

590.5

A 71

ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle
Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. Waldeyer**
in Berlin

Siebenundachtzigster Band

II. Abteilung

Mit 8 Tafeln und 22 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1916



Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft. Ausgegeben am 12. Mai 1915.

Seite

Experimentelle und histologische Studien an Turbellarien. III. Mitteilung. Von Dr. Paul Lang, Assistent des Biologischen Laboratoriums der Universität Bonn. Hierzu 9 Textfiguren . . .	1
Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von <i>Filaria papillosa</i> . Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel I—IV	12

Zweites Heft. Ausgegeben am 12. Juli 1915.

Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (<i>Mytilus edulis</i> L.). Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel V	47
---	----

Viertes Heft. Ausgegeben am 20. Januar 1916.

Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. Von Paula Hertwig. (Aus dem Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.) Hierzu Tafel VI—VIII und 13 Textfiguren	63
Literarische Rundschau: Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Von Dr. Julius Schaxel, Jena	123

16333

Experimentelle und histologische Studien an Turbellarien.

III. Mitteilung.

Von

Dr. Paul Lang

Assistent des Biologischen Laboratoriums der Universität Bonn.

Hierzu 9 Textfiguren.

1. Fortgesetzte Untersuchung über den heteromorphen Kopf der *Planaria polychroa* Schm.

a) Ein „heteromorpher“ Kopf II. Ordnung.

Eine wesentliche Frage, die für die Ergründung der Bedeutung des „heteromorphen“ Kopfes in Betracht kommt, ist diese: Verhält sich der „heteromorphe“ Kopf der Planarien genau so wie der normale Kopf, ist er diesem in jeder Beziehung gleichwertig? Wie steht es insbesondere mit der Regeneration des „heteromorphen“ Kopfes? Wird er, wenn man ihn von dem alten Kopf abtrennt, einen Schwanz regenerieren, oder verhält er sich wie der normale Kopf und erzeugt wieder einen „heteromorphen“ Kopf?

Das nicht leichte Experiment wurde im August und September 1913 zu Wissen (Sieg) ausgeführt. Die Planarien (*Planaria polychroa* Schm.) stammten aus dem Botanischen Garten zu Bonn.

Es folgen die aufgenommenen Protokolle im Auszug.

19. August: 70 *Planaria polychroa* geköpft (Textfig. 1).

27. August: Einige Köpfe haben feine „heteromorphe“ Augen: wir nennen sie kurz „heteromorphe Köpfe“.

29. August: 7 heteromorphe Köpfe I. Ordnung werden in der Mitte zwischen den normalen und den heteromorphen Augen quer halbiert (Textfig. 2); dadurch entsteht je ein „normaler“ und ein „heteromorpher Kopf I. Ordnung“.

30. August: Die heteromorphen Köpfe I. Ordnung bewegen sich in Richtung des Pfeiles (Fig. 3), also in umgekehrter Richtung wie der normale Kopf. Weitere „heteromorphe Köpfe“ werden quer halbiert.

31. August: Die heteromorphen Augen einiger heteromorpher Köpfe I. Ordnung sind grösser geworden; an der Schnittfläche, mit der dieser Kopf an den normalen Kopf anstiess, hat sich ein Regenerationskegel entwickelt, wie er gewöhnlich bei Regenerationen an Planarien auftritt.

Weitere heteromorphe Köpfe quer halbiert. Darunter ist ein Kopf, an dem überhaupt noch keine heteromorphen Augen zu sehen sind, der also nur die zwei normalen Augen besitzt.

2. September: Alle heteromorphen Köpfe I. Ordnung bewegen sich in der Richtung des Pfeiles (Fig. 3). Auch der heteromorphe Kopf I. Ordnung, bei dem noch keine heteromorphen Augen entwickelt waren, der also überhaupt noch augenlos ist, bewegt sich schon in dieser Richtung. Die Köpfe haben alle an der Schnittfläche einen Regenerationskegel entwickelt.

3. September: Die heteromorphen Augen sind grösser geworden und haben einen deutlichen hellen Hof entwickelt.

5. September: Die Bewegungsrichtung der heteromorphen Köpfe I. Ordnung wird unbestimmter, wie es sonst bei den gewöhnlichen heteromorphen Doppelköpfen der Fall ist. Die zum zweiten Male abgeschnittenen normalen Köpfe verhalten sich in derselben Weise wie nach der ersten Operation.

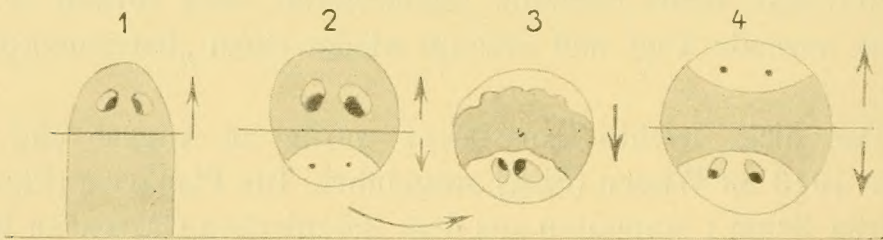


Fig. 1—4.

6. September: Einer der grösseren heteromorphen Köpfe I. Ordnung hat in dem hinteren Regenerat zwei Augen entwickelt; wir wollen sie „heteromorphe Augen II. Ordnung“ nennen (Fig. 4). Der Regenerationskegel vom 31. August hat sich zu einem Kopf entwickelt, den wir „heteromorpher Kopf II. Ordnung“ nennen (Fig. 4 oben). Unter dem Mikroskop kann man beobachten, dass der Kopf sich nach beiden Richtungen hin bewegt, wie die Pfeile andeuten.

Der heteromorphe Kopf I. Ordnung verhält sich demnach in bezug auf die Regeneration in gleicher Weise wie der normale

Kopf. Wiederholen wir kurz den Tatbestand an Hand der Figuren 1—4. Wird der Kopf einer Planarie dicht hinter den Augen abgeschnitten, so bewegt sich der abgeschnittene Kopf in der alten Richtung nach vorn (Fig. 1). Es bildet sich hinten an der Schnittfläche ein Regenerationskegel, der nach und nach grösser wird und sich zu einem Kopf, dem heteromorphen Kopf I. Ordnung, entwickelt. In diesem Kopf treten zwei Augen (bezw. noch zwei Nebenaugen), ein Gehirn (siehe unten) und Darmverästelungen auf (Fig. 2). Wird dieser heteromorphe Kopf I. Ordnung grösser, so macht sich neben der alten Bewegung des normalen Kopfes nach vorn (oberer Pfeil) noch eine Eigenbewegung des heteromorphen Kopfes I. Ordnung nach hinten (unterer Pfeil) geltend. Je mehr der heteromorphe Kopf I. Ordnung wächst, um so bedeutsamer macht sich diese Eigenbewegung als Komponente der Gesamtbewegung des Doppelkopfes geltend. Während zunächst der abgeschnittene Kopf sehr schnell aus dem Gesichtsfelde des Mikroskopes verschwindet, wird es dem Doppelkopfe um so schwerer, sich vorwärts zu bewegen, je mehr der heteromorphe Kopf I. Ordnung wächst, bis sich schliesslich beide Komponenten die Wage halten.

Schneidet man dann die beiden Köpfe durch einen Querschnitt auseinander, so regeneriert der normale Kopf in derselben Weise wie nach der ersten Operation, d. h. es bildet sich nach hinten ein heteromorpher Kopf I. Ordnung.

Die andere Hälfte des Doppelkopfes, der heteromorphe Kopf I. Ordnung, bewegt sich sofort, nachdem er abgeschnitten worden ist, in umgekehrter Richtung (Fig. 3) wie der normale Kopf. Diese Tatsache ist eigentlich der erste zwingende Beweis dafür, dass der heteromorphe Kopf I. Ordnung wirklich die umgekehrte Orientierung hat wie der normale Kopf. Bisher stützte sich diese Annahme wesentlich auf die Lage der heteromorphen Augen, die derjenigen der normalen Augen entgegengesetzt ist.

Durch diese Tatsache wird aber auch zugleich die Theorie gestützt, die ich in der I. Mitteilung über den heteromorphen Kopf (Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 82, S. 257, 1913) angegeben habe. Dass der heteromorphe Kopf I. Ordnung die umgekehrte Richtung wie der normale Kopf einhält, erklärt sich lediglich dadurch, dass für die Entwicklung dieses Kopfes kein anderer Platz als von der Schnittwunde nach hinten zu überhaupt übrig ist. Der so-

genannte heteromorphe Doppelkopf ist nichts anderes als eine Planarie mit einem Doppelkopf, wie sie zum Beispiel entsteht, wenn man den Kopf eines Tieres in der Sagittalrichtung von vorn spaltet, oder wenn man an einer Seite des Kopfes einen schrägen Schnitt nach hinten führt. Beim „heteromorphen Doppelkopf“ fehlt eben der ganze übrige Körper der Planarie ausser dem Kopf. Der sogenannte heteromorphe Kopf würde nicht nach hinten, sondern wie bei einer doppelköpfigen Planarie nach vorn wachsen, wenn nach vorn Platz wäre. Im übrigen verweise ich auf die oben genannte Arbeit.

Der verletzte heteromorphe Kopf I. Ordnung bekommt allmählich einen Regenerationskegel an der Schnittfläche, also an der jetzigen hinteren, früheren vorderen Seite. In diesem Regenerationskegel entwickeln sich nach einiger Zeit zwei Augen (Fig. 4), und zwar bekommen sie eine Orientierung, die derjenigen des heteromorphen Kopfes I. Ordnung gerade entgegengesetzt ist. Der Regenerationskegel bildet sich zu einem 3. Kopfe aus, dem heteromorphen Kopf II. Ordnung. Der normale Kopf der Planarie hat demnach einen heteromorphen Kopf, den heteromorphen Kopf I. Ordnung, entwickelt, dieser heteromorphe Kopf wiederum seinerseits einen heteromorphen Kopf, den heteromorphen Kopf II. Ordnung.

Begreiflicherweise wird bei all diesen Entwicklungsprozessen die ganze lebendige Masse immer kleiner, weil sie ja keine Nahrung aufnehmen kann. Es ist nicht zu bezweifeln, dass der Prozess der Entwicklung von immer mehr heteromorphen Köpfen unbegrenzt weiter gehen würde, wenn nicht die Kleinheit der zur Verfügung stehenden lebendigen Substanz die Operation unmöglich machte.

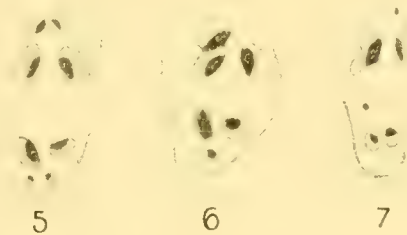
b) Die Nebenaugen des heteromorphen Kopfes I. Ordnung.

In einer früheren Arbeit habe ich festgestellt, dass die sogenannten Nebenaugen der *Planaria polychroa* Schm. keine abnormen Gebilde sind, wie die meisten Forscher annahmen, sondern dass diese Art von Augen normal bei etwa der Hälfte der Tiere vorkommen. Es wurde besonders festgestellt, dass die Nebenaugen nicht infolge von Verletzungen der zwei Hauptaugen durch Abspaltung oder Versprengung entstehen. Auch bei der Regeneration eines Kopfes entstehen in etwa 50 Prozent neben den zwei

Hauptaugen noch zwei Nebenaugen vollkommen unabhängig von den Hauptaugen. Diese von mir vertretene Ansicht, dass die Nebenaugen der Planarien keine zufälligen und abnormen Gebilde sind, wurde auch dadurch gestützt, dass diese Art von Augen auch im heteromorphen Kopf vorkommen.

Das Auftreten von Nebenaugen im heteromorphen Kopf I. Ordnung habe ich nun noch weiter untersucht. Folgende Notizen seien mitgeteilt:

Am 18. September 1913 wurde eine Planarie mit zwei Haupt- und zwei Nebenaugen geköpft. Der Kopf regenerierte nach hinten in gewohnter Weise einen heteromorphen Kopf I. Ordnung mit zwei Hauptaugen. Am 5. November 1913 waren ausserdem noch zwei Nebenaugen in diesem heteromorphen Kopf aufgetreten, so dass ein vollkommen symmetrischer Doppelkopf vorlag (Textfig. 5). Dadurch wird wieder die Gleichwertigkeit des heteromorphen Kopfes mit dem normalen Kopf dargetan.



Eine Planarie ohne Nebenaugen wurde geköpft. Der Kopf entwickelte nach hinten einen heteromorphen Kopf I. Ordnung mit zwei Haupt- und zwei Nebenaugen. Dieser Fall zeigt Verschiedenes: Zunächst, dass die Bildung eines Organes im heteromorphen Kopf unabhängig war von dem entsprechenden Organ im normalen Kopf; denn hier waren die Nebenaugen im normalen Kopf ja gar nicht vorhanden. Er ist weiter ein Beleg dafür, dass die Nebenaugen eine normale Bildung sind und keine Missbildung.

