

Aus dem zoologischen Institut in München.

Ei und Samenreife bei *Ascaris canis* (Werner) (*Asc. mystax*).

Von

Dr. med. Harry Marcus.

Hierzu Tafel XXIX und XXX und 10 Textfiguren.

Die Grundlage unserer Erkenntnis von den Vorgängen bei der Geschlechtszellenentwicklung wurde hauptsächlich durch Arbeiten an *Ascaris megalocephala* gelegt. Ich brauche nur an die Namen van Beneden, Boveri, Carnoy, O. Hertwig, Brauer zu erinnern. Das Resultat dieser Untersuchungen war, dass man annahm, der Spiremfaden teile sich zweimal der Länge nach, und die Reduktion der Chromosomenzahl werde durch das Unterbleiben einer Querteilung bei der Segmentierung dieses Fadens bewirkt. Dieser „eumitotische“ Reduktionsmodus, nach Korschelt und Heiders Lehrbuch, würde das ganze Hypothesengebäude von Weismann umstürzen, und es ist daher leicht erklärlich, dass sowohl eine Bestätigung als auch eine Widerlegung dieses Reduktionstypus von den verschiedenen Forschern versucht wurde. Nun zeigte es sich im Laufe der folgenden Jahre durch die unzähligen neueren Arbeiten auf diesem Gebiete, dass es noch andere, damals unbekannte Erscheinungen gäbe, die allgemein verbreitet schienen. So fand man fast überall ein Synapsisstadium, ein Stadium, auf welchem chromatische Fäden in so dichtem Gewirr im Kerne angeordnet sind, dass sie nur einen kleinen Bezirk im hellen Kerninhalt ausmachen. Dass die aus dem Synapsisstadium wieder hervortretenden chromatischen Fäden einander paarweise parallel verlaufen, deutet auf eine Chromosomenkonjugation. Im grossen und ganzen neigten allmählich die meisten Autoren dazu, dass eine echte Reduktionsteilung stattfände und nachdem auch die Botaniker ins Weismannsche Lager übergetreten waren, standen die Aussagen über *Ascaris megalocephala* ganz isoliert da. Nun hatte schon der erste Nachuntersucher dieses Objektes, Sabaschnikoff (97), den vierfachen Faden durch Konjugation zweier längsgespaltenen Fäden entstehen lassen. (Dieser Ansicht haben sich dann auch die Begründer des „eumitotischen Typus“, Boveri und O. Hertwig, angeschlossen.)

Positives Beweismaterial konnte er für diese Deutung nicht erbringen, ebensowenig wie kürzlich Tretjakoff (05). Ehe die letztere Arbeit erschien, hatte ich diese Frage in Angriff genommen. Zu einer Zeit, als ich kein weiteres Material von *Ascaris megalcephala* bekommen konnte, erhielt ich zufällig *Ascaris canis* aus Hunden. Ich entschloss mich, die Bearbeitung dieser verwandten Art aufzunehmen, besonders, da ich mich inzwischen überzeugt hatte, dass man bei *Ascaris megalcephala* schwerlich nach so zahlreichen gründlichen Untersuchungen positive Tatsachen zur Klärung der Reduktionsfrage werde auffinden können, die strikter Beweis und nicht Vermutung und Deutung wären. Und obgleich es gar nicht im Rahmen dieser Arbeit liegt, so werden sich doch vielleicht ganz von selbst gewisse Rückschlüsse auf *Ascaris megalcephala* ergeben.

Die Nachteile von *Ascaris canis* gegenüber *Ascaris megalcephala* sind hauptsächlich kleinere Zellelemente und ungünstige Eischalen. Letztere sind nämlich schlecht durchlässig für Farben; besonders stören jedoch die Höcker der Schale, die eine so unebene Oberfläche bilden, dass das Licht sich unregelmässig bricht. Es ist daher die Untersuchung im Totalpräparat eine Unmöglichkeit, auch wenn eine Färbung, z. B. durch essigsäures Delafieldsches Hämatoxylin, geglückt ist. Diesem Übelstand bin ich durch 30 μ dicke Schnitte erfolgreich begegnet. Auf diese Weise hat man auch mit dem Färben natürlich gar keine Schwierigkeit, während O. Meyer (95), ein Schüler Boveris, berichtet, er habe mit keiner Methode diese Eier färben können. Dies ist wohl auch der Grund, weshalb dies Objekt noch kaum bearbeitet worden ist, auch nicht von Carnoy, der doch so viele Nematoden untersucht hat. Ich habe als gesamte Literatur nur zwei Arbeiten gefunden, von denen die eine, die von Lukjanow (89) einen unbestimmten Hundespulwurm behandelt, der nach seinen Bildern zu urteilen offenbar *Ascaris canis* war. Von den 16 Chromosomen sollte eine Hälfte bei der ersten Reifeteilung in das erste Richtungskörperchen gelangen, und von dem verbleibenden Rest von acht Chromosomen sollte abermals eine Hälfte in das zweite Richtungskörperchen verteilt werden, sodass also schliesslich vier Kugeln im befruchtungsfähigen Ei verbleiben sollten.

Die andere Arbeit stammt von Kultschitzky (88) und weist eine Reihe guter Beobachtungen auf. So z. B. bildet Kult-

schitzky in Fig. 11—14 ganz exakt 22 Chromosomen ab; ferner schildert er, wie in den Reifeteilungen die Chromosomen jedes Mal der Länge nach gespalten werden. Der Satz: „Der Bau beider Pronuclei ist vollkommen gleich“ bedarf der Einschränkung, dass man unter Umständen im achromatischen Teil der Kerne eine Differenz nachweisen kann. Im allgemeinen freilich ist auch diese Beobachtung richtig.

Die Vorteile, welche *Ascaris canis* vor *Ascaris megalocephala* bietet, sind: Das gewöhnliche Verhältnis in der Chromosomenzahl zwischen somatischen und propagatorischen Zellen, analog wie sonst im Tierreich. Das heisst wir haben hier nicht die Komplikation wie bei *Ascaris megalocephala*, wo zwei oder vier grosse Chromosomen in den Geschlechtszellen zu finden sind, während in den Körperzellen die als Diminution bekannte Elimination eines Teils des Chromatins und darauf eine Unzahl kleiner Chromosomen auftreten. Von diesem Gesichtspunkt kann ich die grössere Anzahl und Kleinheit der Chromosomen bei meinem Objekt nicht als einen Nachteil gelten lassen, denn auch hier sind die Chromosomen sehr distinkt.

Ein fernerer Vorzug ist die Kleinheit des Tieres. Man erhält dadurch eine leichte Übersichtlichkeit, besonders da bei jüngeren Individuen die Geschlechtsröhren in regelmässigen Windungen am Darm hinauf laufen und man mit einem Längsschnitt eventuell die ganze Spermatogenese verfolgen kann, da die gewundene Röhre immer in gewissen Abständen quer getroffen wurde.

Konserviert wurde viel mit der von Petrunkevitch angegebenen Modifikation der Gilson'schen Flüssigkeit, da hiermit ein rasches Eindringen durch die Schalen erzielt wurde. Für spätere Stadien war Pikrinessigsäure sehr gut zu gebrauchen, denn in ihr entwickelten sich im Brutschrank die Eier zu ganz alten Würmchen, waren aber trotzdem ganz gut konserviert. Ferner gaben gute Bilder die Gemische von Flemming, Hermann und auch Zenker. Doch ist bei *Ascaris canis* ebenso wie bei *Ascaris megalocephala* die Konservierung launenhaft, obwohl immer nur lebende Tiere aufgeschnitten in die Fixierungsflüssigkeiten geworfen wurden und erst nach der Härtung die Geschlechtsröhren herauspräpariert oder mit dem Darm geschnitten wurden.

Gefärbt wurde mit Borax-Carmin, Delafield'schem Hämatoxylin, Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain mit verschiedenen Vorfärbungen; ferner mit Methylgrün-Säurefuchsin und Safranin.

Bei kleineren Tieren wurde vielfach von den Geschlechtsröhren ein Totalpräparat in Nelkenöl untersucht.

Die Schnittdicke betrug bei männlichen Tieren 5, $7\frac{1}{2}$, 10, 15 μ ; bei weiblichen 15 und besonders 30 μ ; nur für Details oder frühe Stadien wurden dünnere Schnitte verwandt.

In der Nomenklatur werde ich nach dem Beispiel Wilsons (05) McClun (00) folgen, der jeden zusammenhängenden chromatischen Komplex „Chromosom“ benennt, ohne Rücksicht auf seine Valenz. Die Unterabteilungen dieses Chromosoms mögen dann ebenfalls nach demselben Autor „Chromatide“ heissen. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. R. Hertwig für die freundliche Aufnahme in sein Institut, für sein Interesse, sowie die weitgehende Förderung dieser Arbeit meinen tiefgefühlten herzlichen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozenten Dr. R. Goldschmidt bin ich für seine Einführung in dieses komplizierte Gebiet zu grossem Danke verpflichtet.

Ich werde zunächst die

Chromatische Figur

behandeln und zwar für Ovo- und Spermatogenese gemeinsam, da ich dabei keine Unterschiede gesehen habe. In der Vermehrungszone sind die Elemente recht klein und entsprechen im allgemeinen denen von *Ascaris megalocephala*. Ich habe die Chromosomen nicht in der Spindel selbst zählen können, sondern nur kurz vor der Auflösung der Kernmembran. Fig. 1 und 29 zeigen dies Stadium. Ausser einem Nucleolus zählen wir 22 Chromosomen. Dies ist die Normalzahl, wie die Fig. 48a und b zeigen, die Polansichten von ersten Furchungsspindeln darstellen. (Lange Zeit hielt ich 20 für die Normalzahl. Am leichtesten zählt man die reduzierte Zahl vor der ersten Reifeteilung; doch gibt es Fälle, wo ich jetzt noch nur zehn bivalente Chromosomen zählen kann.) Was die Grösse der Chromosomen betrifft, so kann man gewisse Unterschiede sehen, die aber zu gering sind, um dargestellt zu werden. Ein Chromosomenpaar fällt besonders durch seine Grösse häufig auf (Fig. 6 und Textfig. 2b und c).

Häufig lassen die Chromosomen an geeigneten Präparaten einen deutlichen Längsspalt als Vorbereitung zur Teilung erkennen. Bisweilen dachte ich auch einen Querspalt (Fig. 30) angedeutet zu sehen, doch kann dies auch eine Täuschung sein, bewirkt durch den bogenförmigen Verlauf der Schleife.

In der Wachstumszone finden wir ein Spirem, wie es Fig. 31 und 2a zeigen. Es scheint ein einheitlicher Faden zu sein, der deutlich längsgespalten ist. Durch Konzentration in die Mitte (Fig. 2a b c d) entsteht das Synapsisstadium (Fig. 32 u. 3 a b c). Wir bemerken in Fig. 2 c und 3 b eine Elimination chromatischer Substanz aus dem Kern. Dieser Vorgang kann während der ganzen Wachstumsperiode eintreten. Ob bei jeder einzelnen Zelle einmal, oder bei einigen mehrmals oder keimlich, kann ich nicht entscheiden. Ein Beispiel für diesen Prozess ist Textfig. 1. Dies



Fig. 1.

Elimination von Trophochromatin aus dem Kern einer Spermatocyte. Oc. 4; $\frac{1}{12}$ hom. Immers.

Chromatin hat mit den Chromosomen nichts gemein ausser dem Tinktionsvermögen; es ist „Trophochromatin“. In Fig. 3 c beginnt die Synapsis sich zu lösen, wir sehen einen echten Platin-nucleolus aus der chromatischen Masse herausgeschält. Auf allen Bildern sieht man, dass es ein Fadengewirr und kein Kunstprodukt, keine Verklumpung ist, die das Synapsisstadium ausmachen. Bei der Auflösung der Synapsis sehen wir zunächst vereinzelte, längsgeteilte, blasse Fäden durch den hellen Kernsaft zur Peripherie, der Membran, verlaufen. Häufig sehen wir in derselben chromatische Körner an der Berührungsstelle (Fig. 3), und wir schliessen daraus, dass auch jetzt Trophochromatin auswandert, da wir im Plasma auch chromatische Körner bisweilen antreffen. Allmählich erfüllen immer mehr achromatische Fäden den Kernraum und bilden schliesslich nach mannigfaltigen Veränderungen ein weitmaschiges Netz (Fig. 4, 33), das nur in den

Knotenpunkten etwas chromatisch ist. Nach der Auffassung von Häcker sollen in diesen blassen Fäden das achromatische Substrat der Chromosomen als Individuen enthalten sein, während der chromatische Nucleolus als „Chromatin-Speicher“ fungieren soll. Freilich will ich nicht verschweigen, dass es auch Stadien gibt, wo von einer regelmässigen Anordnung eines Fadenwerks nicht die Rede sein kann. Man sieht dann um den chromatischen Nucleolus grössere und kleinere achromatische Brocken und Körner; also eine strikte Individualität der Chromosomen ist hier nicht vorhanden. Wenn wir nun das oben geschilderte Stadium von Fig. 4 und 33 weiter verfolgen, so bemerken wir, wie aus dem unregelmässigen Maschenwerk sich allmählich eine Orientierung der Fäden auf den meist in der Mitte des Kerns liegenden Chromatinnucleolus entwickelt (Fig. 4b). Es fallen uns dann oft zwei nebeneinander verlaufende Fäden auf, die freilich noch nach dem Chromatinnucleolus konvergieren, in einem peripheren Abschnitt jedoch schon parallel zueinander verlaufen. Und diese distalen Abschnitte sind es, die zuerst chromatisch sich färben. (Noch immer ist der Längsspalt in den Fäden erkennbar [Fig. 5]). Ein gleiches Bild zeigt Fig. 24 von Eisen (01). Aus ihnen entstehen die Chromosomen durch Verkürzung der Fäden, wobei die Trennung vom Chromatinnucleolus stattgefunden hat. Ich glaube berechtigt zu sein, in diesen Gruppen nach dem Vorgang von Montgomery eine Chromosomenkonjugation zu sehen, zumal sie in der reduzierten Zahl auftreten. Jeder der Fäden würde einem Chromosom entsprechen, der der Länge nach mit seinem Partner vereinigt, das bivalente Chromosom von den Reifeteilungen bildet. (Ebenso bilden sich bei *Batrachoseps* (Eisen, 01) die bivalenten Chromosomen aus diesen radiär angeordneten Fäden.) Ein Längsspalt war, wie wir sahen, von Anfang an in den Fäden und nachher in den Chromosomen zu verfolgen (Fig. 5). Einen Querspalt konnte ich jetzt beim männlichen Geschlecht nicht mit Bestimmtheit nachweisen, wohl aber beim weiblichen. Der Querspalt ist sehr deutlich bei den Oocyten (Fig. 34), bei denen auch ein schwacher Längsspalt sichtbar ist, der später sehr manifest wird (Fig. 38). Auch bei den männlichen bivalenten Chromosomen ist späterhin ein Querspalt sehr deutlich. Wir haben also die äusserst auffällige Tatsache, dass jedes univalente Chromosom aus vier Chromatiden besteht,

eine Tatsache, die aus Fig. 38 so offenkundig wie nur möglich hervorgeht, denn wir haben es hier mit einem Stadium vor der Bildung der ersten Reifespindel zu tun und sehen 22 Chromosomen paarweise angeordnet. Doch muss ich bemerken, dass zwischen Fig. 34 und 38 ein Zwischenstadium (35) eintritt, in dem die Chromosomen sich derart verkürzen, dass man nur zwei ovale Gebilde erkennen kann (Fig. 6, 35), bei denen man also nicht direkt beobachten kann, dass die bivalenten Chromosomen („Tetraden“) aus acht Chromatiden zusammengesetzt sind.

