmelzung das Wort reden.

In jedem dieser beiden Fälle geht aber mit dem Befruchtungsacte eine innige Vereinigung von männlicher und weiblicher Chromatinsubstanz Hand in Hand und es verhält sich nicht so, dass bloss „eine gemeinsame Kernhöhle die beiden Kerngerüste umschliesst“ — wie E. Strasburger auf Grund der v. Beneden'schen Beobachtungen anzunehmen geneigt ist¹⁾. Da, wo der Fall eintritt (vergl. S. 120 dieser Abhandlung), dass männliche und weibliche Chromatin-Antheile von einer gemeinsamen Membran umschlossen werden, da findet auch, wie ich zweifellos constatirt habe, eine wirkliche Verschmelzung derselben statt. Es bildet sich ein Fadengerüst innerhalb der betreffenden Kernhöhlung aus, welches so fein verzweigt und homogen gebaut ist, dass es ganz unmöglich wird, einen Dualismus in seiner Zusammensetzung mit Hülfe des Mikroskops zu entdecken. Dass dennoch ein solcher Dualismus vorhanden sei, steht Einem frei zu behaupten; aber man thut damit den ersten Schritt in das Bereich willkürlicher Annahmen.

1) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phaneorgamen etc., 1884, p. 87.

Ich betrachte es als ein Hauptergebniss meiner Untersuchung, die zweifache Art, in welcher sich die Derivate der Geschlechtsproducte bei *A. megalcephala* mit einander vereinigen können, festgestellt zu haben. Hierdurch habe ich der Hertwig'schen Befruchtungstheorie, die so viel innere Wahrscheinlichkeit besitzt, eine starke negative Instanz aus dem Wege geräumt, sodass wir nicht genöthigt sind, von dem bisher betretenen und, wie mir scheint, richtigen Wege zu einer Lösung des Vererbungs-Problems abzuweichen.

Ich schliesse dieses Kapitel mit einem Hinweis auf die Fig. 18, Taf. IX, welche denen, welche sich zum ersten Male mit *Ascaris megalcephala* beschäftigen, eine gute Orientirung darbietet.

Die betr. Abbildung stellt die beiden Uteri eines mittelgrossen Weibchens dar. *v* bezeichnet die 7—10 mm lange Vagina, welche im vorderen Fünftel des Wurmleibes ventralwärts ausmündet. Der hierauf folgende dickste Abschnitt der Uteri (*E*) enthält die ältesten Eier, d. h. solche, welche bereits in Furchung begriffen sind, oder die beiden Halbkerne, resp. die Pronuclei zeigen. Zu bemerken ist, dass innerhalb des lebenden Weibchens eine Furchung der Eier nicht einzutreten scheint. Die abgestorbenen Würmer hingegen beherbergen stets Furchungsstadien, falls sie nicht gerade einer sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt gewesen sind. In den mit *D* bezeichneten Uteruspartieen trifft man die verschiedenen Stadien der Befruchtung und die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers an. Bei *C* die vorbereitenden Stadien zur Ausstossung und die Bildung des zweiten Richtungskörpers selbst. Die mit *B* bezeichneten Abschnitte enthalten Eier mit dem ersten Richtungskörper bis zu seinem Austritt, und die dünnen (obersten) Theile des Uterus (resp. die untersten des Oviducts *A*) liefern bei vorsichtiger Präparation alle Stadien der Copulation von Ei und Samenkörper.

VI. Die Furchung des Eies von *A. megalcephala*.

Es bleibt mir noch übrig, die Theilung der Eizelle und die Bildung der ersten Blastomeren zu schildern, wie ich diese Vorgänge an vorzüglich klaren und wohl gelungenen Präparaten beobachten konnte. Herr Prof. W. Flemming in Kiel hat die für diese Stadien von mir in Anwendung gebrachte Präparationsweise begutachtet und sehr probat gefunden. Ich nehme mir die Frei-

heit, diese Thatsache ausdrücklich hervorzuheben, weil es lediglich die Exactheit der Präparation gewesen ist, wodurch ich in den Stand gesetzt wurde, einige bisher noch zweifelhafte Punkte definitiv klarzustellen.

Das Ascaris-Ei ist wegen seiner Grösse ein ganz vortreffliches Object, um die Vorgänge, durch welche der Furchungsprocess eingeleitet wird und letzteren selbst mit Genauigkeit verfolgen zu können.

Betrachten wir zunächst den Fall, wo durch die Verschmelzung zweier Pronuclei ein wirklich einheitlicher Furchungskern entstanden ist. Dass ein solcher Fall überhaupt vorkomme, dies wird bekanntlich von v. Beneden in Bezug auf *Ascaris megaloccephala* rundweg in Abrede gestellt, insofern der genannte Forscher sagt: „Chez l'ascaride du cheval il ne se produit pas un noyau unique aux dépens des deux pronucleus; il n'existe pas un Furchungskern dans le sens, que O. Hertwig a attaché à ce mot“¹⁾. Dem gegenüber ist aber von Nussbaum, Carnoy und mir die Verschmelzung in vielen Fällen wirklich nachgewiesen worden, sodass die v. Beneden'sche These nur noch mit einer starken Einschränkung Gültigkeit beanspruchen darf. Es existirt thatsächlich in zahlreichen Eiern des Pferdespulwurm eine einheitlicher Furchungskern und dessen Veränderungen wollen wir uns jetzt näher betrachten.

