

Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen.

I. Ueber die biologische Bedeutung des Keimbläschen- stadiums und über die Bildung der Vierergruppen.

Von

Dr. Valentin Häcker,

Privatdozent und Assistent am zoologischen Institut der
Universität Freiburg i. Breisg.

Hierzu Tafel XXVII und XXVIII und eine Textfigur.

Der Versuch, auf's Neue die vergleichend-morphologische Methode den Problemen des Keimbläschens gegenüber anzuwenden, mag vielleicht der Rechtfertigung bedürfen angesichts der soeben von O. Hertwig (20) ausgesprochenen Mahnung, man sollte „bei allen Untersuchungen des Kernes mehr Gewicht auf die chemische Beschaffenheit der einzelnen Inhaltsbestandtheile, als auf ihre formale Anordnung legen, welche jedenfalls der ersten gegenüber das Nebensächlichere ist“. Es wird wohl Niemand leugnen, dass wir allerdings erst durch eine genauere Feststellung des chemischen Werthes der verschiedenen Kernelemente zu einer Grundlage gelangen werden, welche zuverlässigere Rückschlüsse auf das Wesen der im Kern sich abspielenden Vorgänge gestattet. Es sind auch schon seit geraumer Zeit, seit den Untersuchungen Flemming's und des Botanikers E. Zacharias, gewisse chemische Eigenschaften der Kernbestandtheile, ihr verschiedenes Verhalten gegen Tinktionsmittel, Säuren und Alkalien, herangezogen worden, um eine Sichtung des morphologischen Materials vorzunehmen.

Jedoch nur zur Sichtung desselben sind auf diese Weise wesentliche Beiträge geliefert worden, dagegen sind unsere mikrochemischen Kenntnisse noch vollkommen unzureichend, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung und den Zusammenhang der verschiedenen im Kern und speziell im thierischen Keimbläschen auftretenden Elemente klarzulegen. Hier darf wohl

auch heute noch die vergleichend-morphologische Forschung einsetzen, wenn auch nur um den Boden für eine tiefer dringende Methode vorzubereiten.

Die Mängel aber, welche naturgemäss der im Folgenden beibehaltenen Richtung anhaften, gleichen sich vielleicht einigermaassen wieder aus durch die Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse, unter welchen diese oder jene Keimbläschenstruktur wiederkehrt. Bereits in meiner früheren Arbeit über die Eibildung bei den Copepoden (12) habe ich versucht, von diesem Gesichtspunkt aus die verschiedenen bei der Reifung des Eies auftretenden Typen zu erklären und ich bin zu dem Ergebniss gekommen, „dass auch im Mikrokosmos des regenerativen Lebens eine weitgehende Anpassungsfähigkeit zur Geltung gelangt“. In dem vorliegenden Aufsatz nun soll dieser Satz auf's Neue einer Prüfung unterzogen und die Frage gestellt werden, ob nicht gewisse Erscheinungsformen der Kernbestandtheile im Zusammenhang mit bestimmten biologischen Faktoren stehen?

Bei den in dieser Richtung angestellten Untersuchungen, von welchen, wie gesagt, ein Einblick in die Beziehungen zwischen den einzelnen Kernbestandtheilen erhofft wurde, gelangte ich zunächst zu Ergebnissen, welche zur Beantwortung einer Vorfrage, nämlich der Frage nach der biologischen Bedeutung des Keimbläschens überhaupt, herangezogen werden konnten.

An und für sich liegt es ja nahe, das „Keimbläschenstadium“ des thierischen Eies ohne Weiteres mit dem feinfadigen „Ruhestadium“ in Homologie zu setzen, welches bei den Furchungsvorgängen und ebenso bei der Vermehrung der somatischen Gewebe zwischen zwei aufeinander folgende Kerntheilungen sich einschaltet.

Nun hatte sich aber zunächst für die Copepoden (12, 14) herausgestellt, dass diejenige Längsspaltung des Chromatinfadens, durch welche die erste Theilung der Reifungsphase (Bildung des ersten Richtungskörpers) eingeleitet wird, bereits vor dem Keimbläschenstadium, nämlich schon in den Dyastern bezw. Dispiremen der letzten Theilung der Ureizellen, seinen Ursprung nimmt, und diese Ergebnisse haben neuerdings durch die Befunde Rückert's (27) am Selachierei ein Gegenstück erhalten.

Darin liegt nun offenbar ein Widerspruch zu den Verhältnissen in embryonalen und somatischen Kernen, bei welchen die Längsspaltung des Chromatinfadens erst nach dem feinfadigen Stadium stattfindet und es erhebt sich die Frage: ist dieses besondere Verhalten der chromatischen Substanz im Keimbläschen nur von nebensächlicher Bedeutung, so dass eine direkte Homologisierung des Keimbläschenstadiums mit dem feinfadigen Ruhestadium statthaft ist, oder liegen Thatsachen vor, welche eine anderweitige Erklärung nothwendig machen?

Aus den folgenden Abschnitten wird hervorgehen, dass die Frage in letzterem Sinne zu entscheiden ist.

1. Terminologisches.

Um in die verwickelten Verhältnisse, wie sie bei den zunächst zur Besprechung kommenden Crustaceen vorliegen, einen Einblick zu bekommen, hat man sich vor Allem zu vergegenwärtigen, dass bei den Copepoden und Cladoceren die von einem Weibchen während einer und derselben Fortpflanzungsperiode produzierten Eier nicht in ununterbrochener Aufeinanderfolge, sondern partienweise und in periodischen Zwischenräumen abgesetzt werden. Die Leertung der Eigänge und ihre durch Proliferation des „Keimlagers“ erfolgende Wiederauffüllung geht demgemäss schubweise vor sich, und, wenn wir zunächst absehen von der sekundären Differenzirung in Ei- und Nährzellen (Cladoceren), so zeigen im grossen Ganzen sämmtliche im Ovarium und in den Ovidukten befindlichen Kerne die nämliche Entwicklungsstufe.

O. Hertwig (19) hat bekanntlich in der Hoden- und Eierstocksröhre von *Ascaris* drei hintereinander folgende Zonen unterschieden: in der Keimzone¹⁾ erfolgt die Bildung und Vermehrung der Urkeimzellen (Ursamen- und Ureizellen); in der Wachstumszone wächst die als Keimmutterzellen (Samen- und

1) Die Keimzone umfasst auch das „Keimlager“ oder „Keim-epithel“, welches als zusammenhängendes Epithelpolster oder in Form von gesonderten Regenerationsherden zur Zeit der Fortpflanzung durch Proliferation die Urkeimzellen liefert.

Die Zellen des Keimlagers oder Keimepithels sind direkte Abkömmlinge der „Urogenitalzellen“ (Urgeschlechtszellen), welche in einem früheren oder späteren Stadium der Embryonalentwicklung als erste, sexuell noch nicht differenzirte Anlage der Geschlechtsorgane auftreten.

Eimutterzellen) bezeichnete letzte Generation der Urkeimzellen, ohne sich weiter zu vermehren, und speichert in ihrem Innern das Dottermaterial auf, während der Kern die typischen Bilder des „Keimbläschenstadiums“ zu zeigen pflegt. In der Reifezone endlich erfolgt eine zweimalige die Befruchtung vorbereitende Theilung (Bildung der Samenzellen, bezw. der Eizelle und der Richtungskörper).

Wir wollen in Anlehnung an die O. Hertwig'sche (im Obigen mit geringfügigen Abänderungen wiedergegebene) Terminologie die verschiedenen in den Genitalröhren sich abspielenden Entwicklungsstufen als Keim-, Wachsthum- und Reifephase unterscheiden. Auf Grund der oben erwähnten Periodizität der Eibildungsvorgänge decken sich bei unsern Crustaceen diese drei zeitlichen Phasen nicht auch mit drei örtlich hintereinander folgenden Zonen oder Abschnitten, wie dies bei *Ascaris* der Fall ist. Vielmehr pflegen — abgesehen vom Keimlager selbst — sämtliche im Ovarium und in den Eigängen befindlichen Elemente nahezu gleichaltrig zu sein. Dies bildet selbstverständlich für die Untersuchung erhebliche Hindernisse, und bei den Daphniden speziell kommt als weiterer erschwerender Umstand noch hinzu, dass der grösste Theil der in die Eigänge gelangenden Keimzellen die Rolle von Nährzellen übernimmt, und demnach in jedem einzelnen Mutterthiere nur relativ wenige eigentliche Eikerne zum Vergleiche vorliegen. Bei *Sida* erreichen die gleichzeitig von einem Mutterthiere produzierten Wintereier noch die Zahl 20, bei *Bythotrephes*, *Daphnia* und *Moina paradoxa* sind es dagegen nur zwei, bei *Moina rectirostris* gelangt nur ein einziges jedesmal zur Ausbildung (28).

Zu sicheren Ergebnissen führt hier nur die Heranziehung von solchen Formen, welche in Massen auftreten und so ein beliebig zu vermehrendes Material darbieten, vor Allem aber muss der Vergleich nahe verwandter Arten die erwähnten Mängel ausgleichen.

2. Chromatische und achromatische Stufe der Wachsthumphase.

Als „Wachsthumphase“ kann derjenige Entwicklungsabschnitt der Eizelle bezeichnet werden, welcher mit dem Momente, wo die Dyaster der letzten Theilung der Ureizellen in die Dispireme übergehen, beginnt, und welcher begrenzt ist durch

den Augenblick, in dem das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies getreten ist. Es ist eine Reihe von Erscheinungen, welche in den verschiedenen Thierklassen diesen Zeitraum charakterisirt: die allmähliche Verblässung des von der letzten Theilung der Ureizellen übernommenen Fadenknäuels und die frühzeitige Längsspaltung desselben, das Verhalten der Nucleolen, das Wachsthum des Zelleibs unter gleichzeitiger Aufspeicherung des Dottermaterials, und endlich die Wanderung des Keimbläschens an die Oberfläche. Wir sind heutzutage über den Zusammenhang dieser verschiedenen Vorgänge nur sehr wenig unterrichtet und es schien mir deshalb ein dankbares Unternehmen zu sein, unter möglichster Heranziehung der zahlreichen Beobachtungen anderer Forscher, die eigenen Ergebnisse zu einem übersichtlichen Bilde zu vereinigen.

Zunächst waren es, wie erwähnt, die niederen Crustaceen (Copepoden und Cladoceren), welche für die morphologische und physiologische Betrachtung des wachsenden Eies ein günstiges Objekt zu sein versprachen, da unter dem Einfluss verschiedenartiger biologischer Faktoren die Vorgänge selbst bei nächstverwandten Formen bedeutend voneinander abweichen und demnach die Möglichkeit geboten ist, durch vergleichende Betrachtung das Wesentliche von dem Sekundären zu trennen.

Zunächst stellte sich für die erwähnten niederen Crustaceen die Nothwendigkeit heraus, aus praktischen Gründen die Wachstumsphase des Kerns selbst¹⁾ in zwei Abschnitte zu theilen, von denen der erste gekennzeichnet ist durch die Anwesenheit eines einzigen „Nucleolus“ und durch die leichte Färbbarkeit des Fadenspirems (chromatische Stufe, Wph I), der zweite durch die Anwesenheit mehrerer „Nucleolen“ und die Abneigung der chromatischen Substanz, die Mehrzahl der Färbungsmittel anzunehmen (achromatische Stufe, Wph II). An diese achromatische Stufe reiht sich dann wieder eine kürzer dauernde (zweite) chromatische an, welche den Uebergang zur ersten Richtungstheilung darstellt.

1) Wo im Folgenden der Ausdruck „Wachstumsphase“ angewandt ist, soll er stets nur eine Entwicklungsperiode des Kernes selbst, nicht der ganzen Eizelle bezeichnen.

Es seien nun in erster Linie die Verhältnisse ins Auge gefasst, wie sie bei den Copepoden vorliegen, und wie ich sie zum Theil schon früher beschrieben habe. Zur Orientirung sollen zunächst einige Skizzen vorausgeschickt werden, welche den anatomischen Bau des weiblichen Geschlechtsapparats der Cyclopiden klarlegen.

In Figur 1 ist ein Frontalschnitt durch den Geschlechtsapparat von *Cyclops strenuus* kurze Zeit nach Füllung der Eigänge dargestellt. Die unpaare „Keimdrüse“ (Ovarium) liegt im Cephalothorax an der Dorsalseite des Darms und zwar so, dass das blinde, das „Keimlager“ enthaltende Ende caudalwärts gelegen ist. Bei einzelnen Arten, z. B. *C. signatus*, tritt deutlich die paarige Anlage des Keimlagers hervor. Die jungen Eizellen rücken zunächst nach vorn und biegen dann rechts und links in die Eigänge ein, welche, wenn eben erst gefüllt, als einfache, unverzweigte Schläuche zu beiden Seiten des Darmrohrs nach hinten laufen. In der Keimdrüse selbst wollen wir, rein örtlich, einen proximalen Abschnitt (p. ov.) von einem medialen (m. ov.) und einem distalen (d. ov.) unterscheiden.