Ein anderer Fall ist noch erwähnenswert. Einer Planarie, die zwei Hauptaugen und ein grosses linkes Nebenauge hatte, wurde der Kopf abgeschnitten. Es entwickelte sich ein heteromorpher Kopf mit zwei Hauptaugen und ebenfalls einem grossen linken Nebenauge, ein Fall, der dem vorigen gerade entgegengesetzt ist, insofern hier im heteromorphen Kopf gerade das

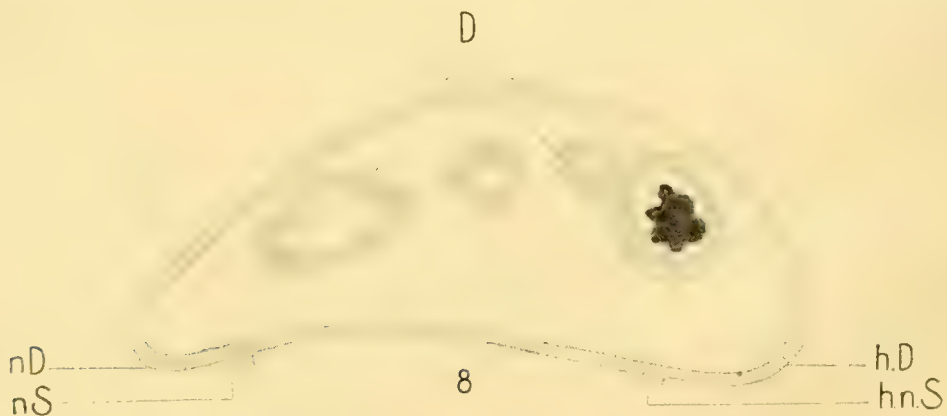
Organ gut entwickelt wurde, das auch im normalen Kopf vorzüglich vertreten war (Textfig. 6).

Endlich noch ein Beispiel eines „überzähligen“ Auges in einem heteromorphen Kopf. Der normale Kopf hatte ein rechtes Nebenaugen. Im heteromorphen Kopf entwickelten sich keine Nebenaugen. Dagegen trat ein Auge hinter dem rechten heteromorphen Hauptauge auf (Textfig. 7), eine Bildung, die ich auf zersprengte Augenteile der alten oder der heteromorphen Augen zurückführe.

c) Drüsenkante, Aurikularorgan und Sinneszellen beim heteromorphen Doppelkopf.

Dass der heteromorphe Kopf dem alten Kopf in anatomischer Hinsicht völlig gleichwertig ist, dafür zeugt auch das Auftreten einer Drüsenkante, die derjenigen am alten Kopf gleich ist, sowie der Aurikularsinnesorgane. Textfig. 8 stellt einen Sagittalschnitt durch einen heteromorphen Doppelkopf dar. Der heteromorphe Kopf I. Ordnung dieses Doppelkopfes hatte zwei Augen. Einige Tage nach ihrem Auftreten begann auch die Entwicklung der Kopfdrüsen, und es bildeten sich zu beiden Seiten des Kopfes einige Zellen des Epithels zu Drüsenausführzellen um, so dass eine Drüsenkante auftrat, die derjenigen des alten Kopfes durchaus entsprechend und symmetrisch war.

Noch später trat an demselben heteromorphen Kopf auch das Aurikularsinnesorgan auf in Form von zwei schmalen, seichten Längsgruben. Sie hatten dasselbe Aussehen und die nämliche



Sagittalschnitt durch einen heteromorphen Doppelkopf.

D = Darmäste in dem rechts gelegenen Augenpigment.

nD = normale vordere Drüsenkante, nS = „neue“ Sinneszellen.

h. D. = heteromorphe Drüsenkante, h. n. S. = heteromorphe „neue“ Sinneszellen.

Lage wie die Aurikularorgane beim normalen Kopf, wie ich sie an anderer Stelle angegeben habe (Zool. Anzeiger, 41. 12. 1912).

Der in der Textfigur gegebene Sagittalschnitt zeigt ferner, dass im heteromorphen Kopf auch die von mir so genannten „neuen“ Sinneszellen auftreten, wie ich sie in einer früheren Mitteilung (Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. CV, S. 136) für die normale *Planaria polychroa* Schm. beschrieben habe. Diese Sinneszellen haben genau dasselbe Aussehen wie diejenigen im normalen Kopfe (wo sie auch in vorliegendem Falle vorkamen). Ihre Lage dagegen ist nicht dieselbe wie diejenige im normalen Kopf. Das ist auch kaum zu erwarten, da ja überhaupt Lage, ja sogar Vorkommen dieser eigenartigen Zellen sehr unbestimmt und unregelmässig ist.

Durch diese hier angegebenen Beobachtungen sind sämtliche beim normalen Kopf vorkommenden Organe und Gebilde auch beim heteromorphen Kopf I. Ordnung nachgewiesen. Es ist damit wiederum dargetan, dass wir es im sogenannten heteromorphen Kopf der Planarien mit einem regelrechten normalen Planarienkopf zu tun haben, wodurch die von uns früher entwickelte Ansicht über die Bedeutung des heteromorphen Kopfes weiter gestützt wird.

d) Bemerkung über das Gehirn des heteromorphen Kopfes der *Planaria polychroa* Schm.

Dem richtigen Verständnis des heteromorphen Kopfes der Planarien steht noch immer der Mangel einer genauen Darstellung des heteromorphen Gehirns entgegen. Es ist vor allen Dingen das heteromorphe Gehirn mit dem normalen Gehirn zu vergleichen. Natürlich müsste zunächst das letztere genau gekannt sein. Die Darstellung Micoletzky's vom Gehirn der *Planaria polychroa* Schm. ist nicht ausreichend, da er es nur nebenbei im Anschluss an eine genaue Beschreibung des Gehirns von *Planaria alpina* Dana behandelt hat. Ich hatte mir vorgenommen, die Lücken auszufüllen und dann das heteromorphe Gehirn zu behandeln. Durch den Krieg wurde die Arbeit unterbrochen. Die bisher vorliegenden Zeichnungen will ich daher zurückhalten und nur folgendes bemerken: Im allgemeinen ist zwar die Darstellung Micoletzky's richtig; aber es geht doch

nicht an, in allen Punkten die Anatomie des Gehirns der *Planaria polychroa* auf das von Böhmig gegebene Schema des Planariengehirns zu beziehen. Insbesondere muss bemerkt werden, dass mehr als drei Commissuren vorhanden sind, ganz abgesehen von den hinter dem eigentlichen Gehirn vorhandenen zahlreichen Verbindungsbrücken. Ferner sind mehr „Sinnesnerven“ vorhanden, als Micoletzky angibt, entsprechend der grösseren Anzahl von „Sinnesgrübchen“, die unten dargestellt werden.

Das heteromorphe Gehirn ist nicht stets ein genaues Abbild des normalen. Die Verschiedenheit hängt ab von der verschiedenen Art, in der der Operationsschnitt durch das normale Gehirn geführt wird. Dieses wird durch jeden Schnitt, der zur Entwicklung eines heteromorphen Kopfes führt, durchschnitten. Aus dem übrig bleibenden Stumpf wächst das heteromorphe Gehirn heraus. Es entsteht also nicht neu in dem jungen Regenerat, sondern stets im Anschluss an das alte Gehirn. Auf eine genaue Darstellung der Anatomie des alten und heteromorphen Gehirns, auch nur soweit ich sie bisher festgestellt habe, will ich einstweilen verzichten, bis ich, wie ich hoffe, später Gelegenheit habe, die Untersuchung darüber zu Ende zu führen.

e) **Bemerkung über das Darmsystem des heteromorphen Kopfes der *Planaria polychroa* Schm.**

Vom heteromorphen Darm gilt Ähnliches wie vom heteromorphen Gehirn. Auch er ist nicht ein genaues Abbild des alten Darmes. Das ist ja auch noch weniger zu erwarten wie beim Gehirn, weil die Operationsschnitte durch das alte Darmsystem noch verschiedener ausfallen wie beim Gehirn: denn was durchschnitten wird, sind die vorderen Darmverzweigungen, und die sind schon bei den einzelnen Individuen sehr verschieden.

Das Darmsystem eines typischen Doppelkopfes sei im Folgenden dargestellt. Der alte Darm besteht in der Gegend des alten Gehirnstumpfes aus fünf in der Sagittalrichtung verlaufenden Darmästen, die sich in der Gegend des heteromorphen Gehirns zu drei Ästen vereinigen. Diese drei Äste sind nur durch ganz schmale Septen getrennt. Von ihnen aus entspringen nach hinten wieder fünf bis sieben dünnere Äste, die im hinteren regenerierten Gewebe blind enden. Sie zeigen nach hinten ein genau gleiches Verhalten wie die Äste vor dem alten Gehirn. Insbesondere ist nichts davon zu sehen, dass sich hinter dem

heteromorphen Gehirn zwei Darmäste ausbilden, es laufen vielmehr zunächst etwa sieben Äste nebeneinander her. Von diesen enden nacheinander zwei blind, dann wieder zwei und nochmals zwei, so dass schliesslich nur ein Ast übrig bleibt; dieser verläuft an einer Seite des Kopfes in sagittaler Richtung und endet gleichfalls blind.

2. Über die „Sinnesgrübchen“ der *Planaria polychroa* Schm.

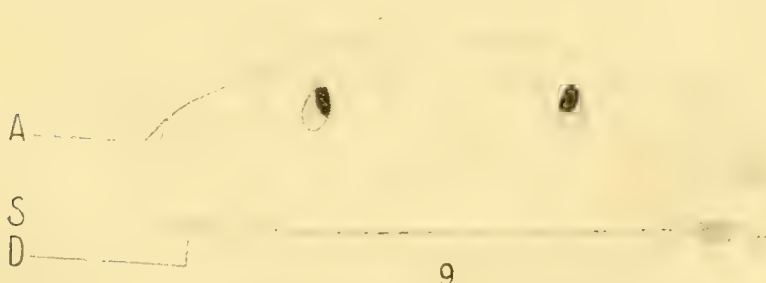
Während nicht bei allen Individuen von *Planaria polychroa* Schm. die von mir in einer früheren Mitteilung beschriebenen „neuen“ Sinneszellen vorkommen, finden sich stets die Aurikulargrübchen und die Sinnesgrübchen.

Eine ausgewachsene, völlig normale Planarie wurde in eine lückenlose Serie von 5 μ dicken Schnitten zerlegt. Jeder Schnitt wurde genau nach den „neuen“ Sinneszellen durchsucht: es fand sich keine einzige dieser Zellen. Die Verbreitung dieser Zellen bleibt somit noch zu erforschen, ebenso ihre Bedeutung.

Ausser den besser bekannten, stets vorkommenden Aurikularorganen besitzen alle Tiere noch eine Anzahl weniger bekannter Grübchen, die wir „Sinnesgrübchen“ nennen wollen, da sie zweifellos die Bedeutung von Sinnesorganen haben. Micoletzky gibt an, dass sich jederseits am Kopf der *Planaria polychroa* Schm. drei Grübchen befinden, zu denen „Sinnesnerven“ hinführen, wie auch aus dem von ihm gegebenen Gehirnschema zu ersehen ist. Genauere Angaben macht er nicht.

Ich habe eine Anzahl normaler Tiere speziell in bezug auf diese Organe hin untersucht. Die allgemeine Lage der Sinnesgrübchen wird am einfachsten ersichtlich aus Textfig. 9. Das

0



Querschnitt durch eine *Planaria polychroa* Schm. in Höhe der Augen.

O = Augen, A = Aurikularorgan, D = Drüsenkante, S = Sinnesgrübchen.

vorliegende Exemplar besitzt jederseits zwölf Sinnesgrübchen. Sie stehen durch feine Nervenstränge mit dem Gehirn, bzw. dessen beiden verlängerten Stämmen in Verbindung. Diese Nerven verlaufen ungefähr parallel miteinander ins Gehirn ein, nur nach aussen ein wenig divergierend. Die Grübchen liegen auf der Bauchseite, beiderseits ausserhalb der Drüsenkante, in der Mitte zwischen Drüsenkante und äusserster Körperkante. Sie stehen in einer Reihe parallel der Drüsenkante. Die Reihe ist etwa 0,9 mm lang und reicht vom Ende der Aurikularorgane bis über die Augen hinaus nahe an das Vorderende des Tieres. Die beiden Reihen konvergieren gegen das Vorderende ein wenig. Der Abstand der Grübchen voneinander ist nicht überall der nämliche. Es wurden Abstände von 45, 54, 55, 65 und 105 μ gemessen. Im Durchschnitt betrug der Abstand eines Grübchens vom andern 65 μ . Vorn ist der Abstand etwas kleiner als hinten. Die Grübchen sind rund und haben einen Durchmesser von etwa 15 μ . Das Aussehen ist dasselbe wie das der Aurikularorgane: nur sind letztere etwas breiter und flacher.

Nicht bei allen Individuen sind die Sinnesgrübchen so regelmässig angeordnet, wie in Vorgehendem beschrieben. Zunächst kommt es vor, dass nicht alle Grübchen auf die zwei Reihen dicht ausserhalb der beiden Drüsenkanten verteilt sind, sondern dass eine Anzahl von Grübchen noch weiter nach aussen, ja zum Teil sogar auf der Rückenseite des Tieres liegen. Sie finden sich, ebenfalls in zwei Reihen, je eine rechts und links, angeordnet, entweder genau auf den Kanten des Tieres oder etwas höher nach der Rückenseite zu. Auch die Zahl der Grübchen ist nicht immer die gleiche. Bei einem Exemplar zählte ich in den Reihen an der Ventralseite links neun, rechts sieben Grübchen. Dafür waren die Grübchen grösser als gewöhnlich: sie besaßen zum Teil Durchmesser von 20 und 30 μ . Auch waren sie nicht immer kreisrund. Einige zeichneten sich dadurch aus, dass sie aus zwei Teilen bestanden, als ob zwei Grübchen dicht nebeneinander lägen.

Dem histologischen Aussehen nach unterscheiden sich die Sinnesgrübchen in nichts von den Aurikularorganen.