Zu dieser Zeit hat der Kern der Ovocyte ein unregelmässiges zackiges Aussehen, da er Fortsätze ausschickt, die nur schwer vom Cytoplasma sich abgrenzen lassen. Genau so verhalten sich tätige Drüsenzellen. So sagt Barfurth (85) von den Speicheldrüsen von *Helix pomatia* bei lebhafter Tätigkeit (S. 370): „Der Kern besitzt ein zackiges Aussehen, da er Fortsätze ausschickt, die mit dem Plasmanetz kommunizieren.“ Und ferner bei beginnender Tätigkeit (S. 404): „Der Kern wird zackig, das Protoplasma bildet grosse Maschen.“ Man sieht, diese Schilderung passt vortrefflich auch für mein Bild (35) und die Analogie wächst noch mehr, wenn ich hinzufüge, dass es mir wie Barfurth gelungen ist, eine reichliche Glykogenablagerung hier nachzuweisen (Fig. 55). Daher glaube ich, dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Gestalt des zackigen Kerns und der Funktion der Zelle besteht, die kurz vor Loslösung von der Rhachis das Nahrungsmaterial aufspeichert, während es früher zum Wachstum verwandt wurde, wobei der Kern seine runde Gestalt beibehielt. Diese Kugelform erhält der Kern wieder, ehe die Reifeteilungen einsetzen und zwar sobald die Zelle sich von der Rhachis losgelöst hat, wonach eine Nahrungsmittelaufspeicherung nicht mehr stattfinden kann.

Nachdem wir die Kernform betrachtet haben, wollen wir die Schicksale des Chromatinnucleolus im Zusammenhang verfolgen. Wir sahen, wie nach der Synapsis alles Chromatin in einem echten Nucleolus sich ansammelte, während die Fäden ganz blass waren. Es hat nun in der Tat den Anschein, als ob das Chromatin vom Synapsisgewirr in den Nucleolus gewandert wäre und so die Fäden des Chromatins entblösst wären. Auch fernerhin scheint ein Wechselverhältnis zwischen dem Chromatin-

nucleolus und den Fäden zu bestehen, denn der Chromatin-nucleolus wird immer kleiner, wenn die Fäden, oder besser deren Segmente, wieder chromatisch werden, bis er endlich ganz verschwindet oder der letzte Rest von ihm aus dem Kern ins Plasma kommt, wo er dann bald unsichtbar wird. Textfigur 2 illustriert im Verein mit den Figuren 4, 5, 7 dies Verhalten an Spermatocyten erster Ordnung kurz vor der ersten Reifeteilung.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur Betrachtung der Chromosomen zurück. Wir hatten die Bildung der bivalenten Chromosomen („Tetraden“) aus einer Konjugation zweier vierteiliger Chromosomen geschildert. Diese bivalenten Chromosomen be-



Fig. 2.

Verschwinden des Chromatin-nucleolus.

Comp.-Oc. 8; $\frac{1}{12}$ hom. Immers.

stehen also aus acht Chromatiden, eine Tatsache, die man jetzt kurz vor den Reifeteilungen direkt erschliessen könnte, auch wenn man die Entstehung dieser Gruppe nicht verfolgt hätte. Man sieht nämlich von oben aus betrachtet immer vier Kugeln, von der Seite vier Stäbchen (Fig. 11), und da der Längsspalt stets

sichtbar ist, ebenso wie stets ein Querspalt, muss die „Tetrade“ aus acht Chromatiden bestehen. Die Chromosomen verhalten sich in beiden Geschlechtern gleich; ehe wir jedoch zu den Reifeteilungen übergehen, möchte ich einige sonstige Vorgänge der Ovocyte schildern. Die Form der Zelle in den Figuren 33, 35 ist dadurch bedingt, dass die Zellen in bekannter Weise radiär um die (ernährende) Rhachis gruppiert sind. Sobald sie sich losgelöst haben, nimmt die Zelle eine kugelige Gestalt an (Fig. 36). Auch hier sehen wir noch zahlreiche chromatische Elemente, „Chromidien“, im Plasma. Der Chromatin-nucleolus verblasst, wenn die „Tetraden“ sich bilden; er zeigt meist eine helle Vacuole und häufig darin ein chromatisches Pünktchen (Fig. 37). Der chromatische Ring geht peripherwärts allmählich in hellere

Töne über, ist aber doch scharf vom Cytoplasma geschieden (37). Bei der Doppelfärbung Methylgrün-Säurefuchsin ist das Zentrum rot, die Peripherie des Nucleolus grün, so dass wir annehmen müssen, dass zwei verschiedene, in gewissem Gegensatz stehende Substanzen den Nucleolus aufbauen. Die Zellen müssen hier der Reihe nach die Geschlechtsröhre wegen deren Engigkeit einzeln passieren und gelangen noch hüllenlos durch die Samenblase genannte Partie der Röhre, die dicht mit Spermatozoon erfüllt ist. Hier findet also beim Durchtritt der Eier die Befruchtung statt, auf die wir später eingehen werden. Erst nach der Besamung beginnen die weiblichen Reifeteilungen. Der Kern von Fig. 36 muss vom Zentrum des Eies zur Peripherie gelangen. Der Kern ist bei der Wanderung schon aufgelöst und man sieht die Chromosomen unregelmässig oder in einem Ring gelagert, von achromatischer Substanz umgeben. Häufig tritt aber bei sonst gut konserviertem Material eine strahlige Figur auf (Fig. 38, 39). Vielleicht handelt es sich aber doch um ein atypisches Verhalten, verursacht durch den Reiz des zu langsam eindringenden Konservierungsmittels. Ähnliche Strahlungsfiguren erzielte R. Hertwig (95) durch Strychnin bei Seeigeleiern. Auf jeden Fall entsteht ein Bild, das uns in bezug auf die Chromosomen äussert willkommen ist, da es an Klarheit nichts zu wünschen übrig lässt. Das achromatische Substrat lässt sich am besten mit einer Butterblume vergleichen. Um eine zentrale Scheibe sitzen wie Blütenblätter elf Plasmazüge von der Form einer Spindel. Jeder dieser Strahlen beherbergt ein Paar vierteiliger Chromosomen, die durch einen lichterem Streifen voneinander getrennt sind. Und diese Trennung bleibt bestehen und geht in die der Fig. 40 über, wie ich aus dem Umstand schliesse, dass ich niemals wieder die reduzierte Zahl 11 (wie in den Fig. 35, 36, 37) in diesen Stadien gesehen habe. Es tritt somit die Sonderung in die Tochterchromosomen sehr frühzeitig ein. Ob dieses Paar den ursprünglichen konjugierten Chromosomen entspricht oder nicht, wollen wir im allgemeinen Teil erörtern. Die vorhin von oben betrachtete strahlige Figur nimmt sich, von der Seite gesehen, wie ein Büschel aus (Fig. 39). Die Plasmazüge senden verzweigte Ausläufer bis an die Eiperipherie. Ob aus der zentralen Scheibe das Centrosoma sich bildet, wie es nach Fig. 39 den Anschein hat, vermag ich nicht bestimmt

zu sagen; jedenfalls entstehen aus den Plasmazügen die Spindelfasern.

Und nun wollen wir zu den Reifeteilungen selbst übergehen.

Die Chromosomen stellen sich, wenn die Spindel gebildet ist, mit der Längsachse senkrecht zu den Spindelfasern ein (Fig. 12) und werden der Länge nach geteilt (Fig. 40), wie das besonders deutlich aus den Produkten der Teilung hervorgeht. Wir sehen nämlich in den Spermatocyten zweiter Ordnung elf vierteilige Chromosomen, und zwar besteht jedes einzelne Chromosom aus vier Stäbchen (Fig. 13 und 14). Ebenso sind in der Ovocyte zweiter Ordnung elf Chromosomen, die aus vier Chromatiden bestehen (Fig. 41). Der Richtungskörper beweist, dass die erste Teilung vollbracht ist.

Ohne Kernrekonstruktion setzt darauf die zweite Teilung ein. Nur sehen wir, wie die Chromosomen sich aneinander reihen und eine flache Scheibe oder eine Spirale bei Aufsicht bilden (Fig. 15). Die einzelnen Chromosomen zeigen noch einen Längsspalt und sind mit achromatischen Fäden miteinander verknüpft.

Die zweite Reifeteilung ist ebenfalls eine Längsteilung, wie klar aus Fig. 42 hervorgeht. Bei der Spermatocyte ist es nicht so deutlich (Fig. 16), weil die Chromatiden sehr klein geworden sind und sich der Kugelform genähert haben. Und da ich zuerst hauptsächlich die Spermatogenese studiert hatte, schlich sich in meine vorläufige Mitteilung (05) der Fehler ein, dass die zweite Teilung eine Querteilung sei. In die Spermatide gelangen also elf Chromosomen, die deutlich eine Zweiteilung erkennen lassen. Später reihen sich die Chromosomen aneinander auf und vereinigen sich zum kompakten Spermakern (Fig. 17 und 18). Wenn das Spermatozoon längere Zeit im Ei verweilt hat und die weiblichen Reifeteilungen vollbracht sind, lockert sich der Spermakern und löst sich in seine elf Chromosomen auf (Fig. 44 und 43), und diese weisen äusserst deutlich wieder eine Zweitheit auf; sie sehen wie eine Dyade aus, sind aber natürlich univalent.

Dieses Verhalten verschwindet allmählich in den Vorkernen (Fig. 47 u. 46), die schliesslich häufig als einzigen chromatischen Bestandteil wieder nur einen chromatischen Nucleolus zeigen (Fig. 48).

In der ersten Furchungsspindel (Fig. 49) zählen wir 22 Chromosomen. Es sind Stäbchen die häufig eine Querteilung angedeutet zeigen, die ich zeichnerisch kaum wiedergeben kann. In Fig. 49 a sieht man sie an einigen Chromosomen, besonders an dem grossen Chromosom oben. Die Längsteilung der Chromosomen ist natürlich die Vorbereitung zur nächsten Teilung. Es tritt hierbei auch eine Chromatin-Diminution bei der Trennung somatischer und propagatorischer Zellen auf und zwar wie bei *Ascaris lumbricoides* von Bonnevie (01) beschrieben. Die Chromosomen wandern an die Pole und in der Mitte der Spindel finden wir chromatische Brocken (Fig. 50), die von den Chromosomen stammen müssen. Ganze Chromosomen sind es natürlich nicht, da die Normalzahl erhalten bleibt. Diese chromatischen Körnchen vereinigen sich zu grösseren Kugeln und bilden schliesslich häufig einen einzigen „Diminutionskörper“, der gerade in der Urgeschlechtszelle sich meist gut nachweisen lässt. Ich vermute, dass auch dies Chromatin als Trophochromatin aufzufassen sei. Fig. 51 zeigt uns ebenfalls eine erste Blastomere. Ausser einem Diminutionskörper sehen wir eine höchst merkwürdige chromatische Figur. Es finden sich nämlich die Chromosomen hier in der Urgeschlechtszelle anscheinend wieder in der reduzierten Zahl und jedes besteht dann aus vier Teilen, wie Fig. 51 b bei starker Vergrösserung zeigt. Fig. 52 ist die Urgeschlechtszelle eines viergeteilten Eies und wir erblicken auch hier ausser neun fertigen vierteiligen Chromosomen noch chromatische Einlagerungen im Nucleolus, die als die zwei fehlenden unfertigen oder bereits aufgelösten Chromosomen gedeutet werden könnten. Ein noch späteres Stadium zeigt Fig. 53 mit der Urgeschlechtszelle rechts unten, deren Kern daneben in Fig. 53 b stärker vergrössert ist. Auch hier ist kein völlig einwandfreies Bild, denn ausser den neun Stäben finden wir einen Klumpen, in dem wohl zwei Chromosomen und der Nucleolus enthalten sein dürften. Jedenfalls zeigen die Bilder, dass die Zahl der Chromosomen wahrscheinlicher 11 als 22 in diesen Stadien der Urgeschlechtszelle beträgt. Die Zahl der Chromatiden bleibt 44 auf jeden Fall.

Spätere Stadien von kleinen Würmern mit zwei Urgeschlechtszellen sind so klein, dass man keine Details weiter verfolgen kann. Es lag somit für mich keine Veranlassung vor, durch Impfversuche die Entwicklung vom Ei zum jungen Tiere

zu untersuchen und somit den ganzen Entwicklungskreis bei Ascariden festzustellen, was ich sicherlich bei grossen und deutlichen Urgeschlechtszellen versucht hätte.

Das Centrosoma.

Ich will vorausschicken, dass ich sämtliche diesbezügliche Angaben Brauers (93) bestätigen kann.

Die Untersuchung ist sehr schwierig und man muss dabei alle Cautelen beobachten. Es kommen daher die Eisenalaun-Hämatoxylinpräparate erst in zweiter Linie in Betracht, da ein schwarzes Korn natürlich nichts besagt und die Lininfäden meist nicht sichtbar sind. Wie leicht eine Täuschung ist, beweist eine Spermatogonie von *Ascaris meg.* Das vermeintliche Centrosom ist sicherlich der Querschnitt eines Rhachisfadens, der in die Zelle führt (Textfig. 3). Ich habe daher hauptsächlich



Fig. 3.

Spermatocyte von *Ascaris megalocephala* mit centrosoma ähnlichem Gebilde, das der Querschnitt eines Rhachisfadens ist. Oc. 4;
 $\frac{1}{12}$ hom. Immers.

zuerst Delafield-Hämatoxylinpräparate daraufhin untersucht. Bei diesen ist es nun wieder nicht leicht, das Centrosoma vor der Strahlung zu erkennen. Aber hier kommt einem die Reihenfolge der Stadien zu gute. Wenn das Centrosoma im Plasma ist, hat es eine prächtige Strahlenfigur. Wenn man nun sorgfältig die Kerne früherer Stadien untersucht, findet man den ganzen Entwicklungsverlauf. Man erkennt, wie

das Liningerüst an einer Stelle sich verdickt, wie dann alle Fäden sich auf diese Stelle radiär einstellen. Manchmal sieht man auch eine Teilung im Kern, und wir haben dann zwei kugelige noch verbundene Gebilde, auf die alle übrigen Lininfäden radiär angeordnet sind (7). Mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbt, sieht man (Fig. 8) absolut sicher innerhalb des Kerns eine blasse blaue Kugel (Vorfärbung mit Anilinblau), mit einem schwarzen Korn in der Mitte, während in den Nachbarzellen das genau ebenso aussehende Centrosoma bereits im Plasma von einer Strahlensphäre umgeben ist. Ich glaube daher berechtigt zu sein, ersteres im Kern als ein typisches Centrosoma mit Centriole anzusprechen. Wir sehen weiter in Fig. 9 ein Centrosoma an der Kernmembran, aber auch noch sicher teilweise im Kern, während deutlich eine Strahlung

im Plasma aufgetreten ist. Endlich zeigt Fig. 10 das Centrosoma in einer tiefen Nische des Kerns, aber ausserhalb der Kernmembran, durch die es offenbar eben hindurch getreten ist. Auch hier zeigt eine Strahlung an, dass es sich um ein Centrosoma handelt. Ein Centriol ist natürlich nicht sichtbar, da ich zur grösseren Sicherheit Delafield-Präparate gewählt habe. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe dieser wenigen Bilder, da der ganze Prozess von Brauer bis ins kleinste Detail mit vielen einwandsfreien Abbildungen beschrieben worden ist. Und ich hoffe, meine Bilder beweisen die Exaktheit seiner Angaben. Dabei muss ich der Verwunderung Ausdruck geben, dass seine Befunde von keinem Nachuntersucher bisher bestätigt wurden.

Auf die folgenden Schicksale des Centrosoma brauche ich nicht einzugehen; nur auf seine Struktur möchte ich kurz eingehen. Dabei muss ich mich Boveri anschliessen. Ich finde eine homogene Kugel und in ihrer Mitte das Centriol. Von der Kugel gehen radiär feine achromatische Fäden aus, die sich in den ebenfalls radiär eingestellten Dotterstäbchen verlieren. Manchmal sieht man jedoch das Centrosom nicht als eine Scheibe, sondern als eine ganz unregelmässige Figur (Fig. 27). Ob dies ein Kunstprodukt ist, durch Schrumpfung verzerrt, lasse ich dahingestellt, jedenfalls sind die plasmatischen Ausläufer besonders deutlich dabei zu sehen.