Der proximale Abschnitt enthält am blinden Ende das Keimepithel oder Keimlager, welches unter fortgesetzten Theilungen die Ureizellen liefert. Dieselben theilen sich (etwa an der Grenze von p. ov. und m. ov.) abermals und die aus dieser Theilung hervorgehenden Zellen stellen die Eimutterzellen dar. Die Kerne derselben treten nun in die Wachstumsphase ein, deren verschiedene Stufen (siehe oben) in den Elementen des medialen und distalen Ovarialabschnittes, sowie in den Ovidukten zur Beobachtung gelangen.

Die Dotterabscheidung beginnt unter allen Umständen erst beim Uebertritt der Eizellen aus dem Ovarium in die Ovidukte, einerlei, in welcher speziellen Stufe der Wachstumsphase sich die Eikerne befinden.

Die Eizellen zeigen in den Ovidukten Anfangs (Fig. 1) eine rundliche oder abgerundet-polygonale Gestalt. Mit zunehmendem Wachstum aber nehmen sie eine überaus unregelmässige Form an: die ursprünglich schlauchförmigen Ovidukte treiben, mit den wachsenden Eizellen prall gefüllt, Aussackungen zwischen die dorsoventralen und längsverlaufenden Muskelzüge und dement-

sprechend werden auch die plastischen Eizellen in der verschiedensten Weise gepresst und nehmen überaus wechselnde Umrisse an.

Die Fig. 2 zeigt einen ziemlich hoch gelegenen Frontalschnitt durch einen der Ovidukte und deutet die eben besprochenen Formveränderungen der Eizellen an. Bei d ist ein Anschnitt des Darmrohrs, bei m sind Querschnitte der dorsoventralen Muskelzüge dargestellt.

Fassen wir zunächst *Cyclops brevicornis* in's Auge, eine Form, welche sich fast das ganze Jahr hindurch in Fortpflanzungsthätigkeit befindet und in grösseren Zwischenräumen jedesmal eine relativ bedeutende Anzahl von Eiern (bis zu 100) liefert.

Die „Keimphase“ der Kerne fällt mit dem proximalen Abschnitt (p. ov.) des Ovariums zusammen, der mediale Abschnitt des letzteren (m. ov.) wird von der ersten Stufe der Wachstumsphase ausgefüllt, während der distale Abschnitt (d. ov.), sowie die Ovidukte in den meisten Fällen die zweite Stufe zur Ansicht bringen. Wir übergehen die in der Keimphase sich abspielenden Theilungsprocesse und berücksichtigen allein die Verhältnisse, wie sie in den beiden genannten Stufen der Wachstumsphase vorliegen.

Das verschiedene Verhalten des Kerns in denselben gibt die Fig. 3 wieder, welche nach einem Sublimatalkohol-Hämatoxylinpräparat¹⁾ gezeichnet ist.

Wph I: Im medialen Abschnitt des Ovariums, unmittelbar neben den Dyastern der letzten Theilung der Ureizellen, sieht man (Fig. 3, Wph I) Kerne im Dispiremstadium mit kleinem, excentrisch gelegenen Nucleolus, der sich ebenso wie die chromatische Substanz tief tingirt. Während aber in etwas älteren Kernen die letztere mehr und mehr verblasst und gegen das Ende des Ovariums zu fast vollständig unsichtbar wird, bewahrt der kleine, excentrische Nucleolus zunächst seine volle Tingirbarkeit.

1) Fixirung mit heissem Sublimatalkohol: auf ungefähr $\frac{1}{8}$ Liter 70prozentigen Alkohol ein paar Tropfen konzentrirte Sublimatlösung. Färbung mit Hämatoxylin: ammoniakalisch-alkoholische Lösung mit Zusatz von Methylalkohol und Glycerin.

Wph II: Neben ihm treten in der zweiten Stufe (Fig. 3, Wph II) ein oder zwei grössere nucleolenförmige Körper auf, welche eine geringere Affinität zu den Farbstoffen zeigen, von mehr oder weniger unregelmässiger Gestalt sind und in ihrem Innern „Vakuolen“ zeigen, ebenso wie dies beim ursprünglichen Nucleolus der Fall ist. Dieser letztere scheint vielfach einem seiner neuentstandenen Genossen kappenförmig aufzusitzen und derartige Bilder erinnern dann an Verhältnisse, wie sie Flemming für das Keimbläschen von *Cyclas cornea* und das der Najaden beschrieben hat (vergl. Fig. 20).

Es soll im Folgenden der kleine, in der Einzahl vorhandene, excentrisch gelegene und stark tingirbare Nucleolus als Hauptnucleolus (Flemming), die grösseren, in der Mehrzahl vorhandenen, unregelmässig geformten und schwächer färbbaren Körper als Nebennucleolen bezeichnet werden. In sämtlichen Tafelfiguren sind dann — ohne Rücksicht auf die jeweils angewandte Tinktion der Präparate — der Hauptnucleolus und seine Zerfallprodukte schwarz, die Nebennucleolen und ihre Aequivalente blau gezeichnet.

Etwas anders als bei der oben angewandten Färbungsmethode, stellt sich nun die zweite Stufe der Wachstumsphase auf Pikrinschwefelsäure-Alauncochenille-Präparaten dar. Wie Fig. 4a zeigt, zeichnet sich auch hier der Hauptnucleolus durch starke Tingirbarkeit aus, aber auch der Nebennucleolus hat sich intensiver gefärbt und ebenso tritt die chromatische Substanz noch längere Zeit hindurch in Form von blassen Doppelfadenzügen deutlich hervor. Eigenthümlich ist aber bei dieser Fixirung und Färbung die Erscheinung des Nebennucleolus: er stellt sich vielfach als hohles Gebilde¹⁾ von ellipsoidischer Gestalt dar, dessen einem Pole der Hauptnucleolus kappenförmig aufsitzt. Die Rinde des Nebennucleolus ist gut färbbar und schwächer lichtbrechend, als das umgebende Medium, und ist scharf abgegrenzt von dem speckig glänzenden, stark lichtbrechenden Innenraum.

Verfolgt man nun die Veränderungen der Kernbestandtheile im Oviduktei, so sieht man sowohl auf Sublimat- als auf Pikrin-

1) Vielleicht werfen diese Bilder ein Licht auf die merkwürdige „Ringbildung“ im Keimbläschen von *Canthocamptus* (12).

schwefelsäurepräparaten neben dem allmählich kleiner werdenden Hauptnucleolus den Nebennucleolus eine unregelmässige, ausgebuchtete Form annehmen (Fig. 4b, Fig. 5), während die chromatische Fadenstruktur immer undeutlicher wird.

Schliesslich finden wir Bilder (Fig. 6), in welchen der Hauptnucleolus anscheinend verschwunden ist und im Umkreis des vollständig zerbröckelten Nebennucleolus sind concentrische, verwaschene Flecken erkenntlich, welche als letzte Andeutung der chromatischen Masse zu betrachten sind.

3. Ueber einen doppelten Eireifungsmodus innerhalb einer Spezies.

Was wir bisher bei *Cyclops brevicornis* kennen gelernt haben, soll zunächst nur den Unterschied zwischen der chromatischen und achromatischen Stufe der Wachstumsphase klarlegen. Einen tieferen Einblick in die hier auftretenden Veränderungen und vor Allem in die Beziehungen zwischen Nucleolen und chromatischer Substanz erhalten wir bei Heranziehung einer 2. *Cyclops*-Art, des *Cyclops strenuus*. Es ist dies, wie ich früher ausgeführt habe, eine „halbpelagische“ Art, d. h. eine Form, welche unter bestimmten örtlichen Verhältnissen die bezeichnenden pelagischen Charaktere annimmt.

Das von mir untersuchte Material wurde einem kleineren Tümpel in dem Altwassergebiet des Rheins entnommen, wo diese Form periodisch und stets nur für kurze Zeit in Massen aufzutreten pflegt. Die Weibchen beeilen sich, durch rasch hintereinanderfolgende Produktion von Eiersäcken die Zeit, welche ihnen bis zur Bevölkering des Tümpels durch andere Bewohner zu Gebote steht, auszunützen und die Aufeinanderfolge der einzelnen Eisätze geht in der Weise vor sich, dass häufig Weibchen gefunden werden, welche Eiersäckchen mit Nauplien tragen, bei denen aber trotzdem schon der nächste Satz von Eiern (im Copulationsstadium) im Hervorquellen begriffen ist.

Bei allen untersuchten Weibchen weist, genau wie bei *C. brevicornis*, der Anfangstheil des Ovariums (Fig. 1, p. ov) die Theilungen der Ureizellen, der mediale Abschnitt (m. ov.) dagegen die chromatische Stufe der Wachstumsphase (Wph I) mit stark tingirbarem Chromatin und excentrisch gelegenem, gleichfalls gut färbbarem Hauptnucleolus auf. Aber von hier an

zeigt sich unter den verschiedenen Weibchen ein wichtiger Unterschied.

Bei allen Weibchen, welche keine Eiersäcke mit sich führen, worunter sich jedenfalls sämtliche erstgebärende befinden, behalten auch im distalen Abschnitt des Ovariums die Kerne den für die erste Wachsthumstufe charakteristischen Habitus (Fig. 3, Wph I) bei, ja, es findet selbst in den Ovidukteiern kein Uebergang zur zweiten Stufe statt, vielmehr zerlegt sich das Doppelfadenspirem, welches bei der letzten Theilung der Keimphase von den Eimutterzellen übernommen wird, direkt in die Schleifen oder Stäbchen welche bei der Bildung der Richtungkörper die Theilungseinheiten darstellen und der ursprüngliche Hauptnucleolus bleibt bis in die späteren Stadien der Wachsthumphase erhalten. Wenn schon an und für sich — bei den klaren Zahlenverhältnissen — ein Zweifel über die Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien nicht bestehen kann, so haben wir ausserdem noch für die Beurtheilung derselben eine Handhabe in den allmählichen Formveränderungen, welche die Eizellen selbst in den Ovidukten eingehen (vergl. Fig. 1 und 2).

Bei allen eiersacklosen Weibchen, deren Ovidukteier sich durch ihre abgerundet-polygonalen Umrisse als verhältnissmässig jugendliche erweisen, bemerken wir (Fig. 7) neben dem in Einzahl vorhandenen Hauptnucleolus, der durch fortgesetzte Grössenzunahme aus dem Hauptnucleolus der Ovarialeier entstanden ist, eine anscheinend vollständig zusammenhängende Doppelfadenschlinge von homogener Beschaffenheit. Gehen wir dann zu solchen eiersacklosen Weibchen über, deren Ovidukteier sich durch Grösse und polymorphe Umrisse als ältere erweisen (Fig. 9), so sind hier aus der Doppelfadenschlinge zunächst vier und später acht Doppelfadensegmente hervorgegangen¹⁾. Diese

1) Bemerkenswerth an Fig. 8 ist vor Allem auch die Lage der Kerne. Die Eizellen sind in einfacher Reihe zwischen Darm und Längsmuskulatur angeordnet und dementsprechend auf einseitige Nahrungsaufnahme angewiesen. Sämmtliche Kerne liegen nun der dem Darm benachbarten Wand der Zelle an und als Wirkung dieser Lageveränderung ist eine halbmondförmige, dotterarme Plasmainsel an der dem Darm entgegengesetzten Seite des Kerns zu betrachten. Es bildet dieses Verhalten des Kerns eine Illustration zu den bekannten Befunden von Haberlandt (11) und Korschelt (21).

letzteren verkürzen sich nach und nach zu Doppelstäbchen (Fig. 9 und 10), während neben dem kleiner werdenden Hauptnucleolus ein paar andere nucleolenartige Körper auftreten. Vier von den kürzer und dicker werdenden Doppelstäbchen treten bei der ersten Richtungstheilung in den ersten Richtungskörper ein, vier verbleiben im Eikern (Fig. 11). Bei der zweiten Theilung der Reifungsphase findet eine weitere Vertheilung der Einzelstäbchen zu je vierein auf den zweiten Richtungskörper und Eikern statt (Fig. 12 und 13).

Wir sehen also bei diesen Mutterthieren eine direkte Zerlegung des Doppelfadens in die bei den Theilungen der Reifungsphase auftretenden Elemente, d. h. zwischen die letzte Theilung der Ureizellen und die erste Theilung der Reifungsphase ist kein feinfadiges Ruhestadium des Kernes („Keimbläschenstadium“) eingeschaltet.