3. Die Regeneration bei *Polycelis nigra*.

Da meines Wissens das Regenerationsvermögen und die Art der Regeneration bei *Polycelis nigra* noch nicht untersucht worden

ist, habe ich im Winter 1913 in Essen (Ruhr) einige Versuche darüber angestellt, insbesondere mit Rücksicht auf den Kranz von kleinen Augen rings um das Vorderende dieses Tieres und zur Lösung der Frage, ob auch bei dieser Spezies ein „heteromorpher Kopf“ aufträte.

Es zeigte sich, dass das Regenerationsvermögen der *Polycelis nigra* im allgemeinen dasselbe ist wie bei *Planaria polychroa*. Eine Anzahl *Polycelis nigra* werden derartig geköpft, dass etwa der dritte Teil der Augen im Hinterstück bleiben. Nachdem die Wunde geschlossen ist, bildet sich ein typischer Regenerationskegel, zunächst unpigmentiert. In ihm treten in der zweiten Woche am Rande ganz feine schwarze Punkte, die Anlagen der Augen, auf und zwar zuerst an der Basis des Kegels, also an der Grenze des alten Teiles. Nach und nach erscheinen diese Punkte auch vorn; gleichzeitig werden die hinteren grösser. In dieser Weise wird der ganze Rand des Regenerationskegels von diesen kleinen Punkten besetzt, die aber zunächst noch viel weiter auseinanderliegen als beim ausgewachsenen Tier, also weiter als im alten Teile. Inzwischen hat der Regenerationskegel die normale, eigenartig zugespitzte Gestalt der Spezies angenommen. Die Pigmentierung geht vom alten Teile aus strahlenförmig in das Regenerat.

Histologisch geht die Regeneration genau so vor sich, wie bei *Planaria polychroa*.

Die abgeschnittenen Köpfe regenerieren nach hinten einen Regenerationskegel, in dem nach etwa zwei Wochen eine Pharynxanlage auftritt. Heteromorphe Doppelköpfe wurden in keinem Falle erzielt, obwohl die Köpfe sehr kurz abgeschnitten waren.

Werden die Tiere hinter den Augen durchschnitten, so dass in den Hinterstücken keine Augen vorhanden sind, so regenerieren die Hinterstücke Köpfe, in denen von hinten nach vorn Augen auftreten. In derselben Reihenfolge, in der sie auftreten, werden sie mit dem Gehirn durch Nerven verbunden.

Geschrieben im November 1914 in den Schützengräben östlich Reims.

Die Originalzeichnungen sind von Herrn stud. med. K. Hübinger für den Druck umgezeichnet worden.

Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*.

Von
Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel I—IV.

Einteilung.

I. Einleitung	12
II. Material und Methode	15
III. Die freien Spermien	18
IV. Die unbefruchteten Eier und ihre Entwicklung	21
V. Das eben eingedrungene Spermium	24
VI. Die Veränderungen am befruchteten Ei bis zur Bildung der beiden Vorkerne	27
VII. Der Beginn der Furchung	33
VIII. Schluss	38

I. Einleitung.

Wenn Pfeffer in der zweiten Auflage seiner Pflanzenphysiologie aus dem Jahre 1897 (S. 46) schreibt, dass für das Dogma, nach welchem der Kern der alleinige Träger der Erbmasse sei, ein zwingender Beweis überhaupt nicht erbracht worden ist, so hat dieser Satz noch heute gerade so gut wie damals Gültigkeit. „Es ist übrigens ganz unverkennbar“, sagt Pfeffer an der zitierten Stelle weiter, „dass der Kern, welcher zuvor gar oft nebensächlich behandelt worden war, wesentlich durch die Beobachtung auffälliger formativer Vorgänge übermässig in den Vordergrund des Interesses und der Spekulation gerückt wurde. Die Degradation, welche der Kern nach der Entdeckung der Zentrosomen mehrfach erfuhr, indem er teilweise sogar nur zum dienenden Gliede herabgedrückt wurde, lehrt wiederum, in wie hohem Grade das Sichtbarwerden von Dingen die Deutung beeinflusst. Aller Wahrscheinlichkeit nach würde es auch nicht an Theorien fehlen, welche dem Zytoplasma die Herrscherrolle zuweisen, wenn es fernerhin gelingen sollte, in diesem auffällige Gestaltungen zu

erspähen, die sich sicherlich im Zytoplasma abspielen, in welchem sich ebenfalls die physiologischen Einheiten selbsttätig vermehren.“¹⁾

Solche „auffälligen Gestaltungen“ im Zytoplasma, welche meines Erachtens Vererbungsträger darstellen, haben wir inzwischen in den von mir sogenannten Plastosomen²⁾ (früher Chondriosomen) genauer kennen gelernt; und ist es bereits in zwei Fällen, bei *Ascaris* (L. und R. Zoja,³⁾ Meves, Romeis, Held) und *Phallusia* (Meves) gelungen, eine Beteiligung dieser Gebilde bei der Befruchtung nachzuweisen. Wir haben aber bisher niemals den Plastosomen die ganze Vererbung aufbürden wollen, sondern stets angenommen, dass Kern und Plastosomen zusammen dabei wirksam sind.

Wenn zahlreiche Autoren an dem Vererbungsmonopol des Kerns festgehalten haben, solange eine Mitwirkung zytoplasmatischer Bestandteile des Spermiums bei der Befruchtung nicht direkt nachgewiesen war, so habe ich diesen Standpunkt völlig verstanden, wenn ich ihn auch schon vorher nicht geteilt habe. Dagegen habe ich die zahlreichen weiteren Hypothesen, mit welchen die O. Hertwig-Strasburgersche Lehre später verquickt worden ist, meinerseits niemals als berechtigt anerkennen können.

Zu diesen gehört zunächst die Van Beneden-Rabl-Boverische Individualitätshypothese der Chromosomen, d. i. die Lehre, dass die Chromosomen selbständige Individuen sind, welche ihre Selbständigkeit auch im ruhenden Kern

1) Von mir gesperrt.

2) Zu den Plastosomen gehören folgende Strukturelemente, von denen ich gezeigt habe, dass sie substantiell identisch sind: die Fila Flemmings von 1882, die Zytomikrosomen von v. Brunn und v. la Valette St. George, die Archoplasmakörner Boveris, die Bioplasten Altmanns, die Plastidulen der Gebrüder Zoja, die Mitochondrien Bendas etc. (vergl. Meves 1914,3 und 1915).

3) Die Gebrüder L. und R. Zoja haben schon 1891 beschrieben, dass bei der Befruchtung von *Ascaris* die „Plastidulen“ des Spermiums sich mit denjenigen des Eies vermischen. Sie haben aber in theoretischer Hinsicht ihrem Befund keinen Wert beigelegt. Der eine der beiden Brüder, R. Zoja, hat 6 Jahre später (1897, S. 17) direkt ausgesprochen, dass das Protoplasma des Spermiums bei der Vererbung keine Rolle zu spielen und, auch bei *Ascaris*, vom Eikörper resorbiert zu werden scheine.

bewahren.¹⁾ Ich habe schon bei mehreren Gelegenheiten (1907; 1908,2; 1911,2) meinen Unglauben daran bekannt, welchen ich übrigens mit verschiedenen anderen Autoren, O. Hertwig (1890), Flemming²⁾ (1894), Jost (1904), Fick (1905—1908), Nussbaum (1906), v. Tellyesniczky (1907), Della Valle (1909) u. a. teile.

Nach Boveri wird man zu dieser Hypothese in erster Linie durch die Tatsache genötigt, dass bei der Zellteilung Chromosomen von konstanter Zahl und Grösse aus dem ruhenden Kern hervorgehen. Demgegenüber ist folgendes zu bemerken (vergl. Meves 1911.2 S. 296): In den Spermatozyten zahlreicher wirbelloser Tiere, z. B. denjenigen der eupyrenen Generation von *Paludina*, bilden sich im Beginn der ersten Reifungsteilung aus der Masse der Plastochondrien Stäbe, Plastokonten, von bestimmter Länge und sehr wahrscheinlich auch Zahl. In den Spermatiden derselben Zellgeneration von *Paludina* entstehen aus diesen Plastokonten vier gleichgrosse Kügelchen oder Bläschen, welche sich um die Ansatzstelle des Schwanzes herum dem Kern anlagern. In den Spermatozyten von *Paludina*, welche den oligopyrenen Spermien Entstehung geben, zerfallen die beiden Zentriolen im Beginn der ersten Reifungsteilung jedes in zwölf gleichgrosse Körner (Meves 1903). Bei den angeführten Beispielen, denen sich leicht noch andere ähnliche anreihen liessen, handelt es sich um Bildungen, welche ebenso wie die Chromosomen völlig selbständig sind und wie diese in konstanter Grösse und Zahl auftreten, von denen es aber ausgeschlossen ist, dass sie im individualisierten Zustand vorher existiert haben. Sie ent-

¹⁾ Nach Boveri ist das Chromosom im Ruhekern nach Art eines Rhizopoden in ein Gerüstwerk übergegangen; im Beginn der Mitose zieht es sich wieder zusammen.

²⁾ Flemming hat sich, so viel ich weiss, öffentlich nur ein einziges Mal, an einer Stelle, die ich erst kürzlich aufgefunden habe, gegen die Individualitätshypothese ausgesprochen. In einem 1894 erschienenen Bericht über Morphologie der Zelle in Bd. 3 der Merkel-Bonnetschen Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte sagt er S. 111, Anm. 1, dass wir durch die Arbeiten Rückerts, Borns u. a. wüssten, dass bei manchen Ovarialeiern die Chromosomen schon während der Eireifung individualisiert angelegt werden und in diesem Zustand sehr lange bestehen können. „Allgemeine Geltung für die Eizelle“, fährt er fort, scheint dies nicht zu haben, geschweige denn für andere Zellarten.“

stehen vielmehr neu aus einem bestimmten, in der Zelle vorhandenen Material. Das Bedingtheitsein ihres Entstehens aber ist uns absolut dunkel. Das gleiche gilt meines Erachtens für die Chromosomen.

Auch von den weiteren Argumenten, welche Boveri zugunsten der Individualitätshypothese anführt, kann ich keinen als stichhaltig anerkennen (vergl. Meves, 1911,2).

Die Individualitätshypothese macht für die Reifungsteilungen die weitere Annahme nötig, dass im Beginn derselben je zwei Chromosomen zusammentreten, erweist sich aber auch dadurch als unrichtig, dass die zahlreichen, im Glauben an die Individualitätshypothese unternommenen Versuche, eine solche „Konjugation“ individualisierter Chromosomen zu erweisen, sämtlich gescheitert sind. Von allen Beobachtungen, welche als Beweis für eine Konjugation angeführt werden, lässt sich meines Erachtens un schwer zeigen, dass sie irrtümlich gedeutet sind (vergl. Meves 1907, 1908,2). Dass diesen Beobachtungen keine Beweiskraft innewohnt, geht auch für den Uneingeweihten daraus hervor, dass die Anhänger der Konjugation unter sich nicht einmal über die Art derselben, ob sie eine „endweise“ oder „parallele“ sei, einig sind.

Boveri selbst hat übrigens neuerdings die Bildung der Chromosomen mit einer Vorstellung vereinbar gefunden, welche einem Verzicht auf die Individualitätshypothese gleichkommt (vergl. Meves 1911,2, S. 295).

An die Individualitäts- und Konjugationshypothese schliessen sich noch verschiedene andere Chromosomenhypothesen an, welche sogar in noch höherem Maße anfechtbar sind, welche aber nichtsdestoweniger zusammen mit den erstgenannten in zahlreichen Abhandlungen und sogar in Lehrbüchern als bewiesen angenommen werden und vielfach als Basis für weitgehende Spekulationen dienen müssen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich ein weiteres Beispiel für eine Beteiligung der plastosomatischen Substanz des Spermiums bei der Befruchtung mitzuteilen.

II. Material und Methode.

Als ich im August des Jahres 1913 die Gastfreundschaft der schwedischen Zoologischen Station Kristineberg genoss, traf ich eines Tages im Aquarium Herrn Prof. L. Jägerskiöld

damit beschäftigt, eine grössere Anzahl Filarien (*Filaria spirocauda* Leidy), welche er soeben im rechten Herzen eines von ihm erbeuteten Seehundes (*Phoca vitulina* L.) aufgefunden hatte, zu konservieren. An einem mir freundlichst überlassenen Exemplar, welches sich als Weibchen erwies, untersuchte ich den Inhalt der Uterusschläuche in frischem Zustand und gewann dabei auf Grund der Kleinheit, Dünnschaligkeit und Durchsichtigkeit der Eier den Eindruck, dass sie ein für zellulare Studien sehr geeignetes Objekt bilden müssten. Dadurch wurde der Wunsch in mir rege, den Befruchtungsvorgang bei *Filaria* mit Hilfe der Plastosomenmethoden zu untersuchen. Herr Prof. Jägerskiöld hielt einen Versuch zur Beschaffung von weiterem Material nicht für aussichtslos und erbot sich liebenswürdigerweise, mir dabei behülflich zu sein. Jedoch kam die von uns geplante Seehundsjagd wegen schlechten Wetters, welches bis zu meiner Abreise von Kristineberg andauerte, nicht zur Ausführung.