Der erste vorbereitende Schritt zur Ei-Theilung besteht bei *A. megaloccephala* darin, dass sich das vielfach verzweigte, äusserst zarte Fadengerüst des Furchungskernes in einen einzigen Chromatinstrang von ansehnlicher Länge verwandelt, welcher in der Form eines Knäuels die Kernhöhle fast ganz ausfüllt (Fig. 22, Taf. X). Wie es bei dieser Umwandlung im Speciellen zugeht, darüber kann man sich nur durch den Vergleich einer grossen Anzahl von Präparaten eine Meinung bilden. Eine directe Beobachtung ist selbstverständlich ausgeschlossen. Was ich gesehen habe, kann ich in folgender Schilderung resümiren. Die färbbare Substanz scheint von zwei polaren Bezirken her nach dem Aequator der Kernkugel hinzufliessen und sich hier zu einem dicken Chromatinfaden zu sammeln, der in leichten Schlingelungen rings um den ganzen Kern herumläuft. Es ist als ob unzählige kleine Rinnsale und Bäche

1) v. Beneden, *Recherches etc.* p. 403.

zunächst grössere Flüsse bildeten, um zuletzt sammt und sonders in den äquatorialen Hauptstrom einzumünden. Während dies geschieht, bläht sich die Kernmembran stark auf, so dass die davon umschlossene Höhlung mindestens ein halb Mal grösser wird, als sie vorher war. Der dicke äquatoriale Faden verläuft anscheinend an der Innenwand des Kernes und beschreibt, je mehr er an Länge zunimmt, immer steiler geschlängelte Windungen, die mehr und mehr zusammenrücken, so dass endlich der Augenblick eintritt, wo sie auf der Innenfläche der Kernmembran keinen Platz mehr haben. Ein weiteres Längenwachsthum des Fadens führt nun dazu, ihn von der Kernwand ab und in die Höhlung hineinzudrängen, die er alsbald mit seinen zahlreichen Krümmungen und Windungen ausfüllt (Fig. 22). Es ist dies das Stadium des sogenannten „dichten Knäuels“. Bei *Ascaris megalocephala* besteht derselbe aus einem einzigen Chromatinfaden (Fig. 23), wie sich deutlichst zeigt, nachdem die Kernmembran geschwunden ist. Die letzten erkennbaren Elemente dieses Fadens sind kleine, stark lichtbrechende Kugeln, welche sich in Essigkarmin sehr intensiv färben. Balbiani und Pfitzner wiesen zuerst auf diese chromatischen Kügelchen der Kerngerüstfäden hin. Mit den besten optischen Hilfsmitteln nehmen wir gerade noch wahr, dass diese winzigen Elemente in ein nicht färbbares Substrat eingelagert sind. Möglicher Weise müssen die Kügelchen selbst als eine Verdichtung dieser achromatischen Substanz aufgefasst werden, wofür ein beachtenswerther Grund durch die Thatsache geliefert wird, dass sich Uebergänge von ganz intensiv gefärbten Kügelchen bis zu solchen constatiren lassen, deren Tingirbarkeit beinahe gleich Null ist. Ein ganz durchgreifender und wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Substanzen, aus denen sich der Knäulfaden des Kernes zusammensetzt, wird sich demnach wohl nicht behaupten lassen.

Nach Auflösung der Kernmembran liegt der Knäulfaden frei im Innern der Dotterkugel des Eies. Ob er zu dieser Zeit noch eines weiteren Längenwachsthums fähig ist, dürfte sehr schwer zu entscheiden sein. Oft freilich ist er von ganz erstaunlicher Länge, so dass er mit seinen hin- und hergehenden Schleifenwindungen das ganze Eiprotoplasma durchsetzt. Die nächste Veränderung, die mit ihm vorgeht, besteht nun darin, dass er in zwei gleiche oder annähernd gleiche Hälften zerfällt, welche sich nach einiger Zeit nochmals theilen (Fig. 24), so dass der ursprünglich einheit-

liche Chromatinfaden nunmehr durch vier Fragmente (Fig. 25) repräsentirt wird. Jedes derselben nimmt schliesslich eine Vförmige Gestalt (Fig. 26) und eine solche Lage in Bezug auf die drei andern an, dass eine Stern-Figur entsteht, welche in einer durch den Mittelpunkt des Eies gehenden Ebene gelegen ist. Dies sieht man am besten in Fig. 30 und Fig. 31, wo die sternförmige Anordnung der Vförmigen Schleifen ziemlich perfect geworden ist. Letzteres geschieht nämlich nicht eher als im Beginn der sich wirklich vollziehenden Theilung der Dotterkugel. Bevor wir in die detaillirte Schilderung dieses Stadiums eintreten, wird es angemessen sein, erst noch den häufiger vorkommenden Fall zu betrachten, in welchem das Ei keinen einheitlichen Furchungskern, sondern zwei Halbkerne dieser Art enthält, deren Entstehungsweise im V. Abschnitt bereits geschildert wurde.

In diesem Falle bildet sich in jedem der beiden Kerne, welche nahe aneinander gerückt sind, ein continuirlicher Chromatinfaden aus (vergl. Fig. 27, 28 und 29), der genau ebenso in der äquatorialen Zone der Kernwandung seinen Ursprung nimmt, wie dies oben bereits für den Faden des einheitlichen Furchungskernes angegeben wurde. Später bricht jeder der beiden Fäden in zwei Fragmente (Fig. 25) auseinander und die weitere Gestaltung der mitotischen Verhältnisse ist ganz dieselbe, wie im erstbeschriebenen Falle. In Fig. 29 habe ich den Moment dargestellt, wo die Membran der beiden Kerne im Schwinden begriffen ist und die Chromatinfäden frei werden.

Zuweilen kommt es vor, dass diese Fäden in Fragmente von ungleicher Länge zerfallen. Die Schleifen des Muttersternes würden dadurch eine verschiedene Grösse erhalten und die ferneren Entwicklungsstadien des Eies kämen vielleicht in die Gefahr gestört zu werden. Aber die Natur scheint dieser Eventualität vorgebeugt zu haben, indem — wie es aussieht — in den kürzeren Fadenfragmenten eine Vermehrung der chromatischen Kügelchen (nach der Längsrichtung) eintritt, so dass nach Verlauf einer gewissen Zeit alle Schleifen thatsächlich gleich gross sind. Ursprünglich liegen diese vier Constituenten des Muttersternes in verschiedenen Ebenen und ziemlich ungeordnet beieinander. Auch sind die Scheitel der einzelnen Schlingen (Fig. 26) noch nicht um ein gemeinsames Centrum gruppiert. Dagegen sind schon zu dieser Zeit die Pole der achromatischen Theilungsspindel (Fig. 30) und die äusserst zier-

liche Strahlung im Protoplasma des Eies deutlichst wahrzunehmen. Ich finde die Beobachtung v. Beneden's, dass die Spindelfigur der ersten Furchungskugel aus zwei Kegeln bestehe, welche mit ihren Basen aneinander stossen (Fig. 31) vollkommen bestätigt, wie ich überhaupt der detaillirten Beschreibung, welche der belgische Forscher von der Furchung des Ascaris-Eies gegeben hat¹⁾, nur wenig hinzufügen kann.