Diesem Modus einer direkten Entwicklung steht nun scharf ein zweiter gegenüber, der sich bei allen Weibchen findet, welche Eiersäckchen mit sich führen und bei denen also die im Ovidukt befindlichen Eier des nächsten Satzes eine „Stauung“ erleiden. Dieser Unterschied macht sich, wie erwähnt, vom distalen Abschnitt des Ovariums an bemerklich. Neben den der Kernwandung angeschmiegt chromatischen Doppelfadenzügen tritt ein excentrischer Hauptnucleolus und ein schwächer färbbarer Nebennucleolus auf: es sind dies Bilder, wie sie für *Cyclops brevicornis* in Fig. 3 und 4 abgebildet sind. Auch hier (bei *C. strenuus*) nimmt der Hauptnucleolus an Umfang nicht zu, dagegen wächst der Nebennucleolus zu bedeutenderen Dimensionen heran und nimmt zu gleicher Zeit eine immer unregelmässige Contour an. In den Ovidukteiern begegnen wir dann an Stelle des Nebennucleolus langen, knäuelig gewundenen Gebilden (Fig. 14) oder aber einem Haufen von zahlreichen, unregelmässig geformten Körperchen oder Bläschen (Fig. 15). Das Chromatin dagegen, welches anfänglich noch (Fig. 14) in Gestalt einer homogenen Doppelfadenschlinge den Kernraum durchzieht, zerlegt sich später in ein System von überaus charakteristischer Beschaffenheit (Fig. 15 a—c), welches desshalb von besonderer Wichtigkeit ist, weil es die Entstehung der bekannten „Viererguppen“ in unzweideutiger Weise erkennen lässt. Die eigent-

liche chromatische Substanz konzentriert sich nämlich zunächst auf bestimmte Stellen der Doppelfadenschlinge und an jeder dieser Stellen tritt mehr und mehr eine starke Knickung hervor (Fig. 15 a, 16 a), durch welche diese verdickten Doppelfadenpartien je in zwei gleiche Schenkel getheilt werden. Durch diesen Process werden also Gebilde erzeugt, welche die Gestalt von zwei nebeneinanderliegenden, scharf geknickten Winkeln (oder von 2 grossen lateinischen V) haben (Fig. 16 a). Diese Doppelwinkel, deren Anzahl auf den Schnitten nicht genau festgestellt werden konnte, aber vermuthlich ein Vielfaches der beim direkten Entwicklungsmodus auftretenden „Normalzahl“ beträgt — stehen durch feine schwach gefärbte Doppelfadenzüge miteinander in Verbindung, deren im Allgemeinen parallel verlaufende Einzelfäden häufig mehrfache Ueberkreuzungen zeigen (vergl. namentl. Fig. 15 a und 16).

In einem weiteren Stadium findet eine tropfenförmige Verdickung der 4 Enden der Doppelschenkel statt (Fig. 16 b und c), in den Ecken der Doppelwinkel kommt es dann zur Zerlegung derselben (Fig. 16 d), die vier Schenkel verkürzen sich noch mehr und das Resultat dieser Veränderungen sind demnach Bündel von je vier kurzen, dicken Stäbchen, welche in der oben angegebenen Weise durch feine Doppelfäden mit den Nachbarbündeln verbunden sind. Es sind die charakteristischen Vierergruppen, welche immer und immer wieder vor der ersten Theilung der Reifungsphase auftreten. Den Process der nachträglichen Auseinanderlösung in den Winkellecken, den je zwei hintereinander folgende Elemente erfahren, möchte ich als **Metalyse** (nachträgliche Lösung) bezeichnen.

Hand in Hand mit diesen Umbildungsprocessen der Kernelemente geht die Grössenzunahme und Formveränderung der Eizellen selbst vor sich, in der Weise, dass sich die jugendlichen, abgerundet-polygonalen Zellleiber (Fig. 1) nach und nach zu grösseren, polymorphen Gebilden (Fig. 2) umgestalten.

Wir haben also eine bemerkenswerthe Verschiedenheit des Ganges der Ovogenese innerhalb einer und derselben Species vor uns:

bei allen Mutterthieren, welche keine Eiersäcke tragen, also jedenfalls bei allen erstgebärenden Weibchen, findet eine direkte Zerlegung des längsgespaltenen Dispi-

rems der letzten Theilung der Ureizellen in die Theilungselemente der ersten Richtungskörperbildung statt, ohne Einschaltung eines feinfadigen Ruhestadiums;

bei den mehrgebärenden Mutterthieren dagegen, bei welchen eine „Stauung“ der Ovidukteeier stattfindet, erfolgt die Einschaltung eines feinfadigen Stadiums und eine Zerlegung des Doppelfadens in Elemente, welche offenbar Theilungseinheiten niedrigerer Ordnung¹⁾ als die Stäbchen des ersten Typus darstellen und welche sich zu den charakteristischen Vierergruppen zusammenordnen.

4. Zusammensetzung der Vierergruppen. Biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums.

Ueber die Zusammensetzung der Vierergruppen lehrt uns ihre Entstehungs-Geschichte folgendes;

Wenn wir unter einem Paar von Schwester-Elementen („identischen Idanten“, Weismann 30) solche Elemente verstehen, welche durch Längsspaltung eines Mutterelementes entstanden sind, so besteht also jede Vierergruppe aus zwei Paaren von Schwester-Elementen, welche im zusammenhängenden Doppelfaden ursprünglich hintereinander gelegen sind. Oder mit Weismann: Jede Vierergruppe besteht aus zwei Paaren identischer Idanten. Heissen nämlich die im Chromatinfaden hintereinanderfolgenden Idanten a, b, c . . . , so wird der längsspaltene Chromatinfaden sich durch $\begin{Bmatrix} a & b & c & \dots \\ a & b & c & \dots \end{Bmatrix}$ darstellen lassen, und die Formel für eine Vierergruppe ist nach dem Obigen:

$$\begin{Bmatrix} a & b \\ a & b \end{Bmatrix}.$$

Dieser Befund steht im Gegensatz zu der von Boveri (2) und neuerdings von Brauer (4) vertretenen Ansicht, nach welcher die Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung des Mutterfadens entstehen, wonach also im Sinne Weismann's die Formel für dieselbe $\begin{Bmatrix} a & a \\ a & a \end{Bmatrix}$ wäre.

1) Ich verstehe darunter Elemente, welche aus Schleifen oder Stäbchen durch eine weitergehende Segmentirung (Quertheilung) entstanden sind.

Ich gedenke an anderer Stelle auf die Verwerthbarkeit der Formel $\begin{Bmatrix} a & b \\ a & b \end{Bmatrix}$ im Sinne der Weismann'schen Idantentheorie zurückzukommen und möchte zunächst nur darauf hinweisen, dass, nachdem die Entstehung und Zusammensetzung der Vierergruppen wenigstens für die Copepoden sicher gestellt ist, das Problem der Vierergruppen sich im Wesentlichen auf die Frage konzentriert, in welcher Weise die Vertheilung der vier Elemente im Verlauf der beiden Theilungen der Reifungsphase erfolgt, ob die Lage der ersten Theilungsebene eine vollkommen bestimmte ist oder ob durch eine in dieser Beziehung bestehende Willkürlichkeit im befruchtungsfähigen Eikern „die Zahl der möglichen Combinationen der Idanten erhöht wird“.

Auf die Bedeutung der Vierergruppen in kerntheilungsgeschichtlicher Hinsicht werde ich im letzten Abschnitt dieses Aufsatzes zurückkommen. Zunächst soll nur das verschiedene Verhalten der Eibildung, wie es sich bei Vergleich verschiedener Arten innerhalb einer und derselben Species herausstellt, einer näheren Betrachtung unterzogen werden.

Berücksichtigen wir zunächst die Thatsache, dass bei den Copepoden mit Regelmässigkeit der Beginn der Dotterbildung und des hauptsächlich Zellwachsthums mit dem Uebertritt der Eier aus dem Ovarium in die Ovidukte zusammenfällt. Demgegenüber ist bezüglich des Verhaltens des Kernes selbst festzustellen, dass bei den erstgebärenden *Strenuus*-Weibchen (ebenso wie bei den *Signatus*-Weibchen) überhaupt kein Uebergang von der ersten zur zweiten Stufe der Wachstumsphase erfolgt, während bei mehrgebärenden Mutterthieren dieser Spezies, sowie bei *Brevicornis*-Weibchen bereits im distalen Abschnitt des Ovariums dieser mit einer feineren Vertheilung des Chromatins verbundene Uebergang vollzogen wird. Ich habe schon in meiner früheren Arbeit aus ähnlichen Befunden den Schluss gezogen, „dass es für die Dotterabscheidung und das Wachstum des Eies unwesentlich ist, bis zu welchem Maasse der Vertheilung die Chromatinsubstanz fortschreitet“. Man kann diesen Satz vielleicht noch besser in der folgenden Weise formuliren: Der Beginn des Zellwachsthums und der Dotterabscheidung ist nur an örtliche Verhältnisse gebunden und hat keinen be-

stimmten, zwischen Dispirem und feinfadigem Knäuel gelegenen Vertheilungszustand des Chromatins und ebensowenig eine bestimmte Anordnung und Anzahl der Nucleolen zur Voraussetzung.

Speziell für das feinfadige Ruhestadium des Eikerns, das typische „Keimbläschenstadium“, geht aus den Befunden bei erstgebärenden Strenuus-Weibchen hervor, dass dieser Vertheilungsgrad des Chromatins für den Eintritt und Verlauf des Zellwachstums und der Dotterabscheidung von keiner prinzipiellen Bedeutung sein kann. Und umgekehrt, die typischen Bilder, welche das Chromatin und im Zusammenhang damit auch, wie wir sehen werden, die Nucleolen im „Keimbläschenstadium“ zu zeigen pflegen, können nicht als der spezifische Ausdruck der zwischen dem Kern und dem wachsenden Zelleib bestehenden Stoffwechselbeziehungen aufgefasst werden.

Wir haben gefunden, dass in gewissen Fällen im Eikern eine direkte Zerlegung des Dispirems in die Theilungseinheiten der Reifungsphase ohne Durchgang durch ein „Keimbläschenstadium“ erfolgt. Es erhebt sich also die Frage, von welchen Umständen das Auftreten eines „Keimbläschenstadiums“ abhängig ist. Bei der Beantwortung dieser Frage dürfte eben wieder der Unterschied hervorzuheben sein, der zwischen erst- und mehrgebärenden Mutterthieren besteht, ein Unterschied, für welchen wir ein Gegenstück aufstellen können, wenn wir gewisse marine Calaniden, welche ihre Eier einzeln ablegen, einerseits und andererseits *Cyclops brevicornis* betrachten, der in langsamer Folge und periodisch seine Eiersätze producirt. Unter den Calaniden gibt es nämlich, wie früher erwähnt wurde (12), gleichfalls Formen mit persistirender Doppelfadenschlinge und Stäbchenbildung¹⁾, Formen, welche also ein Verhalten zeigen, welches dem bei erstgebärenden Strenuus-Weibchen vorgefundenen entspricht; bei *Cyclops brevicornis* dagegen bemerken wir die Ausbildung eines typischen Keimbläschenstadiums, welches, wie aus dem homologen Verhalten der Nucleolen hervorgeht, gegenüber den

1) Die mir vorliegenden Präparate entstammen Formen, welche leider vorher nicht vollkommen genügend bestimmt worden waren. Es scheint jedoch das angeführte Verhalten wenigstens für Temora- und Cetoichilus-Arten zuzutreffen.

Bildern bei mehrgebärenden Strenuus-Weibchen gewiss nur eine graduelle Verschiedenheit bedeutet. Wir haben also einerseits bei eiersacklosen Strenuus-Weibchen und bei eiersacklosen Calaniden, andererseits bei mehrgebärenden Strenuus-Weibchen und bei Cyclops brevicornis ein analoges Verhalten, und wenn auch zwischen den beiden Typen jedenfalls Uebergangsstufen vorhanden sind, so lässt sich doch im Allgemeinen festhalten, dass die Auflösung des Dispirems in ein feinfadiges Keimbläschenstadium bei den Copepoden da erfolgt, wo eine „Stauung“ der Ovidukteier stattfindet.

Das feinfadige Keimbläschenstadium stellt sich also zum mindesten bei den Copepoden als ein sekundärer Zustand des Kerns heraus, welcher da eingeschoben worden ist, wo eine Verzögerung der Eiablage stattfindet. Daraus würde sich seine weite Verbreitung bei allen denjenigen Formen erklären, bei welchen ein Uebergang zur periodischen Eiablage stattfanden hat.

Ich glaube aber auch, dass damit die in der Einleitung berührte Frage nach dem merkwürdig frühen Auftreten der Längsspaltung des Chromatinfadens einer Beantwortung näher gerückt ist. Ursprünglich folgten wohl die Theilungen der Reifungsphase unmittelbar auf die letzte Theilung der Urcellen und erst in Anpassung an biologische Verhältnisse wurde zwischen die beiden wichtigsten Momente der Kerntheilung: zwischen die Längsspaltung und das Auseinanderrücken der Tochterelemente, ein sekundär hinzutretendes Moment, das „Keimbläschenstadium“, eingeschoben.