Mein Interesse für die Befruchtung des *Filariae*ies war auch nach meiner Rückkehr nach Kiel im September 1913 lebendig geblieben. Ich nahm daher die Schneidersche „Monographie der Nematoden“ zur Hand, um mich über das Vorkommen von Filarien zu orientieren, und fand darin eine in der Bauchhöhle des Pferdes lebende Filarie, *Filaria papillosa* R., bei welcher das Weibchen bis zu 110 mm lang wird, als „leicht zugängliches Objekt“ bezeichnet. Daraufhin setzte ich mich mit dem hiesigen Schlachthof in Verbindung, und gelang es mir, in der Zeit von Anfang Oktober 1913 bis Ende Juli 1914, also innerhalb von 10 Monaten.¹⁾ 30—35 Exemplare von *Filaria papillosa* (in 7—8 Lieferungen) zu bekommen.

Die Auffindung der Würmer auf dem Schlachthof gestaltete sich folgendermaßen: Bei Ausführung der Schlachtung wird das getötete Pferd an den Hinterbeinen aufgehängt und hochgewunden und dann die Bauchhöhle durch einen Schnitt in der Mittellinie der Bauchwand eröffnet; darauf werden die Eingeweide ausgeräumt, wobei sie nach der hier in Kiel (und wohl auch anderswo) geübten Methode auf einer Karre aufgefangen werden. Vorhandene Filarien findet man zwischen den Eingeweiden oder am Boden der Karre umherkriechen.

¹⁾ Innerhalb dieser Zeit wurden in Kiel ca. 750 Pferde geschlachtet.

Die aufgefundenen Würmer wurden in ein Thermophor gebracht, welches vorher (zur Erzeugung einer höheren Temperatur im Innern) mit warmem Wasser ausgespült und zur Hälfte mit warmem Pferdemist gefüllt wurde, und dann ohne irgendwelchen Verzug in das Anatomische Institut transportiert: sie kamen stets lebend (nach Versicherung des Schlachters in allen Fällen ungefähr eine Stunde nach dem Tode des Wirts) in meine Hände.

Sämtliche mir überbrachten Würmer waren Weibchen; in einem Fall, in dem nur zwei Würmer gefunden waren, erwiesen sich diese später als unbefruchtet.

Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Filaria papillosa* sind zweiteilig; die beiden Äste des Uterus gehen nach sehr langem Verlauf an ihrem hinteren Ende mit einem Absatz in die kurzen feinen Eileiter über, welche sich ihrerseits in die bis etwa 4 cm langen Ovarien fortsetzen. *Filaria papillosa* gehört zu den viviparen Nematoden. Der grösste Teil der Uterusschläuche ist mit gefurchten Eiern und jungen Würmern gefüllt. Für das Studium der Befruchtung und ersten Furchung kommen nur die hintersten, 3—4 cm langen Stücke der Uterusschläuche in Betracht. Um diese zu gewinnen, verfähre ich folgendermaßen. Ich bringe den Wurm in eine mit Wachs ausgegossene Schale, deren Boden mit warmer physiologischer Kochsalzlösung bedeckt ist, stecke Kopf- und Schwanzende fest, spalte, vom Kopfende anfangend, den Hautmuskelschlauch in ganzer Länge,¹⁾ schlage die Spaltränder nach aussen um und fixiere sie mit Nadeln. Dann entwirre ich die Uterusschläuche, durchtrenne sie ca. 5—6 cm vor dem Übergang in die Eileiter und bringe die hinteren Abschnitte mit den Eileitern und Ovarien in die Fixierungsflüssigkeit hinein.

Für die Fixierung habe ich zuerst Altmann'sches Gemisch gebraucht, habe aber gefunden, dass es bei diesem Objekt eine nicht unerhebliche Schrumpfung hervorruft. Gute Resultate erzielte ich dagegen mit der Flemmingschen Chromosmiumessigsäure, welche ich in der von mir 1908,¹ für Plastosomenstudien empfohlenen Zusammensetzung anwandte: das auf diese Weise fixierte Material habe ich hinterher vielfach noch nach Benda nachbehandelt, indem ich es zunächst auf 24 Stunden in ein Gemisch von Holzessig und 1proz. Chromsäure und dann auf

¹⁾ Hierbei bediene ich mich eines Graefeschen gebogenen Zystotoms, wie es in der Augenheilkunde zur Spaltung der Linsenkapsel gebraucht wird.

weitere 24 Stunden in eine 2proz. Lösung von Kalium bichromicum hineinbrachte. Von weiteren Fixierungsmitteln, welche zum Studium der Plastosomen gebraucht werden, habe ich noch die von Levi (1913) empfohlene Modifikation des Gemisches von Maximow geprüft, habe aber gefunden, dass sie bei den Filariaeiern nicht so gutes wie die modifizierte Flemmingsche Flüssigkeit leistet. Schliesslich habe ich noch einen allerdings nur kleinen Teil meines Materials (die hinteren Enden der Geschlechtsröhren von je zwei Würmern) mit Sublimat-Alkohol-Eisessig¹⁾ nach v. Lenhossék und mit Pikrinsäure-Formol-Eisessig²⁾ nach Bouin fixiert.

Nachdem die Geschlechtsröhren die erforderliche Weiterbehandlung durchgemacht hatten, wurden sie, vor der Übertragung in Xylol, in ca. 1 cm lange Stücke zerteilt; diese wurden zu mehreren in Paraffin eingebettet und der Länge nach in 4 μ oder 5 μ dicke Schnitte zerlegt.

Zur Färbung des mit dem modifizierten Flemmingschen Gemisch fixierten Materials habe ich in erster Linie die Eisenhämatoxylinmethode, meistens mit Vorbehandlung nach Rubaschkin, angewandt. Auch mit der Bendaschen Eisenalizarin-Kristallviolett färbung habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt; jedoch ist mir eine Darstellung der kleinen Eiplastochondrien auf diese Weise nicht gelungen. Ausserdem habe ich noch eine Anzahl Färbungen (s. u.) probiert, um die schwer nachweisbare Kernsubstanz des eingedrungenen Spermiums zu verfolgen: dies glückte mir an dem mit Sublimat-Alkohol-Eisessig behandelten Material mit Hilfe der Giemsa'schen Azur-Eosinfärbung, welche ich nach der Vorschrift anwandte, die Giemsa selbst (Deutsche medizinische Wochenschrift, Jahrg. 36, 1910) für die Schnittfärbung gegeben hat.

III. Die freien Spermien. (Fig. 1—10 und 39—48.)

Die freien Spermien habe ich an Schnitten durch das oberste Uterusende studiert, welches in den meisten Fällen auf eine kleinere oder grössere Strecke (häufig auf nicht weniger als 6—8 mm) damit erfüllt ist.

¹⁾ Konzentrierte wässrige Sublimatlösung 75 ccm, Alkohol abs. 25 ccm, Eisessig 5 ccm.

²⁾ Gesättigte wässrige Pikrinsäurelösung 75 ccm, Formol 25 ccm, Eisessig 5 ccm.

Die Spermien sind rundliche oder länglich rundliche Zellen, welche an Insektenspermatiden erinnern, die auf einem frühen Stadium der Entwicklung (unmittelbar nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung) stehen geblieben sind. Bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch und Färbung mit Safranin (Fig. 1—5) zeigen sie einen Zytoplasmaleib, welcher ausser der Kernsubstanz einen grossen, plastosomatischen „Nebenkern“ einschliesst, wie wir ihn zuerst bei Insektenspermatiden kennen gelernt haben (vergl. Meves, 1900). Die Kernsubstanz liegt am vorderen Pol der Samenzelle in einer zytoplasmatischen Kappe, welche den gleichfalls vorn gelegenen Nebenkern bedeckt. Diese Kappe scheint resistenter zu sein als das Zytoplasma des Schwanzteils; denn während letzteres an dem mit Flemmingschem Gemisch fixierten Material nicht selten zerfließen erscheint, ist die Köpfkappe stets wohl erhalten. Die Kernsubstanz liegt nicht immer genau am vorderen Pol des Spermiums vor dem Nebenkern, sondern vielfach an der Seite desselben, so dass sie bei stark gefärbtem Nebenkern von diesem völlig verdeckt wird. Sie bildet keinen einheitlichen Körper, sondern wird durch eine Gruppe kleiner Kügelchen repräsentiert, welche mitunter mehr oder weniger stark miteinander verbacken erscheinen, in den meisten Fällen aber völlig voneinander isoliert sind: man kann sie dann zählen und feststellen, dass bald fünf (Fig. 1, 4, 5), bald sechs (Fig. 2, 3) solcher Kügelchen vorhanden sind.

Der gleiche interessante Befund in bezug auf die Kernsubstanz ist von Mulsow (1911, 1912) bei den Spermien eines verwandten Nematoden, *Ancyracanthus cystidicola*, welcher in der Schwimmblase der Forelle lebt, erhoben worden. Mulsow kommt durch Untersuchung der Spermatogenese zu dem Resultat, dass die Kügelchen als die Chromosomen der zweiten Reifungsteilung aufzufassen sind, welche getrennt nebeneinander liegen bleiben. Von den sechs Chromosomen, welche bei der Hälfte der Spermien vorhanden sind, ist eines als Geschlechts- oder Heterochromosom aufzufassen. In den Prophasen der ersten Reifungsteilung zählt man sechs Chromosomen, von denen sich eines durch geringere Grösse auszeichnet. Dieses, das Heterochromosom, gelangt später ungeteilt in eine der Tochterzellen hinein. Dadurch entstehen zwei Spermatozyten zweiter Ordnung, von denen der eine fünf, der andere sechs Chromosomen auf-

weist. Bei der zweiten Reifungsteilung gehen dann aus den zwei Spermatozyten zweiter Ordnung vier Spermatiden hervor, von denen zwei je fünf und zwei je sechs Chromosomen besitzen. Während nun bei anderen Objekten die Chromosomen miteinander verklumpen, bleiben sie bei *Ancyracanthus* auch weiterhin einzeln nebeneinander liegen und sind noch an den fertigen Spermien zu zählen. Die Abbildungen, welche Mulsow gegeben hat, lassen es in der Tat gerechtfertigt erscheinen, die fünf bzw. sechs Chromatinkügelchen des Spermiums direkt als Chromosomen anzusprechen: an und für sich würde ich mehr dazu geneigt haben, sie als Partialkernchen aufzufassen.

Der **Nebenkern** (Plastochondrienkörper) des *Filaria*-spermiums stellt ein ziemlich voluminöses Gebilde dar, welches die ganze Breite des vorderen Spermienendes einnimmt. Er ist meistens entweder annähernd kugelig oder halbkugelig gestaltet: im letzteren Fall ist die konvexe Seite nach vorn gekehrt. Zuweilen ist er schalenförmig (Fig. 10). Andere Male hat er mehr die Form eines kurzen Zylinders, dessen Längsachse mit derjenigen der Zelle zusammenfällt (Fig. 9). An Präparaten, welche mit Flemmingschem Gemisch fixiert und mit Safranin gefärbt sind, ist er in bräunlichem Ton, etwas, aber nur wenig stärker als das Zytoplasma, gefärbt; im übrigen zeigt er ein homogenes Aussehen. Bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode (Fig. 6—10) nimmt er eine intensiv schwarze Färbung an, lässt aber bei genügender Ausziehung Strukturverhältnisse erkennen: und zwar erscheint er entweder vakuolisiert oder grobbalkig (Fig. 6, 7) oder er weist, und zwar in sehr vielen Fällen, eine körnige oder körnig-fädige Beschaffenheit auf (Fig. 8).

In Fig. 39—48 habe ich schliesslich noch eine Anzahl Bilder zusammengestellt, wie man sie nach Fixierung mit Sublimat-Alkohol-Eisessig und Färbung mit GiemsaLösung erhält. Sie sind untereinander recht verschieden. In einigen Präparaten treten in den Spermien nur die Chromatinkügelchen hervor, das ganze übrige Spermium dagegen ist gleichmässig rotviolett oder auch blauviolett gefärbt. In anderen Fällen dagegen zeigen sich verschiedene Teile des Spermiums verschieden tingiert: und zwar können abgesehen von den Chromatinkügelchen sowohl das Zytoplasma des Schwanzteils und der Nebenkern als auch die vor dem Nebenkern gelegene zytoplasmatische Kappe, welche die

Chromatinkügelchen einschliesst, eine besondere Färbung aufweisen.

Da anzunehmen ist, dass die Filariaspermien mit denjenigen von *Ancyracanthus* nicht nur in bezug auf ihre Chromatinverhältnisse übereinstimmen, interessiert es, auch die übrige Schilderung zu vergleichen, welche Mulsow von den *Ancyracanthus*-Spermien gegeben hat. Mulsow, dessen Beobachtungen sich ausschliesslich auf das lebende Objekt und auf Totalpräparate der Geschlechtsorgane beziehen, welche aus den mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixierten Würmern unter der Lupe herauspräpariert, mit Boraxkarmin gefärbt, in Nelkenöl aufgehellt und entweder hierin oder in Kanadabalsam untersucht wurden, sagt, dass die fertigen Spermien von *Ancyracanthus* „Kugelform haben“ und dass sie „zum grössten Teil aus einem Glanzkörper bestehen, dem eine kleine Kappe von körnigem Protoplasma aufgelagert ist. In diesem Protoplasma liegen die Chromosomen —.“ Bei den Filariaspermien muss ich die Existenz eines Glanzkörpers, wie ihn Mulsow bei *Ancyracanthus* beschreibt, in Abrede stellen. Der Glanzkörper von Mulsow bei *Ancyracanthus* entspricht wahrscheinlich dem von mir sogenannten zytoplasmatischen Schwanzteil des *Filariaspermiums*, die „Kappe von körnigem Protoplasma“ dagegen dem Nebenkern, von welchem Mulsow sonst gar nichts gesehen haben würde; die „Chromosomen“ sind dann aber nicht, wie Mulsow schreibt, in dem „körnigen Protoplasma“, sondern vor ihm oder an der Seite desselben gelegen.