Dagegen sagt Tretjakoff in einer kürzlich erschienenen Arbeit (05) Seite 410: „In Wirklichkeit gibt es in den Spermatocten der *Ascaris* kein ähnliches homogenes Centrosom, sondern es reichen die Sphärenstrahlen bis zum Centriol heran, wodurch die ganze Radialstrahlung der das Centriol unmittelbar umgebenden Zone bewirkt wird“. Das Ganze soll der Ausdruck der „Organischen Radian“ sein. Dieselben Angaben und Ansichten finden sich bei Kostanecki und Siedlecki (97) die von Fürst und Boveri (01) bekämpft wurden. Ich habe an meinem Objekt nie durchgehende Strahlen, wie Tretjakoff sie abbildet gesehen, auch nicht bei *Ascaris megalocephala*, und ich muss gestehen, dass mir seine Angaben nach den eingehenden Untersuchungen von Boveri (01) und Brauer am selben Objekt sehr unwahrscheinlich klingen.

In Fig. 11 und 12 sieht man die geteilte Centriole, in Fig. 14 sind die Centrosomen auseinandergewichen, und

in Fig. 16 sehen wir sie bei der zweiten Reifeteilung. Die Chromosomen, hintereinander meist zum Kreise gereiht, rücken an die Pole. Bei Seitenansicht erblickt man dann zuletzt das Chromosom unmittelbar neben dem Chromatinstreifen. In Polansicht dagegen (Fig. 17) sieht man das Centrosom von den Chromosomen umgeben. Dies kann natürlich dem eben geschilderten Bild in Seitenansicht entsprechen, das heisst, das Centrosoma kann in einer etwas höheren Ebene liegen. Nach den folgenden Befunden glaube ich jedoch mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen zu dürfen, dass das Centrosoma in dem Chromatinkreis liegt und in den Kern mit eingeschlossen wird, wenn die Chromosomen zu einer einheitlichen Masse verklumpen. Doch muss ich natürlich die Möglichkeit offen lassen, dass das Centrosom nicht mit eingeschlossen wird und im Plasma verschwindet. Dagegen spricht freilich, dass man in dem kompakten Chromatinkern eine helle Vacuole findet, die van Beneden schon gesehen hat, und die besonders deutlich bei Borax-Carminfärbung ist, aber auch mit Delafield- und stark extrahiertem Eisenalaun-Hämatoxylin darstellbar ist. Wir könnten nun vermuten, dies sei das Centrosom, obgleich es natürlich auch eine ganz gewöhnliche Vacuole sein kann. Auffallend ist der Spermakern von Fig. 27, wo um ein centrosomaartiges Gebilde das Chromatin sichelförmig gelagert ist, oder in Fig. 27b, wo die „Vacuole“ wieder ein schwarzes Korn zeigt. Ganz ähnlich sind die Bilder von Ballowitz (98) vom Salpenepithel. Wenn das Spermatozoon im Ei ist, sieht man häufig eine helle Scheibe mit zwei chromatischen Pünktchen, wie Fig. 39 zeigt. Ich glaube nicht, dass dies das Centroma ist, denn ich habe es nicht weiter verfolgen können, und ich glaube, dass ihm keine weitere Bedeutung zukommt.

Dagegen fand ich das Centrosoma wieder im männlichen Vorkern. Die beiden Vorkerne unterscheiden sich in gewissen Fällen wesentlich in ihrer achromatischen Struktur (Fig. 48). Bei einem Vorkern ist das Liningerüst unregelmässig in Anordnung und Fadendicke, während der zweite Vorkern eine achromatische Scheibe mit zentralem Korn und radiärer Faden-gruppierung aufweist (Fig. 48b). Ich habe diese Strahlung immer nur bei einem der beiden Vorkerne gefunden und schliesse nun, dass es das Centrosoma im männlichem Vorkern sei, das von

der Spermatide her stammt und innerhalb des Chromatins gelegen war, wie es O. Hertwig, Brauer auch angenommen hatten.

Spermiogenese.

In diesem Jahre sind zwei Untersuchungen über die Bildung des Spermatozoons bei *Ascaris megalocephala* erschienen, die eine von Tretjakoff, die andere von Scheben. Tretjakoff (05) schildert die Entstehung des Glanzkörpers als ein Anwachsen eines kleinen Pünktchens hinter dem Kern. Er bildet nur Eisenalaun-Hämatoxylinpräparate ab, die für diese Frage höchst unvorteilhaft sind. Ganz anders schildert Scheben (05) diesen Vorgang in seiner interessanten Arbeit. Der Glanzkörper soll aus dem Kern entstehen; dabei muss aber hervorgehoben werden, dass Scheben den Begriff Kern nicht in der üblichen Weise nur für das Chromatin gebraucht, sondern gleich „chromatische Elemente und Kernvacuole“ setzt. Er beschreibt also seine erste Figur, die etwa unserer Fig. 18 entsprechen würde, folgendermaßen: „In der Mitte liegt der Kern, bestehend aus einem hellen Bläschen mit seinen zentral gelegenen, hier deutlich in ihrer Duplicität¹⁾ sichtbaren Chromosomen, darum das Cytoplasma mit den zahlreich eingelagerten glänzenden Dotterkörnchen.“

Später (Fig. 8) sieht er „auffallenderweise die Chromosomen ausserhalb der Kernmembran liegen“, doch bleibt er seiner Definition fernerhin konsequent.

Wir wollen ihm hierin nicht folgen, da ich glaube, dass dem typischen Spermakopf nur der Chromatinballen entspricht, der, wie ich wahrscheinlich zu machen versucht habe, auch noch das Centrosoma enthält, dass dagegen die von Scheben als Kernblase gedeutete Partie dem Protoplasma angehört. Dabei gebe ich zu, dass es sehr merkwürdig ist, wie das Cytoplasma in zwei Teile gesondert ist, in einen inneren körnigen und einen äusseren, in dem der Dotter radiär angeordnet ist. Verbunden

¹⁾ Ich erwähnte vorhin schon, dass auch *Ascaris canis* häufig dieselbe Duplicität zeigt, obgleich die Normalzahl 22 ist und in der Spermatide somit elf Chromosomen enthalten sind. Es kämen somit auf die eine Kugel fünf auf die andere sechs, wenn wir annehmen, dass die Chromosomen ungeteilt verbleiben. Das ist nun sehr unwahrscheinlich und nach Analogie glaube ich, dass man bei *Ascaris megalocephala* auch nicht aus der Duplicität auf die Zweizahl der Chromosomen schliessen darf. Kommt diese nie bei *Asc. meg. univalens* vor?

sind beide Partien durch feine Protoplasmafäden, während ich den Spaltraum mit Scheben nicht für ein Kunstprodukt halte. Die Körner in der inneren Zone (Fig. 19) bilden sich erst, denn ursprünglich (Fig. 18) zeigt das Protoplasma einen unregelmässigen Bau, in der Mitte am hellsten und peripherwärts mit dunkleren Schollen und Krümeln besetzt. Zunächst wollen wir die äussere Dotterschicht wieder verfolgen. Aus der radiär-stäbchenförmigen entsteht die radiär-kugelige Formation der Dottermassen, wie Fig. 20 zeigt, die den Fig. 5 und 6 von Scheben entspricht. In der gesamten Peripherie sind diese Dotterkugeln eingelagert. Nun bricht der innere Teil der Zelle hervor, oder besser gesagt, die Dotterpartikel konzentrieren sich auf einen Pol der Spermatide, wodurch der entgegengesetzte Pol dotterfrei wird (Fig. 21). Der optische Durchschnitt ist in Schebens Fig. 7 exakt wiedergegeben und trotzdem erläutert er den wahren Sachverhalt nicht. Denn bei wechselnder Einstellung sehen wir, wie die Dotterkugeln den einen Pol wie eine Halbkugel umkleiden, was Herr Universitätszeichner C. Krapf plastisch darzustellen versucht hat (Fig. 21). Nun sehen wir, wie die Konzentration immer weiter vor sich geht (Fig. 22), analog wie gewisse runde Papierlanternen sich öffnen, bis endlich die immer kleiner gewordenen Dotterpartikel sich in Form eines hohlen Kegels angeordnet haben (Fig. 23). Dies wird nun der Glanzkörper¹⁾ (Fig. 25 und 26). Er ist also auf dem immer feiner und homogener werdenden Dottermaterial entstanden.

Dass Scheben zu einem anderen Resultate gelangt ist, liegt, wenn auch das Verhalten bei *Ascaris canis* klarer sein sollte, glaube ich, an der Heidenhainschen Eisenalaun-Methode, die als Beize naturgemäss nur physikalische Unterschiede anzeigt und daher die Oberfläche des Glanzkörpers mit undurchsichtiger Schwärze gefärbt hat, so dass die innere Höhlung unsichtbar wurde. Man sieht am eklatantesten an seinen Fig. 9, 10 dies Verhalten. Beide Stadien sind kaum verschieden; nur ist Fig. 10 gegen Fig. 9 umgedreht. Es ist ja denkbar, dass bei *Ascaris megalcephala* dieser ganze Prozess anders verläuft, aber es ist mir nicht wahrscheinlich. So gibt kürzlich auch Schneider (02)

¹⁾ Dass dieser gefärbte Körper auch der Glanzkörper ist, beweist die Untersuchung frischen ungefärbten Materials. Auch bei Borax-Carminfärbung ist der Glanz sehr schön sichtbar.

in seinem Lehrbuch an, der Glanzkörper entstünde bei *Ascaris megalcephala* aus den Dotterkugeln. Ob er den Vorgang näher beobachtet hat, geht aus seinen Ausführungen nicht hervor. Da der Glanzkörper ganz plötzlich aus dem dotterfreien Abschnitt, dem „Kern“ entstehen soll, kann Scheben mit den Plasmaeinlagerungen nichts anfangen und „müssen sie wohl einer allmählichen Auflösung verfallen.“

Scheben hat am freien Ende des Glanzkörpers ein Gebilde beschrieben, dass er „Spitzenstück“ genannt hat. Er hat es mit so zahlreichen und guten Zeichnungen illustriert, dass an der Existenz nicht zu zweifeln ist. Ich habe etwas ähnliches gesehen (Fig. 25), konnte es aber nur vereinzelt finden, bin auch nicht näher darauf eingegangen, da *Ascaris*

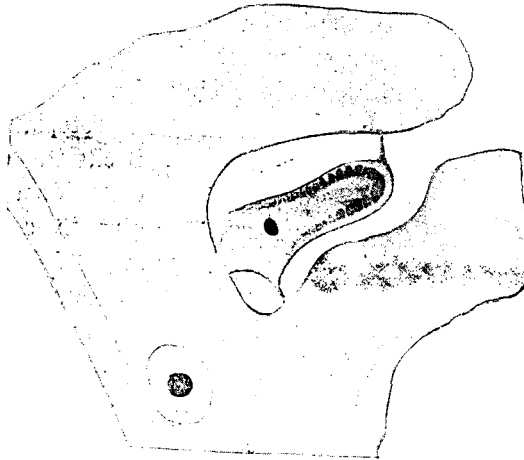


Fig. 4.

Spermium mit Pseudopodien in einer Nische der Uteruswand haftend. Comp.-Oc. 8; $\frac{1}{12}$ hom. Immers. 2:3 verkleinert.

canis offenbar ungeeignet dafür ist. Auch innerhalb des Glanzkörpers sah ich öfters, ja in gewissen Stadien regelmässig, eine helle Vacuole mit dunklerem Zentrum (Fig. 26). Vielleicht gehört dies auch zum „Spitzenstück“. Mit dem „Spitzenstück“ soll sich das Spermatozoon an die Nährzelle der Uteruswand anhaften können. Das mag richtig sein, obwohl Tretjakoff dagegen behauptet, dass „jedes Spermatozoid an die Fläche des Zellfortsatzes sich mit dem Kopf anschmiegt“. Nun ist die Be-

zeichnung „Kopf“ und „Schwanz“ ja auch nicht besonders angebracht, doch versteht er unter Kopf die protoplasmatische Breitseite nach dem Vorgang von van Beneden. Freilich geht aus seiner Zeichnung dies nicht deutlich hervor für die Mehrzahl der Spermatozoen. Textfigur 4 zeigt jedenfalls, dass auch die Breitseite durch amöboide Fortsätze mit den Nährzellen in Verbindung treten kann. Doch mag dies immerhin die Ausnahme sein.

Befruchtung.

Mit dem „Spitzenstück“ soll ferner das Spermatozoon in das Ei eindringen. Ein Pünktchen hinter dem Kern spricht Scheben vermutlich als Centrosoma an und das Ascaris-spermatozoon würde somit in das typische Spermatozoonschema eingereiht werden können. Diese allen bisherigen Darstellungen widersprechende Angabe, dass nämlich das Spermatozoon mit der spitzen Seite ins Ei tritt, entspricht nicht den Tatsachen. Das Spermatozoon dringt mit der wahrscheinlich¹⁾ amöboid beweglichen

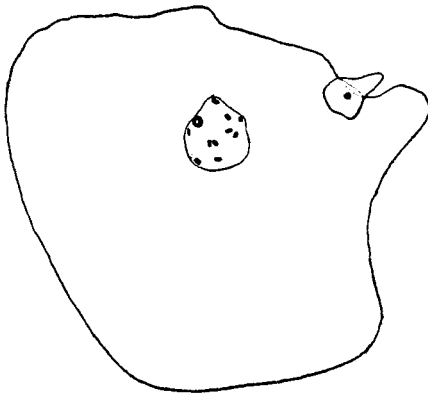


Fig. 5.

Eindringen des Spermium ins Ei. Comp.-Oc. 4;
2 mm apochrom. Immers.; $\frac{2}{3}$ verkleinert.

protoplasmatischen Breitseite in das Ei ein. Van Beneden gibt in seiner klassischen Arbeit etwa 50 Abbildungen, die das Spermatozoon auf diese Weise halb eingedrungen zeigen. Ebenso bildet es Boveri ab. Scheben meint, dass sie „einer Täuschung unterworfen“ wären.

Da Scheben die Darstellung Boveris und van Benedens für irrtümlich erklärt, so gebe ich in der Textfigur 5 eine neue Abbildung, die das halb eingedrungene Spermatozoon ganz vom Eiplasma umgeben darstellt. Ich habe zahlreiche solcher Bilder gefunden und konnte mich

¹⁾ Inzwischen habe ich das Ausstrecken und Einziehen von langen feinen Pseudopodien bei lebenden Spermien auf dem heizbaren Objektisch beobachten können (Biolog. Centralblatt 06). Anm. bei der Cor.

zum Überfluss an Boveris Originalpräparat von der Exaktheit seiner Angaben überzeugen. Auch die Abbildungen von Scheben sind durchaus nicht einwandfrei. Seine Fig. 25 beweist natürlich garnichts; Fig. 26 zeigt ein Ei mit Hülle. Das Spermatozoon ist durch diese hindurch getreten ohne noch das Eioplasma berührt zu haben. Das ist sicher nicht normal, da die Befruchtung bei hüllenlosen Eiern eintritt. Auf jeden Fall ist dieses Bild nicht beweisend. Ebenso wenig verständlich ist mir sein Bild 27. Dort sieht man nämlich ein halb zuerst mit der Spitze eingedrungenes Spermatozoon. Zwischen diesem und dem Eioplasma liegt eine Kluft, was diese zu bedeuten hat ist mir ebenso unklar wie die Linie, die über das Spermatozoon hinwegzieht. — Im weiteren Verlauf soll der Glanzkörper sich in Körnchen auflösen, die dann das achromatische Substrat des Vorkerns liefern. Bei *Ascaris canis* habe ich diesen Prozess nicht verfolgen können; aber Scheben gibt alle Etappen in so deutlichen Bildern an, dass ein Zweifel nicht erlaubt wäre, wenn nicht van Beneden und Boveri den Vorgang anders beschrieben hätten und zwar so, wie ich es nun an *Ascaris canis* bestätigen kann. Nach der Besamung tritt sofort eine Erhöhung des Tinktionsvermögens ein, wie v. Beneden es beobachtet hatte. Der Glanzkörper färbt sich wie Chromatin, wenn auch etwas anders als die Chromosomen, mit Delafieldschem Hämatoxylin. In Fig. 45 sehen wir, wie das Spermatozoon zerfällt und die Trennung von Glanzkörper und Kern stattfindet, der in körnigem Protoplasma liegt. Bald verliert der Glanzkörper seine bisherige typische Gestalt; er zerfällt in Stücke (Fig. 38) oder bildet zerbröckelte Massen und unregelmässige Klumpen, die häufig im Inneren vacuolisiert sind (Fig. 43). Dabei wird er allmählich immer kleiner und verschwindet schliesslich ganz (Fig. 46, 47). Sehr charakteristisch ist Fig. 46. Wir sehen dort neben dem männlichen Vorkern (der weibliche ist durch die Nähe des Richtungskörpers bezeichnet) den Rest des Glanzkörpers noch mit einer Hülle körnigen Protoplasmas, aus der der männliche Vorkern herausgeschlüpft zu sein scheint. Ein ähnliches Bild gibt Zacharias (87). Einen letzten Rest des Glanzkörpers sieht man (Fig. 47) in dem Chromatinfleck neben den Vorkernen. Ich muss mich also im Gegensatz zu Scheben der Ansicht v. Benedens und Boveris anschliessen, die dem

Glanzkörper keine unmittelbare Bedeutung bei der Befruchtung zuschreiben. Nach meiner Auffassung ist er ein Nahrungskörper. Ob die Dotterkugeln bei den Spermatocyten ursprünglich aus dem ins Plasma hinausgetretenen Trophochromatin entstanden sind, kann ich nicht entscheiden. Zeitlich fallen die Prozesse zusammen, aber räumlich stimmt es nicht, denn der Dotter bildet sich an der Peripherie der Zelle.