So dürften wenigstens die Verhältnisse bei den Copepoden und Selachiern liegen. Das Gleiche scheint aber noch für viel weitere Formenkreise zuzutreffen. Wenigstens ist es mir inzwischen gelungen, im jungen Seeigel-Ei (Fig. 23) und im jungen Ei von zwei Cladoceren (*Sida crystallina* und *Bythotrephes longimanus*) vor dem Uebergang zum feinfadigen Keimbläschenstadium eine Anordnung des Chromatins in Doppelfadenzügen zu finden. Eine Verallgemeinerung ist freilich zunächst wohl kaum zulässig: denn es wäre immerhin noch möglich, dass bei manchen Formen das Keimbläschenstadium sich in das Dispirem der letzten Theilung der Urcellen hereinge-

schoben habe, ehe dasselbe die Längsspaltung in deutlicher Weise erkennen lässt¹⁾.

Wir sind in den bisherigen Ausführungen von der Voraussetzung ausgegangen, dass das Verhalten bei erstgebärenden Weibchen, verglichen mit dem bei mehrgebärenden auftretenden, das ursprünglichere ist. Es ist dies sicherlich von vornherein auch wahrscheinlicher. Es möge aber doch, gewissermaßen als Beleg für diese Auffassung, die kurze Besprechung einer eigenthümlichen Erscheinung Raum finden, welche bei den Richtungstheilungen der erstgebärenden Weibchen hervortritt. Die beigegebene Skizze, Fig. 17, zeigt einen Frontalschnitt durch ein Mutterthier, dessen Ovidukteier theils die Vorbereitung zur zweiten Richtungsspindel, theils diese letztere selbst aufweisen. Es fällt bei dieser Uebersichtsfigur auf, dass die Richtungsspindel nicht, wie dies bei anderen Formen die Regel ist, an der Peripherie des Eies, sondern im Centrum desselben gelegen ist; ich habe dies Verhalten bei den erstgebärenden strenuus-Weibchen, sowie bei den signatus-Müttern bei beiden Theilungen der Reifungsphase mit Regelmässigkeit beobachtet. Man wird unwillkürlich zu einem Vergleich aufgefordert mit den Befunden bei der Spermatogenese, wo es bei den entsprechenden Theilungen der Reifungsphase nicht zu einer Bildung von „Richtungskörpern“, sondern zur Bildung von vier gleichwerthigen Samenenkelzellen kommt. Ich muss es leider dahingestellt sein

1) Schon aus den bisherigen hieher gehörigen Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass der Zeitpunkt, in welchem die Längsspaltung auftritt, nicht immer der nämliche ist. Bei *Cyclops signatus* fand ich nämlich die Längsspaltung bereits im Dyasterstadium (14, S. 14 [173], Taf. XII, Fig. 2g). Damit decken sich nun die Befunde beim Selachier-Ei nicht völlig, denn Rückert schreibt (27, S. 49): „In den Phasen der Mitose, welche dem Dispirem vorausgehen“ — und das sind doch wohl die Dyaster —, „habe ich die beschriebene Struktur der Schleifen nicht gesehen“. Möglich ist es ja, dass auch hier vollkommene Uebereinstimmung herrscht, wie denn auch Rückert (27, S. 51) in seiner Schluss-Zusammenfassung es als wahrscheinlich aussprechen zu können glaubt, dass die „eigenthümliche Längsspaltung der Chromosomen im Dyaster der letzten Theilung des Ureies“ stattfindet. Ob diese Uebereinstimmung in der That vorhanden ist, darüber müssen weitere Untersuchungen am Selachier-Ei Aufklärung geben.

lassen, ob in unserem Fall wirklich zum Schluss eine derartige Theilung stattfindet, oder ob die Spindeln nachträglich an die Oberfläche rücken. Für das erstere würde namentlich auch der Umstand sprechen, dass es mir bei dieser zweiten Richtungstheilung nicht gelungen ist, das Chromatin des ersten Richtungskörpers aufzufinden. In einem Fall (12, Fig. 24) glaubte ich allerdings denselben in Form einer Doppelreihe von Chromosomen neben der zweiten Richtungsspindel feststellen zu können, doch ist hier in Anbetracht der tiefen, diffusen Färbung des betreffenden Präparates eine Täuschung nicht auszuschliessen. Vielleicht gibt uns ein späterer Fund Aufklärung über die hier auftretende höchst merkwürdige Lagerung der Richtungsspindel. Wenn sich dabei auch herausstellen würde, dass nur die anfängliche Lagerung derselben eine centrale ist, so dürfte man immerhin schon darin eine gewisse Anlehnung an die Vorgänge bei der Samenbildung sehen, und es würde darin auch der Hinweis liegen, dass bei den erstgebärenden Weibchen verhältnissmässig ursprüngliche Verhältnisse vorliegen¹⁾.

5. Vorbereitende Bemerkungen über die Nucleolen des Keimbläschens.

Wir haben bei den Copepoden gesehen, dass im Zusammenhang mit dem verschiedenen Verhalten der chromatischen Substanz im Keimbläschen auch die nucleoläre Substanz wesentliche Unterschiede aufweist. Ähnliches trifft, wie kurz erwähnt werden möge, auch für die Daphniden zu. Wir finden bei einzelnen Formen, z. B. in den Wintereiern von *Sida crystallina* (Fig. 18) und *Bythotrephes longimanus*, einen einzigen, formbeständigen, stetig wachsenden Nucleolus mit einer grossen Centralvakuole und mehreren Rindenvakuolen. Dieser „Hauptnucleolus“ persistirt in der Einzelheit innerhalb des Keimbläschens bis zu dem Moment, wo dasselbe behufs Bildung der Richtungskörper an die Oberfläche des Eies getreten ist. Im Gegensatz dazu treten z. B. bei *Moina paradoxa* und *rectirostris* schon in jüngeren Eiern zahlreiche, häufig perlschnurartig aneinandergereihte,

1) Es sei beiläufig erwähnt, dass innerhalb eines und desselben Mutterthieres alle Richtungsspindeln in einer Richtung orientirt sind (Fig. 17).

bläschenförmige Vakuolen auf. In den Kernen von solchen Eizellen, welche unmittelbar vor der Ablage stehen und neben denen die sekundären Nährzellen bereits vollständig verschwunden und auch die primären in der Auflösung begriffen sind (vergl. 28), hat sich die Anzahl der Nucleolen ganz ausserordentlich vermehrt (Fig. 19), und es erscheint zuweilen willkürlich, einen derselben als „Hauptnucleolus“ aufzufassen. Offenbar liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie oben für *Cyclops brevicornis* beschrieben worden sind (Fig. 6).

Es dürfte angezeigt sein, an der Hand eines grösseren Vergleichsmaterials auf das Verhalten der Nucleolen im Keimbläschen etwas näher einzugehen.

Durch die Untersuchungen der beiden letzten Jahrzehnte ist man zu der sicheren Erkenntniss gelangt, dass in den thierischen und pflanzlichen Zellkernen mehrere verschiedene Substanzen zu unterscheiden sind, von welchen hauptsächlich dem Nuclein oder Chromatin und andererseits dem Paranuclein oder Pyrenin eine chemische und funktionelle Selbständigkeit zuerkannt werden muss. Erstere Substanz tritt im Gerüstwerk des ruhenden und in der Fadenfigur des sich theilenden Kernes auf, letztere dagegen in den „echten Nucleolen oder Kernkörperchen“ (vergl. O. Hertwig, 20). Es war namentlich Flemming's Verdienst, die Substanzverschiedenheit des Gerüsts und der Nucleolen betont und zur Geltung gebracht zu haben (9, S. 138 ff., S. 163), von besonderer Wichtigkeit war dann aber vor Allen der Befund des Botanikers E. Zacharias (31), wonach sich das Chromatin besonders intensiv in sauren, die Nucleolen in ammoniakalischen Farbstofflösungen färben. Das bezügliche Objekt dieses Forschers waren Kerne aus der Fruchtknotenwandung des Schneeglöckchens (*Galanthus nivalis*) und das von ihm angewandte Reagens eine mit Essigsäure stark angesäuerte, bzw. ammoniakalische Karminlösung. Auf Grund der erwähnten Verschiedenheit ist es möglich, bei gleichzeitiger Anwendung zweier geeigneter Farbstoffe, z. B. von Hämatoxylin und Eosin, Doppelfärbungen zu erzeugen (20, S. 36).

Dass nun freilich diese beiden Substanzen in naher Beziehung zu einander stehen, ist überaus wahrscheinlich, und schon Flemming (9, S. 164) ist einen Schritt weitergegangen, wenn er die Vermuthung ausspricht, dass die Nucleolen „besondere

Reproductions- und Ansammlungsstellen des Chromatins“ sind, und dass demnach das Paranuclein „eine chemische Vorstufe oder Doppelverbindung des Chromatins“ darstelle. In ähnlichem Sinne haben sich mit mehr oder weniger Vorbehalt andere Forscher ausgesprochen, im Wesentlichen sind wir aber über die Funktion der Nucleolen noch vollkommen im Unklaren.

Wir können nun diese Frage nicht weiter verfolgen, ohne vorher eine Scheidung zwischen Nucleolus und Nucleolus, soweit dies unsere heutigen Kenntnisse zulassen, vorgenommen zu haben. Ohne Zweifel werden unter dem Ausdruck „Nucleolus“ recht verschiedene Dinge zusammengefasst und wir dürfen es mit O. Hertwig (20, S. 43) als „feststehend betrachten, dass die in den verschiedenen pflanzlichen und thierischen Kernen vorkommenden, mehr oder minder kugeligen Körper, die in der Literatur meist schlechtweg als Nucleolen zusammengefasst werden, stoffliche Verschiedenheiten darbieten“, und diese Auffassung bringt O. Hertwig namentlich auch dadurch zum Ausdruck, dass er den Keimfleck des unreifen Thiereies den „echten Nucleolen oder Kernkörperchen“ gegenübergestellt. In ähnlicher Weise haben sich auch schon früher Flemming (9, S. 163) und andere Autoren ausgesprochen.

Was nun für den Vergleich der Nucleolen der Zellkerne verschiedener Gewebe gilt, hat aber ganz besonders Geltung für die verschiedenen nucleolusartigen Gebilde, welche das Keimbläschen in seinem Inneren birgt. Schon in einer Reihe älterer Arbeiten, welche den Bau des Keimbläschens zum Gegenstand haben, finden wir Angaben über Verschiedenheiten der Nucleolen desselben, so in den Untersuchungen Eimer's über das Reptilienei (7), van Beneden's über das Ei der Fledermäuse (1) u. A. Jedoch ist dabei aus begreiflichen Gründen nicht immer scharf genug ersichtlich, in wieweit unter den beschriebenen kleinen Bläschen und Körnern, unter den „Pseudonucleolen“ und anderen Gebilden Bestandtheile der chromatischen Substanz zu verstehen sind.

Wichtig sind vor Allem die Angaben über die Lamelli-branchiateneier, bei welchen schon Leydig (22) eine Zusammensetzung des Keimflecks aus zwei Theilen beschrieben hat. Nach den Untersuchungen Flemming's (8, 9) besteht hier der „Haupt-nucleolus“ aus zwei different beschaffenen Theilen: einem kleine-

ren, bedeutend stärker lichtbrechenden und tingirbaren Körper (Fig. 20a) und einem grösseren, blasserem und schwächer chromatischen „Haupttheil“ (Fig. 20b). Ausserdem treten in den Balken des Gerüstes kleinere „Nebennucleolen“ (Fig. 20c) auf, welche dieselbe Lichtbrechung, Quellbarkeit und Tingirbarkeit, wie der grosse blasse Theil des Hauptnucleolus zeigen. Der kleine, chromatische Theil desselben kann in Form eines Bläschens neben dem Haupttheil, manchmal auch vollständig von ihm getrennt liegen (Fig. 21) oder aber demselben kappenförmig aufsitzen, wie das bei Behandlung des frischen Kernes mit fünfprozentiger Essigsäure hervortritt (Fig. 20). Es ist „die Zweitheiligkeit des grossen Kernkörpers am jungen Eierstocksei noch nicht zu finden, sie bildet sich erst am reiferen aus.“

Wir werden wohl kaum fehlgehen, wenn wir diese Bilder mit den im Ovarium von *Cyclops brevicornis* auftretenden (Fig. 3, Wph. I und Fig. 4a) zusammenstellen. Wir müssen dann im Sinne der bei *Cyclops* angewandten Bezeichnung den kleinen chromatischen Theil des Flemming'schen Hauptnucleolus als eigentlichen „Hauptnucleolus“ (schwarz), die Nebennucleolen dagegen, sowie den grossen, blassen Theil, welche ja von gleicher physikalischer und chemischer Beschaffenheit sind, als „Nebennucleolen“ (blau) bezeichnen. Wir dürfen unsommer eine Selbständigkeit der beiden Theile des Flemming'schen Hauptnucleolus annehmen, als ja schon aus den Flemming'schen Abbildungen hervorgeht, dass dieselben auch bei den *Lamellibranchiaten* keineswegs immer dicht miteinander verbunden sind (Fig. 21). Der scheinbare Zusammenhang derselben, welcher sich in einem kappenförmigen Aufsitzen des kleineren Theils auf dem grossen, blassen äussert, lässt sich vielmehr, wie unten gezeigt werden soll, recht gut als eine unwesentliche bzw. künstliche Erscheinung verstehen. Wir wollen im Folgenden den eben besprochenen Typus als *Lamellibranchiaten-Typus* bezeichnen.