IV. Die unbefruchteten Eier und ihre Entwicklung.

(Fig. 11—17.)

Der Ovarialschlauch von *Filaria* ist, verglichen mit demjenigen von *Ascaris*, verhältnismässig kurz und bietet daher eine günstige Gelegenheit, welche ich nicht unbenutzt gelassen habe, um die Entwicklung der Eizellen zu studieren; jedoch habe ich mich dabei im wesentlichen auf eine Verfolgung ihrer plastosomatischen Strukturen beschränkt.

Das blinde Ende des Ovarialschlauchs ist dicht erfüllt von kleinen rundlichen Zellen, Oogonien, welche einen kugeligen Kern aufweisen, der durch den Besitz eines grossen Nukleolus ausgezeichnet ist. Das Zytoplasma schliesst zahlreiche, gewundene, durch Eisenhämatoxylin nach Fixierung mit modifiziertem

Flemmingschem Gemisch schwarz färbbare Fäden, Plastokonten, ein, welche den Kern gleichmässig auf allen Seiten umgeben.

Indem die Eizellen in die Wachstumsperiode übertreten, nehmen sie, grösser werdend, eine birnförmige Gestalt an (Fig. 11, 12). Benachbarte Eizellen hängen an den spitzen Enden, in welchen man häufig, besonders bei schon etwas stärker herangewachsenen Zellen, einen homogenen Körper erkennt (Fig. 13), untereinander zusammen. Die im Zytoplasma enthaltenen gewundenen Fäden wachsen gleichfalls und nehmen dabei nicht nur an Länge, sondern zunächst auch noch an Dicke zu; sehr bald aber (Fig. 13) wird eine Dickenabnahme an ihnen bemerkbar; die untere abgerundete Hälfte der birnförmigen Zelle wird meistens völlig von den Fäden erfüllt.

Noch grösser werdend streben die Eizellen einer ellipsoidischen Gestalt zu (Fig. 14, 15, 16). Die homogenen Körper, welche früher das zugespitzte Ende der Zelle einnahmen (Fig. 13), werden dabei, indem dieses sich mehr und mehr abrundet, ins Innere des Zytoplasmas aufgenommen (Fig. 15, 16). Man konstatiert nunmehr deutlich, dass sie sich ausserhalb der Zellen in einen Strang fortsetzen, welcher die gleiche Beschaffenheit wie sie selbst hat. Dieser Strang, eine sogenannte Rhachis, ist verästelt; die Enden der Äste treten mit benachbarten Eizellen in Verbindung, indem sie sich ein Stück weit in die Zellen hinein erstrecken; die in Fig. 15 und 16 gezeichneten „homogenen Körper“ sind selbst weiter nichts als solche Astenden.

Die Dickenabnahme der Plastokonten, welche schon auf dem Stadium der Fig. 13 bemerkbar war, setzt sich durch die folgenden Teile der Wachstumsperiode bis kurz vor ihrem Abschluss weiter fort. Die geschlängelten Plastokonten werden feiner, zugleich aber immer zahlreicher; dabei bestreben sie sich, eine ungefähr parallele Anordnung zur Längsachse der Zelle anzunehmen. Auf dem Stadium der Fig. 15 wird das Zytoplasma des Oozyten der Länge nach von zahlreichen feinen geschlängelten Fäden dicht durchsetzt. In der Folge werden die Fäden noch feiner und beginnen dann sich in Körnchen zu zerlegen (Fig. 16). Wenn die Eier ihre definitive Grösse erreicht und sich von der Rhachis losgelöst haben (Fig. 17), sind sämtliche Fäden in kleine Körnchen zerfallen; zwischen den Körnchen sind Vakuolen in der Grundsubstanz des Zytoplasmas aufgetreten.

Der Kern geht im Lauf der Wachstumsperiode aus der runden in eine ovale Form über, um schliesslich wieder zur runden zurückzukehren. Den Veränderungen, die sich in seinem Innern abspielen, habe ich keine weitere Beachtung geschenkt.

Ein in mancher Beziehung ähnliches Verhalten der Plastosomen, wie ich es bei der Entwicklung des *Filariaeies* beobachtet habe, ist schon 1891 von den Gebrüdern Zoja bei einem anderen Nematoden, nämlich beim Pferdespulwurm, mit Hilfe der Altmannschen Methode festgestellt worden.

Die „Plastidulen“, wie die beiden italienischen Autoren sagen, präsentieren sich bei *Ascaris* in den Zellen der Vermehrungsperiode als feine, mannigfach gewundene Fäden, welche das ganze Protoplasma erfüllen. In den Zellen der Wachstumszone haben sie die Gestalt ziemlich langer Fäden, die in mannigfacher Weise gewunden und verflochten, im allgemeinen jedoch parallel der Hauptachse der Zelle angeordnet sind; bei starker Vergrösserung lassen sie sich häufig in Reihen sehr kleiner rundlicher Körner auflösen. Die Fäden sind zahlreicher in dem schmäleren, der Rhachis zugekehrten Teil, wo sie zugleich länger sind. Dann finden sie sich, nicht sehr reichlich, zwischen den *sphères hyalines* und *corpuscules réfringents*, in weniger langen Reihen oder auch isoliert. Um den Kern herum sind sie leicht angehäuft; von ihm gehen Fäden in unregelmässig radiärer Richtung aus. Eine etwas reichere Zone kommt auch unter der ganzen Zelloberfläche zur Beobachtung. In etwas weiter herangewachsenen Eiern sind die Fäden weniger lang, die zerstreuten Granula reichlicher und die Anhäufung gegen die Rhachis zu geringer. Wenn die Eier sich ablösen, bemerkt man immer noch an demjenigen Ende, mit dem sie angeheftet waren, mehr zusammengruppierte Plastidulen, welche vorwiegend rund, nicht zu Fäden vereinigt und immer ziemlich klein sind.

In Eiern, welche die elliptische Form angenommen haben, finden sich kleine runde Plastidulen, ziemlich viel reichlicher um die „Polplatte“ herum als im übrigen Ei; sie bilden hier häufig eine Anhäufung, von welcher strahlige Reihen ausgehen können; im übrigen Ei liegen kleine runde Plastidulen mehr verstreut zwischen den geformten Elementen; an der Peripherie sind sie reichlicher.

Weitere Beobachtungen über die Plastosomen in den sich entwickelnden Oozyten von *Ascaris* stammen von Fräulein Schoonjans (1909), welcher die Zoja'sche Abhandlung, die ich 1910 der Vergessenheit entrissen habe, unbekannt geblieben ist. Duesberg (1912, S. 716) und ich (1911,1, S. 702) haben die Angaben der Gebrüder Zoja bei gelegentlicher Nachprüfung bestätigt gefunden. Nachuntersuchungen am gleichen Objekt haben ferner Fauré-Fremiét (1913, S. 502) und Hirschler (1913, S. 375) vorgenommen. Letzterer findet in den Oozyten

ausschliesslich Körner (Plastochondrien): augenscheinlich hat er ein Material bearbeitet, dessen Fixierung zu wünschen übrig liess.

Bei anderen Tieren als Nematoden sind Plastokonten in heranwachsenden Eizellen mehrfach beschrieben worden, z. B. von Bluntschli (1904) bei Ascidien (*Cynthia*), von Schaxel (1911) bei Echinodermen (*Asterias* und *Holothuria*), von Levi (1912) bei Amphibien (*Geotriton*). Tsukaguchi (1914) hat in grösseren Oozyten einer Meduse (*Aurelia*) „ziemlich lange Fäden“ beobachtet, welche gegen Ende der Wachstumsperiode „Körnchen und kurzen Stäbchen“ Platz machen. Nach der Literaturzusammenstellung, welche Duesberg (1912) gegeben hat, scheinen aber die Plastosomen der Eizellen auch während der Wachstumsperiode gewöhnlich Körnerform zu besitzen.

V. Das eben eingedrungene Spermium.

(Fig. 18, 19 und 49—51.)

Die Spermien erfüllen, wie gesagt, das oberste Uterusende in verschieden grosser Ausdehnung, vermögen aber auch, wie ich mehrfach konstatiert habe, in den Eileiter einzutreten. Spermien, welche im Eindringen in die Eizelle begriffen waren, habe ich nicht mit Sicherheit beobachtet. Möglicherweise erfolgt die Kopulation meistens schon im Eileiter.

Bei Fig. 18 und 19, denen Präparate zugrunde liegen, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind, handelt es sich um befruchtete Eizellen, welche isoliert mitten in der das oberste Uterusende erfüllenden Spermienmasse gelegen waren. Solche Zellen zeigen eine von der ellipsoidischen mehr oder minder stark abweichende, mit buckelförmigen Vortreibungen besetzte, unregelmässige Gestalt, die wahrscheinlich der Ausdruck einer amöboiden Bewegung ist, welche die Eizellen zur Zeit der Befruchtung oder kurz nach Eintritt derselben ausführen. Die Spermien sind in Fig. 18 und 19 bereits völlig in die Eizellen aufgenommen, aber noch unmittelbar unter der Eioberfläche liegen geblieben; ihre Form ist länglich, der Längsdurchmesser der Eioberfläche parallel gelegen. Eine Eihaut scheint sich bereits gebildet und über dem eingedrungenen Spermium in Form einer Blase abgehoben zu haben.

Die Eizelle beginnt alsbald zu einer annähernd ellipsoidischen Gestalt zurückzukehren; das Spermium bleibt zunächst noch unter der Zelloberfläche liegen, geht aber aus der in die Länge gestreckten Form in eine mehr rundliche über. Es wird nunmehr in den meisten Fällen an einem Pol der Eizelle oder in der Nähe desselben gefunden; sein Eindringen muss also auch wohl hier erfolgt sein (Fig. 49—51, Fixierung mit Sublimat-Alkohol-Eisessig, G i e m s a färbung).

Von Bestandteilen des Spermiums erkennt man in den Figuren 18 und 19 den Nebenkern, umgeben von dem Plasmakörper des Spermiums, welcher sich seinerseits deutlich vom Eiplasma abgrenzt. Der plastosomatische Nebenkern bildet eine körnig-fädige Masse, welche durch Eisenhämatoxylin intensiv schwarz gefärbt ist. Dagegen erscheinen die kleinen Eiplastochondrien in Fig. 18 und 19 und ebenso in den folgenden Figuren nur noch in grauer Farbe, weil die zugrundeliegenden Präparate stärker differenziert sind als dasjenige, nach welchem Fig. 17 gezeichnet ist; die Folge davon ist, dass die grösseren Körner des Nebenkerns, welche die Schwarzfärbung energisch festhalten, um so deutlicher hervortreten.

Von den Chromatinkügelchen der Samenzelle ist in Fig. 18 und 19 (und auch in den folgenden Figuren 20—32 und in Fig. 34) nichts wahrzunehmen. Während sie an den freien Spermien ausserordentlich leicht darzustellen sind, hat mir ihr Nachweis innerhalb der Eizelle während der ganzen Zeit, welche bis zur Bildung der ersten Richtungsspindel verläuft, anfangs grosse Schwierigkeiten bereitet. Van Beneden hat bereits 1883, S. 179 von den Ascarisspermien angegeben, dass ihre Kerne sich nach dem Eintritt der Befruchtung viel weniger intensiv färben lassen als vorher. Dass aber die Kernsubstanz des eingedrungenen Spermiums eine so starke Abneigung gegen Farbstoffe zeigt, wie man es bei *Filaria* beobachtet, hätte ich nicht für möglich gehalten.

Bei den mit Flemmingschem Gemisch fixierten Eiern habe ich die Chromatinkügelchen des aufgenommenen Spermiums nach Färbung mit Eisenhämatoxylin nur in ganz seltenen Fällen und auch dann fast immer nur zum Teil tingiert gefunden; Färbungen mit Hämalaun oder mit Anilinfarbstoffen wie Safranin, Methylenblau u. a. blieben sogar völlig resultatlos.

Ich ging dann zu dem Material über, welches ich mit Sublimat-Alkohol-Eisessig und mit Pikrinsäure-Formol-Eisessig behandelt hatte und färbte es zunächst mit Hämatoxylin und Karmin, dann mit Anilinfarbstoffen und Gemischen von solchen, wie Ehrlich-Biondischer Lösung und Methylgrün-Pyronin nach Pappenheim. Auch hier war das Resultat mit Bezug auf die Chromatinkügelchen der eingedrungenen Samenzelle negativ: nur bei Anwendung der Methylgrüngemische nahmen sie in Spermien, welche ihre Lage unter der Zelloberfläche bereits seit längerer Zeit aufgegeben hatten, einen leicht grünlichen Ton an.

Einige der angewandten Färbungen ergaben jedoch in anderer Hinsicht ein interessantes Resultat, insofern als sie zeigten, dass der Plasmakörper des aufgenommenen Spermiums mit gewissen basischen Anilinfarbstoffen wie Methylenblau und Pyronin stark färbbar geworden ist. Zum Beispiel zeigten Präparate, die mit Flemmingschem Gemisch fixiert und mit Methylenblau-Fuchsin S simultan gefärbt waren, die Chromatinkügelchen der freien Spermien dunkelblau, die Plasmakörper der eingedrungenen heller, aber ebenfalls noch tiefblau gefärbt. An Schnitten von Sublimat-Alkohol-Eisessig-Material, welche einer Doppelfärbung mit Methylgrün-Pyronin unterworfen waren, erschienen erstere schön grün, letztere intensiv rot tingiert. Die Chromatinkügelchen der eingedrungenen Spermien aber waren in beiden Fällen völlig ungefärbt geblieben.