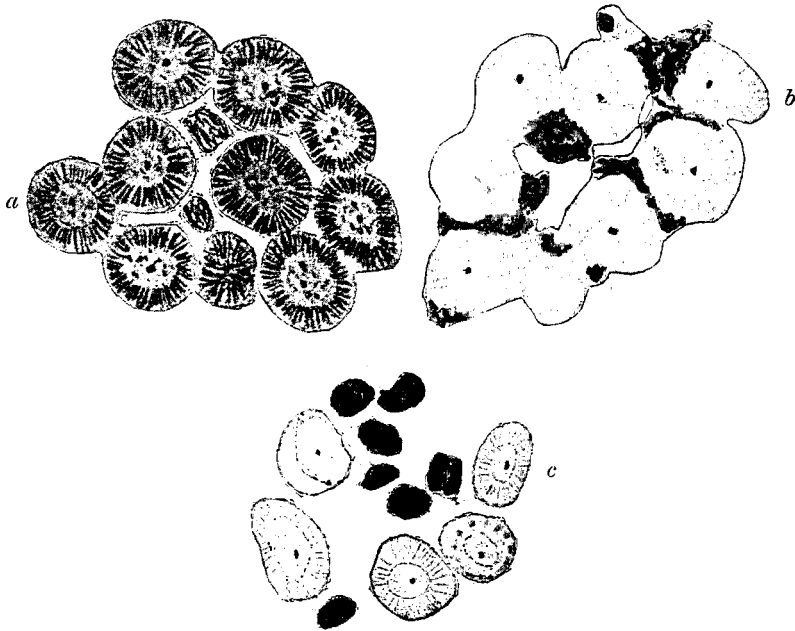


Fig. 6.

Bildung der „Zwischenkörperchen“. Oc. 2; $\frac{1}{12}$ hom. Immers.

Dass ein Spermatozoon dotterhaltig ist, kann uns nicht weiter befremden; es ist dies höchstens ein primitiver Zustand; ich erinnere an die von Léger beschriebenen Spermatozoide von *Stylorhynchus*, einer Gregarine, die auch eine beträchtliche Dottermenge dem Ei zuführen.

Wir haben nun die äussere Plasmaschicht der Spermatide verfolgt; nun wollen wir die Schicksale der inneren zu schildern versuchen, wobei wir uns ganz kurz fassen können. Aus dem unregelmässig gebauten Protoplasma (Fig. 17) bilden sich distinkte Körner, die C. K. Schneider „Körner unbestimmter Bedeutung“

genannt hat. Sie sind um den Kern gelagert und erfüllen meist nicht das ganze Protoplasma. Wenn das Spermatozoon später im Ei zerfällt, sehen wir diese kleine Körnchen nach allen Richtungen ins Eiplasma wandern (Fig. 38). Diese Körnchen färben sich intensiv mit Delafield und sind an guten Präparaten stets nachweisbar. Über ihr weiteres Schicksal sowie ihre Bedeutung vermag ich nichts auszusagen. Vielleicht entsprechen sie den Mitochondrien. Nun noch einige Worte über die Zwischenkörperchen, die früher eine so wichtige Rolle gespielt haben und dann von O. Hertwig (90) als verkümmerte Keimzellen bezeichnet wurden. Diese Deutung trifft auch sicherlich für alle diese Körper in der Vermehrungs- und Wachstumszone zu. Aber die plötzlich massenhaft auftretenden Zwischenkörperchen in der Hodenröhre haben, glaube ich, einen anderen Ursprung. Wir sehen in Fig. 18 wie eine gallertige Masse aus der Spermatide „ausgeschwitzt“ wird. Diese der Spermatide kappenförmig aufsitzende Masse bildet sich zu typischen Zwischenkörperchen um (Fig. 19). Textfigur 6 soll das äusserst frappante Übersichtsbild wiedergeben. Man sieht, wie die dunklen Spermatiden (a) ganz hell geworden sind (b) und wie zwischen ihnen dunkle unregelmässige Massen eingelagert sind, die „Cytophoren“. Fig. c zeigt wie daraus die „Zwischenkörperchen“ entstanden sind, die späterhin zerbröckeln und verschwinden.

Man versteht, wie in den 80er Jahren van Beneden und Julin diesen Prozess mit der Richtungkörperbildung vergleichen konnten.

Anhang.

Weinland (02) hat auf physiologischem Wege gezeigt, dass die bei Sauerstoff-Mangel lebenden Darmparasiten das Glykogen als Energiequelle gebrauchen. Bei dessen Spaltung wird Sauerstoff frei, der zur Oxydation verwandt werden kann. Durch diese Arbeit angeregt, hat Busch (05) dies Verhalten morphologisch untersucht und er gibt an, dass mit Ausbildung der Geschlechtsprodukte das Glykogen in den Proglottiden der Taenien abnehme. Ich habe ohne Kenntnis dieser Arbeit einige Jodreaktionen an Zupf- sowie Schnittpräparaten gemacht und kann nun zeigen, wie das Glykogen innerhalb der Geschlechtszellen selbst allmählich verbraucht wird. Fig. 55a zeigt eine

Ovocyte noch an der Rhachis befestigt; 55 b ungefähr dasselbe Stadium etwas jünger als meine Fig. 35. In der Rhachis fand ich kein Glykogen; in der Ovocyte dagegen reichliche mahagonibraune Kugeln in unregelmässiger Verteilung. Der Kern bleibt stets, wie auch Barfurth (85) betont, glykogenfrei. Die Glykogenaufspeicherung hat ihr Maximum erreicht, wenn die Ovocyte sich von der Rhachis lostrennt. Fig. 56 zeigt solch eine Zelle mit ihren grossen intensiv gefärbten Glykogenschollen. Jetzt soll die Zelle auch die grösste Energie leisten, denn die Befruchtung, die Reifeteilungen und das Schalenbilden stehen ihr bevor. Und so sehen wir im Zweizellenstadium eine schwach braune Färbung, die uns anzeigt, dass zwar noch Glykogen vorhanden ist, aber doch nur sehr wenig in feiner Verteilung.¹⁾ Die Zelle hat also das Glykogen als Energiequelle benutzt.



Fig. 7.

Endzelle einer ♀ Geschlechtsröhre. Oc. 2; $\frac{1}{12}$ hom.
Immers.; 2:3 verkleinert.

In Fig. 54 habe ich eine merkwürdige Kernrekonstruktion abgebildet. Wir sehen nach einer Zellteilung, wie das achromatische Gerüst fertig ausgebildet ist und die Chromosomen nach ausserhalb gelagert sind und somit nachträglich in den Kern gelangen müssen.

Dieser Vorgang, der so deutlich die gewisse Selbständigkeit von Kerngerüst und Chromosomen charakterisiert, ist öfters beschrieben worden, z. B. von R. Hertwig (95) und ist offenbar pathologisch.

Auf einen Befund mehrkerniger Zellen bei jungen Individuen will ich hier nicht eingehen. Ich fand sie auch bei *Ascaris megalocephala*, wo sie Wasiliewski (95) kurz erwähnt hat.

¹⁾ Es handelt sich um einen Schnitt, also stand dem Eindringen des Jods kein Hindernis in der Schale entgegen. Die Bilder 55a, 56, 57 stammen aus einem und demselben Präparate.

Meine Untersuchungen sind hierüber noch nicht abgeschlossen, wegen Mangels jugendlicher Tiere, doch vermute ich, dass diese Zellen die Rhachis bilden.

Am blinden Ende der Geschlechtsröhre fand ich eine Wandzelle (Textfigur 7) von ungeheurer Dimension, was freilich bei einer *Ascaris* mit ihren sonstigen Riesenzellen nicht weiter auffällt. Dieselbe sah ich auch bei *Ascaris lumbricoides*.

Allgemeiner Teil.

Ehe wir eine Deutung unserer Befunde versuchen, wollen wir das Wichtigste noch einmal zusammenfassen: Nach dem Synapsisstadium findet eine Konjugation der Chromosomen statt, wodurch die Reduktion der Chromosomenzahl auf die halbe Normalzahl bewirkt wird. Beide Reifeteilungen sind Längsteilungen. — Die Chromosomen scheinen in der ganzen Geschlechtsbahn eine „Duplicität“ zu besitzen. Wir sehen nämlich in der Spermato- und Ovocyte vor den Teilungen ausser dem sonst überall beobachteten Längsspalt noch eine chromatinfreie, also nur linienhaltige Stelle in der Mitte der einzelnen Chromosomen. Auch im Spermakern zeigen die kugligen Chromosomen deutlich eine Duplicität, d. h. sie sehen aus wie eine Dyade, trotzdem sie univalent sind. — In der Urgeschlechtszelle scheint wiederum eine Reduktion der Chromosomenzahl einzutreten und zwar vereinigen sich jetzt die Chromosomen nicht wie vorhin bei der Konjugation der Länge nach, sondern „end to end“.

Ich möchte vorschlagen, diese Verbindung der Chromosomen mit ihren Enden als „Konjunktion“ zu bezeichnen, im Gegensatz zur Konjugation, bei der die Chromosomen sich der Länge nach aneinanderlegen. Das typische Beispiel einer „Konjunktion“ wäre die Tetradenbildung bei *Ophryotrocha* nach der Schilderung von Korschelt (95). In der Urgeschlechtszelle besteht das bivalente Chromosom aus vier Chromatiden, so dass wir eine „Pseudotetrade“ vor uns haben, bei der der Querspalt durch die Konjunktion bedingt ist. Der Längsspalt ist offenbar auf die dyadenartigen Vorkernchromosomen zurückzuführen. Es ist somit eine Umorientierung der Chromosomen um 90° eingetreten, worauf wir später eingehen werden. —

Dass eine echte Reduktion im Sinne Weismanns, also eine Verteilung ganzer Chromosomen bei dieser *Ascaris* statt-

findet, kann nicht bezweifelt werden. Denn wir sehen, dass zunächst zwei Chromosomen der Länge nach konjugieren und dass dann zwei Längsteilungen erfolgen. Durch eine derselben muss die vorangegangene Konjugation gelöst werden.

Nun entsteht die Frage, welche der beiden Reifeteilungen ist die Reduktionsteilung? Darauf kann eine entscheidende Antwort nicht gegeben werden. Denn wir besitzen morphologisch gar keine Anhaltspunkte, da die beiden konjugierenden Chromosomen einen Längsspalt aufwiesen, so dass die „Tetrade“ in ihrer Längsachse doppelt gespalten ist, ebenso wie bei *Ascaris megalocephala*.

Dies möge Textfigur 8 veranschaulichen, bei der die beiden Chromosomen durch verschiedene Tönung gekennzeichnet sind.

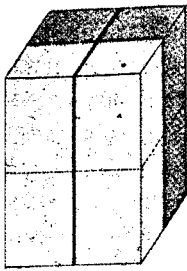


Fig. 8.

Schema einer „Tetrade“.

Entweder geht die erste Längsteilung durch die gestrichelte Linie; dann wäre es eine „Präreduktion“ (nach Korschelt und Heider) oder die Teilung geht durch die verstärkte Linie; dann wäre sie eine Äquationsteilung und die zweite Teilung eine Reduktionsteilung, also eine „Postreduktion“. Eine Querteilung entlang der punktierten Linie erfolgt nicht.

Die Frage ob Prä- oder Postreduktion vorliege, mag unwichtig erscheinen. Und in der Tat lassen sie viele Autoren offen. Sie geben mit aller Bestimmtheit an, dass eine Reduktion eintritt, lassen es aber unentschieden in welcher Reifeteilung. Wie wir sehen werden, kann diese Frage von Bedeutung sein und wir wollen daher näher darauf eingehen.

Kürzlich sind zwei Arbeiten erschienen, die sämtliche Reifeteilungen durch ein einheitliches Schema auszudrücken versuchen. Und in der Tat scheint eine grössere Übereinstimmung der tatsächlichen Befunde bei den Reifeerscheinungen zu bestehen, als man früher annehmen durfte. Für Montgomery (05) verlaufen überall die Reifeteilungen nach dem Modus der „Präreduktion“. Grégoire (05) verfährt in seinem bis jetzt erschienenen ersten Teil seiner Arbeit, die nur die Reifeteilungen, nicht die Tetradenbildung umfasst, die Auffassung, dass in Tier- und Pflanzenreich stets zwei Längsteilungen sich finden, was er als

homoio-heterotypisch bezeichnet. Doch sagt er ausdrücklich am Schlusse, wo er auf den folgenden Teil hinweist, dass er nach dem vergleichenden Studium der Tetradenbildung wahrscheinlich die Präreduktion als den alleinigen Reduktionsmodus ansprechen werde.

Der Reduktionsmodus bei *Ascaris canis* lässt sich vorzüglich mit dem „Einheitsschema“ dieser beiden Autoren in Einklang bringen, und sicherlich würden sie nach Analogie schliessen, dass die konjugierten Chromosomen sich hier bei der ersten Teilung wieder trennen, wie sie sich vereinigt hatten, und dass also hier eine „Präreduktion“ stattfindet. Ich neige dagegen mehr der Ansicht zu, dass die erste Teilung eine Äquationsteilung sei, also eine Postreduktion stattfindet.

Ich kann mir die Bedeutung der Konjugation nicht vorstellen, wenn die Konjuganten gleich bei der ersten Teilung auseinander weichen, besonders da zwischen der Konjugation und der Teilung die Chromosomen sicherlich ihre Individualität bewahren. Jedenfalls haben wir gar keinen morphologischen Anhaltspunkt, dass ein Substanz austausch, wie de Vries ihn annimmt, stattfindet. Und wenn wir gar mit Sutton und Montgomery annehmen, dass die Konjuganten immer väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, so ist die Vorstellung sehr unwahrscheinlich, dass diese elterlichen Chromosomen sofort wieder für immer getrennt würden. Und wenn wir ferner auch die Annahme machten, dass die elterlichen Chromosomen in verschiedener Weise auf die beiden Pole verteilt würden, so würde ein solcher Vorgang bei geringer Chromosomenmenge nur einen geringen Wert haben und bei *Ascaris megalocephala univalens* vollkommen bedeutungslos sein. Es würden hier also nur väterliche oder nur mütterliche Anteile in die folgende Generation gelangen, was sehr unwahrscheinlich ist. — Dem Einwand, dass diese Bedenken bei einer Postreduktion dieselben bleiben, werde ich später begegnen. Bei meinem Objekt ist sachlich gegen die Annahme einer Postreduktion nichts einzuwenden; man könnte daher nur auf die Analogie mit anderen Objekten verweisen und sagen, dass man sonst überall bei der ersten Reifeteilung eine Verteilung ganzer Chromosomen, die keinen Längsspalt aufweisen, beobachtet und daraus folgern, dass auch bei *Ascaris mystax* die erste Teilung keine Äquationsteilung sein könne. Dagegen

möchte ich gewisse Vorgänge nach der Synapsis in Erinnerung bringen, die eventuell geeignet sind, das oben erwähnte Einheits-schema von Montgomery-Grégoire umzudeuten, sodass statt der angenommenen Präreduktion eine Postreduktion stattfindet.