Jene Kegel repräsentiren sich als aus sehr feinen glänzenden Fäden bestehend, die mit ihren Enden an den chromatischen Schleifen angeheftet sind, während ihre Spitzen frei in das Protoplasma hineinragen und von mächtigen Strahlensystemen umgeben werden. Im Mittelpunkte jeder dieser Sonnen findet sich häufig (aber nicht immer!) ein scharf contourirtes helles Körperchen vor, welches v. Beneden „corpuscule polaire“ nennt. In Fig. 30 und Fig. 31 (Taf. X) sind diese Befunde dargestellt. Bei einer gewissen Einstellung des Mikroskops sieht man an jedem der beiden Kegelenden auch noch ein kugelförmiges, scharf umschriebenes Gebilde (Fig. 31) auftauchen, welches v. Beneden für „une formation morphologique distincte“ erachtet und als *sphère attractive* bezeichnet. Ich habe mich längere Zeit hindurch dieser Meinung gleichfalls hingegeben. Aber schliesslich bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass man es bei diesen „Attraktionskugeln“ mit einer blossen Refractionerscheinung zu thun hat, welche durch die dicht zusammengedrängten Polstrahlen hervorgebracht wird. Zu wiederholten Malen und zu sehr verschiedenen Zeiten (bei trübem Himmel, bei hellster Mittagsbeleuchtung und auch bei Lampenlicht) habe ich mir jene problematischen Kugeln auf ihre Natur hin angesehen, aber nichts gefunden, was mich veranlassen könnte, sie für mehr als eine lediglich optische Erscheinung zu halten. Ueber den Ursprung der achromatischen Spindel-Figur habe ich noch keine eigenen Forschungen angestellt, aber es ist mir sehr wahrscheinlich, dass ihre Fäden (Fibrillen) aus einem Material bestehen, welches in ähnlicher Weise aus der umgewandelten Membran der Furchungshalbkern hervorgeht, wie der achromatische Theil der ersten Richtungsfigur aus der Membran des Eikernes. Auch Prof. v. Beneden (vergl. *Recherches*, p. 333) neigt sich dieser (zunächst allerdings noch hypothetischen) Ansicht zu; nur dass

1) *Recherches etc.* p. 314—352.

er, wie dies bei seiner Auffassung nicht anders möglich ist, von Vorkernen spricht, wo ich von Furchungskernen rede.

Von einem der Pol-Enden der Theilungsfigur her betrachtet, sieht man die Scheitel der chromatischen Schleifen zuletzt in der Weise um einen Mittelpunkt angeordnet, dass ein typischer Mutterstern gebildet wird. Derselbe liegt stets in einer Ebene, welche mitten durch die Dotterkugel geht, und man spricht desshalb auch von einer „Aequatorialplatte“ (*Disque équatorial*), um die relative Lage der chromatischen Elemente gleich mit zum Ausdruck zu bringen. Die Formirung dieser Aequatorialplatte bezeichnet zu gleicher Zeit den Eintritt des Stadiums der sogenannten Metakinese, welches dadurch eingeleitet wird, dass sich die 4 primären chromatischen Fadenschleifen der Länge zu spalten beginnen, wodurch 8 secundäre oder Tochterschleifen entstehen. Die Spaltung geschieht auf dem Wege einer eigenthümlichen Theilung der chromatischen Kügelchen in den primären Fäden und kann oft schon zu einer Zeit beobachtet werden (Fig. 32), wo die sternförmige Anordnung zu einer Platte noch gar nicht stattgefunden hat. Die bereits deutlich unterscheidbaren secundären Schleifen eines und desselben primären Fadens sieht man oft mit ihren Enden noch zusammenhängen, wie dies gleichfalls aus Fig. 32 ersichtlich wird.

Bevor ich die Metakinese oder Umordnung der Tochterfäden etwas näher beleuchte, muss ich eine Bemerkung einfügen.

In dem Kapitel über die Befruchtung (*Recherches*, p. 403) und am Schlusse seiner Abhandlung überhaupt zählt Prof. v. Beneden die Hauptresultate seiner Forschungen in Betreff der Befruchtungserscheinungen auf, und er kommt zu dem Schlusse, dass man nicht mit O. Hertwig sagen könne, die Befruchtung bestehe in der Verschmelzung eines weiblichen und eines männlichen Zellkernes. Denn die Beobachtung des Eies von *A. megalcephala* zeige, dass in keinem Theilungsstadium desselben männliches und weibliches Chromatin zusammenfließe. Wenn aber dennoch eine Verschmelzung stattfinden sollte, so könne diese nur in den Kernen der beiden ersten Blastomeren sich vollziehen. Indessen gebe es Gründe zu der Annahme, dass auch dann noch männliches und weibliches Chromatin von einander geschieden bleibe (*Recherches*, p. 404).

Zu dieser Auffassung ist v. Beneden gelangt, weil es ihm

nie geglückt ist, die Verschmelzung von Vorkernen im Ascaris-Ei zu beobachten und weil er die Natur derjenigen Kerne des nämlichen Eies, welche in der That nicht mit einander verschmelzen (weil sie schon männliche und weibliche Elemente in sich enthalten) gänzlich verkannt hat. Er hielt diese letzteren für Vorkerne, während sie diese Bezeichnung — wie ich im Vorhergehenden gezeigt habe — gar nicht verdienen.

Unter diesen Umständen erweisen sich die Befunde an dem sich zur Theilung anschickenden Ascaris-Ei gänzlich ungeeignet dazu, um die Hypothese vom cellulären Hermaphroditismus zu stützen. Es ist nicht wahr, dass die erste Furchungskugel bei *Ascaris megaloccephala* 2 chromatische Schleifen männlicher und 2 ebensolche Gebilde weiblicher Provenienz enthält; vielmehr sind in diesen beiden Schleifenpaaren die chromatischen Bestandtheile von beiderlei Geschlechtsproducten bereits auf's Innigste mit einander vereinigt. Entweder fand die Verschmelzung unmittelbar nach Ausstossung des 2. Richtungskörpers statt, oder die unabhängig von einander entstandenen Pronuclei produciren, indem sie sich conjugiren, einen einheitlichen Furchungskern. In jedem Falle aber findet eine Verschmelzung in dem Sinne der Hertwig'schen Befruchtungslehre statt.