Erst als ich dann die Giemsa-Färbung auf die mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixierten Eier anwandte, gelang es mir ausser einer starken Blaufärbung des Plasmakörpers der aufgenommenen Spermien eine sehr schöne und intensive Rotfärbung ihrer Chromatinkügelchen zu erzielen. Die Blaufärbung des Plasmakörpers ist allerdings zunächst so kräftig (Fig. 49), dass dadurch die in ihm eingeschlossenen Chromatinkügelchen meistens verdeckt werden. Sie beginnt aber gewöhnlich nach einigen Tagen zu verblassen und nunmehr treten die Chromatinkügelchen in dem eingedrungenen Spermium mit besonderer Deutlichkeit hervor (Fig. 50, 51).

Der blau gefärbte Plasmakörper erscheint übrigens bei der Giemsa-Färbung in der Regel nicht homogen, sondern undeutlich körnig. Diese Erscheinung möchte ich auf das Auftreten einer besonderen Granulation zurückführen, von welcher ich auch an

Sublimat-Alkohol-Eisessig-Präparaten, die mit Eisenhamatoxylin tingiert worden waren, Andeutungen gesehen habe; es sind dies Körner, welche mit denjenigen des Nebenkerns auf keinen Fall identisch sind.

Ausser den rot tingierten Chromatinkügelchen bleibt in dem ablassenden Spermienplasma noch ein kleiner rundlicher oder ovaler, stärker blau gefärbter Körper zurück (Fig. 50, 51), von welchem ich am freien Spermium nichts wahrgenommen habe: über seine Natur und seine weiteren Schicksale (er ist auch noch später, z. B. auf den Stadien der Figuren 53 und 55, nachweisbar) vermag ich nichts auszusagen.

Das Eiprotoplasma erscheint an den Giemsapräparaten gleich nach ihrer Anfertigung blauviolett gefärbt, nimmt aber nach einiger Zeit einen rotvioletten Ton an; es zeigt einen undeutlich körnigen oder körnig-fädigen Bau, welchen ich in meinen Figuren nicht wiedergegeben habe.

VI. Die Veränderungen am befruchteten Ei bis zur Bildung der beiden Vorkerne. (Fig. 20—34 und 52—74.)

Bevor ich dazu übergehe, die weiteren Erscheinungen zu beschreiben, die sich an dem eingedrungenen Spermium abspielen, sei kurz erwähnt, dass der Eikern beim Herannahen der ersten Reifungsteilung die Mitte der Eizelle verlässt, sich an den einen, in meinen Figuren unteren Pol derselben begibt und hier die beiden Richtungsteilungen durchmacht, bei welchen die Chromosomenzahl sechs beträgt. Ein Eingehen auf die Reifungsteilungen lag nicht im Plan meiner Arbeit.

Am entgegengesetzten, in meinen Figuren oberen Pol der Eizelle oder in seiner Nähe tritt kurz vor Beginn der ersten Reifungsteilung eine eigentümliche Bildung auf; es differenziert sich hier unter der Zelloberfläche ein grösserer heller Bezirk von annähernd ovaler Form, welcher gegen das übrige Eizytoplasma deutlich abgegrenzt ist (Fig. 27, 28: über die scheinbar abweichende Lage des hellen Bezirks in Fig. 26 siehe Anm. auf folgender Seite). Im Bereich dieses hellen Bezirks liegt direkt an der Zelloberfläche ein linsenförmiger Körper von homogenem Aussehen, welcher sich in der Folge unter Verkürzung seines langen Durchmessers zu einem mehr rundlichen Gebilde umwandelt: dieses löst sich vielfach, aber nicht immer, von der

Zelloberfläche los und gerät mehr in das Innere des hellen Bezirks hinein (Fig. 30, 32—34); nicht selten sieht man blasse Fäden von ihm innerhalb des hellen Bezirks nach verschiedenen Richtungen ausgehen (besonders an Eiern, welche mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixiert sind). Über die Entstehung und Bedeutung dieser gesamten Bildung vermag ich nichts auszusagen, möchte aber glauben, dass sie ihrer Genese nach in Beziehung zu dem intrazellularen Teil des Rhachisstranges (Fig. 15, 16) zu bringen ist. Wo man, wie in den Fig. 29 und 31, nichts von ihr wahrnimmt, könnte sie etwas seitlich vom Zellpol gelegen haben und weggeschnitten sein: es ist aber auch möglich, dass sie nicht konstant vorhanden ist. Gegen Ende der ersten Richtungsteilung rückt sie von dem Pol, an welchem sie bisher gelegen war, weg an die Seite der Eizelle, ohne aber ihre Lage an der Zelloberfläche aufzugeben (Fig. 65—67). Auffallender Weise werden von diesem Zeitpunkt an häufig zwei (Fig. 66) oder sogar drei solcher Bildungen an verschiedenen Stellen unter der Zelloberfläche aufgefunden. Nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers ist in der Regel nichts mehr von ihnen wahrzunehmen.

Das eingedrungene Spermium haben wir zu einem Zeitpunkt verlassen, wo es als eine rundliche Masse an der Zelloberfläche gelegen war. Bald darauf trennt es sich von der Zelloberfläche und lagert sich in der Längsachse der annähernd ellipsoidischen Zelle auf der einen Seite des Eikerns, zwischen diesem und demjenigen Pol der Eizelle, welcher dem Richtungskörperpol entgegengesetzt ist.¹⁾

An Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind, erkennt man auf diesem Stadium (Fig. 20) den Nebenkern im Zentrum des Spermienplasmas als eine ungefähr kugelige Anhäufung intensiv schwarz tingierter Plastochondrien. Man sieht nun weiter, wie einzelne dieser Plastochondrien sich von der zentralen Ansamm-

¹⁾ Der dem Richtungskörperpol entgegengesetzte ist derselbe, an welchem der eben besprochene „helle Bezirk“ auftritt. Das Spermium liegt also zwischen dem „hellen Bezirk“ und dem Kern. Eine Ausnahme bildet Fig. 26, in welcher der „helle Bezirk“ und das Spermium sich auf entgegengesetzten Seiten des Kerns finden. Diese Fig. 26 steht, verglichen mit den Figuren 20—25, und 27—36, wahrscheinlich auf dem Kopf: das Spermium hat ausnahmsweise seine Lage zwischen dem Richtungskörperpol und dem Kern genommen.

lung ablösen und aus dem Spermienkörper heraus in das Eizytoplasma übertreten, innerhalb dessen sie zunächst durch ihre Grösse deutlich erkennbar bleiben. Infolge der immer stärker werdenden Auswanderung wird die Körneranhäufung im Spermienkörper zusehends kleiner, während die Anzahl der im Eizytoplasma nachweisbaren grossen Plastochondrien immer mehr wächst (Fig. 21 ff.). In späterer Zeit (Fig. 25 ff.) nimmt man an den ausgewanderten Körnern vielfach Zerfallerscheinungen wahr: statt eines grösseren Kornes findet man zwei oder drei oder vier kleinere, welche auf einem Haufen zusammenliegen.

In den Figuren 28—31 und besonders in Fig. 32 ist der Spermienkörper bis auf wenige Körner ausgeräumt. Die Zahl der im Eiprotoplasma sichtbaren grossen Plastochondrien hat aber nicht mehr zugenommen, in Fig. 32 sogar entschieden abgenommen. Der Grund könnte darin liegen, dass die Körner in der ganzen Eizelle verstreut sind und daher auf einem Schnitt nur zum Teil gesehen werden. Wahrscheinlicher ist mir aber, dass die meisten von ihnen schon in kleinere Körner zerlegt sind, welche sich von Eiplastochondrien nicht mehr unterscheiden lassen.

Nachdem sich die erste Richtungsspindel ausgebildet hat (Fig. 33, 34), ist der Zytoplasmakörper des Spermiums von Plastochondrien gänzlich frei geworden; auch im Eizytoplasma werden grössere Körner, welche man als noch unzerlegte männliche Plastochondrien ansprechen könnte, entweder nur vereinzelt (Fig. 33) oder überhaupt nicht mehr (Fig. 34) angetroffen. Zur Zeit der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens ist das Zytoplasma der Eizelle jedenfalls ausschliesslich von kleinen Körnern durchsetzt, welche sämtlich das Kaliber der Eiplastochondrien besitzen.

Muss man nun annehmen, dass die männlichen Plastochondrien nach ihrer Zerlegung im Eizytoplasma resorbiert worden sind? Ein Blick auf die Plastosomen der Eizelle, besonders der heranwachsenden (Fig. 11—16) genügt, um zu erkennen, dass diese Strukturen offenbar eine hervorragende Wichtigkeit besitzen: schon deshalb ist es wenig wahrscheinlich, dass die entsprechenden Strukturen des Spermiums dem Untergang bestimmt sein sollten. Wir wissen ferner, dass die Plastosomen mit den Fäden Flemmings von 1882 und den Granulis von Altmann (1890) identisch sind (Meves 1908, 1, 1910, 1914, 3,

1915). dass sie also ganz ursprüngliche Zytoplasmabestandteile darstellen. Wenn solche durch das Spermium in das Ei hineintransportiert werden, so erscheint mir ausgeschlossen, dass sie dort spurlos verschwinden sollten. Zugunsten der letzteren Annahme lässt sich kaum etwas anderes geltend machen, als dass eine Persistenz der männlichen Plastochondrien im Ei mit der Monopolstellung unvereinbar ist, welche dem Chromatin der Samenzelle noch von vielen Seiten bei der Übertragung erblicher Eigenschaften eingeräumt wird.

Vergleicht man die Aussaat männlicher Plastochondrien, wie sie sich bei *Filaria* abspielt, mit dem gleichen Vorgang bei *Ascaris* (Meves 1911, 1), so ergeben sich folgende Unterschiede: Bei *Ascaris* wandern die männlichen Plastochondrien aus dem Spermienkörper erst aus, nachdem sie sich zerlegt haben: bei *Filaria* dagegen treten sie unzerlegt in das Eizytoplasma über und zerfallen erst hinterher. Das Spermium wird ferner im Ei des Pferdespulwurms zur Zeit, wo die männlichen Plastochondrien ausgesät werden, dicht von Eiplastochondrien umhüllt, welche sich von allen Seiten her im Umkreis desselben ansammeln: im *Filaria*eie dagegen lassen die weiblichen Plastochondrien keine Lageveränderungen erkennen.

Der aus zytoplasmatischer „Grundsubstanz“ bestehende Körper der Samenzelle wird im *Filaria*eie besonders, nachdem die erste Reifungsteilung begonnen hat,¹⁾ immer kleiner. Diese Verkleinerung ist zum Teil auf die Auswanderung der männlichen Plastochondrien zurückzuführen: daneben tritt aber eine wirkliche Abnahme der Grundsubstanz, wahrscheinlich durch Resorption, ein. An Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind, kann man zu der Meinung kommen, dass der Plasmakörper des Spermiums nach Ablauf der ersten Reifungsteilung völlig geschwunden ist (Fig. 65 ff.). Giemsa-Färbungen der mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixierten Eier zeigen aber, dass Teile davon noch längere Zeit persistieren können: man vergleiche Fig. 62, wo ein strangförmiger Rest am oberen Rand des männlichen Vorkerns erhalten ist. Wie ich schon früher mit Bezug auf das *Ascaris*spermium bemerkt habe (1911, 1, S. 709), lässt sich die Möglichkeit nicht

¹⁾ In den Prophasen derselben ist er häufig vorübergehend kugelschalenförmig umgestaltet (vergl. Fig. 59).

ausschliessen, dass von der Grundmasse des Spermienzytoplasmas Wirkungen irgendwelcher Art auf das Ei ausgehen.

Als eine eigentümliche Erscheinung am Spermienzytoplasma ist noch das Auftreten einer hellen Vakuole zu erwähnen, welche gewöhnlich am Rande desselben gelegen und von einer Membran eingeschlossen ist (Fig. 23, 25—27, 29, 31); die letztere ist in der Regel mit männlichen Plastochondrien besetzt. Wenn die erste Richtungsspindel sich ihrer Fertigstellung nähert, scheint die Vakuole sich vom Zytoplasma der Samenzelle loszulösen und, indem ihr bisher heller Inhalt sich trübt, in ein homogen aussehendes Kügelchen überzugehen, wie es z. B. in Fig. 33 oberhalb des (die Chromatinkügelchen einschliessenden) Zytoplasma-restes des Spermiums gelegen ist. Dieses Kügelchen kann noch längere Zeit persistieren, nicht nur während der Reifungsteilungen (Fig. 65, 69), sondern auch noch auf dem Stadium der Vorkerne (Fig. 70—72) und sogar noch im Verlauf der ersten Furchungsteilung.

Es erübrigt schliesslich, die Chromatinkügelchen des Spermiums in ihrem weiteren Verhalten zu verfolgen. In der eben eingedrungenen Samenzelle vermochte ich sie, wie gesagt, nur durch Giemsa färbung an meinem Sublimat-Alkohol-Eisessig-Material darzustellen und glückte mir eine scharfe Färbung derselben auch in der späteren Zeit bis zum Auftreten der ersten Richtungsspindel ausschliesslich auf diese Weise.

Wie die Giemsa präparate zeigen, nehmen die Chromatinkügelchen des Spermiums nach dem Eindringen desselben allmählich an Grösse zu (Fig. 52 ff.). Dabei bleiben sie auch weiterhin völlig voneinander isoliert, wenn sie auch mitunter so eng zusammen liegen, dass sie untereinander verbacken erscheinen. Zuweilen liegen sie sämtlich oder zum Teil ausserhalb des Spermienkörpers im Eizytoplasma: hier vergrössern sie sich schneller, als wenn sie im Spermienkörper eingeschlossen bleiben (Fig. 53).