Wenn wir die Prozesse bei der Auflösung des Synapsis-gewirres betrachten, so finden wir fast stets die Schilderung, dass dünne längsgespaltene Fäden sich aneinanderlegen, den dicken Strang des „noyau pachytène“ von Winiwarter (01) bilden. Dieser muss de facto doppelt gespalten sein, wie dies auch z. B. Fig. 57 von Schreiner (05) zeigt, wo er quer getroffen eine Vierteilung aufweist. (Natürlich kann der Spalt mehr oder weniger deutlich sein und ist sicher bei vielen Objekten überhaupt nicht nachweisbar.)

Aus diesem dicken einheitlichen Faden entstehen wiederum die zwei Fäden des „noyau diplotène“ (Winiwarter), welche direkt in die bivalenten Chromosomen, die „Tetraden“, übergehen. Diese Vorgänge werden als Chromosomenkonjugation gedeutet. Nun ist es aber durchaus nicht selbstverständlich, dass der Spalt zwischen den Chromosomen im noyau diplotène die ganzen Chromosomen trennt, genau so wie sie vor der Konjugation waren. Wir haben durch die Tatsache des oben erwähnten vierteiligen Stranges dieselben zwei Möglichkeiten zu erwägen, wie vorhin im Anschluss an die Textfig. 8. Und ich meine, es ist zum mindesten ebenso wahrscheinlich, dass die Chromosomen sich nicht wieder ebenso trennen, wie sie sich vereint haben, sondern dass hier ein Austausch der längshalbierten Chromosomen stattfindet. Es würde also die verstärkte Linie in unserem Schema (Textfig. 8) dem Spalt der Chromosomen im noyau diplotène entsprechen. Wenn daher durch diesen Spalt bei der ersten Reifeteilung die Trennung erfolgt, so ist es eine Äquationsteilung, während erst die zweite Teilung die Reduktion bewirkt. Es wäre dies also eine Postreduktion. Diese Ausführungen, die auf den Untersuchungen von Schreiner (05), sowie verschiedener Botaniker basieren, sollen, wie oben erwähnt, einem eventuellen Einwand begegnen und ferner eine Möglichkeit darbieten, alle Reifeerscheinungen durch ein einheitliches Schema auszudrücken. Es ist klar, dass wir durch das Einschalten dieses Chromosomen-austausches nach der Synapsis sämtliche Fälle, die bisher als

Präreduktion aufgefasst wurden, in Postreduktion umdeuten können. Nun haben, wie schon oben erwähnt, Montgomery (05) und Grégoire (05) alle Reifeteilungen als „Präreduktion“ erklärt. Ich brauche daher nicht ausführlicher auf die Literatur einzugehen, sondern verweise auf die Zusammenstellungen dieser beiden Autoren. Nur deute ich, wie oben ausgeführt, die Präreduktion in eine Postreduktion um, da es unzweifelhaft Fälle gibt, wo die Reduktion in der zweiten Teilung eintritt, womit also das Einheitsschema Montgomery-Grégoire widerlegt wird. Eine unwiderlegbare Postreduktion hat Goldschmidt (05), bei *Zoogonus* und Prandtl (05) beim Infusor *Didinium* beschrieben. Beim Trematoden *Zoogonus* haben wir keine Synapsis, keine Konjugation, keine Tetradenbildung. Die Normalzahl zehn wird in der zweiten Reifeteilung durch Verteilung ganzer Chromosomen auf fünf in den Spermatiden resp. im Ei reduziert. Denselben einfachen Reduktionsmodus zeigt das *Didinium*. Hier ist die Normalzahl 16; die erste Teilung ist eine Äquationsteilung, bei der die 16 Chromosomen halbiert werden, die zweite Teilung ist eine Reduktionsteilung, indem von den 16 Chromosomen je acht an die beiden Pole wandern.

Wir entscheiden uns also bei der Beantwortung der gestellten Frage, ob Prä- oder Postreduktion, für die letztere, aus theoretischen Gründen, sowie dem Bestreben, alle Reifeerscheinungen durch ein einheitliches Schema auszudrücken. Dieses werden wir noch modifizieren, wenn wir jetzt eine Deutung der Duplicität im Chromosom versuchen.

Wie wir sahen, konnten wir fast in allen Stadien bei den Chromosomen in der Keimbahn eine Zusammensetzung aus zwei Teilen beobachten. Absolut sicher im Spermakern, vor der Chromosomenkonjugation, in der Urgeschlechtszelle; ferner, wenn auch nicht so bestimmt, in der gewöhnlichen Furchungsspindel und unsicher in den Ovogonien. Es ist also wahrscheinlich, dass jedes Chromosom stets aus zwei Teilen besteht. Diese Duplicität im Chromosom steht nicht so ganz vereinzelt da.

So hat Maas (95) bei Spongien im Spermakern gespaltene Chromosomen beschrieben und abgebildet. Er deutet diese Duplicität als Vorbereitung zur Teilung. Labbé (04) beschreibt beim Hummer überall zweiteilige Chromosomen. Bei der zweiten Reifeteilung heisst es: „les dyades se placent dans le plan fusorial,

leur grand axe étant perpendiculaire au plan équatorial; chaque granule étant dévisé en deux elles semblent des microtetrades. A la télophase, les spermatides sont séparées par un pont fusorial; les noyaux réniformes montrent encore les microdyades, dont chacune doit représenter un demi-chromosome.“ Ähnlich scheinen die Verhältnisse bei Hydra (Downing, 05) zu liegen. Es werden dort Unterabteilungen der Chromosomen, dort „Chromomeren“ genannt, beschrieben, die unseren „Chromatiden“ entsprechen dürften, doch konnte ich aus der Arbeit nicht völlige Klarheit über die Vorgänge gewinnen. Auch bei Enteroxenos (Bonnevie 05) sieht man vierteilige Chromosomen, was wohl sicherlich auf eine Duplicität wie bei Ascaris hinweist, doch möchte ich auf die versprochene definitive Arbeit warten, ehe ich mir eine Deutung erlaube.

Ferner hat Rückert (94) bei Diaptomus beobachtet und abgebildet, wie „die Chromosomen in der Tochterplatte der Furchungsspindel deutlich längsgespalten sind.“ Er deutet diese Duplicität als eine verfrühte Teilung. Ich zweifle nicht, dass man beim Studium der Literatur noch viele Beispiele der Zweitheit in den Chromosomen finden könnte, doch genügen diese wenigen, um zu zeigen, dass das Verhalten bei meinem Objekt kein Ausnahmefall sei, sondern dass ihm eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Um eine breitere Basis für unsere Deutungen zu gewinnen, wollen wir unsere Befunde mit denen bei Copepoden vergleichen, die zu den am gründlichsten untersuchten Objekten gehören. Dabei wird sich von selbst eine Besprechung der Häckerschen Theorie der „Symmixis“ ergeben. Die fundamentalen Arbeiten von Rückert (94, 95) darf ich wohl als bekannt voraussetzen. Er sah, dass die erste Reifeteilung eine Längsteilung der Chromosomen ist, dagegen konnte er die zweite Teilung nicht direkt beobachten und schloss nur, dass es eine Querteilung sei, in der Annahme, dass die Trennung durch den vorhandenen Querspalt erfolgen würde. In seinem zusammenfassenden Referat (95) gab er eine halbschematische Abbildung von der Chromosomeneinstellung zur zweiten Teilung, die, wie Grégoire hervorhob, nicht beweisend ist; ich selbst habe durch ähnliche Bilder verleitet, in meiner vorläufigen Mitteilung eine Querteilung angenommen, während ich mich später von meinem

Irrtum überzeugte. Direkt gegen diese Querteilung der Chromosomen sprechen die Befunde von Häcker (02) und Lerat (02). Häcker (04) freilich nimmt an, dass die winklig geknickten Chromosomen sich zwischen der ersten und zweiten Teilung mit ihrem Scheitel vereinigen, so dass eine Xförmige Figur entsteht. Nachher soll die Trennung so erfolgen, dass ein Austausch von Chromosomenhälften stattfindet. Die Tochterchromosomen der zweiten Teilung sollen also aus zwei hintereinander liegenden Teilen verschiedenen Ursprungs bestehen. Seine Abbildungen sind durchaus nicht überzeugend, dass eine Vereinigung und nachträgliche Trennung wirklich stattfindet, besonders da in diesem Stadium bei anderen Formen die „Symmxis“ sicher ausgeschlossen werden kann. Trotz dieser Ablehnung ist mir die Theorie der Symmxis, das heisst die Annahme, dass ein Austausch von Chromosomenhälften stattfindet, sehr sympatisch, weil Teile der konjugierenden Chromosomen dadurch eventuell dauernd vereinigt werden können. Häcker verbindet seine Anschauungen mit der Theorie Suttons, dass immer ein väterliches mit einem mütterlichen Chromosom konjugiert, so dass Häcker in zweiteiligen Chromosomen der Zygoten grosselterlich verschiedene Anteile annimmt. Dies finde ich durchaus berechtigt in Anbetracht der Befunde bei Insekten, wo die Chromosomen häufig so verschieden gross sind und immer ein Paar die gleiche Grösse zeigt. Wir werden später auf die Symmxis zurückzukommen haben; hier möchte ich nur nach dieser Abschweifung hervorheben, dass nach den Abbildungen (Fig. 39 bis 41) von Häcker (02), ganz abgesehen, ob eine Symmxis stattfindet oder nicht, ersichtlich ist, dass die zweite Reifeteilung die Chromosomen der Länge nach teilt.

Diese morphologische Tatsache wird bestätigt durch Lerat (02), der in den Tochterchromosomen nach der ersten Teilung



Fig. 9.

Anaphase der ersten Spermatocytenteilung von *Cyclops strenuus* (nach Lerat).

einen Längsspalt beschreibt, wie er in Textfigur 9 wiedergegeben ist. Nach den vorliegenden Untersuchungen können wir also annehmen, dass ebenso wie bei *Ascaris* auch bei *Cyclops* zweimal eine Längsteilung der Chromosomen erfolgt. Wir

nehmen also im Gegensatz zu Rückert mit Häcker und Lerat an, dass die zweite Reifeteilung eine Längsteilung sei. Daraus folgt

unmittelbar, dass jener Querspalt, durch den bei Rückert die Trennung erfolgen sollte, bestehen bleibt und den Chromosomen der Zygoten eine mehr oder minder deutliche Duplicität verleihen muss. Es wäre also sehr gut denkbar, dass dieser Querspalt (d. h. die chromatinfreie Stelle in der Mitte der Chromosomen, an der man aber deutlich eine achromatische Verbindung wie bei unserem Objekt nachweisen konnte) auch in den Chromosomen der Furchungszellen fortbestehen könnte, das würde denn das oben zitierte Bild Rückerts (94) von *Diaptomus* illustrieren. Freilich deuten wir die dort so offenkundige Trennung der Chromosomenhälften nicht wie der Autor als „voreiligen“ Längsspalt, sondern als den ursprünglichen Querspalt. Es würde dies dem Befund bei *Ascaris* entsprechen, wo wir in der Urgeschlechtszelle ebenfalls eine Duplicität im Chromosom nachweisen konnten. Den Spalt hier bezogen wir auf den in den Spermakernchromosomen beobachteten, der also dem Querspalt der „Tetrade“ entsprechen muss.

Wir sahen ferner, wie in der Urgeschlechtszelle die halbe Normalzahl wieder auftrat durch eine Konjunktion der Chromosomen. Diese elf bivalenten, aus je vier Chromatiden bestehenden Chromosomen müssen eine Teilung erfahren innerhalb der Zelle, denn wir finden in den Ovo- und Spermatogonien 22 Chromosomen, die dann aus zwei Chromatiden bestehen müssen, eine Tatsache, die ich auch bei Ovogonienchromosomen beobachtet zu haben glaube, wenn ich mich auch nicht absolut sicher vom Querspalt überzeugen konnte, der ja später in der Ovocyte sehr deutlich zu sehen ist. Der Vorgang der Teilung konnte nicht direkt beobachtet werden, weil die Urgeschlechtszellen zu klein werden und die Zwischenstadien bis zur Bildung der Geschlechtsdrüsen fehlen. Es ist aber sicher wahrscheinlicher, auch wenn wir diesen unsicher beobachteten Querspalt im Ovogonienchromosom ausser Acht lassen, dass die Trennung nicht so erfolgt, wie die ursprüngliche Vereinigung, sondern senkrecht dazu, durch den präexistierenden Spalt innerhalb des Chromosoms, durch den früheren Querspalt, der späterhin zum Längsspalt der durch Konjunktion entstandenen „Tetrade“ geworden war. Nach erfolgter Trennung der bivalenten Chromosomen hätten wir in diesen univalenten Chromosomen der zukünftigen Ovogonie hintereinander geschaltet zwei verschiedene Chromosomenhälften. Es hätte somit eine Symmixis (Häcker) stattgefunden.

Wenn wir uns nun vorstellen, dass die Trennung des eben besprochenen bivalenten Chromosoms nicht in der Urgeschlechtszelle erfolgt, sondern dass es bis in die Geschlechtsmutterzellen persistiert, so liesse sich vielleicht die „Pseudoreduktion“ bei Cyclops auf diese Weise erklären. Denn eine Konjugation oder Konjunktion (was, wie wir später sehen werden, gar kein Gegensatz zu sein braucht) muss notwendigerweise in der Urgeschlechtszelle von Cyclops erfolgen, zur Herstellung der reduzierten Zahl in den Ovogonien. Rückert hat gezeigt, dass in den bivalenten Chromosomen frühzeitig ein Längsspalt zu beobachten ist, während ganz vereinzelt ein schwacher Querspalt zu erkennen ist. Letzterer soll nach Rückert ganze Chromosomen trennen, während der Längsspalt aquale Teile spalten soll, eine Auffassung, die Montgomery (05) als unbewiesen zurückweist, da nicht angegeben werden könne, wie die Chromosomen sich verbunden hätten, ob also eine Konjugation oder eine Konjunktion sie vereint hätte. Nach unserer Deutung würde der frühzeitig auftretende Längsspalt bei Cyclops nur die Symmixis vollenden und wir hätten in den Produkten dieser Längsspaltung ganze univalente Chromosomen. Für diese Auffassung spricht auch die merkwürdige Selbständigkeit dieser Chromosomen, die so weit voneinander weichen und sich seltsam verschlingen. Sie bleiben nach Rückerts Angaben vereinigt. Wir können es nach meiner Deutung anders ausdrücken: sie „konjugieren“. Die Deutung des angedeuteten Querspaltes, der dem bei *Ascaris* völlig entspricht, soll später versucht werden.

Wie wir oben sahen, können wir für die Reifeteilungen zwei Längsteilungen mit Häcker und Lerat annehmen, so dass wir eine vollständige Übereinstimmung mit *Ascaris canis* besitzen. Nur ein unwichtiger zeitlicher Unterschied ist vorhanden: Die Konjunktion der Chromosomen ist bei Cyclops länger andauernd, die Symmixis wird erst in den Ovocyten von Cyclops durch den Längsspalt vollendet, während sie bei *Ascaris* schon vor den Ovogonien stattgefunden haben muss. Diese unwesentliche Differenz ist nur ein Vorteil, da sie eine Erklärung der Pseudoreduktion bei Cyclops ermöglicht und andererseits diese unsere Auffassung der Symmixis bei *Ascaris* stützt.