Das ist das Resultat, zu dem ich durch eingehende Untersuchungen, welche mich ein Jahr lang fast ganz ausschliesslich in Anspruch genommen haben, gelangt bin. Selbstredend liegt es mir ganz fern zu verkennen, dass ich höchstwahrscheinlich gar nicht darauf verfallen wäre, das Ei von *Ascaris megaloccephala* zu beobachten, wenn nicht die ausgezeichnete Arbeit v. Beneden's in mir den Wunsch erweckt hätte, das darin Berichtete aus eigener Anschauung kennen zu lernen.

An einer einzigen Stelle seines Werkes (p. 404) kleidet Prof. v. Beneden die sonst ganz positiv ausgesprochene Behauptung (dass die beiden Kerne im legereifen Ascaris-Ei Pronuclei seien) in die Form eines bedingten Satzes ein, indem er sagt: „Si le pronucleus mâle et le pronucleus femelle méritent ces dénominations, qui impliquent leur sexualité, les noyaux cellulaires sont manifestement hermaphrodites.“ Damit ist indirect natürlich zugegeben, dass die Hypothese des cellulären Hermaphroditismus fallen muss, wenn auf die Frage, welche der erste Theil des obigen Satzes involvirt, mit einem unbedingten „Nein“ geantwortet werden

muss. Denn diejenigen Kerne, welche — nach Prof. v. Beneden's eigenem Zeugniß — Fadenschleifen liefern, ohne vorher in Conjugation zu treten, verdienen — meinen Untersuchungen zufolge — die Bezeichnung „Vorkerne“ nicht, weil sie nach der Formel $\frac{1}{2} \text{ mm} + \frac{1}{2} \text{ wm}$ (vergl. S. 159 dieser Abhandlung) bereits conjugirt sind.

Hiermit werden für mich alle diejenigen Schlussfolgerungen hinfällig, welche aus der Prämisse, dass jene beiden Kerne geschlechtlich differenter Natur seien, von Prof. v. Beneden gezogen worden sind.

Ich fahre nunmehr in der Schilderung des Furchungsprocesses fort, der sich mir nur in einigen wenigen Punkten anders darstellt, als v. Beneden ihn beschreibt. Die Differenzen erklären sich aber hinlänglich aus der Verschiedenheit der angewandten Conservierungsmethoden. Ich glaube, dass durch die meinige das Detail der karyokinetischen Vorgänge besser zur Anschauung gebracht wird, als auf dem Wege der monatelangen Alkoholbehandlung, welches Verfahrens sich v. Beneden bediente (vergl. Recherches, p. p. 281. und 282). Ich habe neuerdings meine Methode noch mehr vervollkommenet, so dass es mir jetzt möglich ist, die dickschaligen Ascaris-Eier (mit den Furchungsstadien) binnen 20 Minuten zu fixiren.

Der Vorgang der Metakinese vollzieht sich nach meinen Präparaten in der Weise, dass die beiden Tochtersterne (disques subéquatoriaux) allmählich nach entgegengesetzten Richtungen (Fig. 33, Taf. X) auseinanderweichen, aber so, dass die central gelegenen Scheitel der Schleifen rascher eine subäquatoriale Stellung gewinnen, als die Enden derselben. Man kann das mikroskopische Bild, welches die beiden sich trennenden Dyastern darbieten, am besten imitiren, wenn man die ausgespreizten, aber etwas nach einwärts gekrümmten Finger beider Hände mit ihren Spitzen zusammenlegt, hierauf noch mehr einkrümmt und dann sie durch einen langsamen geraden Zug von einander trennt. Es entstehen auf solche Weise chromatische Figuren von Kronen- oder Korbform. Annähernd wenigstens stimmt dieser von Flemming herrührende Vergleich. Meistentheils bleiben die nach entgegengesetzten Richtungen sich fortbewegenden Tochterschleifen eine kurze Zeit noch an ihren Endpunkten miteinander verbunden, wie dies auch aus Fig. 33 ersichtlich wird. Ja selbst dann noch, wenn sie (Fig. 34)

schon sehr beträchtlich auseinander gewichen sind, stellen zarte achromatische Fäden, in welche da und dort feinste Chromatinkügelchen eingebettet sind, einen deutlichen Zusammenhang zwischen ihnen her. Bei recht aufmerksamer Musterung solcher Ansichten erhält man durch ganz directe Anschauung den Beweis dafür geliefert, dass ein nicht färbbares Substrat vorhanden ist, welches in Verbindung mit einer für Farbstoffe empfänglichen Substanz die Fadenstructuren der Kerne ausbildet.

Schliesslich tritt aber doch eine endgültige Trennung zwischen den beiden Tochterstern-Figuren ein. Diese geht Hand in Hand mit der Einschnürung der Dotterkugel, resp. der Bildung der ersten ringförmigen Furche, durch welche das Ei in zwei ganz gleiche Theilhälften zerlegt wird, die später wieder oberflächlich mit einander verschmelzen. Der erste Act des Furchungs-dramas ist aber erst dann abgeschlossen, wenn die chromatischen Faden-Fragmente in den beiden Blastomeren die Form ruhender Kerne angenommen haben.