Neben diesen Angaben über die Beschaffenheit der Nucleolen oder Keimflecke des Keimbläschens besteht eine zweite Reihe von Beobachtungen, nach welchen im Innern des Keimbläschens neben dem chromatischen Fadengerüst ein einziger, regelmässig konturirter und an Grösse stetig zuneh-

mender Keimfleck oder Nucleolus hervortritt. Allerdings können neben demselben, namentlich gegen Schluss des Keimbläschenstadiums, noch einzelne kleinere nucleoläre Bläschen sich einstellen, aber der in der Einzahl vorhandene Hauptnucleolus tritt stets in unzweideutig-typischer Weise in den Vordergrund. Auf diese Weise kommen diejenigen Keimbläschenbilder zur Anschauung, wie sie beispielsweise O. Hertwig für *Toxopneustes lividus* beschrieben hat (17, vergl. Fig. 22). In zahlreichen Lehrbüchern ist diese Form des Keimbläschens als typisch verwendet und beschrieben worden (Echinodermen-Typus).

Es sei hier noch kurz auf die Fig. 23 hingewiesen, welche das Keimbläschen einer jüngeren, noch im Verband der Ovarialepithelzellen befindlichen Eizelle eines Seeigels darstellt. Bemerkenswerth ist hier, dass die chromatischen Fäden noch deutlich in Form von Doppelfadenzügen hervortreten, ein Verhalten, welches an die Copepoden und Selachier erinnert. In der gleichen Figur habe ich den Nucleolus in einer Form wiedergegeben, in welcher er überaus häufig im konservirten Material auftritt: er zeigt nämlich die Form einer hohlen Blase, deren eine Hälfte in die andere eingestülpt ist. Es liegt nahe, diese „Kappenform“, welche also unabhängig von dem Vorhandensein eines „grossen, blassen Theils“ vorkommt, als ein Kunstprodukt aufzufassen, das durch Behandlung mit sauern Flüssigkeiten oder auch mit Oelen entstanden ist.

Unter unsern Crustaceen zeigen dieses Verhalten die Nucleolen der Ovarial- und Ovidukteier der erstgebärenden *Cyclops strenuus*-Weibchen, Fig. 7 (und ebenso der *Signatus*-Weibchen), sowie diejenigen der Ovidukteier von *Sida crystallina*, Fig. 18.

Eine dritte Gruppe bilden endlich diejenigen Keimbläschen, in welchen mehrere in Grösse, Form und Zahl überaus wechselnde Nucleolen auftreten. Hieher gehören u. A. die Keimbläschen zahlreicher Wirbelthiereier, vor Allem des Froscheies (Fig. 24)¹⁾. Aber auch bei Wirbellosen, z. B. bei *Sagitta* (18), tritt dieser Typus (Vertebraten-Typus) vielfach auf.

Unter unseren Crustaceen finden sich derartig beschaffene

1) Genauere Angaben über das Verhalten der Nucleolen in den verschiedenen Stufen der Wachstumsphase hat neuerdings Rückert für das Selachierei gemacht (26).

Nucleolen in den Ovidukteiern von *Cyclops brevicornis* (Fig. 6) und in denjenigen der mehrgebärenden *Strenuus*-Weibchen (Fig. 14 u. 15), sowie in älteren Eizellen von *Moina* (Fig. 19). Vielleicht ist es angezeigt, hier schon darauf hinzuweisen, dass ein entsprechendes Verhalten auch die meisten Furchungskerne während des Ruhestadiums zeigen.

Hauptnucleolus und Nebennucleolen. Aus der obigen Zusammenstellung der verschiedenen Vorkommnisse geht zunächst die bekannte Thatsache hervor, dass das unter der Bezeichnung „Nucleolus“ oder „Keimfleck“ im Eikern auftretende Gebilde hauptsächlich in zweierlei Gestalt auftritt: entweder stellt dasselbe einen in der Einzahl vorhandenen, stetig seine Grösse verändernden, formbeständigen Körper dar (Seeigelei; Ovidukteier der erstgebärenden *C. str.*-Weibchen), oder aber finden sich als „Nebennucleolen“ Bläschen oder Tröpfchen von wechselnder Zahl, Grösse und Gestalt vor, welche u. U. sich zu langen, knäueligen, perlschnurartigen Gebilden vereinigen (Froschei; Ovidukteier der mehrgebärenden *C. str.*-Weibchen).

Gehen wir nun bei *Cyclops* (sei es dem mehrgebärenden *Strenuus*-Weibchen oder dem *Brevicornis*-Weibchen) von den den letztgenannten Habitus zeigenden Ovidukteiern (Fig. 6) auf jüngere Stadien zurück, so sehen wir in den Endabschnitten des Ovariums zunächst ein Nebeneinanderbestehen von Haupt- und Nebennucleolus (Fig. 3, Wph. II) und verfolgen wir diese Bilder in noch jüngere Stadien zurück, so tritt hier nur noch der Hauptnucleolus allein auf (Fig. 3, Wph. I) auf. Diese zunächst für *Cyclops* geltende Reihe, welche also gewissermaassen vom Vertebraten-Typus durch den Lamellibranchiaten-Typus hindurch zum Echinodermen-Typus zurückführt, deutet den Weg an, auf welchem eine Vermittlung der Extreme zu bewirken ist, und sie führt uns, wie ich glaube, mit Nothwendigkeit zu folgender Auffassung:

In den jüngsten Eimutterzellen, welche aus den letzten Theilungen der Ureizellen hervorgehen, tritt neben dem stark färbbaren Dispirem im Allgemeinen ein einziges, als „Hauptnucleolus“ zu bezeichnendes Gebilde auf. Dasselbe kann als ein Organulum des Keimbläschens betrachtet werden, welches jedenfalls mit einer differenzirten peripherischen Schicht oder Hüllmembran versehen ist. Letzteres geht vor Allem aus dem Um-

stand hervor, dass unter dem Einfluss von Reagentien, sei es von Säuren oder von Oelen, unter Umständen ein charakteristischer Schrumpfungsprocess auftritt: es stülpt sich an einer Seite die Wandung der Blase in den hohlen Innenraum ein (Fig. 23), ein Verhalten, wie es z. B. auch die Chitinschalen von kleineren Eiern namentlich bei zu langer Einwirkung von ätherischen Oelen (Nelkenöl, Cedernöl) zeigen.

Dieses als „Hauptnucleolus“ bezeichnete Organulum kann nun entweder in dieser Form unter stetigem Wachsthum bis unmittelbar vor die erste Theilung der Reifungsphase im Keimbläschen persistiren. Dann nimmt es entweder rasch an Umfang ab oder aber es wird in Folge der Auflösung der Kernmembran frei und besteht noch eine kürzere oder längere Zeit hindurch als „Residuum“ des Keimbläschens, als „Metanucleolus“ fort (15).

Diesen Fällen gegenüber, in welchen also ein persistirender Hauptnucleolus in den Vordergrund tritt, steht eine Reihe von andern. Da nämlich, wo eine länger andauernde Zerlegung des Dispirems in ein „feinfadiges“ System, eine mit erheblicher Oberflächenvergrösserung (Rückert, 26, S. 127) verbundene Disgregation der chromatischen Substanz zu Stande kommt, tritt in dieser zweiten Stufe der Wachsthumphase neben dem „Hauptnucleolus“ eine grössere oder kleinere Schaar von „Nebennucleolen“ auf, welche sich gegenüber dem ersteren vor Allem durch den Mangel an Formbeständigkeit auszeichnen. Sie nehmen vorwiegend in Form von kleinen Tröpfchen oder Bläschen ihre Entstehung, dieselben ziehen sich gegenseitig an und können sich dann zu grösseren schaumigen Gebilden vereinigen. In anderen Fällen ist ihr Entstehen ein rapides, ihr Auftreten ein massigeres: auf der ganzen Linie der chromatischen Fadenzüge sprosst die nucleoläre Substanz hervor, wie die Rauchwolke einer Schützenkette, und darin dürften Bilder, wie z. B. das in Fig. 16 wiedergegebene, ihre Erklärung finden.

Mag nun die Bildung der Nebennucleolen auf die eine oder die andere Weise vor sich gehen, meistens nimmt in dieser zweiten Reihe von Fällen der Hauptnucleolus ein frühzeitiges Ende, indem er immer kleiner wird und schliesslich als unscheinbares und offenbar auch funktionslos gewordenes Gebilde einem der schaumigen Nebennucleolen aufsitzt.

Entstehung und Bedeutung der Nebennucleolen.

Fragen wir uns nun nach der Entstehung und Bedeutung dieser verschiedenen Gebilde. Wie in der Einleitung erwähnt wurde, haben in dieser Richtung unsere mikrochemischen Hilfsmittel noch nicht denjenigen Grad von Vervollkommenheit erreicht, als dass man von ihnen mehr als eine diagnostische Verwerthbarkeit erwarten dürfte. In dieser letzteren Richtung freilich sahen wir die Mikrochemie schon im Verlauf der bisherigen Ausführungen Dienste leisten. Nachdem nämlich für das Lamelli-branchiaten-Keimbläschen die „Kappenform“ des dunkel tingirbaren „Nebentheils“ (Fig. 20a) und dessen Zusammenhang mit dem blassen „Haupttheil“ (Fig. 20b) mit grosser Wahrscheinlichkeit als eine nebensächliche, bezw. künstliche Erscheinung bezeichnet werden konnte, durften wir auf Grund der mikrochemischen Reaktionen den „Haupttheil“ als einen besonders grossen „Nebennucleolus“ betrachten und ihn mit analogen Gebilden z. B. bei *Cyclops brevicornis* (Fig. 3 und 4) zusammenstellen.

Um nun aber bezüglich der Bedeutung dieser verschiedenen Körper zu einer befriedigenden Erklärung zu gelangen, müssen wir uns auch hier wieder mit einem Vergleich der morphologischen Befunde bescheiden. Es dürfte vielleicht zunächst die Thatsache heranzuziehen sein, dass ein Auftreten von „Nebennucleolen“ von wechselnder Zahl, Form und Grösse und von analoger chemischer Reaktion auch in den ruhenden Furchungskernen der betreffenden Thierformen festzustellen ist und dass diese „Nebennucleolen“ hier nicht mit einem als Hauptnucleolus anzusprechenden Körper vergesellschaftet sind. Nebennucleolen treten folglich auch da im ruhenden Kerne auf, wo kein Zellwachsthum stattfindet. Halten wir dieser Thatsache die umgekehrte gegenüber, dass sich z. B. in den Ovidukteiern erstgebärender *Strenus*-Weibchen der Beginn und der Verlauf des Zellwachsthums als unabhängig vom Auftreten von „Nebennucleolen“ erweist, so dürfte vor Allem die Annahme begründet sein, wonach das Auftreten der fraglichen Körperchen in erster Linie einen Ausdruck für Veränderungen der Kernsubstanz selbst, speziell des Chromatins darstelle.

Es muss also die Frage gestellt werden, ob diese Nebennucleolen sich aus einer Nahrungsflüssigkeit zusammensetzen, welche aus dem umgebenden Zellplasma auf osmotischem Wege

in den Kern herein gelangt, sich sodann im Kernsaft zu Tröpfchen verdichtet und erst von diesem Aggregatzustand aus Verwendung beim Umbau der chromatischen Substanz findet; oder ob dieselben Abspaltungsprodukte des Chromatins sind, welche in Form von Tröpfchen oder Bläschen während der gedachten Veränderungen des Chromatins zu Tage treten. Rückert hat neuerdings die Ansicht ausgesprochen (26), dass während des Wachstums der Chromosomen die Nucleolen die Funktion haben dürften, nothwendige Stoffe an dieselben abzugeben, und dass sie andererseits später, wenn die Chromosomen merklich an Substanz verlieren, wohl eher als Träger der Zerfallprodukte des Chromosomen anzusehen seien.