Die Frage, ob Prä- oder Postreduktion bei Cyclops stattfindet, können wir natürlich noch weniger als bei *Ascaris* ent-

scheiden. Wir schliessen nach Analogie, dass auch hier eine Postreduktion eintritt. Dabei brauchen wir nicht eine dizentrische Wanderung der Längshälften der Chromosomen anzunehmen, wie Häcker (02) es tut, sondern könnten uns denken, dass in einem vierteiligen Synapsisfaden die Äquationsteilung vollzogen worden sei, wie wir es oben ausgeführt haben.

Bei der Annahme der Symmixis, wie wir sie machen, ist es notwendig, dass die Chromosomen sich der Kugelform nähern. (Auch bei Copepoden finden sich kuglige Chromosomen in diesen Stadien.) Dies ist auch bei den Vorkernchromosomen der Fall, wie Fig. 44 zeigt. Die Halbierungslinie bei den kugligen Sperma-kernchromosomen entspricht einerseits dem Querspalt der Spermato-cyten, andererseits dem Längsspalt der durch Konjunktion verbundenen Chromosomen der Urgeschlechtszelle. Die Form der Chromatide ist aus dem Queroval in einen Halbkreis, darauf in ein Längsoval übergegangen: es hat eine Umorientierung des Chromosoms um 90° stattgefunden. Daraus ergibt sich, dass in unserem Falle „Konjugation“ und „Konjunktion“ nur morphologisch, nicht ihrem Wesen nach, Gegensätze sind; denn was wir in der Urgeschlechtszelle als Konjunktion bezeichnet haben, ist eine echte Konjugation in bezug auf die vorhergehende Generation.

Nachdem wir nun durch das Übereinstimmen unserer Befunde mit den bei Copepoden auf eine allgemeinere Verbreitung derselben schliessen dürfen, wollen wir eine Deutung versuchen. In Meran beim Naturforscherkongress (05) habe ich vorgetragen, was im folgenden gleich näher auszuführen sein wird. Als Resultat konnte ich beide Reifeteilungen als Reduktionsteilungen ansprechen. Natürlich entspricht dieser Gedankengang, dessen spekulativen Charakter ich ausdrücklich hervorgehoben habe, nur einer Möglichkeit; wie denn ja auch die Annahme der Symmixis ganz hypothetisch ist.

Vom theoretischen Standpunkt verliert die Annahme einer zweimaligen Reduktion jegliches Paradoxe, wenn man bedenkt, dass nicht notwendigerweise gerade elterliche Anteile eliminiert werden müssen, sondern eventuell gonomere Teile früherer Generationen. So könnten z. B. sehr gut die vier grosselterlichen Anteile zweimal reduziert werden.

Dass diese Auffassung natürlich nichts mit der von Wilcox gemein hat, ist klar; denn dieser Autor leugnete mit seinen zwei

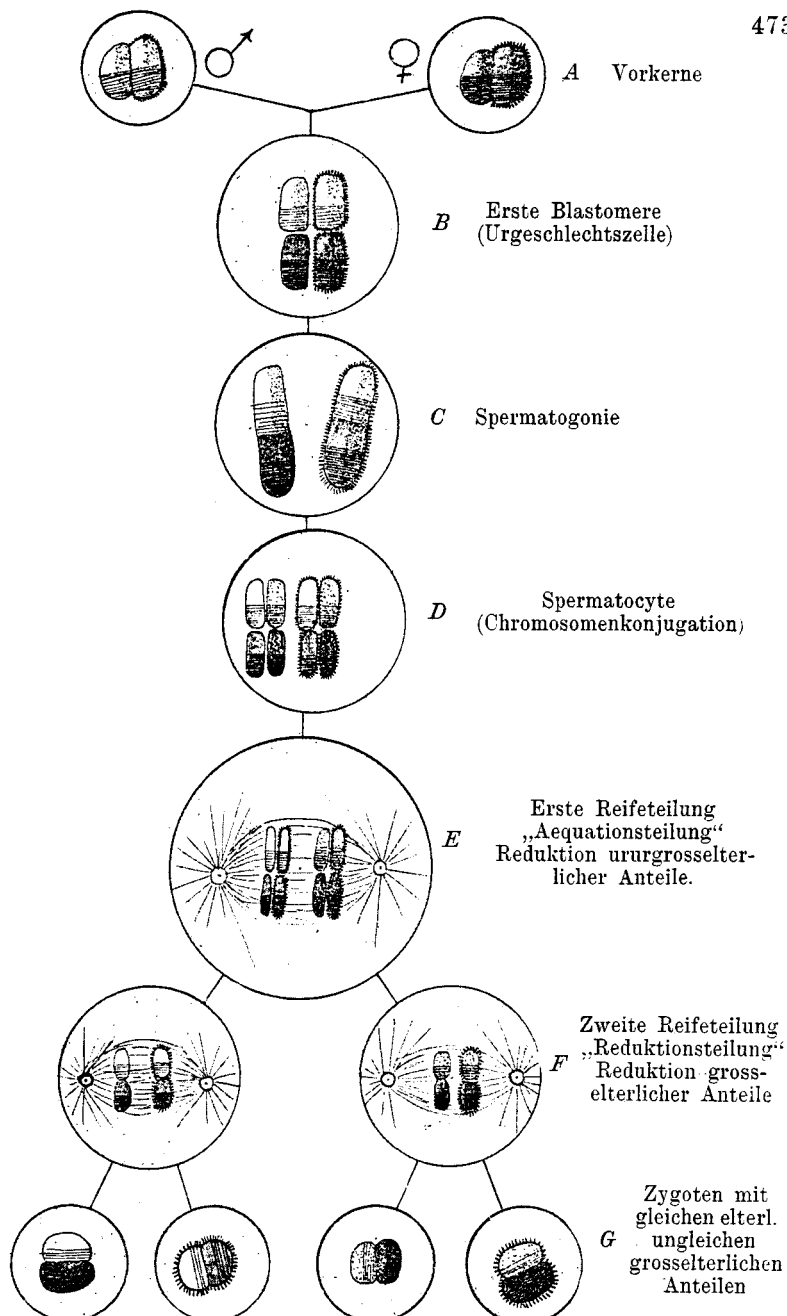


Fig. 10. Schema der gesamten Keimbahn zur Erläuterung des Schicksals eines Chromosomenpaares. Die Verschiedenheit der Kopulanten ist ausgedrückt bei den Eltern durch den Ton, den Grosseltern durch die Kontur, den Urgrosseltern durch die Strichelung, den Ururgrosseltern durch die Punktierung.

Reduktionsteilungen gerade die Existenz einer Reduktion im Sinne Weismanns.

Zur Orientierung schicken wir den Grundgedanken voraus: Die Chromosomen sind gonomer zusammengesetzt, d. h. sie bestehen aus selbständigen kleineren Teilen, die verschiedenen Vorfahren angehören. Bei beiden Reifeteilungen werden solche Teile auf verschiedene Zellen verteilt, so dass jedesmal eine echte Reduktion im Sinne Weismanns eintritt. Wir wollen nun an der Hand eines Schemas versuchen, diesen Reduktionsmodus bis ins Detail durchzuführen.

Unser Schema umfasst das Schicksal der Chromosomen auf der ganzen Keimbahn, wobei wir statt 22 nur 2 als Normalzahl nehmen. Wir beginnen bei den Vorkernen A, B soll die Konjunktion in der Urgeschlechtszelle bezeichnen. Es erfolgt die Symmixis und wir sehen in C eine Spermatogonie mit der Normalzahl der Chromosomen, die bei der Konjugation in der Spermatocyte D aus vier Chromatiden bestehen. Zwischen D und E, der Anaphase der ersten Reifeteilung, muss die Textfigur 8 interpoliert werden, welche die Bildung der „Tetrade“ und die Teilung in die Tochterchromosomen illustriert, wie wir es oben besprochen haben, als wir uns für die Postreduktion entschieden. Unser Schema zeigt aber nicht die Bildung und Teilung der Tetrade, da es nur plastisch darstellbar ist, und dies das Schema noch mehr komplizieren würde. Man muss sich vorstellen, dass die konjugierenden Chromosomen in D übereinander zu liegen kommen und die achteilige „Tetrade“ bilden. Die Trennung geht dann der Länge nach durch jedes konjugierte Chromosom, so dass wir nach dieser Äquationsteilung als Resultat die vierteiligen Tochterchromosomen der Spermatocyte zweiter Ordnung erhalten, wie wir sie in E sehen, nur sind sie um 90° gedreht, da wir sie eigentlich von der Kante aus sehen. Unser Schema endigt in G mit den Spermakernchromosomen, die ja die folgende Generation darstellen. Die Ergebnisse, die wir in G als Resultat der Reifeteilungen finden, werden wir wieder in A eintragen, so dass wir somit unser Schema für zahlreiche Generationen in Anspruch nehmen können. Um das mütterliche Chromosom vom väterlichen in der Zeichnung zu unterscheiden, habe ich die Tönung angewandt. Grossväterliche und grossmütterliche Anteile wollen wir durch den Kontur unterscheiden usw.

Die also durch die Tönung als väterlich und mütterlich differenzierten Chromosomen der Vorkerne vereinigen sich durch Konjunktion in der Urgeschlechtszelle B. Es findet die Trennung, wie oben besprochen, durch den Längsspalt des bivalenten Chromosoms statt, d. h. wir nehmen eine Symmixis an. (Dabei tun wir den Tatsachen keinen Zwang an, sondern wählen uns eine von den beiden Möglichkeiten.)

Die Chromosomen der Spermatogonie bestehen nun aus einem väterlichen und einem mütterlichen Anteil und ich erwähnte, dass ich eine Querteilung in den Chromosomen einer Ovogonie tatsächlich beobachtet zu haben glaube (Fig. 30). Jedenfalls ist der Querspalt späterhin sehr manifest und in der Spermatocyte D sehen wir die vierteiligen Chromosomen konjugieren. Die erste Teilung halbiert, wie wir oben ausgeführt haben, die konjugierenden Chromosomen der Länge nach, während die zweite die beiden restierenden Hälften dieser durch eine weitere Längsteilung verteilt. Wir sehen nun, dass nicht nur bei der ersten, sondern auch bei der zweiten Reifeteilung, der „Reduktionsteilung“ (in F) in den Tochterchromosomen Vater und Mutter durch den Querspalt getrennt, gleichmässig vertreten sind. Es wäre also die zweite Reifeteilung, was die elterlichen Anteile betrifft, in strengem Sinne hier ebenfalls eine „Äquationsteilung“; oder mit anderen Worten: es findet keine Reduktion von elterlichen Anteilen statt. Wir haben daher in den Sperma- resp. Vorkernchromosomen überall väterliche und mütterliche Teile und da die Vorkerne schon der nächstfolgenden Generation angehören, müssen wir von grosselterlichen Anteilen reden. Wir deuten also die Duplicität im Vorkernchromosom direkt als Ausdruck der Gonomerie und sehen in den Hälften grosselterlich verschiedene Anteile. Dieses Resultat, das durch den Ton in G ausgedrückt wurde, tragen wir in A durch die Verschiedenheit der Konturen ein. Der glatte und der gestrichelte Kontur soll das grossväterliche Halbchromosom vom grossmütterlichen kennzeichnen. Wenn wir nun die Chromosomen in der zweiten Generation weiter verfolgen, so erkennen wir jetzt das Wesen der Symmixis, wie sie die elterlichen Chromatiden vereinigt und die grosselterlichen trennt.

Die Chromosomen der Spermatogonie sind also, wie wir schon sahen, in bezug auf ihre Eltern gleich, ungleich rücksichtlich der Grosseltern. Wir dürfen daher, wenn wir exakt sein

wollen, nicht mit Montgomery und Sutton sagen, dass väterliche und mütterliche Chromosomen in D konjugieren, sondern müssen sie als grossväterliche und grossmütterliche bezeichnen. Durch die erste Teilung, die „Äquationsteilung“, gelangen gleiche Teile in die Spermatocyten zweiter Ordnung; und dann erfolgt eine echte Reduktionsteilung, eine Verteilung grosselterlicher Anteile auf die Spermatiden. Soweit können wir unser Schema auf direkte Beobachtung aufbauen, auf Grund der Duplicität in den Chromosomen. Wir können aber logisch weiterbauen in der Annahme, dass die grossväterliche Chromatide abermals aus zwei urgrosselterlichen Hälften zusammengesetzt sei, oder allgemeiner ausgedrückt, dass die Chromosomen aus einem Mosaik ihrer Vorfahren bestehen, und ferner in der Erwägung, dass wir in der Symmisis eine Umorientierung der Chromosomen um 90° bei jeder folgenden Generation haben. Wir dürfen also, glaube ich, schliessen, dass jedes grosselterliche Halbchromosom aus einem urgrossväterlichen und einem urgrossmütterlichen Viertelchromosom besteht. Auch wenn wir keinen Spalt erblicken können, der senkrecht zu dem bestehenden verlaufen müsste. Die urgrosselterlichen Teile sind in unserem Schema durch Strichelung differenziert. Sie verhalten sich ganz passiv in dieser Generation. Wir sehen jetzt eklatant die Umorientierung des Chromosoms durch die Symmisis, wie nämlich die ursprünglich in der Quere angeordnete Strichelung infolge der Drehung um 90° nun longitudinal in G verläuft und jetzt in den Spermakernen die ururgrosselterlichen Anteile bezeichnet, die wir in A durch Punktieren bezeichnen wollen. Der Längsspalt der beiden grosselterlich verschiedenen Konjuganten trennt jetzt ungleiche Teile, und bei der ersten Reifeteilung findet eine Verteilung, eine Reduktion ururgrosselterlicher Anteile statt. Vier Generationen hindurch hätten also die bei der Symmisis verbundenen elterlichen Chromosomen zusammengehalten! Wir hätten also zwei echte Reduktionsteilungen im Sinne Weismanns, wovon die eine grosselterliche, die andere ururgrosselterliche Teile trennt.

Wir haben in unserem Schema nur die „abbauenden“ Prozesse verfolgt. Nun muss naturgemäss auch eine Verdoppelung der Determinanten oder wie man die Chromomeren sonst nennen will, stattfinden. Ob diesem Prozess der Längsspalt im Faden nach

der Synapsis entspricht, kann man nur als vage Vermutung aussprechen. Wir wollen uns nicht in weiteren Spekulationen verlieren, denn es lohnt sich nicht, ein so hohes Hypothesengebäude aufzubauen, ehe nicht das Fundament ganz sicher ist. In unserem Falle muss also zunächst die Symmixis zwischen Urgeschlechtszelle und Geschlechtsmutterzelle (Spermato- und Ovogonie) bei anderen Formen sicher nachgewiesen sein. Das ist eine nicht leichte Aufgabe, ein Objekt zu finden, dessen gesamte Keimbahn beschafft werden könnte, und das in dieser Periode so günstige Elemente besässe, dass man das Schicksal der Chromosome bis in die Geschlechtsmutterzellen verfolgen könnte.

Ferner muss als Grundlage die Annahme der Chromosomenindividualität gemacht werden, was wir bisher stillschweigend getan haben, obwohl wir oben im speziellen Teil sahen, dass nach der Synapsis der achromatische Faden in kleine Körner und unregelmässige Massen zerfiel, so dass von einer starren Individualität nicht die Rede sein kann. Trotzdem halten wir aus theoretischen Erwägungen an dem von Boveri (04) erweiterten Begriff der „physiologischen Individualität“ fest, da es ja durchaus nicht undenkbar ist, dass die verstreuten Chromomeren sich bei der Gruppierung zu Chromosomen wieder in denselben Verband wie vorher anordnen. Jedenfalls hat die Individualitätslehre so viele Thatsachen erklärt, dass die sie ablösende Hypothese manches von ihr mit herüber nehmen wird.

So phantastisch und konstruiert unser Schema auch auf den ersten Blick erscheinen mag, so möchte ich doch nochmals betonen, dass es auf der Beobachtung einer Duplicität im Chromosom beruht, die bei Verwerfung des Schemas als sichere Tatsache der Deutung harrt. Unser Schema basiert also auf den geschilderten Befunden bei *Ascaris*, mit denen die von Cyclops in Einklang gebracht wurden; es wird ferner gestützt durch allgemein vorkommende Befunde, so zum Beispiel den so frühzeitig auftretenden Längsspalt im Faden nach der Synapsis. Denn eine Deutung dieser Tatsache, es handle sich hier um eine Vorbereitung für eine Teilung, die in so ferner Zeit vielleicht nach Monaten oder Jahren (bei Säugetieren) erfolgen soll, ist wenig plausibel und dürfte ohne Analogon sein.