Nachdem die erste Richtungsspindel die Höhe ihrer Ausbildung erreicht hat, kann man die Chromatinkügelchen des Spermiums auch bei anderer als Giemsa färbung wahrnehmen: so z. B. in Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin tingiert sind; in diesen erscheinen sie allerdings zunächst gewöhnlich nur in ganz blassem

Ton (Fig. 63, 64). Erst nach Ausstossung des ersten Richtungskörpers werden sie auch auf die eben genannte Weise stärker färbbar (Fig. 65) und beginnen nunmehr Formveränderungen zu zeigen (Fig. 66): jedes einzelne zerfällt in zwei oder mehr kleinere Körner. Weiter bilden sie sich zu einem Samenkern um, der zunächst vielfach sehr unregelmässig gestaltet ist (Fig. 67, 69) und erst allmählich Bläschenform annimmt (Fig. 72, 73). Häufig aber liegen die fünf oder sechs Chromatinkügelchen, welche den Samenkern bilden sollen, nicht sämtlich miteinander vereinigt, sondern sind auf zwei oder auch drei Häufchen vereinigt, welche durch Zwischenräume voneinander getrennt sind (Fig. 68). Dann entsteht nicht ein einheitlicher Samenkern, sondern deren zwei (Fig. 70, 71) oder drei, welche heranwachsen und bis zur ersten Furchungsteilung isoliert erhalten bleiben (Fig. 74). Die Bildung des männlichen Vorkerns beginnt gewöhnlich etwas früher als die des weiblichen. In dem ersteren ist bald gar keine chromatische Substanz mehr zu erkennen; dagegen bleiben in dem weiblichen Kern noch längere Zeit Chromatinklumpen sichtbar, deren Anzahl derjenigen der Chromosomen entspricht (Fig. 62, 72).

Bei *Ancyracanthus* hat Mulsow von einer Abneigung der Chromatinkügelchen des eingedrungenen Spermiums gegen Farbstoffe nichts erwähnt. Bei einer Betrachtung seiner Figuren komme ich jedoch zu dem Ergebnis, dass die Sache hier wahrscheinlich ebenso wie bei *Filaria* liegt. Mulsow bildet zwei Spermien ab, welche nach ihm im Eindringen begriffen sind, von denen das eine fünf, das andere sechs Chromatinkügelchen zeigt: dann aber führt er das männliche Chromatin innerhalb des Eies erst wieder vor, nachdem es sich zu einem grossen Samenkern umgebildet hat. Im Text heisst es: „Das (eingedrungene) Spermatozoon bleibt zunächst untätig im Protoplasma des Eies an einer beliebigen Stelle liegen. Während dieser Ruhe verklumpen die Chromosomen meistens miteinander, so dass ihre Zahl dann nicht mehr festzustellen ist.“ Hierzu ist zu bemerken, dass die Stelle, wo das Spermium sich lagert, im *Filariae* wenigstens durchaus keine beliebige ist: auch kann von einer meistens erfolgenden Verklumpung der männlichen Chromatinkügelchen bei diesem Wurm nicht die Rede sein.

VII. Der Beginn der Furchung. (Fig. 35—38 und 75—77.)

Mit dem Herannahen der ersten Furchungsteilung treten in den beiden Vorkernen wieder Chromosomen auf (Fig. 75). Die Eizelle der Fig. 35 zeigt die erste Furchungsspindel auf der Höhe der Ausbildung. Hat man die in der Äquatorialebene der Spindel versammelten Chromosomen in Polansicht vor sich, so kann man feststellen, dass ihre Zahl bald elf (Fig. 76), bald zwölf (Fig. 77) beträgt. Nach den Ergebnissen neuerer Forschung würde sich die Eizelle im ersteren Fall zu einem Männchen, im letzteren zu einem Weibchen entwickelt haben.

Im Zytoplasma ist in Fig. 35 gegen das zuletzt besprochene Stadium keine Veränderung eingetreten. Die Plastochondrien sind in der ganzen Zelle gleichmässig verteilt geblieben: von einer Anhäufung um die Zentrosomen, wie man sie im *Ascarisei* beobachtet, ist keine Spur wahrzunehmen.¹⁾

Auf dem Zweizellenstadium der Fig. 36 sind die Vakuolen im Zytoplasma, von welchen übrigens an manchen Präparatenserien auch vorher wenig oder gar nichts zu erkennen ist, völlig geschwunden. Dagegen sind eine Anzahl homogen aussehender Ballen sichtbar geworden, welche sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben lassen, den Farbstoff aber bei der Differenzierung ziemlich leicht wieder abgeben. Mitunter trifft man solche Ballen bereits in den Prophasen der ersten Furchungsteilung an: sie scheinen auf den späteren Stadien der Teilung wieder zu verschwinden, um dann nach Ablauf derselben von neuem aufzutreten.

Auf dem Stadium der Fig. 37, in welcher acht Blastomeren auf dem Schnitt getroffen sind, ist der Bau des Zytoplasmas der gleiche wie in Fig. 36. Gehen wir dagegen zu dem in

¹⁾ In einer früheren Arbeit (1914, 1) habe ich S. 107 gesagt, dass Anhäufungen von Plastochondrien in der nächsten Umgebung der Zentrosomen, wie wir sie im Ei und in den Blastomeren von *Ascaris* antreffen, uns bei anderen Tieren bisher nicht mit Sicherheit bekannt seien. Dieser Satz bedarf der Berichtigung insofern, als L a m s 1910 im Ei von *Arion empiricorum* im Umkreis der Zentrosomen analoge Plastochondrienanhäufungen beschrieben hat, welche hier zuweilen sehr regelmässig in Form zweier, durch eine homogene Zone getrennter Kugelschalen angeordnet sind (H. L a m s, *Recherches sur l'oeuf d'Arion empiricorum. (Accroissement, maturation, fécondation, segmentation). Mémoires in — 4^o publiés par la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique, t. II, 1910.*)

Fig. 38 abgebildeten, bereits weit vorgeschrittenen Furchungsstadium über, so ist nunmehr das durch die Anwesenheit zahlreicher kleiner Plastochondrien bedingte feinkörnige Aussehen des Zytoplasmas völlig verschwunden; auch von den eben beschriebenen Ballen ist nichts mehr wahrzunehmen. Das Zytoplasma der Furchungszellen bietet vielmehr auf diesem Stadium folgendes Bild: es besteht aus einer homogen aussehenden Grundsubstanz, in welcher einzelne dicke Plastokonten eingebettet sind.

Die Herausbildung dieser dicken Plastokonten habe ich nicht verfolgt; wie sie aber auch vor sich gegangen sein möge, die Annahme erscheint mir unabweisbar, dass nicht nur die Eiplastochondrien, sondern auch die in der Eizelle ausgesäten und zerlegten männlichen Plastochondrien an der Entstehung der Plastokonten Anteil genommen haben. Männliche und weibliche Plastochondrien müssen sich also zu einem Mischprodukt vereinigt haben. Dadurch erfüllen sie eine Forderung, welche Naegeli (1884) an die elterlichen Idioplasmakörper stellt: dass sie sich vereinigen, um ein neues Idioplasma, dasjenige des Kindes, zu bilden.

Naegeli, welcher das Idioplasma aus Strängen bestehen lässt, die sich ihrerseits aus parallelen Reihen von Micellen zusammensetzen, hat das Zustandekommen der Vereinigung zwischen männlichen und weiblichen Idioplasmakörpern vom theoretischen Standpunkt in eingehendster Weise erörtert. Er nimmt an, dass sie sich gegenseitig in derselben Weise wie Eizelle und Spermium anziehen und sich infolge davon aneinanderlegen. Weiter lösen sich entweder Micellen von dem einen idioplasmatischen System nach und nach ab und wandern in das andere hinüber; oder aber männliche und weibliche Idioplasmakörper bleiben intakt und „wirken bloss gegenseitig auf das Wachstum der einen und anderen so ein, dass dasselbe zu einer mittleren Bildung hinstrebt“.

Auch de Vries (1889) und O. Hertwig (1890) sind durch ihre Betrachtungen zu dem Ergebnis geführt worden, dass bei der Befruchtung eine „Durchdringung und Vermischung“ der Erbanlagen stattfindet.

An meinen Präparaten von *Ascaris* habe ich 1911, 1 beobachtet, dass die im Ei vorhandenen Plastochondrien nach

Beendigung der ersten Reifungsteilung deutlich vergrößert erschienen, und habe für möglich erklärt, dass diese Vergrößerung mit einer Kopulation zwischen männlichen und weiblichen Plastochondrien zusammenhängen könne, habe aber allerdings bemerken müssen, dass sie vielleicht auch auf Rechnung einer Quellung zu setzen sei, welche eingetreten sein könnte, weil das fixierende Reagens die auf diesen Stadien bereits stark verdickte Dotterhaut erst nach Ablauf einiger Zeit zu durchdringen vermag. Bei *Filaria* vollzieht sich die erste Vereinigung zwischen männlichen und weiblichen Plastochondrien möglicherweise erst im Lauf der Furchung. Bei *Phallusia* kann es nach meiner Darstellung (1913) jedenfalls nicht anders sein, da in der ungefurchten Eizelle die weiblichen Plastochondrien der Menge nach enorm überwiegen und vor Eintritt einer Vereinigung mit den entsprechenden männlichen Gebilden erst die vorhandene Ungleichheit durch Wachstum der letzteren beseitigt werden muss.

Das, was sich demnach für das Zytoplasma als notwendige Annahme ergibt, dass sich eine Vereinigung seiner elterlichen Erbanlagen verschieden lange nach der Kopulation von Ei- und Samenzelle bis in die Zeit der Furchung hinein verschieben kann, steht mit Bezug auf den Kern, welcher nach Pfeffer (1897, S. 43) mit dem Zytoplasma in Symbiose¹⁾ lebt, schon lange fest, wenigstens für jeden, der nicht Anhänger der Chromosomenindividualität ist. Denn, während im Seeigeelei Ei- und Samenkern kurze Zeit nach dem Eindringen des Spermiums miteinander verschmelzen (O. Hertwig, 1875), kann nach den Beobachtungen Van Benedens (1883) im Ei des Pferdespulwurms eine Vermischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins ja frühestens nach Ablauf der ersten Furchungsteilung stattfinden; im befruchteten Copepodenei bleiben die elterlichen Idioplasmakörper des Kerns sogar während der ganzen ersten Entwicklung getrennt (Rückert, 1895 und Haecker, 1896).

Meine zuerst 1908 ausgesprochene Forderung, dass die männlichen und weiblichen Plastochondrien sich bei der Be-

¹⁾ Diese Anschauung wird auffallenderweise auch von einem der überzeugtesten Anhänger der O. Hertwig-Strasburgerschen Vererbungslehre, nämlich von Boveri (1904, S. 90), akzeptiert; auffallenderweise: denn die beiden in Symbiose lebenden Organismen vererben doch jeder seine Eigenschaften selbständig und nicht der eine diejenigen des anderen mit.

fruchtung vereinigen müssen, ist mehrfach auf Ablehnung gestossen. Demgegenüber möchte ich hier noch zunächst darauf hinweisen, dass auch Strasburger 1877 (S. 509) vorübergehend gegenüber O. Hertwig den Satz verteidigt hat, dass nicht bloss die Zellkerne, sondern überhaupt die gleichwertigen Teile der kopulierenden Zellen sich im Geschlechtsakt vereinigen und dass hierin das Wesen der Befruchtung bestehe. Von besonderem Interesse aber war mir der folgende literarische Fund, welchen ich kürzlich gemacht habe. Delage hat in seinem 1895 erschienenen Werke *L'hérédité* bei einer Besprechung der Altmannschen Granulalehre geprüft, was Altmann selbst unterlassen hatte, wie die „Bioblasten“ sich zu dem Vererbungsproblem stellen, und dabei schon damals eine Vereinigung zwischen väterlichen und mütterlichen Körnern gefordert; er schreibt S. 503 folgendes:

„Altmann après être arrivé à cette conclusion que ses bioblastes sont les facteurs des propriétés de l'organisme, s'arrête brusquement sans chercher à voir si des facteurs ainsi constitués permettent d'expliquer les phénomènes biologiques. Il se contente de présenter sous une forme concrète les unités hypothétiques des autres auteurs; de dire à Spencer à Haeckel, à Darwin, à Naegeli, à de Vries, à Hertwig, à Wiesner, etc.: Voilà vos unités physiologiques, vos plastidules, vos gemmules, vos micelles, vos pangènes, vos idioblastes, vos plasomes, etc.; ils ne sont point ce que vous avez imaginé, ce ne sont que de petits appareils doués de propriétés chimiques définies. — Cela est fort bien, mais il faudrait montrer qu'ainsi constitués ils conservent les propriétés grâce auxquelles ces particules hypothétiques expliquaient plus ou moins les phénomènes de la vie. Altmann ne saurait prétendre avoir si rigoureusement démontré que les granules sont les facteurs des propriétés organiques qu'il soit dispensé de s'inquiéter des conséquences de sa conclusion. Il devait donc montrer comment ses bioblastes s'accommoderaient avec les problèmes de l'hérédité, de l'ontogénèse, de la variation, de l'adaptation, etc. Il s'est borné à tracer quelques linéaments de la phylogénèse primitive. Ce n'est point assez, car il y a dans l'application des bioblastes à certains problèmes des difficultés très graves.“

In einer Anmerkung zu letzterem Satz heisst es:

„Le nombre de leurs variétés doit être très considérable dans un organisme compliqué. Leur taille cependant n'est jamais très petite puisqu'elle reste toujours dans les limites de la visibilité.“

On comprendrait à la rigueur que le nombre nécessaire puisse trouver place dans l'œuf. Mais dans le spermatozoïde, cette difficulté se complique d'une autre. C'est surtout, on peut dire c'est exclusivement, dans le cytoplasma que l'on trouve des granules. Ceux du noyau sont fortement douteux

et Altmann lui-même en parle avec beaucoup moins d'assurance que de ceux du corps cellulaire. Or le spermatozoïde est presque entièrement formé de substance nucléaire. La portion cytoplasmique, que peut-être il renferme en lui, est de volume si minime qu'elle ne pourrait donner asile qu'à des particules de taille extrêmement inférieure à celle des granules, partant invisibles, et par suite hypothétiques, ce qui leur ôte le principal mérite des granules.