Ich glaube nicht, dass ein derartiger Funktionswechsel annehmbar ist, vor Allem habe ich beim Vergleich der verschiedenartigen Habitusbilder nicht die einer solchen Annahme zu Grunde liegende Vorstellung gewinnen können, dass man es bei den Nebennucleolen gewissermaassen mit Organen des Kerns zu thun hat, in dem Sinn, wie man etwa die chromatische Substanz als eine solche bezeichnen kann. Vielmehr wird wohl nach Allem, was wir über die Nebennucleolen wissen, kaum eine andere Annahme zulässig sein, als die, nach welcher dieselben Abspaltungsprodukte oder Sekretstoffe der chromatischen Substanz darstellen. Diese Auffassung findet vor Allem in der Thatsache eine Stütze, dass die Nebennucleolen, z. B. bei *Moina* und *Cyclops strenuus* (mehrgebärend), im Lauf der Wachstumsphase stetig an Grösse und Massigkeit zunehmen und dass sie das Maximum ihrer Entwicklung erst in dem Moment erreichen, wenn bereits die Vierergruppen zur Ausbildung gelangt sind (Fig. 16 und 19), wenn also von einem Wachstum der chromatischen Substanz kaum mehr die Rede sein kann. Mit der Auflösung der Kernmembran ist dann zugleich die Auflösung und der Untergang der Nebennucleolen besiegelt.

Entstehung des Hauptnucleolus. Aber auch die Beziehungen der Nebennucleolen zum Hauptnucleolus können von dem soeben vertheidigten Standpunkt aus, wie ich glaube, besser verstanden werden. Wir sehen diesen letzteren bald allein, bald neben den Nebennucleolen auftreten, oder aber es kann der Fall eintreten, dass er durch die letzteren vollständig verdrängt wird. Was ihn hauptsächlich von diesen unterscheidet, ist seine

Formbeständigkeit und der Besitz einer differenzierten Aussenmembran, was er im Ganzen mit ihnen gemeinsam haben muss, ist, wie das vikarirende Auftreten beider Gebilde lehrt, die Funktion. Man wird so zu der Anschauung hingeführt, dass seine Zusammensetzung und folglich auch seine Entstehung ursprünglich analog ist derjenigen der Nebennucleolen und dass er sich also im Lauf der Phylogenese aus einem ursprünglichen „Nebennucleolus“ zu einem membranumhüllten, formbeständigen und stetig durch Diomose wachsenden Organ herausdifferenziert hat. Auch hier zeigt wieder eine unserer Cyclops-Formen, *C. brevicornis*, ein Verhalten, welches als primitives aufgefasst werden kann: beim ersten Auftreten von Nebennucleolen sind dieselben nur durch den Grad ihrer Tingirbarkeit von dem Hauptnucleolus zu unterscheiden (Fig. 3, Wph. II).

Man könnte, um sich das Zusammenfliessen kleiner Nebennucleolen zu schaumigen Gebilden einerseits und die Herausbildung eines Hauptnucleolus andererseits anschaulich zu machen, an gewisse Vorgänge erinnern, die sich bei den Protozoen, besonders Infusorien, abspielen. Hier entstehen die kontraktilen Hauptvakuolen durch Verschmelzung sogenannter Bildungsvakuolen, und bei gewissen Formen (Vorticelliden) entwickelt sich an einem vakuolenartigen Gebilde durch Plasmadifferenzierung eine besondere Membran, so dass ein „Reservoir“ entsteht, in welches sich die andern Vakuolen entleeren (5). Ähnliche Sammelbehälter finden sich auch bei den Eugleninen (6). Man könnte bei den kleinen Nebennucleolen an einen Vergleich mit den Bildungsvakuolen denken, bei den grösseren schaumigen Nebennucleolen an die Hauptvakuole und bei dem differenzierten Hauptnucleolus an den Sammelbehälter erinnern. Ein Vergleich liegt um so näher, als es sich ja, nach unserer Auffassung, auch bei der Bildung der Nucleolen um ein Sekretprodukt des Chromatins handelt.

Die im obigen vertretene Anschauung über Entstehung und Bedeutung der Nucleolen des Keimbläschens kann nicht den Anspruch auf vollkommene Neuheit erheben. Ich erinnere hier an die Arbeit Leydig's über das unbefruchtete thierische Ei (23). Auch dieser Forscher nimmt eine doppelte Art der Vermehrung der Nucleolen an, nämlich einmal eine Entstehung derselben durch Knospungs-, Abschnürungs- oder Theilungsvor-

gänge, die sich an dem grösseren, ursprünglichen Keimfleck vollziehen. „Liegt es im Plane der Organisation, dass die Zahl der Keimflecke sehr ansteigt, wie es z. B. bei Amphibien der Fall ist, so kommen zu jenen, welche aus dem einzigen Keimfleck des Ureies entstanden sind, gewissermaassen Nachschübe von den Knotenpunkten des Kerngerüsts. Für diese Annahme spricht dasjenige, was man z. B. im Ei von Triton sieht; aus der Mitte des Keimbläschens heraus heben sich die Pünktchen des feinen Reticulums ab und gehen durch Grössenzunahme unmittelbar in die Keimflecke des Randes über.“ Es klingen hier mehrfach Vorstellungen durch, welche mit denjenigen sich berühren, zu denen wir in den obigen Ausführungen gelangten.

Wenn wir den Hauptnucleolus als besonders differenzirten Nebennucleolus ansehen und ihm damit im Allgemeinen die Funktion der Sekretspeicherung zuschreiben, so ist damit offenbar seine Bedeutung nicht erschöpft. Ich behalte mir vor, in einem zweiten Aufsatz auf seine direkteren Beziehungen zur Stoffaufnahme der Eizelle einzugehen, und Belege dafür zu erbringen, dass er u. A. zu gleicher Zeit die Funktion eines excretorischen Apparats des Keimbläschens übernimmt.

6. Zusätze zur Frage nach der Reduktion der Chromosomenzahl.

Aus den neuesten Ausführungen Boveri's (3) ergibt sich, wie er sagt, dass O. Hertwig's Untersuchungen so wenig wie die seinigen „im Stande sind, uns über die Art, wie die (nach Boveri's Ansicht während des Keimbläschenstadiums erfolgende) Reduktion der Chromosomen-Zahl zu Stande kommt, Aufschluss zu geben“. „So genau dieser Forscher (O. Hertwig) — fährt Boveri fort — auch die fraglichen Stadien untersuchte, die Verhältnisse sind eben, wenigstens bei *Ascaris*, derartige, dass eine Entscheidung unmöglich ist“. Es wird damit zugegeben, dass die Ei- und Samenbildung von *Ascaris megalocephala*, welche den Boden für eine Reihe von glänzenden Untersuchungen abgegeben hat, speziell für die Lösung dieser Frage ein weniger günstiges Objekt darstellt, obwohl, wie wir sehen werden, O. Hertwig gerade auf Grund dieses Objektes derjenigen Auffassung beigetreten ist, welche sich wohl als die richtige erweisen dürfte. Mit zum Theil gleichfalls nicht sehr

günstigen Objekten¹⁾ arbeitete auch Henking in seinen ausführlichen Untersuchungen über die Ei- und Samenbildung der Insekten (16), und ich selbst habe mir gleichfalls einen Antheil an der Verzögerung der Entscheidung zuzuschreiben, indem ich, verführt durch die ausnehmende Klarheit, mit welcher die Zahlenverhältnisse bei Cyclops hervortreten, die Befunde bei (erstgebärenden!) Cyclops Strenuus-Weibchen als typische betrachtete.

Ich habe auf Grund dieser Befunde den Verdopplungsprocess als einen Vorgang für sich und daher die beiden Theilungen als Reduktionstheilungen aufgefasst (12). Faktisch stellen sich allerdings, wenigstens bei den Copepoden, die Verhältnisse in dieser Weise dar; genetisch aber muss, wie ich dies bereits in (14) gethan habe, gesucht werden, ob nicht ursprünglich doch die Längsspaltung des Fadens zur ersten Theilung in Beziehung gestanden hat²⁾ und ob nicht diese Beziehung im Lauf der Phylogenese durch sekundäre Erscheinungen (Einschiebung des „Keimbläschenstadiums“ und Ausfall des folgenden Ruhestadiums) verdeckt worden ist.

Um zu beweisen, dass die erste Theilung eine modificirte „Acquationstheilung“ ist, müssten wir zeigen, dass ihr eine

1) Dies zeigt sich darin, dass bei den Henking'schen Objekten die sonst allgemein verbreiteten „Vierergruppen“ nicht überall in deutlicher Weise hervortreten.

2) Es war namentlich die Thatsache einer Vertheilung von Doppelstübchen bei der ersten Theilung der Reifungsphase, welche mich immer wieder davon abhielt, der alten Platner'schen Ansicht (24, S. 144) mich anzuschliessen. Vergl. 14, S. 26 [185]: „Abgesehen von der weiten Zurückverlegung der Längsspaltung des Chromatinfadens bis in das Stadium unmittelbar nach der letzten Theilung der Ureizellen, schien mir ein Zusammenhang (der Längsspaltung) mit der ersten Theilung der Reifungsphase desshalb unmöglich, weil bei den Copepoden bei der letzteren die Doppellemente als solche auf Ei und ersten Richtungskörper vertheilt werden, weil also die Produkte der Längsspaltung zunächst überhaupt nicht auseinanderrücken.“

Nach unsern heutigen Anschauungen findet vor jeder normalen Kerntheilung während des ihr vorangehenden Ruhezustandes ein Wachsthum jedes einzelnen Chromosoms oder Idanten auf das Doppelte seiner Masse statt. Durch Längsspaltung zerfällt jeder dieser Idanten in zwei identische Elemente, von welchen jedes in Struktur und Grösse dem Mutter-Idanten gleicht. Es findet also vor jeder Kerntheilung eine Verdoppelung der Anzahl der Chromosomen

einmalige Längsspaltung vorangeht, durch welche die Normalzahl der Elemente verdoppelt wird, und dass dann bei der Theilung die so erzeugten Schwester-elemente auseinandertreten. Bei den erstgebärenden Weibchen konnten wir den ersteren Vorgang mit zahlenmässiger Exaktheit verfolgen; statt der „Normalzahl“ 8 tritt auf Grund einer einmaligen Längsspaltung des Chromatinfadens vor der ersten Theilung die doppelte Zahl „16“ auf.

Aber auch bei den mehrgebärenden Weibchen, bei welchen allerdings die Anzahl der Elemente nicht genau festgestellt werden konnte, trat mit vollkommener Sicherheit die Thatsache hervor, dass der Bildung der Vierergruppen nur eine einmalige Längsspaltung des Fadens zu Grunde liegt (vergl. Schema A), und nicht, wie Boveri und Brauer für ihre Objekte annehmen, eine zweimalige.

Nachdem es sich so herausgestellt hat, dass die Vierergruppen nicht durch zweimalige Längsspaltung eines einzigen Chromosoms oder Idanten entstanden sind, fragt es sich, welche kerntheilungsgeschichtliche Bedeutung haben diese Gebilde?

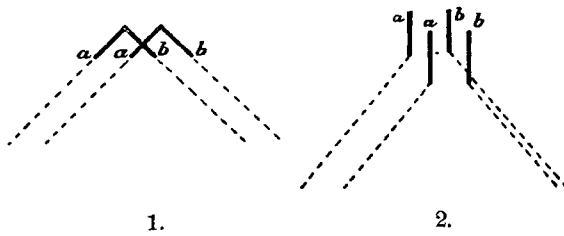
Nach den Ausführungen des dritten Kapitels kommen sie dadurch zu Stande, dass zwei Elemente a und b, welche im Faden hintereinander gelegen waren, zunächst noch in engerem Verbande mit einander, sowie mit ihren beiden (identischen) Schwester-elementen bleiben (Schema A) und somit eine Gruppe $\begin{Bmatrix} a & b \\ a & b \end{Bmatrix}$ bilden. Nun hatte ich schon in einem früheren Aufsätze theoretisch versucht, die Vierergruppen insofern auf das „hetero-

oder Idanten statt, und jeder Tochterkern erhält von jedem Doppелеlement je ein Einzelement und somit die ursprüngliche (Normal-)Zahl von Elementen (Aequationstheilung).

Wenn nun irgend einer Kerntheilung kein Ruhezustand und damit auch keine Verdopplung der Anzahl der Idanten vorangeht, und wenn trotzdem bei dieser Kerntheilung eine Vertheilung der vorhandenen Idanten in zwei gleichen Parteen auf die Tochterkerne stattfindet, so erhält jeder Tochterkern die Hälfte der normalen Anzahl von Idanten (Reduktionstheilung). Vergl. dagegen den noch heute von Boveri eingenommenen Standpunkt (3, S. 454), wonach „gerade im Gegentheil beim Fehlen des Ruhezustandes die Zahl der in beiden Theilungen vorhandenen chromatischen Elemente genau die gleiche sein muss“.

typische“ Kerntheilungs-Schema zurückzuführen, als auch bei ihnen „zwei im ursprünglichen Spirem hintereinander liegende Seg-

Schema A.