Ganz unverständlich ist es ferner, weshalb in der Natur ausnahmslos zwei Reifeteilungen vorkommen, wenn nur die eine

von ihnen von so fundamentaler Bedeutung wäre und die Reduktion bewerkstelligen sollte. Dabei ist die grosse morphologische Ähnlichkeit der beiden Reifeteilungen besonders auffallend, nicht nur in unserem Fall, sondern auch bei vielen anderen Objekten liessen es die Autoren unentschieden, welche denn von den beiden Teilungen die Reduktionsteilung sei, wenn sie eine solche auch bestimmt annehmen.

Die Äquationsteilung wird kaum beachtet, denn das Verhalten der Chromosomen entspricht dem einer gewöhnlichen Zellteilung, muss also in Weismann'schem Sinne in bezug auf die Determinanten einer Ovogonienteilung analog gehalten werden; und doch ist diese ihre Deutung durchaus nicht so selbstverständlich, da sie eigentlich gar nichts erklärt. Denn eine Vermehrung der Zygoten durch sie bewirkt, wäre ja ganz irrelevant gegenüber der von den Vermehrungsteilungen und würde beim Ei ganz wegfallen.

Unser Schema würde also auch die Tatsache deuten, dass überall in der Natur zwei Reifeteilungen auftreten. Beide Reifeteilungen sind nach unserer Auffassung wesensgleich, d. h. beide reduzieren Chromosomenanteile der Vorfahren. Die Sonderstellung, die die Reifeteilungen unter den übrigen Zellteilungen einnehmen, würde somit nicht nur auf die inäquale Zellteilung bei der Richtungskörperbildung und ähnliche Abweichungen von der Norm bedingt sein, sondern der fundamentale Unterschied würde darin bestehen, dass eine Zellteilung ohne eine Chromosomenteilung stattfindet. Während bei einer gewöhnlichen Zellteilung die Verdoppelung und Teilung der Chromosomen als das Wesentliche betrachtet werden muss, sehen wir bei den Reifeteilungen nur eine Verteilung der Chromosomen. Wir verschärfen somit den Gegensatz zwischen gewöhnlicher Zellteilung und Reifungs-Teilung, die wir als prinzipiell verschieden auffassen müssen.

Unser Schema ist nicht auf *Ascaris canis* beschränkt, da die Befunde bei *Cyclops* vollständig damit in Einklang zu bringen sind. Ferner passen nach der oben ausgeführten Modifikation sämtliche „typischen“ Fälle von Montgommery und Grégoire hinein, wenn wirklich eine Symmixis stattfindet. Auch die beiden Beobachtungen unzweifelhafter „Postreduktion“ (wir gebrauchen diesen Begriff zu unserer Verständigung, obwohl wir nach unserer

Auffassung seine Existenzberechtigung anzweifeln müssen) bei *Didinium* und *Zoogonus* die Montgommerys Schema sowohl als auch das von Grégoire umstürzen, lassen sich mit dem meinen vereinigen.

Denn beim *Didinium* hat Herr Dr. Prandtl beobachtet und die Liebenswürdigkeit gehabt, mir die Präparate zu zeigen, dass im befruchteten Tier vor der fertigen Spindel genau 32 chromatische Körner gezählt werden können, die sich dann zu den üblichen 16 Chromosomen vereinigen. Es wäre somit denkbar, dass auch hier ein Dualismus im Chromosom bestünde.

Beim *Zoogonus* sehen die univalenten Chromosomen vor den Reifeteilungen (Fig. 13 von Goldschmidt [05 b]) auffallend den Chromosomen ähnlich, die wir sonst in diesem Stadium zu sehen pflegen und die dann zweifelsohne bivalent sind. Es ist sehr auffällig, dass diese weit verbreitete Trennung der Chromosomenhälften nur eine Vorbereitung zur ersten Teilung sein soll, besonders da ja die Kernmembran noch erhalten ist. Wenn nun auch diese Spalthälften keine univalenten Chromosomen sind, so imponieren sie doch als selbständige Einheiten. Dieser „vorbereitende“ Längsspalt lässt sich auch hier ganz weit zurück verfolgen (Fig. 9, 10, 11 von Goldschmidt [05 b]).

Ich glaube nicht, dass dieser so allgemein wiederkehrende Befund der so frühzeitigen Längsspaltung nur als Vorbereitung der künftigen Teilung angesehen werden kann. Es ist nicht undenkbar, dass auch bei *Zoogonus* ein der Synapsis entsprechendes Stadium sich abspielt, nach dem durch eine Konjugation ein Austausch von Chromosomenhälften stattfindet, wie wir oben es für den viergeteilten Faden angenommen haben. Die beiden Hälften würden dann keine Produkte einer Längsspaltung eines Chromosoms sein, sondern würden verschiedenen Ursprungs sein, wodurch sie in der Tat eine Einheit vorstellen würden, womit die oben erwähnte Selbständigkeit gut harmonieren würde. Wir dürften also auch hier vielleicht einen Dualismus im Chromosom annehmen.

Nun könnte gegen die Annahme der Symmixis geltend gemacht werden, dass Boveri bei *Ascaris megalocephala* die Urgeschlechtszelle genau verfolgt habe, ohne irgend etwas der Konjunktion ähnliches beschrieben zu haben. Nun hat aber Boveri nicht die Urgeschlechtszelle bis zur Geschlechtsmutter-

zelle verfolgen können und ferner liegen die Verhältnisse bei *Ascaris megalocephala* sehr kompliziert durch den Umstand, dass in den Körperzellen etwa 50 kleine Chromosomen sich finden, während die Geschlechtsmutterzellen vier resp. zwei grosse aufweisen. Diese grossen „Geschlechtschromosomen“ können wir als einen Chromosomenverband auffassen, oder wir müssen die kleinen zahlreichen somatischen als Chromosomenteile ansprechen. Ich halte die erste Ansicht für richtiger, wobei ich mich einer Auffassung verschiedener Autoren und namentlich Brauers anschliesse, der in den „Mikrotetraden“ das Wesentliche, ihre Verbände zu den grossen Chromosomen dagegen als nebensächlich ansah. (Letzteres wird wohl nach unseren heutigen Ideen nicht mehr ganz richtig sein, denn je grösser die Verbände sind, desto kleiner wird die Variationsmöglichkeit sein und desto konstanter die Art.)

Die Auffassung, dass die somatischen Chromosomen die Einheit repräsentieren, kann durch verschiedene morphologische Befunde gestützt werden. So hat Sala (95) durch Kältewirkung eine Reifungsspindel erhalten, die eine Unzahl kleiner Chromosomen aufweist. Wasiliewski (93, Fig. 13—15) beschreibt den Zerfall des „Chromatinfadens in kubische Elemente, zu deren jedem eine Spindelfaser sich begibt. Die Zahl derselben ist nicht genau bestimmbar gewesen, da in den betreffenden Stadien die Äquatorialplatte nur von der Seite zur Beobachtung gelangt. Doch schien sie 8—10 zu betragen.“

Ebenso habe ich an einem Keimbläschen einer unbefruchteten *Ascaris megalocephala* 24—25 bivalente Chromosomen gezählt. Es war ein Stadium, das meiner Fig. 36 entspricht; auch die Chromosomen waren in der Form ähnlich wie bei *Ascaris canis*, nur etwas kleiner. Doch konnte man deutlich zwei chromatische Elemente nebeneinander unterscheiden, von denen jedes durch eine Linienbrücke in der Mitte der Quere nach in zwei Chromatiden geteilt wurde. Das Ei zeigte schon eine Schale, doch entwickelte es sich parthenogenetisch nicht weiter. Dieser Fall wäre einwandfrei, wenn er bestimmt von *Ascaris megalocephala* stammte; ich bekam aber nur ein kleines Stück Eiröhre, so dass immer eine Täuschung möglich sein kann, dass es sich trotz gegenteiliger Versicherung um *Ascaris lumbricoides* gehandelt hat. — Ferner zeigt uns die Fig. 115 der äusserst exakten Zeichnungen

Brauers (93) eine pathologisch veränderte Spermatocyte von *Ascaris megalcephala bivalens*. Jede der beiden Gruppen hat die Wertigkeit eines bivalenten grossen Chromosoms. Wir zählen nun in jedem der vier Stäbchen 11—13 hintereinander gereihete Körner. Die Zahl haben wir, da die Tetrade bivalent ist, mit zwei zu multiplizieren, was 24 ergibt, wenn wir die Durchschnittszahl nehmen. 24 in jeder der zwei Gruppen gibt 48 als Normalzahl, wenn wir die Körner als Einheiten gleich den somatischen Chromosomen auffassen. Diese Erörterungen machen natürlich nicht den Anspruch etwas zu beweisen, sie sollen nur eventuell die Möglichkeit zeigen, die Vermutung zu begründen, dass *Ascaris univalens* und *bivalens* gleich viele Chromosomen besitzen. Dies könnte, glaube ich, an einem der oben zitierten Fig. 115 von Brauer analogen Bild von *Ascaris univalens* gezeigt werden, wenn in dem Strang statt ca 12 konstant ungefähr 24 Körner hintereinander gezählt werden könnten. Wir kommen also zum Schluss, dass *Ascaris megalcephala* einen sekundär komplizierten Reduktionsmodus aufweist, der nicht ohne weiteres gegen unser Schema ausgespielt werden darf. Denn die Chromosomen in der Keimbahn müssen wir als plurivalente Verbände ansehen. Es ist daher auch die Geptlogenheit, *Ascaris megalcephala* immer als Paradigma der Reifeteilungen zu benutzen und die Diminution gar nicht oder nur beiläufig als Nebensache zu erwähnen, nicht ohne weiteres zulässig. Freilich ein schöneres Demonstrationsobjekt gibt es kaum, aber bei einem Schema sollte es vermieden werden.

Wie nun aus den vielen kleinen Chromosomen ein Chromosomenverband entstanden ist, ist eine Frage für sich. Ich will kurz für diejenigen, die mein Schema und die Annahme der Symmixis nicht akzeptieren, eine zweite Deutungsmöglichkeit der Duplicität im Chromosom von *Ascaris canis* geben, die auf obige Frage Bezug hat. Bei der Frage nach dem Ursprung des Spaltes, der diese Duplicität bewirkt, müssen wir zwei Möglichkeiten erwägen, ob er nämlich als Vorbereitung zu einer später zu erwartenden Teilung oder als Zeichen einer unvollkommenen Vereinigung zu deuten sei. Die erste Möglichkeit müssen wir ablehnen, da auf keiner der folgenden Teilungen eine Trennung der Chromosomen längs des betreffenden Spaltes erfolgt, also von einem „vorbereitenden Trennungsspalt“ nicht gesprochen werden kann. Es

erscheint uns also die Annahme einer unvollständigen Vereinigung wahrscheinlicher. Daraus folgt unmittelbar, dass ursprünglich die doppelte Chromosomenanzahl, also 44 vorgelegen haben muss. Nun hat es sich gezeigt, dass nah verwandte Arten oft die gleiche oder eine ähnliche Chromosomenzahl aufweisen. Es existieren Chromosomenzahltabellen, und ich brauche daher nicht näher darauf einzugehen. Bei Ascarisarten findet man die Zahl 48 bei *Ascaris lumbricoides* und bei *Ascaris clavata*, sowie annähernd in den somatischen Zellen von *Ascaris megalcephala*. Nach der obigen Deduktion würden bei *Ascaris canis* ursprünglich 44 vorhanden sein. Es würde somit eventuell jener Querspalt ein Rudiment einer Verbindung ganzer Chromosomen sein. Wir können uns vorstellen, dass es eine erste Etappe einer Chromosomenverschmelzung sei, deren zweite *Spiroptera* mit zwölf Chromosomen darstellt und deren dritte *Ascaris megalcephala bivalens* sei. In *Ascaris megalcephala univalens* würde dieser Vereinigungsprozess seinen Abschluss finden. Ich muss gestehen, dass ich meine erste Deutung der Duplicität der Chromosomen viel plausibler finde als diese phylogenetische Spekulation.

Bei der Besprechung des Centrosoms können wir uns kurz fassen, denn wir haben nur Brauers Befunde bestätigt. Viele andere Autoren geben auch an, dass das Centrosom im Kern gebildet sei; ich verweise auf Wilsons Lehrbuch (02), in dem dies alles zusammengetragen ist. Ich möchte nur darauf aufmerksam machen, dass in all den Fällen, wo das Centrosom im Plasma entsteht, es trotzdem eventuell aus dem Kern ursprünglich stammen kann. Wir sehen fast überall, dass in der Wachstumszone Chromidien den Kern verlassen. Aus diesem bildet sich oft ein sichelförmiger Körper, der sich an den Kern lagert und in dessen Innern nachher die Centrosomen zuerst auftreten (z. B. Schreiner [05] bei *Myxine*). Dies würde genau dem Verhalten beim *Aktinosphaerium* entsprechen (R. Hertwig [98]), wo aus einem chromatischen, aus dem Kern stammenden Teil, das Centrosoma entsteht.

Was die weiteren Schicksale des Centrosoms betrifft, so glaube ich wahrscheinlich gemacht zu haben, dass es mit dem Spermatozoon ins Ei gelangt, wie auch sonst. Wenn es nun auch von der letzten Reifeteilung bis zur ersten Furchungsspindel persistieren soll, so will ich damit natürlich nicht gesagt haben,

dass es nicht de novo auch entstehen könnte, wie es neuere Experimentaluntersuchungen wahrscheinlich machen.

Zusammenfassung.

1. Es findet eine Konjugation der Chromosomen statt.
2. Die beiden Reifeteilungen sind Längsteilungen, folglich muss die eine von ihnen eine echte Reduktionsteilung sein.
3. Die Chromosomen zeigen eine „Duplicität“.
4. In der Urgeschlechtszelle scheint wiederum eine Reduktion der Zahl einzutreten durch „Konjunktion“ der Chromosomen.
5. Eine Symmixis ist demnach wahrscheinlich.
6. Auf Grund weitgehender Gonomerie innerhalb des Chromosoms kann man beide Reifeteilungen als Reduktionsteilungen auffassen.
7. Das Centrosoma entsteht im Kern.
8. Wahrscheinlich bleibt das Centrosoma der Spermatide erhalten und gelangt mit dem Spermatozoon in dessen Kern ins Ei.
9. Der Glanzkörper entsteht aus den Dotterkugeln.
10. Derselbe geht allmählich im Ei zu Grunde, ohne bei der Befruchtung unmittelbar beteiligt zu sein.
11. Es konnte morphologisch bestätigt werden, dass als Energiequelle Glykogen verbraucht wurde.

Zitierte Literatur.

- Ballowitz, E. (98): Zur Kenntnis der Zellsphäre. Arch. f. Anat. Entw., Anat. Abt. Bd. 43.
- Barfurth, D. (85): Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 25.
- Beneden, E. d. van (83): Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig, Paris.
- Derselbe und Ch. Julin (84): La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalo-céphale. — Bulletin de l'Académie roy. de Belgique. Jahrgang 53. 3. Serie, Tom 7. Bruxelles.
- Bonnevie, K. (01): Über Chromatinreduktion bei Nematoden. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 36.
- Dieselbe (05): Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enterixenos östergreni*. Anat. Anzeiger. Bd. 26.