Ich kann mit aller Bestimmtheit versichern, dass erst wieder ein Knäuelstadium durchlaufen wird (Fig. 35), ehe die wirkliche Ruheform (Fig. 36) zur Ausbildung gelangt. Prof. v. Beneden stellt diese Thatsache in Abrede (Recherches, p. 345), indem er sagt; „Je n'ai pas réussi à trouver, au milieu des milliers d'oeufs en segmentation que j'ai observés, un seul oeuf montrant la cinquième phase de Flemming, c'est-à-dire le stade de pelotonnement des noyaux filles." Ce stade fait défaut dans les blastomères en voie de division de l'ascaride du cheval.“ Und einige Seiten weiter (p. 351) heisst es nicht minder positiv: „Tant dans l'oeuf que dans les blastomères, chez l'ascaride du cheval le stade de pelotonnement manque totalement dans la régénération des cellules filles.“

Hieraus und aus den Abbildungen, welche v. Beneden auf Taf. XIX (siehe dortige Fig. 10 und Fig 11) von dem in Frage kommenden Stadium gegeben hat, geht klar hervor, dass es ihm mit seiner Methode nicht gelungen ist, das Knäuelstadium (stade de pelotonnement) zur Ansicht zu erhalten. Es existirt aber sicher. Herr Prof. W. Flemming, dem ich die entsprechenden Präparate einsandte, hat sich autoptisch von der Richtigkeit meiner Behauptung überzeugt. Diese Angelegenheit ist also zweifellos und vollständig klargestellt. Die fünfte Phase Flemming's fehlt keines-

wegs in der Metakinese der Tochterkerne von *A. megaloccephala*, sondern ist vielmehr dort in einer Schönheit und Deutlichkeit vorhanden, wie ich sie garnicht in meinen Zeichnungen wiedergeben kann. Auch in Bezug auf diesen Punkt gestatte ich mir, mich auf die autoritative Zeugenschaft des Kieler Zellenforschers zu berufen.

Zur Vervollständigung meiner Beschreibung der auseinanderweichenden Dyastern will ich noch anführen, dass kurz vor Eintritt des Knäuelstadiums (und manchmal auch schon früher) eine nochmalige Längstheilung der Tochterschleifen erfolgt. Von dieser Thatsache habe ich mich ebenfalls mit Bestimmtheit überzeugt, bin aber nicht in der Lage anzugeben, ob dieselbe in einer directen genetischen Beziehung zum Eintritt der Knäuel-Phase steht.

Die Form der ruhenden Tochterkerne und die Umordnung ihres Fadengerüstes habe ich in Fig. 36 zur Anschauung zu bringen versucht. Ich mache aber ausdrücklich darauf aufmerksam, dass meine Präparate viel besser sind, als meine Zeichnungen. Dies möge man bei einer Kritik der von mir gemachten Angaben beständig in Rechnung ziehen. Auch werden diejenigen, welche sich mit dem *Ascaris*-Ei durch eigene Anschauung vertraut machen, meine Aussage alsbald bestätigt finden.

In Fig. 40 habe ich eine Form der ruhenden Tochterkerne abgebildet, welche mir sehr bemerkenswerth erscheint. Man entdeckt hier bei aufmerksamem Zusehen ein achromatisches (oder nahezu achromatisches) Fädennetz, dessen einzelne Maschen eine rautenförmige Gestalt besitzen und sich über die ganze Kernmembran ausbreiten. In den Ecken der rautenförmigen Figuren liegen Chromatinkörnchen und so macht das ganze Gebilde den Eindruck, als ob es ein Product allerfeinster Filigran-Arbeit sei.

Die Mitose der Tochterkerne (Fig. 37) beginnt mit der Ausbildung eines ganz ähnlichen Fadenknäuels wie seiner Zeit derjenige war, den wir im Furchungskern des Eies (Fig. 22) auftreten sahen, oder wie er (vergl. Fig. 27 und Fig. 28) in den beiden Halbkernen anzutreffen ist, welche zusammen die Bedeutung eines einheitlichen Furchungskernes besitzen.

Die beiden Tochterkerne haben im Ruhezustande eine nahezu ovoide Gestalt. Ihr längerer Durchmesser läuft parallel mit der ersten Theilungsebene der Dotterkugel. Der Ort, wo sich der chromatische Faden in ihnen ausbildet, ist wiederum (vergl. Fig. 37 und Fig. 44) eine ganz bestimmte, rings um jeden Kern herum-

laufende Zone, welche ebenfalls als äquatorial bezeichnet werden kann, da von zwei Polen her die chromatische Substanz dort zusammenströmt. Eine Pol- und eine Gegenpolseite im Sinne C. Rabl's¹⁾ lässt sich also hier nicht unterscheiden, sondern es sind zwei gleichwerthige Polfelder (pf_1 und pf_2 in Fig. 44) vorhanden, die ihren Charakter bis zum Schwinden der Kernmembran consequent behaupten. Derselbe Fall liegt auch an den kugeligen Kernen der ersten Furchungskugel (Fig. 27 und Fig. 28) vor, von denen ich einen in der Polansicht (Fig. 43) dargestellt habe.

Bei den Tochterkernen sind mir Zweifel darüber entstanden, ob der dicke chromatische Faden, welcher aus dem Zusammenfluss der färbbaren Substanz (von den beiden Polfeldern her) entsteht, an der Innenwand der Kernmembran oder auf deren äusserer Oberfläche verläuft. Ich erhielt sehr oft Bilder, welche mir letzteres wahrscheinlich machten. Der Faden trat dann wie im Relief hervor, wenn sich der Tubus vom Object entfernte. Unterstützt wurden derartige Beobachtungsergebnisse durch die directe Wahrnehmung einer Abhebung des chromatischen Fadens von der Kernoberfläche (Fig. 41), so dass ich es jetzt mindestens unentschieden lassen muss, ob der lockere Knäueifaden, wie er nach Aufgabe des Ruhestadiums in den Tochterkernen auftritt, diesseits oder jenseits der Kernmembran sich befindet. Die bereits angezogene Fig. 41 macht den ersten Theil der Alternative zwar sehr wahrscheinlich, aber dennoch bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass, bei der üppigen Entwicklung des Fadens im Innern der Kernmembran, letztere an irgend einer Stelle eine Ruptur erhalten hätte, so dass ein Hervortreten des Fadens an dieser Stelle erfolgen konnte. Hierüber bin ich durch meine bisherigen Untersuchungen noch nicht in's Reine gekommen.

Dagegen scheint es mir, dass ein anderer nicht unwichtiger Punkt durch meine Beobachtungen am Ascaris-Ei eine etwas schärfere Beleuchtung erfahren hat. Ich meine den, welcher das von W. Flemming aufgestellte Gesetz betrifft, dass die Tochterkerne in umgekehrter Reihenfolge die Stadien der Mutterkerne wiederholen sollen²⁾.

1) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrbuch. X. Bd. 1885, p. 226.

2) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. III. Theil. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XX, 1882, p. 72.

Das hierauf bezügliche „Repetitionsschema“ ist zwar allgemein bekannt, es mag hier aber nochmals in deutliche Erinnerung gebracht werden:

Mutterkern.	Tochterkern.
(Ruheform)	(Ruheform)
1) Knäuel	5) Knäuel
2) Stern	4) Stern
3) Umordnung (Metakinese).	

Dass die 5. Phase dieses Schema's bei *Ascaris megalocephala* in typischer Klarheit vorhanden ist, habe ich (der gegenheiligen Behauptung v. Beneden's gegenüber) mit zweifelloser Sicherheit nachgewiesen. Und dass aus den betreffenden Tochterknäueln das Gerüst der ruhenden Kerne hervorgeht, diese Thatsache habe ich gleichfalls an meinem Object constatirt. Aber dennoch meine ich, dass der zunächst vorausgegangene Mutterknäuel (Phase 1 im Schema) nicht mit derjenigen Knäuelform, welche aus der Kronenform der Tochtersterne entspringt (vergl. die Fig. 34 und 35 auf Taf. X), parallelisirt werden darf, also nicht mit Flemming's 5. Phase, sondern vielmehr mit dem Knäuel, der auf die Ruheform der Tochterkerne folgt, also mit derjenigen Phase, welche in meiner 37. Fig. zur Darstellung gebracht ist. Denn nur dieses Stadium scheint mir dem Mutterknäuel der 1. Phase gleichwerthig zu sein, weil aus ihm die 4 Fadenschleifen (resp. der Mutterstern) im Blastomer genau in derselben Weise hervorgehen, wie die homologen Chromatingebilde aus dem Knäulfaden (Spirem) des einheitlichen Furchungskernes (Fig. 22) zur Zeit der erstmaligen Theilung der Dotterkugel. In diesem Sinne würde ich die Parallelisirung auch in Betreff der ferneren Kerngenerationen und ihrer mitotischen Phasen für angezeigt halten, wobei dann freilich ein ganz anderes Gesetz als das von Flemming aufgestellte zur Abstraction gelangen müsste, nämlich dieses: dass — wenn man die Ruhestadien als Ausgangspunkt betrachtet — die mitotische Formenfolge in den Tochterkernen ganz in derselben Weise sich vollzieht, wie in den Mutterkernen, dass sie also nicht umgekehrt verläuft, sondern im Sinne einer Recapitulation.

Es kommt ganz auf den Ausgangspunkt an, welchen man bei Beurtheilung dieser Erscheinungen wählt. Geht man von der Aequatorialplatte mit ihren längsetheilten, sternförmig angeordneten Chromatinschleifen aus, so ist Flemming vollständig im

Rechte mit seinem Gesetz, denn dann folgen die entsprechenden Stadien progressiv und regressiv in ganz übereinstimmender Weise aufeinander. Es fragt sich nun aber, ob es nicht natürlicher sein würde, das Ruhestadium als Ausgangspunkt zu wählen, und die mitotischen Vorgänge in den einzelnen Zellgenerationen als rhythmisch wiederkehrende und in demselben Sinne sich abspielende Erscheinungen aufzufassen.

Ich selbst möchte mich mit Rabl für diese letztere Auffassung entscheiden, und zwar unter Hinweis auf das im Thier- und Pflanzenreiche ganz unverbrüchlich herrschende Gesetz, dass die Nachkommen stets die Entwicklungsstadien der Vorfahren in gleicher Reihenfolge und niemals im umgekehrten Sinne durchlaufen.

In den Figuren 38 und 39 habe ich noch zwei weitere Entwicklungsstadien dargestellt. Aus der ersten Abbildung wird ersichtlich, dass aus dem Knäuelfaden des Tochterkernes 4 Fadenschleifen hervorgehen und diese Erscheinung kehrt in allen Blastomeren, so weit ich sie habe verfolgen können, wieder. Die Schleifen spalten sich der Länge nach genau auf die nämliche Weise, wie die homologen Gebilde des Muttersternes und nehmen die Korb- und Kronenform nach Passirung des Aequatorialplattenstadiums ebenso an, wie dies in dem entsprechenden früheren Stadium (Fig. 33 und Fig. 34) der Fall gewesen ist. In Bezug auf die beiden Blastomeren ist zu bemerken, dass dasjenige davon, an welchem der zweite Richtungskörper angeheftet bleibt, stets die primäre Ektodermzelle darstellt, während das andere den meso- und entodermalen Elementen den Ursprung giebt¹⁾.

Fig. 39 zeigt, dass auch in den weiteren Furchungsstadien die 5. Flemming'sche Phase vorkommt und zwar in derselben typischen Klarheit, wie dies schon bei der ersten Theilung der Eizelle der Fall war.

In Fig. 42 bringen a und b die Folgen einer mangelhaften Präparationsweise (mittels Alkohol) zur Anschauung. Die Chromatinfäden und Kerne haben hier ein verkümmertes und annormales

1) Vergl. P. Hallez, Recherches sur l'embryogénie de quelques nématodes, Paris. 1885, p. 21 u. ff.

Aussehen. Die betreffenden Eier entstammten *Ascaris*-Weibchen, welche etwa ein Jahr lang in 50 % igem Alkohol gelegen hatten.

Fig. 42 c repräsentirt gleichfalls ein anormales Stadium, insofern das eine Blastomer einen sehr langen, das andere nur einen kurzen und dünnen Tochterkernfaden enthält.

Zum Schluss dieser Abhandlung sei es mir noch gestattet, eine kurze Betrachtung allgemeineren Inhalts anzustellen.