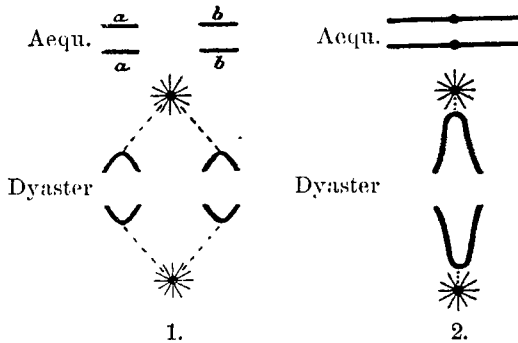
mente, im engeren

Zusammenhang bleiben und sich mit dem entsprechenden Schwesterpaare zu einem ringförmigen, viertheiligen Gebilde vereinigen“ (14, S. 16 [175]). Eine Entstehung der Vierergruppen im Sinne des Schemas

{ a b }
{ a b }

hatte kurz vorher auch vom Rath für die Samenbildung von *Gryllotalpa* (25) festgestellt, ohne

Schema B.



sich jedoch weiter auf die Frage nach der kerntheilungsge-
schichtlichen Bedeutung dieser Gebilde einzulassen.

Die bei Cyclops gemachten Befunde über die Entstehung der Vierergruppen aus Doppelwinkeln bestätigen nun, wie ich glaube, in durchaus präziser Weise die oben ausgesprochene Ansicht, wonach es sich hier im Prinzip um Erscheinungen handle, welche die „heterotypische“ Kerntheilung bei *Salamandra* (10) charakterisiren. Nach (14) wäre nämlich der wichtigste Unterschied zwischen der gewöhnlichen Mitose und der „heterotypischen“ Form darin zu suchen, dass bei letzterer je zwei hintereinander folgende Abschnitte des längsgespaltenen Spirems — bei der Segmentirung (Quertheilung) des letzteren — vollständig oder zum mindesten sehr eng miteinander verbunden bleiben, so dass also die an die Pole rückenden Einzelfäden doppelwerthige Elemente darstellen. Indem ich mir erlaube, bezüglich der Begründung dieser Ansicht auf die citirte Arbeit (14) zu verweisen,

stelle ich hier nur rein schematisch die gewöhnliche (Schema B, 1) und die „heterotypische“ Form der Mitose (Schema B, 2), wie sie sich im Aequatorialplattenstadium und im Dyasterstadium darstellen, nebeneinander.

Wir haben also in der Vierergruppenbildung einen Hinweis darauf zu sehen, dass auch die erste Theilung der Reifungsphase nach dem im Cyklus der generativen Zellen vielfach verbreiteten „heterotypischen“ Schema angelegt wird. Damit stimmt vor Allen auch eine bei der Vierergruppenbildung auftretende Begleiterscheinung zusammen. Wir haben gesehen, dass in den vorbereitenden Stadien sowohl die feinen, schwach gefärbten Doppelfadenzüge, als die chromatischen Abschnitte selbst mit Regelmässigkeit charakteristische Ueberkreuzungen zeigen (Fig. 16). Solche Ueberkreuzungen der Doppelchromosomen sind auch Rückert (26) in den entsprechenden Stadien des Selachier-Keimbläschens aufgefallen, und ich möchte daran erinnern, dass andererseits auch bei der heterotypischen Theilung, wie sie Flemming (10) für die Samenbildung von Salamandra und ich selbst (13) für die Urogenitalzellenbildung bei Cyclops beschrieben habe, neben den centrifugalen Richtkräften, welche die Doppelfadensegmente in die Aequatorebene einzuordnen bestrebt sind, offenbar auch im Innern der Fäden wirksame Torsionskräfte auftreten. Es ist, als ob darin sich ein unbefriedigtes Bestreben der doppelwerthigen Elemente äussern würde, an den präformirten Stellen doch noch schliesslich zum Durchbruch zu gelangen und sich so in einwerthige Elemente zu zerlegen. Wir können diese scheinbar nebensächliche Begleiterscheinung als Stütze für unsere Auffassung heranziehen, wonach der Vierergruppenbildung das heterotypische Schema zu Grunde liege.

Ich bin nun inzwischen darauf aufmerksam geworden, dass der Name „heterotypisch“ vielleicht nicht geeignet sei, auf die ganze Gruppe der in (14) herangezogenen Erscheinungen Anwendung zu finden, da man doch bei diesem Namen zunächst an gewisse Besonderheiten denkt, welche bei der heterotypischen Theilung im Salamanderhoden auftreten. In der That dürfte es vielleicht am Platze sein, den Ausdruck heterotypisch für die Samenbildung von Salamandra und Triton zu reserviren und für die in (14) als „heterotypisch“ zusammengefassten Kerntheilungsvorgänge eine andere allgemeinere Bezeichnung vorzuschlagen.

Es handelt sich, wie erwähnt, im Wesentlichen um Kerntheilungen mit doppelwerthigen Elementen; alle anderen Merkmale, die eigenthümlichen Torsionen der Fäden, die Endverklebungen derselben und die dadurch zu Stande kommenden Ringbildungen, die Tonnenformen, die sekundäre Längsspaltung der an die Pole rückenden Elemente, würden dabei theils als Begleiterscheinungen, theils als sekundäre Hinzuthaten zu betrachten sein. Leider ist nun der Ausdruck *bivalens*, welcher den Kernpunkt der Sache treffen würde, von O. Hertwig (19) bereits in gerade entgegengesetztem Sinne angewandt worden. O. Hertwig hat nämlich damit einen der beiden von Boveri aufgestellten Typen von *Ascaris megaloccephala* bezeichnet, nämlich denjenigen, bei welchem in den reifen Geschlechtszellen an Stelle von einem chromatischen Element (*univalens*) zwei solche auftreten. Der Ausdruck *Ascaris megaloccephala bivalens* hat sich nun bereits in der Litteratur eingebürgert und es würde sicher zu Verwirrungen führen, wenn die Bezeichnung *bivalens* noch in einem anderen, wenn auch zweifellos ihr mehr entsprechendem Sinn gebraucht würde. Da ich nun aber, selbst mit Hülfe philologischer Freunde, nicht im Stande war, einen anderen griechischen oder lateinischen zweckdienlichen Ausdruck zu finden, welcher das Wesentliche hervorheben würde, so möchte ich mir wenigstens zum Theil die bequeme O. Hertwig'sche Bezeichnung zu nutze machen. Da, soviel ich weiss, der Ausdruck „*plurivalens*“ noch keine spezielle Verwendung gefunden hat, und da, wie ich jetzt schon Grund habe annehmen zu müssen, sich mit der Zeit eine etwas allgemeinere Formulirung nothwendig machen wird, so gestatte ich mir, für alle Kerntheilungen, bei denen zwei oder mehrere im Spirem hintereinander folgende Elemente in näherem oder engstem Verbande bleiben, den Ausdruck **plurivalente Kerntheilung** vorzuschlagen. Dahin gehören also alle in (14) namhaft gemachten Kerntheilungen, speziell die „heterotypische“ Theilung im Hoden von *Salamandra* und *Triton*, die Kerntheilung in der Urogenitalzelle und die letzte Theilung der Ureizellen bei *Cyclops*, die mit Vierergruppenbildung verbundene erste Theilung der Reifungsphase und andre bis jetzt nur im Cyklus der generativen Zellen aufgefundene Formen.

Nachdem die Bildung der Vierergruppen bei den mehrgebärenden Weibchen eine Aufklärung erfahren hatte, fiel auch ein

Licht auf den Werth der Doppelstäbchen, die beiden erstgebärenden Weibchen bei der Bildung des ersten Richtungkörpers sich als solche auf Ei und ersten Richtungkörper vertheilen (Fig. 11) und damit der Annahme zu widersprechen scheinen, dass es sich hier ursprünglich um eine „Aequationstheilung“ handle. Bei einer solchen müssten ja die durch Längsspaltung eines Mutterelements entstandenen Schwisterelemente von einander getrennt werden.

Ich verweise hier auf zwei Bilder, welche ich bereits, ohne sie vollkommen interpretiren zu können, in meiner ersten Arbeit (12, Fig. 21 u. 22) gegeben habe und an dieser Stelle in Fig. 8c bezw. 11b wiederhole.

Was zunächst die Figur 8c anbelangt, so treten offenbar auch hier „Doppelwinkel“ auf, entsprechend denen in Fig. 16a und Schema A abgebildeten. Der Unterschied ist nur der, dass in ersterem Fall — bei erstgebärenden — diese Doppelwinkel bedeutend grösser und ihre Anzahl (4) eine geringere ist, als bei den mehrgebärenden. Bei den erstgebärenden findet also eine Zerlegung des Doppelfadens in Elemente statt, welche gegenüber den bei mehrgebärenden auftretenden „mehrwertig“ sind, d. h. es hat eine weniger weitgehende Segmentirung (Quertheilung) des Fadens stattgefunden.

Nach Analogie von Fig. 16 (Schema A) wäre nun zu erwarten, dass die vier durch Durchbruch der Doppelwinkel entstehenden Stäbchen zunächst eine bündelweise Zusammenlagerung in Form von „Vierergruppen“ zeigen. Dies habe ich allerdings niemals gesehen. Es findet vielmehr sehr rasch ein Auseinanderfallen der Bündel in je zwei Paare von Stäbchen (in zwei Doppelstäbchen) statt und es erhebt sich demgemäss die Frage, welche Bedeutung diese Doppelstäbchen haben, ob die beiden Elemente, aus denen sich jedes derselben zusammensetzt, „identisch“ sind oder ob dies nicht der Fall ist. Allgemeiner: in welcher Richtung liegt bei den Vierergruppen $\begin{Bmatrix} a & b \\ a & b \end{Bmatrix}$ die Theilungsebene?, eine Frage, welche bereits oben, Eingangs des vierten Kapitels, gestellt worden war.

Ein zufälliger Fund scheint auf eine Lösbarkeit dieser Frage hinzuweisen. In 12, Fig. 22 und an dieser Stelle in Fig. 11b tritt bei der ersten Richtungstheilung an Stelle eines der

Doppelstäbchen ein winklig geknicktes Stäbchen auf, dessen Schenkel die Länge von Einzelstäbchen haben. Ich habe seiner Zeit dies Vorkommniß nicht weiter beachtet und als nebensächlich abgebildet. Es scheint aber dasselbe, wenn es auch nur zufällig ist, insofern nicht ohne Bedeutung zu sein, als daraus hervorgeht, dass die Doppelstäbchen den Einzelwinkeln der Doppelwinkel entsprechen und also nicht, wie es zunächst den Anschein hat, aus je zwei identischen Elementen bestehen. Es folgt, dass die erste Theilungsebene die Vierergruppen in Paare von nichtidentischen Elementen zerlegt: $\left\{ \begin{smallmatrix} a & b \\ a & b \end{smallmatrix} \right\}$, und dass also die erste Richtungstheilung aus einer Aequationstheilung hervorgegangen ist, bei welcher jedoch nach dem Schema der plurivalenten (heterotypischen) Theilung je zwei der im Spirem hintereinander liegenden Idanten oder Chromosomen zunächst noch im engeren Verband mit einander verbleiben. In der zweiten Richtungstheilung erfolgt dann die definitive Trennung der nicht-identischen Idantenpaare.

7. Zusammenfassung des ersten Aufsatzes.

1. Als „Wachsthumphase“ kann derjenige Entwicklungsabschnitt der Eizelle betrachtet werden, welcher mit dem Momente, wo die Dyaster der letzten Theilung der Ureizellen in die Dispireme übergehen, beginnt und welcher begrenzt ist durch den Augenblick, in dem das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies getreten ist.

2. Die erste (chromatische) Stufe der Wachsthumphase ist bei den niederen Crustaceen gekennzeichnet durch die Anwesenheit eines einzigen „Nucleolus“ (Hauptnucleolus) und durch die leichte Färbbarkeit des Fadenspirems, die zweite (achromatische durch die Anwesenheit mehrerer „Nucleolen“ (Neben-nucleolen) und die Abneigung der chromatischen Substanz, die Mehrzahl der Färbungsmittel anzunehmen.

3. Die Dotterabscheidung beginnt bei den Copepoden unter allen Umständen erst beim Uebertritt der Eizellen aus dem Ovarium in die Ovidukte, einerlei, in welcher speziellen Stufe der Wachsthumphase sich die Eikerne befinden.