- Boveri, Th. (87—00): Zellenstudien I—IV. Jena.
- Derselbe (99): Die Entwicklung von *Ascaris meg.* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer. Jena.
- Derselbe (04): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
- Brauer, A. (93): Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.
- Busch, P. W. C. M. (05): Over de Localisatie van het Glycogen bij enkele Darmparasieten. Inaug. Dissert. Utrecht.
- Carnoy, J. B. (86): Les Globules polaires de l'*Ascaris clavata*. La Cellule. Bd. 3, Heft 2.
- Downing, E. R. (05): The Spermatogenesis of *Hydra*. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatom. und Ontog. Bd. 21.
- Eisen, G. (01): The Spermatogenesis of *Batrachoseps*. Journal of Morphology. Bd. 17.
- Fürst, E. (98): Über Centrosomen bei *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52.
- Goldschmidt, R. (05, a): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 21.
- Derselbe (05, b): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 21.
- Grégoire, V. (05): Les résultats acquis sur les Cinèses de maturation dans les deux règnes (Premier mémoire). La Cellule, Tom. 22, 2^d fasc.
- Häcker, V. (02): Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Jena, Zeitsch. Natur. Bd. 37.
- Derselbe (04): Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschrift f. Weismann. Zool. Jahrb. Supl. Bd. 7.
- Hertwig, O. (90): Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.
- Derselbe (06): Allgemeine Biologie.
- Hertwig, R. (95): Über Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Ges. Morph. u. Physiol. München. Bd. XI.
- Derselbe (98): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. Verlag der k. Akademie d. Wiss. München.
- Derselbe (04): Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschr. f. Haeckel. Jen. Denkschrift. Bd. XI.
- Korschelt, E. (95): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
- Korschelt und Heider (03): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 2. Lief.
- Kostanecki, K. und Siedlecki, M. (97): Über das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
- Kultschitzky, N. (88): Über die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris marginata*. Anh. f. mikr. Anat. Bd. 32.

- Labbé, A. (04): Sur la formation des tétrades et les divisions maturatives dans le testicule du Homard. C. R. Ac. Sc. de Paris vol. 138.
- Léger, L. (04): La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
- Lerat, P. (02): La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz. Bd. 21.
- Lukjanow, S. M. (89): Einige Bemerkungen über sexuelle Elemente beim Spulwurm des Hundes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.
- Maas, O. (99): Über Reifung und Befruchtung bei Spongien. Anat. Anz. Bd. 16.
- Marcus, H. (05): Über Samen- und Eibildung bei *Ascaris mystax* (Vorläufige Mitteilung). Sitzber. d. Ges. f. Morphol. u. Phys. in München.
- Derselbe (05): Reduktion und Gonomerie der Chromosomen. Vhdl. Deutscher Naturf. u. Aerzte in Meran.
- Mc Clunc, C. E. (00): The spermatocyte divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas. (Kansas Univ. Quart, Bd. 9).
- Meyer, O. (95): Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jen. Zeitschr. Bd. 29.
- Montgomery, Th. H. (01): A Study of the chromosomes of the germcells of Metazoa. Transact. Amer. Philos. Soc. Bd. 20.
- Derselbe (05): The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa* with general considerations upon chromosomereduction and the heterochromosomes. Proc. of the Acad. of Sciences. Philadelphia.
- Prandtl, H. (05): Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. Biolog. Centralbl. Bd. 25.
- Rückert, J. (93): Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte. Bd. IV.
- Derselbe (94): Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebnisse Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. III.
- Sabaschnikoff, M. (97): Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Oogenese von *Ascaris megaloccephala*. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
- Sala, L. (95): Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44.
- Scheben, L. (05): Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megaloccephala*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.
- Schneider, K. C. (02): Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
- Schreiner, A. und K. E. (05): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. Archives de Biologie. Bd. 21.
- Sutton, W. S. (02): On the morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Bd. 4.
- Derselbe (03): The Chromosomes in heredity, *ibid.* Bd. 4.
- Tretjakoff, D. (05): Die Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65.
- Derselbe (05): Die Bildung von Richtungskörperchen in den Eiern von *Ascaris megaloccephala*, *ibid.* Bd. 65.

- Wasiliewski (93): Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.
- Weinland, E. (02): Über Kohlenhydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei *Ascaris*, einem tierischen Gährungsprozess. Zeitschr. f. Biol. Bd. 47.
- Wilcox, E. V. (01): Longitudinal and Transverse Divisions of Chromosomes. Anat. Anz. Bd. 19.
- Wilson, E. B. (00): The Cell in Development and Inheritance. New-York.
- v. Winiwarter (01): Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Archives de Biologie. Bd. 17.
- Zacharias, O. (87): Neue Untersuchungen über Kopulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalocephala*. Anh. f. mikr. Anat. Bd. 30.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX u. XXX.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeisschen Zeichenapparat gezeichnet. Die Farbe entspricht nicht den Präparaten, wohl aber die Intensität nach Möglichkeit. Das Plasma wurde meist nicht ausgeführt. Tubuslänge ausser Fig. 38 immer 160 und das Papier auf der Tischplatte ausser Fig. 38.

Oculare und Objektive von Zeiss.

Tafel XXIX.

Spermatogenese.

- Fig. 1—6. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, homog. Immers.
- Fig. 1. Spermatogonie vor Auflösung des Kernes zur Teilung. 22 Chromosome ausser dem Nucleolus. Eisen-Hämat.
- Fig. 2. Synapsis. Delafield-Hämat.
- Fig. 3. Lösung der Synapsis beginnt. Fig. 3 b Trophochromatin aus dem Kern tretend. Fig. 3 c Plastinnucleolus.
- Fig. 4. Delafield-Hämat. Spermatocyte. Vom Plasma nur ein Ring gezeichnet, Nucleolus chromatisch. Gespaltene Fäden bilden ein Maschenwerk.
- Fig. 5. Eisen-Hämat. Plasma teilweise als Rahmen gezeichnet. Konjugation der gespaltenen Chromosomen, die noch durch achromatische Fäden mit dem Chromatin-Nucleolus verbunden sind. In Fig. 5 b sind sie schon von demselben getrennt.
- Fig. 6. Eisen-Hämat. Kern vor den Reifeteilungen. 11 bivalente Chromosomen.
- Fig. 7. Delafield. Oc. 4, Obj. $\frac{1}{12}$, homog. Immers. 2 Centrosomen im Kern mit auf sie orientierten Lininfäden.
- Fig. 8. Eisen-Hämat. Vorfärbung Anilinblau. Oc. 2, Obj. $\frac{1}{12}$, homog. Immers. Centrosom mit Centriole innerhalb des Kernes.

- Fig. 9. Delafield. Oc. 2, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Durchtritt des Centrosoms durch die Kernmembran. Strahlung im Plasma.
- Fig. 10—16. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers.
- Fig. 10. Delafield-Hämatox. Centrosoma in einer Kernnische.
- Fig. 11—19. Eisen-Hämatox.
- Fig. 11. Eben vor Auflösung des Kernes. Das untere Centrosom sieht durch den Schnitt kleiner aus. Die „Tetraden“ sehen immer 4 teilig aus, bestehen aus 4 Stäbchen oder 4 Kugeln, müssen also 8 teilig sein. Der radiär angeordnete Dotter nur angedeutet.
- Fig. 12. Bei fester Einstellung gezeichnet, so dass nur wenige Chromosomen abgebildet. Frühe Anaphase. 4 teilig. Häufig sind die auseinanderweichenden 4 teiligen Tochterchromosomen von einer hellen Vacuole umgeben.
- Fig. 13. Späte Anaphase. 11 4 teilige Chromosomen.
- Fig. 14. Späte Anaphase. Der untere Teil tief angeschnitten, zeigt sehr deutlich 4 teilige Chromosome. In der oberen Hälfte wandern die Chromosomen an die Pole. Die Chromosomen wie in
- Fig. 15 durch achromatische Substanz verknüpft. Deutliche Längsspaltung Zwischenstadium zwischen den Reifeteilungen.
- Fig. 16. Zweite Reifeteilung. Anaphase. Tochterchromosome 2 teilig.
- Fig. 17. Späte Anaphase. Chromosomen im Kreis um das Centrosoma. Äussere Zone mit radiär gestelltem Dotter. Die innere Zone mit unregelmässigem Protoplasma, das durch feine Fäden mit der äusseren in Verbindung steht.
- Fig. 18. Das Chromatin zusammengeballt. In der inneren Zone Körner. Ausserhalb der Zelle eine gallertartige Masse ausgeschwitzt, aus der die Zwischenkörperchen entstehen.
- Fig. 19. Die Zwischenkörperchen entstehen.
- Fig. 20. Der Dotter wird kugelig und umgibt noch die Spermatide in ihrer ganzen Peripherie.
- Fig. 21—23. Von Herrn C. Krapf plastisch gezeichnet. Methylgrün-Säurefuchsin.
- Fig. 21. Die Dotterkugeln sammeln sich an einem Pole, den sie also wie eine Halbkugel umgeben, während der andere Pol frei bleibt. In diesem sieht man eine helle Kugel mit dunklerem Zentrum. Der Kern scheint blaugrau durch den roten Dotter durch.
- Fig. 22. Die Konzentration der Dotterkugeln ist weiter fortgeschritten. Ansicht von oben. Bei höherer Einstellung hellere Töne. Kern schimmert durch.
- Fig. 23—27. Spermatozoon im Ei.
- Fig. 23. Die Dotterpartikel werden kleiner und bilden einen hohlen Kegel, „den Glanzkörper“. Kern zeigt Vacuole im innern und ist von einem hellen Hof umgeben. Dann folgt die Körnchenzone. Unten eine sichelförmige körnerfreie Zone.
- Fig. 24. Glanzkörper homogen. Methylgrün-Säurefuchsin.
- Fig. 25. Spermatozoon mit „Spitzenstück“ und amöboid zackiger Basis. Eisen-Hämat.

- Fig. 26. Im Glanzkörper helle Kugel mit dunklerem Zentrum. Chromatin dyadenartig. Methylgrün-Säurefuchsin.
- Fig. 27. Chromatin um centrosomaähnliches Gebilde gelagert, in b) nur der Kern.
- Fig. 28. Centrosoma der ersten Reifeteilung, unregelmässig, wohl durch Schrumpfung; sehr schön die Fäden zeigend, die radiär verlaufend im Dotter sich verlieren. Comp.-Oc. 18, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Eisen-Hämat.

Tafel XXX.

Ovogenese und Furchungsstadien.

- Fig. 29. Ovogonie mit 22 Chromosomen und Nucleolus. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, homog. Immers. Delafield.
- Fig. 30. Ausschnitt einer Ovogonie. Chromosomen zeigen ausser dem Längsspalt einen undeutlichen Querspalt. Comp.-Oc. 18, Obj. 2 mm, Apochr. hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 31. Spiremstadium. Faden gespalten. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers., Delafield.
- Fig. 32. Synapsis. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers.
- Fig. 33. Ovocyte. Fadengewirr nach Synapsis. Grosser Chromatin-Nucleolus. Oc. 1, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Eisen-Hämat.
- Fig. 34. Kern einer älteren Ovocyte. Chromosomen-Konjugation. Jedes Chromosom zeigt deutlichen Querspalt, weniger deutlichen Längsspalt. Grosser Chromatin-Nucleolus mit chromatischem Rand. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 35. Kern zackig, unscharf abgegrenzt gegen das Cytoplasma, die bivalenten Chromosomen sind sehr klein geworden und lassen nur eine Zweifelt erkennen, auch bei stärkerer Vergrösserung. Oc. 1, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 36. Ovocyte von Rhachis losgelöst. Kern rund, scharf abgegrenzt. Im Plasma zahlreiche Chromidien, b) das eine Chromosomenpaar stärker vergrössert. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield. Fig. 36 b Comp.-Oc. 18, Obj. 12, hom. Immers.
- Fig. 37. Kern von dem Stadium von Fig. 36. 11 Chromosomengruppen. Im Nucleolus helle Vacuole mit Körnchen. Um den chromatischen Ring eine hellere, aber scharf konturierte Zone. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 38. Der weibliche Kern strahlig auseinander gewichen. In jedem achromatischen Bündel zwei 4teilige Chromosomen. Das Spermatozoon aufgelöst. Der Kern kompakt; der Glanzkörper wieder seine Segmente zeigend. Ringsherum kleine chromatische Teile. Tubus nicht ausgezogen. Papier auf Objekttischhöhe. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$ hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 39. Dasselbe Stadium bei Seitenansicht. Der Glanzkörper abgehoben und zum Teil bröckelig zerfallend. Eine Vacuole mit zwei chromatischen Pünktchen? Comp.-Oc. 1, Obj. $\frac{1}{12}$. Delafield.

- Fig. 40. Erste Reifeteilung. Frühe Anaphase. Die Tochterchromosomen bestehen aus zwei weit entfernten aber durch Linien verbundenen Kugeln, die wiederum z. T. eine Querteilung erkennen lassen. An jeder Kugel eine dicke Spindelfaser. Comp.-Oc. 18, Obj. 2 mm, apochr. Immers. Delafield.
- Fig. 41. Stadium zwischen den Reifeteilungen. Rechts erster Richtungskörper. Die 11 Chromosomen zeigen deutliche Vierteilung. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 42. Zweite Reifeteilung. Frühe Anaphase. Deutliche Längsteilung. Die Tochterchromosomen zeigen eine Querteilung. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 43. Spermatoozonumwandlung im Ei. Der Glanzkörper krümelig, zum Teil kompakt und vacuolisiert, im Innern differenzieren sich die Chromosomen. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 44. Chromosomen des Spermakernes im Zentrum des Eies. Die elf Chromosomen zeigen einen deutlichen Spalt. (An der Peripherie dieses Eies Vorbereitung zur ersten Reifebildung, was nicht mitgezeichnet.) Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.
- Fig. 45. Der Spermakern von körnigem Protoplasma umgeben, daneben der Glanzkörper. Oc. 2, Obj. $\frac{1}{12}$ hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 46. Die beiden Vorkerne des Eies sind gebildet. Neben dem weiblichen sieht man den Richtungskörper; neben dem männlichen eine chromatische Masse, die vom Glanzkörper stammt, sowie eine unregelmässige protoplasmatische Substanz von der Form des Spermatozoons, die offenbar die Hülle des männlichen Vorkernes gebildet hat. Oc. 2, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 47. Die Vorkerne haben sich genähert; man sieht daneben einen chromatischen Teil, den Rest des Glanzkörpers.
- Fig. 48. Die beiden Vorkerne haben nur einen chromatischen Nucleolus. Die achromatische Substanz ist in dem einen ganz unregelmässig, in dem anderen (dem männlichen?) regelmässig radiär auf ein Centrosoma mit Centriol angeordnet. b) zeigt einen solchen Vorkern mit stärkerer Strahlung. Oc. 2, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Eisen-Hämat.
- Fig. 49 a und b. Zwei erste Furchungsspindeln, die Normalzahl 22 zeigend, in a erkennt man ausser dem gewohnten Längsspalt noch einen schwach angedeuteten Querspalt. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 50. Diminution. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 51. Erste Blastomere; Urgeschlechtszelle. Unten Diminutionskörper. Die Chromosomen in b), stärker vergrössert, weisen eine Vereinigung je zweier Chromosomen mit den Enden auf, so dass die reduzierte Zahl bivalenter 4 teiliger Chromosomen entsteht. a) Oc. 1; b) Comp.-Oc. 18, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield-Hämat.
- Fig. 52. Urgeschlechtszelle des Vierzellen-Stadiums. Kern aufgelöst, neun 4 teilige Chromosomen zählbar. Comp.-Oc. 8, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Delafield.

- Fig. 53. Urgeschlechtszelle rechts unten, wiederum neun Stäbchen ausser einer nicht analysierbaren Chromatinmasse. a) Comp.-Oc. 4, 2 mm apochr. Immers. b) Comp.-Oc. 18, Obj. $\frac{1}{12}$, hom. Immers. Eisen-Hämat.
- Fig. 54. Kernrekonstruktion. Das achromatische Gerüst ist gebildet, die Chromosomen liegen noch ausserhalb.
- Fig. 55—58. Jodbehandlung. Glykogenreaktion nimmt an Intensität ab mit fortschreitender Entwicklung.
- Fig. 55 a. Ovocyte an Rhachis befestigt. Oc. 1, Obj. DD.
- Fig. 55 b. Stärker vergrössert, Oc. 1, $\frac{1}{12}$ hom. Immers., von Herrn G. Keller gezeichnet.
- Fig. 56. Ovocyte unmittelbar vor der Befruchtung und den Reifeteilungen. Oc. 2, Obj. DD.
- Fig. 57. Zweizellenstadium. Oc. 2, Obj. DD.
-