Die materielle Grundlage für das Leben des Zellorganismus bilden die beiden Substanzen, aus denen er sich constituirt: das Cytoplasma und das Chromatin. Versuche über die künstliche Theilung einzelliger Wesen (Infusorien) haben gelehrt¹⁾, dass der Zellenleib nur dann lebens- und regenerationsfähig bleibt, wenn Kernsubstanz in die einzelnen Theilstücke mit übergeht. Sobald dies nicht der Fall ist, sterben sie nach einiger Zeit ab. Es gewinnt hiernach den Anschein, dass dem Chromatin ganz bestimmte physiologische Functionen zur Erfüllung obliegen, die nur in Verbindung mit denen, welche das Protoplasma der Zelle zu leisten hat, den Fortbestand des Lebens garantiren. Man muss es aber für sehr wahrscheinlich halten, dass eine Art von Arbeitstheilung zwischen diesen beiden Substanzen besteht, und zwar ergeben die Beobachtungen über die specielle Betheiligung der chromatischen Elemente an den Reife-, Befruchtungs- und Furchungserscheinungen des *Ascaris*-Eies, dass diese Processe in engster Beziehung zu den Strukturveränderungen stehen müssen, welche das Mikroskop in periodischer Wiederkehr an diesen Elementen zu constatiren vermag. Es würde der chromatischen Substanz so nach die Aufgabe zufallen (so scheint es wenigstens) den Ablauf der Theilungsvorgänge des Eies zu regeln, und sozusagen ihren Rhythmus zu bestimmen, wenn dieser bildliche Ausdruck erlaubt ist; dem Protoplasma hingegen würden die Nahrungsaufnahme, die Excretion, die Bewegungserscheinungen der Zelle (Pseudopodienbildung) und damit auch die Initiative zur Einleitung neuer Anpassungsprocesse beizumessen sein. Insofern aber, wie wir gesehen haben, nur kernhaltiges Protoplasma die letzterwähnten

1) Vergl. M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXVI, 1886.

physiologischen Thätigkeiten auszuüben vermag, kommt sicher auch dem Chromatin ein gewisser Antheil an denselben zu, wie auch die umgekehrte Voraussetzung zutreffen wird, dass das Protoplasma die karyokinetischen Erscheinungen zu beeinflussen im Stande ist. Dafür sprechen sogar eine ganze Anzahl neuerer Beobachtungen auf's Deutlichste.

Unter solchen Umständen ist es misslich, einem der beiden Bestandtheile des Zellenleibes ein physiologisches oder histogenetisches Primat zuschreiben zu wollen. Es ist vom Kern mehr als einmal gesagt worden, dass er der „wichtigste Theil“ der Zelle sei. Aber dies ist eine wenig wissenschaftliche Art und Weise die Sache anzusehen. Ein Kriterium für die Wichtigkeit eines oder des andern Zellbestandtheils würden wir nur dann besitzen, wenn wir den ganzen molecularen Mechanismus des cellulären Lebens zu durchschauen vermöchten. Dass damit bis jetzt aber kaum mehr als ein schwacher Anfang (wenn überhaupt ein solcher!) gemacht worden ist, wird Jeder, der in diesen Dingen arbeitet, sich selbst sagen können. Oder man müsste geneigt sein, die Gründe, mit denen A. Brass¹⁾ seine Ansicht motivirt, dass das Keimbläschen „der hauptsächlichste Theil der Eizelle“ sei, für ausschlaggebend halten, was sie aber keinesfalls sind.

Ich vermag jedoch auch die entgegengesetzte Ansicht nicht zu theilen, nach welcher das Protoplasma der Hauptbestandtheil des Zellorganismus sein soll. Das ist die Meinung von P. Hallez, der vor Kurzem in einer besonderen Broschüre schlankweg die Behauptung aufgestellt hat: „Le protoplasme cellulaire est la partie principale de la cellule“²⁾. Nach diesem Forscher haben die Kerne nur eine secundäre Bedeutung für das Leben der Zelle. Wenn manche Biologen anderer Ansicht in Bezug auf diesen Punkt seien, sagt Hallez, so komme dies daher, weil die Kerne durch ihre ostensible Betheiligung an den karyokinetischen und Befruchtungsercheinungen die Aufmerksamkeit in weit höherem Maasse als der Zellenleib auf sich zögen. „En un mot — so heisst es am Ende der bezüglichen Betrachtung — le protoplasme semble être à la fois architecte et matériel de construction, posant lui-

1) A. Brass, Beiträge zur Zellphysiologie 1884, p. 27.

2) P. Hallez, Pourquoi nous ressemblons à nos parents. Paris 1886, p. 23.

même les jalons autour desquels sa propre substance se distribue avec symétrie.“

Im Hinblick auf diese beiden sich einander gegenüberstehenden Ansichten scheint es mir nicht unangemessen, daran zu erinnern: dass der Forscher das nicht scheiden soll, was die Natur so untrennbar vereinigt hat. Wir sind vorläufig nicht in der Lage zu sagen, welcher von den beiden Haupttheilen der Zelle der hauptsächlichste Lebensträger ist; wir wissen nur, dass keiner ohne den anderen im Stande ist, die Aufgaben zu erfüllen, welche den Fortbestand des cellulären Lebens verbürgen. Dabei müssen wir zunächst verharren. In dem Punkte freilich, dass wir zur Zeit den Kernen eine gar zu exclusive Aufmerksamkeit zuwenden, mag Hallez ein wenig Recht haben. Indessen stehen wir dabei im Banne einer historischen Nothwendigkeit, insofern der Entwicklungsgang der Biologie die karyokinetischen Erscheinungen aus vielen Gründen in den Vordergrund des wissenschaftlichen Interesses gerückt hat. Es wird den späteren Generationen vorbehalten sein, diese Einseitigkeit, wenn es eine solche war, zu corrigiren und das Zellprotoplasma in sein verkanntes Recht einzusetzen.

Dass ich in vorstehender Abhandlung die einschlägige Litteratur nicht in grösserem Umfange berücksichtigt habe, erklärt sich aus den kleinstädtischen Verhältnissen meines Wohnortes. Dadurch wird mir die Benutzung von Instituts- und Universitätsbibliotheken nur in geringem Umfange möglich. Umsomehr bin ich aber Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. Leuckart (Leipzig) und Herrn Prof. Dr. M. Nussbaum (Bonn) zu Dank verpflichtet, weil mich dieselben jetzt und schon früher in so lebenswürdiger Weise durch Litteraturzusendungen unterstützt haben. Z.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII—X.