4. Bei erstgebärenden, eiersacklosen Cyclops strenuus-Weibchen findet in den Ovidukteiern kein Uebergang der Kerne zur 2. Wachstumsstufe statt, vielmehr zerlegt sich das Doppelspirem, welches bei der letzten Theilung der Keimphase von den Eimutterzellen übernommen wird, direkt in die Schleifen oder Stäbchen, welche bei der Bildung der Richtungskörper die Theilungseinheiten darstellen, und der ursprüngliche Hauptnucleolus bleibt bis in die späteren Stadien der Wachstumsphase in der Einzahl erhalten. Zwischen die letzte Theilung der Ureizellen und die erste Theilung der Reifungsphase ist kein feinfadiges Ruhestadium des Kernes („Keimbläschen-Stadium“) eingeschaltet.

5. Bei mehrgebärenden, eiersacktragenden Cyclops strenuus-Weibchen, bei denen eine Stauung der Ovidukteier durch die Eiersäcke stattfindet, erfolgt in den Oviduktekernen eine Zerlegung der Doppelfadenschlinge in ein System von chromatischen Doppelwinkeln, welche durch feine, schwach färbbare Doppelfäden verbunden sind. Wie das Verhalten der Nucleolen zeigt, führen diese Bilder direkt hinüber zu den echten Keimbläschenstadien, wie solche z. B. bei Cyclops brevicornis auftreten.

Aus den Doppelwinkeln gehen bei mehrgebärenden Weibchen durch nachträgliche Zerlegung in die vier Schenkel (**Metalyse**) die für die erste Theilung der Reifungsphase charakteristischen Vierergruppen hervor.

7. Heissen die im Chromatinfaden hintereinanderfolgenden Idanten $a, b, c \dots$, so würde der längsgespaltene Chromatinfaden sich nach Weismann durch $\begin{Bmatrix} a & b & c & \dots \\ a & b & c & \dots \end{Bmatrix}$ darstellen lassen,

und die Formel für eine Vierergruppe ist: $\begin{Bmatrix} a & b \\ a & b \end{Bmatrix}$. Jede

Vierergruppe besteht also im Sinne Weismann's aus zwei Paaren von Schwester-elementen, und nicht, wie dies nach Boveri's und Brauer's Angaben der Fall sein würde, aus vier Enkelelementen $\left(\begin{Bmatrix} a & a \\ a & a \end{Bmatrix} \right)$.

8. Der Beginn des Zellwachstums und der Dotterabscheidung ist nur an örtliche Verhältnisse gebunden und hat keinen

bestimmten, zwischen Dispirem und feinfadigem Knäuel gelegenen Vertheilungszustand des Chromatins und ebensowenig eine bestimmte Anordnung und Anzahl der Nucleolen zur Voraussetzung.

Speziell das typische „Keimbläschenstadium“ des Eikerns kann für den Eintritt und Verlauf des Zellwachstums und der Dotterabscheidung von keiner prinzipiellen Bedeutung sein.

9. Für den Unterschied zwischen erst- und mehrgebärenden *Cyclops strenuus*-Weibchen besteht ein Gegenstück in dem Verhalten mariner Calaniden, welche ihre Eier einzeln ablegen, und dem von *Cyclops brevicornis*, der in langsamer Folge seine Eiersätze produziert.

10. Die Auflösung des Dispirems in ein feinfadiges Keimbläschenstadium erfolgt bei den Copepoden da, wo eine Stauung der Ovidukteier stattfindet.

11. Ursprünglich folgten die Theilungen der Reifungsphase unmittelbar auf die letzte Theilung der Ureizellen und bereits in den Dyastern oder Dispiremen der letzteren wurde die der ersten Richtungstheilung zugehörige Längsspaltung angelegt. Sekundär, beim Uebergang zur periodischen Eiablage, wurde bei Echinodermen, Copepoden, Cladoceren, Sela-chiern ein „Keimbläschenstadium“ eingeschoben. Darin findet das Auftreten der Längsspaltung vor dem feinfadigen Ruhestadium eine Erklärung.

12. Bei den erstgebärenden Weibchen von *Cyclops strenuus* ist zum mindesten die anfängliche Lagerung der Richtungs-spindeln im Ei eine centrale und erinnert so an die bei der Samenbildung auftretenden Verhältnisse.

13. Der Hauptnucleolus ist ein in der Einzahl vorhandenes, stetig seine Grösse veränderndes, formbeständiges Organulum des Keimbläschens. Die Nebennucleolen sind Bläschen oder Tröpfchen von wechselnder Zahl, Grösse und Gestalt.

14. Der Hauptnucleolus kann entweder das ganze Keimbläschenstadium hindurch persistiren (Echinodermen-Typus, Fig. 22) oder durch die Nebennucleolen verdrängt werden (Vertebraten-Typus, Fig. 24). Der bei *Cyclops brevicornis* sich zeitlich zwischen beide Typen einschiebende Lamellibranchiaten-

Typus (Fig. 3, 4, 20, 21) stellt die Vermittlung zwischen beiden Extremen dar.

15. Die Nebennucleolen stellen während des ganzen Keimbläschenstadiums Abspaltungsprodukte der chromatischen Substanz dar.

16. Der Hauptnucleolus hat sich im Lauf der Phylogenese aus einem ursprünglichen Nebennucleolus zu einem membranumhüllten, formbeständigen und stetig durch Diosmose wachsenden Organulum herausgebildet, dem ausser der Sekretspeicherung noch besondere Funktionen zuzuschreiben sind.

17. Die Vierergruppenbildung und damit die erste Richtungstheilung erfolgt nach dem **plurivalenten** (*heterotypischen*, 14) Schema, insofern zwei im Spirem hintereinanderliegende Chromosomen oder Idanten zunächst noch in engerem Verbande mit einander bleiben. In der zweiten Richtungstheilung erfolgt dann die definitive Trennung der nicht-identischen Idantenpaare.

Freiburg im Breisgau, den 3. März 1893.

Literaturverzeichniss.

1. Beneden, E. van, Contributions à la connaissance de l'ovaire des mammifères. L'ovaire du *Vespertilio murinus* et du *Rhinolophus ferrum-equinum*. Arch. de Biol. Tome I. 1880.
2. Boveri, Th., Zellen-Studien. Heft III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24. Band. 1890.
3. Boveri, Th., Referat über „Befruchtung“. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel und Bonnet). 1. Bd. 1891. Wiesbaden 1892.
4. Brauer, A., Ueber das Ei von *Branchipus Grubii* v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 1892.
5. Bütschli, O., Ueber den *Dendrocometes paradoxus* Stein, nebst einigen Bemerkungen über *Spiroconcha gemmipara* und die con-

- tractilen Vacuolen der Vorticellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.
6. Bütschli, O., Protozoa. II. Abtheil. Mastigophora. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Leipzig und Heidelberg, 1883—87.
 7. Eimer, Th., Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. 8. Bd. 1872.
 8. Flemming, W., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzber. Wien. Akad. 71. Bd. 3. Abth. 1875.
 9. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
 10. Flemming, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 29. Bd. 1887.
 11. Haberlandt, G., Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
 12. Häcker, V., Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. 5. Bd. 1892.
 13. Häcker, V., Die Kernheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892.
 14. Häcker, V., Die heterotypische Kernheilung im Cyklus der generativen Zellen. Ber. Naturf.-Ges. Freiburg. 6. Bd. 1892.
 15. Häcker, V., Die Furchung des Eies von Aequorea Forskalca. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.
 16. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.
 17. Hertwig, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Erster Theil. Morph. Jahrb. 1. Bd. 1876.
 18. Hertwig, O., Dasselbe. Dritter Theil. Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.
 19. Hertwig, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nemato-den. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.
 20. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.
 21. Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. 4. Bd. 1889.
 22. Leydig, F., Ueber Cyclas cornea. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855.
 23. Leydig, F., Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ontog. 3. Bd. 1889.
 24. Platner, G., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.
 25. Rath, O. vom, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllo-talpa vulgaris Latr. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage der Reduktionstheilung. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.
 26. Rückert, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.

27. Rückert, J., Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1883
28. Weismann, A., Beiträge zur Naturgeschichte des Daphnoiden. II. Die Eibildung bei den Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.
29. Weismann, A., Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
30. Weismann, A., Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
31. Zacharias, E., Ueber den Nucleolus. Bot. Zeitschr. 43. Jahrg. 1885.

Erklärung der Tafeln XXVII und XXVIII.

(Der Hauptnucleolus ist stets schwarz, die Nebennucleolen blau angegeben.)

- Fig. 1. (Zeiss, Obj. A, Oc. 4, Vergr. 97). Frontalschnitt durch das Ovarium und einen der Ovidukte (ovd) von *Cyclops strenuus*. pov, mov, dov: proximaler, medialer und distaler Abschnitt des Ovariums. Die Ovidukteier zeigen einen jugendlichen, abgerundet-polygonalen Habitus.
- Fig. 2. (Zeiss, Obj. A, Oc. 4, Vergr. 97.) Frontalschnitt durch einen Ovidukt mit älteren, polymorphen Eizellen. d: Anschnitt des Darms, m, m: Querschnitt der dorsoventralen Muskelzüge.
- Fig. 3. *Cyclops brevicornis*. (Zeiss, Obj. A, Oc. 5, Vergr. 130). Ovarium, erste (Wph I) und zweite (Wph II) Stufe der Wachstumsphase.
- Fig. 4. *Cyclops brevicornis*. Ovarialeikerne. a. der (schwarze) Hauptnucleolus sitzt dem (blauen) Nebennucleolus auf. b. Der letztere wächst und nimmt eine ausgebuchtete Gestalt an.
- Fig. 5. *Cyclops brevicornis*. (Die Skizze links nach Zeiss, Obj. A, Oc. 4, Vergr. 97.) Ovidukteier mit knäueligem Nebennucleolus.
- Fig. 6. *Cyclops brevicornis*. (Die Skizze links nach Zeiss, Obj. A, Oc. 4, Vergr. 97.) Ovidukteier mit zerbröckeltem Nebennucleolus.
- Fig. 7. Erstgebärende *Strenuus*-Weibchen. Ovidukteier mit persistirendem Hauptnucleolus und Doppelfadenspirem.
- Fig. 8. Erstgebärende *Strenuus*-Weibchen. a. Frontalschnitt durch einen Ovidukt (nach Zeiss, Obj. A, Oc. 5, Vergr. 130). Die Kerne befinden sich sämtlich an der dem Darm zugekehrten Seite der Zelle. b und c. Zerlegung des Doppelfadenspirems in 8 Doppelfadensegmente.
- Fig. 9. Erstgebärende *Strenuus*-Weibchen. Dasselbe. Es treten mehrere Nucleolen auf.

- Fig. 10—13. Erste und zweite Richtungstheilung bei erstgebärenden Strenuus-Weibchen und Signatus-Weibchen.
- Fig. 14—16. Mehrgebärende Strenuus-Weibchen. Auflösung der homogenen Doppelfadenschlinge in ein System von chromatischen Doppelwinkeln und feinen, schwach färbbaren Doppelfäden. Fig. 16a—d (Zeiss, Oc. 18, hom. Imm. 3mm, Vergr. 1500). Bildung der Vierergruppen durch Metalyse.
- Fig. 17. (Zeiss, Obj. A, Oc. 5, Vergr. 130.) Frontalschnitt durch den Geschlechtsapparat eines erstgebärenden Strenuus-Weibchens. Sämmtliche (zweite) Richtungsspindeln liegen central und sind in einer Richtung orientirt.
- Fig. 18. (Zeiss, Obj. A, Oc. 5, Vergr. 130.) Winter-Eizellengruppe von *Sida crystallina*. Eiz Eizelle, Nz Nährzellen. Persistirender Hauptnucleolus.
- Fig. 19. Keimbläschen eines direkt vor dem Austreten befindlichen Wintereies von *Moina paradoxa*. Zahlreiche Nebennucleolen, Bildung von Vierergruppen.
- Fig. 20 und 21. Lamellibranchiaten-Typus des Keimbläschens (nach Flemming). a. (Flemming: Nebentheil des H.): Hauptnucleolus. b. (Flemming: Haupttheil des H.) und c. (Flemming: Nebennucleolen): Nebennucleolen.
- Fig. 22. Echinodermen-Typus des Keimbläschens (nach O. Hertwig).
- Fig. 23. Jüngerer Ovarialei eines Seeigels mit chromatischen Doppelfäden und kappenförmig geschrumpftem Hauptnucleolos.
- Fig. 24. Vertebraten-Typus des Keimbläschens, Frosch-Ei (nach O. Hertwig).

Untersuchungen über die Petrificirung der Muskulatur.

Von

Dr. **Otto M. Reis**,
Kgl. Oberbergamt, München.

Hierzu Tafel XXIX, XXX und XXXI.

Zur Einleitung.

In einer monographischen Bearbeitung des Skelets der *Coelacanthinen*, einer fossilen, in mesozoischen und palaeo-