Tafel VIII.

- Fig. 1. Keulenförmiges Ovarial-Ei von *A. megalcephala*. Kbl. Keimbläschen.
- Fig. 2. a, b und c führt das Keimbläschen in verschiedener Lage (in Rück-
sicht auf den Beobachter) vor, um die periphere Stellung des
Keimkörperchens zu zeigen.
d, e und f veranschaulichen die Metamorphose des Keimbläschens
und seines chromatischen Körpers.
- Fig. 3. Die parallel gestellten Halbspindeln des ersten Richtungkörpers mit
ihren „globules chromatiques“.
- Fig. 4. Ein Spermatozoon aus dem Vas deferens des *Ascaris*-Männchens.
- Fig. 5. Vier verschiedene Typen von Spermatozoen aus dem oberen Theile
des weiblichen Geschlechtsschlauches.
- Fig. 6. Copulation des Samenkörperchens mit der Eizelle. sz Samenzelle;
dh die abgehobene Dotterhaut. 1 rk erster Richtungskörper.
- Fig. 7. Das Spermatozoon ist eingedrungen und rückt nach dem Centrum
des Eies vor.
- Fig. 8. Beginnende Auflösung der protoplasmatischen Theile des Samen-
körpers. k glänzender Körper (corps refringent), g gehäuseartige
Kappe des Spermatozoons (Membrane caudale v. Beneden's). mm
männlicher Mitoblast (Nucleus chromatique, v. Beneden).
- Fig. 9, 10 und 11 stellen verschiedene Stadien des Eindringens von Sperma-
tozoen dar.
- Fig. 12 und 13 veranschaulichen die Thatsache, dass bei *Ascaris suilla* das
Spermatozoon an sehr verschiedenen Stellen in das Ei eindringt.
- Fig. 14. Krankes resp. anormales Ei von *A. megalcephala*, in welches
mehrere Spermatozoen eindringen.
- Fig. 15. Eigenthümliche (drüsige) Zellen aus dem Epithel des männlichen
Sexualschlauches.
- Fig. 16. Eine grössere mehrkernige Zelle derselben Art mit längeren Aus-
läufern (f); st cilienartiger Strang.
- Fig. 17. Vas deferens und Hodenschlauch eines *Ascaris*-Männchens in dop-
pelter natürlicher Grösse. Die schraffierte Stelle bezeichnet die Haupt-
fundstätte der in Fig. 15 und 16 dargestellten Zellen.

Tafel IX.

- Fig. 1—4. Bildung des ersten Richtungkörpers im Ei von *Ascaris me-
galcephala*.
- Fig. 5. Ausstossung des ersten Richtungkörpers.

- Fig. 6—9. Verschiedene Stadien, welche die Bildungsweise des zweiten Richtungkörpers und seine achromatische Spindelfigur zur Anschauung bringen.
- Fig. 10, 11 und 12 zeigen den zweiten Richtungkörper unmittelbar vor seinem Austritt und markiren den Ortswechsel der mitoblastischen Elemente des Spermatozoons.
- Fig. 13. Die Chromatinportionen männlicher und weiblicher Provenienz (mm und wm) stehen sich nach Ausstossung des zweiten Richtungkörpers gegenüber, und werden alsbald ($\frac{1}{2}$ mm mit $\frac{1}{2}$ wm) in eine gemeinsame Kernhöhle eingeschlossen. Auf diese Weise entstehen zu gleicher Zeit zwei Furchungs-Halbkerne.
- Fig. 14 führt dieses Stadium vor.
- Fig. 15 zeigt die betreffenden Halbkerne in ihrer vollständigen Ausbildung.
- Fig. 16. In dieser Figur ist die beginnende Pronucleusbildung veranschaulicht.
- Fig. 17. Die beiden Pronuclei haben sich noch vor ihrer definitiven Ausgestaltung conjugirt.
- Fig. 18. Die beiden Uteri eines mittelgrossen Weibchens von *A. megaloccephala*. v Vagina.

Tafel X.

- Fig. 19. Anormale Bildung von 4 Vorkernen (2 männl. und 2 weibl.).
- Fig. 20. Die Pronuclei nach ihrer definitiven Ausbildung.
- Fig. 21. Dieselben zur Zeit der Conjugation.
- Fig. 22. Der chromatische Fadenknäuel im Innern der Höhlung des Furchungskernes.
- Fig. 23. Der einheitliche Chromatinfaden des Mutterknäuels.
- Fig. 24. Zerfall desselben in einzelne Fragmente.
- Fig. 25. Bildung der 4 chromatischen Schleifen.
- Fig. 26. Anordnung derselben um ein gemeinschaftliches Centrum (Mutterstern).
- Fig. 27, 28 und 29. Ausbildung des Fadenknäuels in den beiden Furchungs-Halbkerne.
- Fig. 30. Die Mitose der Dotterkugel im Anfangsstadium. pk Polarkörperchen.
- Fig. 31. Dasselbe Stadium in mehr seitlicher (äquatorialer) Ansicht.
- Fig. 32. Spaltung der primären Fadenschleifen.
- Fig. 33. Fortschreitende Mitose (Korbfigur Flemming's).
- Fig. 34. Beginnende Theilung der Dotterkugel mit der Kronenfigur Flemming's.
- Fig. 35. Knäuelstadium der Tochterkerne (5. Phase des Flemming'schen Schemas).
- Fig. 36. Ruhende Tochterkerne.
- Fig. 37. Knäuelstadium der Tochterkerne.
- Fig. 38 und 39. Zwei aufeinanderfolgende Furchungsstadien, um die homologe Schleifenbildung in den Blastomeren zu zeigen.
- Fig. 40. Ruhestadium eines Tochterkernes mit rautenförmiger Felderung.

Fig. 41. Tochterkern mit einem Chromatinfaden ausserhalb der Kernmembran.

Fig. 42. Die einzelnen Abbildungen (a, b und c) veranschaulichen die Wirkungen einer ungeeigneten Präparation der Eier.

Fig. 43. Furchungshalbkern von der Polseite (pf) her gesehen.

Fig. 44. Tochterkern mit äquatorialem Chromatinfaden und den 2 Polfeldern pf_1 und pf_2 .