Mais admettons que les bioblastes ultramicroscopiques, admis par une induction fondée sur les bioblastes visibles, puissent donner au spermatozoïde les propriétés nécessaires. Admettons que ces bioblastes spermatiques ultramicroscopiques grossissent ensuite dans l'œuf fécondé et deviennent des granules ordinaires.

Le protoplasma de l'embryon contiendra donc deux bioblastes de chaque espèce, un paternel et un maternel, qui pourraient, à la rigueur, expliquer la forme mixte des caractères exprimés. Mais il est évident que le nombre des bioblastes ne saurait doubler ainsi à chaque génération et qu'un phénomène de réduction doit se produire sous une forme quelconque. La division réductrice ne peut l'expliquer, car elle ne pourrait qu'éliminer une moitié des bioblastes paternels et maternels, et il arriverait certainement que ceux de la même sorte se trouveraient souvent expulsés des deux côtés à la fois et manqueraient dans le produit. On ne peut qu'imaginer, après la fécondation, une fusion de deux bioblastes en un.¹⁾ Or Altmann n'a jamais signalé de phénomène de ce genre et s'il l'admettait ce ne pourrait être qu'hypothétiquement. L'idée qu'il se fait de la nature des bioblastes n'est pas conciliable avec cette hypothèse. Deux sphères formées seulement de substance chimique peuvent se fusionner lorsqu'elles sont petites et grossir ensuite seulement autant qu'eût fait une seule. Mais les bioblastes sont, d'après lui, des sortes de cristaux organiques, en tout cas des agrégats doués d'une structure qui intervient dans leurs propriétés. En ce cas, ils ne peuvent que se juxtaposer, et, au bout d'un nombre suffisant de générations, il n'y a plus place pour le grand nombre qui doit se trouver dans un seul granule . . .

Admettons qu'Altmann ou quelque autre soit en état de répondre à toutes ces objections, il est évident qu'il ne saurait le faire sans faire intervenir des hypothèses et c'est là seulement ce que nous voulons démontrer pour le moment.

Ich möchte zu diesen Ausführungen bemerken, dass die Bioblasten des Spermiums ja durchaus nicht, wie Delage damals (1895) annahm, ultramikroskopisch sind. Ich halte es ferner nicht für nötig, mit Delage die Existenz verschiedener Arten von Bioblasten anzunehmen. Die Hypothesen, deren wir für unsere Anschauung bedürfen, nach welcher die Bioblasten (Plastochondrien bzw. Plastosomen) Vererbungsträger darstellen, werden uns teil-

¹⁾ Von mir gesperrt.

weise durch die Naegelische Idioplasmatheorie an die Hand gegeben (vergl. Meves, 1908, 1).

In den ersten Blastomeren sich furchender Eier hat man bisher, so viel ich weiss, stets (ebenso wie bei *Filaria*) Körner, Plastochondrien, gefunden; in den Embryonalzellen dagegen sind jedenfalls bei Wirbeltieren Fäden vorhanden. Bei Amphibien (*Triton*) wurde eine Umwandlung der Körner in ausserordentlich dünne schlanke Fäden von Duesberg (1910, 2) schon in den Zellen der *Gastrula* beobachtet. Beim Kaninchen dagegen erfolgt, ebenfalls nach Duesberg (1910, 1), die Bildung von Fäden erst verhältnismässig spät, am vierten bis fünften Tage der Entwicklung; noch später nach Rubaschkin (1910) beim Meerschweinchen; während Levi neuerdings (1914) bei der Fledermaus konstatiert hat, dass die Plastochondrien noch im Laufe der Furchung (vom 22—30-Zellenstadium an) in Plastokonten übergehen. Levi erklärt, dass „die Verschiedenheiten in der Form der Chondriosomen in den frühen Stadien der Entwicklung sicher von grosser Bedeutung sind.“

VIII. Schluss.

Die vorliegende Untersuchung bildet eine weitere Stütze für meine Anschauung, nach welcher die plastosomatischen Bestandteile des Spermiums bei der Übertragung der erblichen Eigenschaften beteiligt sind.

Der Umstand, dass eine Auswanderung von Plastosomen aus dem Spermium in das Eizytoplasma sich bereits innerhalb verhältnismässig kurzer Zeit in zwei Fällen, bei *Ascaris* und *Filaria*, direkt hat nachweisen lassen, bestärkt mich in der Überzeugung, dass die Befunde am Säugetier- und Seeigelei, welche meiner eben genannten Auffassung auf den ersten Blick zu widersprechen scheinen, sich ihr in der schon früher vermuteten Weise ebenfalls fügen werden.

Bei Säugetieren ist die von Van der Stricht (1909) und Lams (1910) entdeckte Tatsache, dass der Spermischwanz, dessen Mittel- oder Verbindungsstück mit einer Plastochondrienhülle versehen ist, in die eine der beiden ersten Blastomeren übergeht, kürzlich auch von Levi (1914) bestätigt worden. Van der Stricht, Lams und Henneguy (Diskussion zu dem Vortrag von Lams, 1910) hatten an diesen Befund die Hypothese geknüpft, welcher auch Levi (1914) nicht widerspricht, dass diejenige Blastomere, welche den Spermischwanz erhält, den eigentlichen Embryo, die andere den sogenannten Trophoblasten (im Sinne von Hubrecht) bildet. Sobotta hat diesen Schluss

zunächst (1913, 1, S. 16) als „sehr voreilig“ bezeichnet, hat aber noch im selben Jahre (1913, 2) seinerseits ebenfalls eine Ungleichwertigkeit der beiden ersten Blastomeren angenommen, in demselben Sinne, dass die eine Blastomere den Embryo, die andere den Trophoblasten oder das „ausserembryonale Material“ bildet, um eine Hypothese über die Entstehung eineiiger Zwillinge des Menschen und der Polyembryonie bei den Gürteltieren darauf aufzubauen.

Beim Seeigelei habe ich kürzlich (1914.2) zeigen können, dass das plastosomatische Mittelstück des Samenfadens, welches bei der ersten Furchungsteilung in eine der beiden Blastomeren übergeht (Meves, 1912), auch im weiteren Verlauf der Furchung erhalten bleibt; ich habe in einer grossen Anzahl von Keimen verschiedenen Alters bis zum 32-Zellenstadium inkl. Mittelstücke aufgefunden, welche in ihrer Form völlig unverändert waren. Die Vermutung, welche ich im Anschluss an diese Beobachtungen ausgesprochen habe, basiert auf der Tatsache, dass der junge Seeigel aus dem sogenannten Pluteus nicht direkt oder durch weitere Umwandlung, sondern als ein Neugebilde aus einer Ektodermeinstülpung, der sogenannten Seeigelanlage oder Seeigelscheibe, entsteht, wobei zahlreiche Teile des Larvenkörpers, welche zu dem neuen Bau nicht benutzt werden, zu Grunde gehen. Und zwar glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Substanz des Mittelstücks in die Zellen der „Seeigelanlage“ übergeht, aus welcher sich, soviel ich aus der Literatur zu entnehmen vermag, sämtliche oder fast sämtliche Teile des jungen Seeigels mit Ausnahme des Darms (oder eines Teils desselben) und der Vasoperitonealblasen bilden. Die Zellen der zuletzt genannten Organe würden demnach allerdings keine männlichen Plastosomen erhalten: die Möglichkeit aber, dass fast der ganze übrige Leib des jungen Seeigels durch das Mittelstück des Samenfadens väterliche Eigenschaften ererbt, bleibt bestehen. Die spätere Metamorphose des Seeigels ist übrigens ganz ausserordentlich kompliziert und trotz verschiedener auf diesen Punkt gerichteter ausgezeichnete Untersuchungen noch keineswegs genügend aufgeklärt.

Die Tatsache, welche sich demnach aus den Befunden am Säugetier- und Seeigelei zu ergeben scheint, dass die männliche plastosomatische Substanz nicht an vergängliche embryonale

Bildungen verschwendet, sondern für das definitive Tier aufgespart wird, würde nur geeignet sein, unsere Wertschätzung der Plastosomen in ihrer Eigenschaft als Vererbungsträger zu steigern.

Literaturverzeichnis.

- Altmann, R., 1890: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen.
- Bluntschli, H., 1904: Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*. *Morph. Jahrb.*, Bd. 32.
- Boveri, Th., 1904: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
- Delage, Y., 1895: La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris.
- Della Valle, P., 1909: L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. *Archivio Zoologico*, vol. 4.
- De Vries, H., 1889: Intrazellulare Pangenesis. Jena.
- Duesberg, J., 1910, 1: Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. *Anat. Anz.*, Bd. 35.
- Derselbe, 1910, 2: Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 6.
- Derselbe, 1912: Plastosomen, „apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 20.
- Fauré-Fremiet, E., 1913: Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. d'anat. micr.*, t. 15.
- Fick, R., 1905: Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Anat. Abt., Suppl.
- Derselbe, 1907: Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen. Bastardregeln. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 16, 1906.
- Derselbe, 1908: Zur Konjugation der Chromosomen. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 1.
- Flemming, W., 1882: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.
- Haecker, V., 1896: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 46.
- Held, H., 1912: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris megalocephala*. *Ber. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., und Verhandl. der Anat. Ges. auf d. 26. Vers. in München*.
- Hertwig, O., 1875: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. *Morphol. Jahrbuch*, Bd. 1.
- Derselbe, 1890: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Eine Grundlage für zelluläre Streitfragen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 36.

- Hirschler, J., 1913: Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellforschung, Bd. 9.
- Jost, L., 1904: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena.
- Lams, H., 1910: Recherches sur l'œuf de Cobaye (*Cavia Cobaya*). Maturation, Fécondation, Segmentation. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes, douzième Réunion, Bruxelles.
- Levi, G., 1912: I condriosomi nell' oocite degli Anfibi. Monitore zool. italiano, anno 23.
- Derselbe, 1913: Note citologiche sulle cellule somatiche dell' ovaio dei Mammiferi. Arch. f. Zellforschung, Bd. 11.
- Derselbe, 1914: Das Verhalten der Chondriosomen bei den frühesten Entwicklungsstadien der Säugetiere. Verh. d. Anat. Gesellsch. auf der 28. Vers. in Innsbruck.
- Meves, Fr., 1900: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1903: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.
- Derselbe, 1907: Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Derselbe, 1908, 1: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1908, 2: Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Arch. f. Zellforschung, Bd. 1.
- Derselbe, 1910: Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75.
- Derselbe, 1911, 1: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1911, 2: Chromosomenlängen bei *Salamandra*, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. 2.
- Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2.
- Derselbe, 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 1: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 2: Verfolgung des Mittelstückes des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, Abt. 2.

- Derselbe, 1914, 3: Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, Abt. 1.
- Derselbe, 1915: Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von C. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 1 (im Druck).
- Mulsow, K., 1911: Chromosomenverhältnisse bei *Ancyracanthus cystidicola*. Zool. Anz., Bd. 38.
- Derselbe, 1912: Der Chromosomenzyklus bei *Ancyracanthus cystidicola*. Arch. f. Zellforschung, Bd. 9.
- v. Naegeli, C., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
- Nussbaum, M., 1906: Befruchtung und Vererbung. Anat. Anz., Bd. 28.
- Pfeffer, W., 1897: Pflanzenphysiologie. Bd. I, Stoffwechsel. Leipzig.
- Romeis, B., 1912: Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Nach Untersuchungen an nicht zur Befruchtung gelangten Spermien von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2.
- Derselbe, 1913: Beobachtungen über die Plastosomen von *Ascaris megaloccephala* während der Embryonalentwicklung unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. 2.
- Rubaschkin, W., 1910: Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anatomische Hefte, Bd. 41.
- Rückert, J., 1895: Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.
- Schaxel, J., 1911: Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anz., Bd. 39.
- Schoonjans, H., 1909: Etude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez *Ascaris megaloccephala bivalens*. Bulletin de la Société Royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles, no. 1.
- Sobotta, J., 1913, 1: Eireifung und Befruchtung einschliesslich experimenteller Parthenogenese. Jahresber. über die Fortschritte d. Anat. u. Entwicklungsgesch., herausgeg. von G. Schwalbe. N. F. Bd. 18, Literatur 1912. Teil 2.
- Derselbe, 1913, 2: Über einziige Zwillinge des Menschen und die Polyembryonie bei den Gürteltieren. Sitzungsber. d. Physikal.-med. Ges. zu Würzburg, Jahrg. 1913.
- Strasburger, E., 1877: Über Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 11 (N. F. Bd. 4).
- v. Tellyesniczky, K., 1907: Die Entstehung der Chromosomen. Evolution oder Epigenese? Berlin-Wien.
- Tsukaguchi, R., 1914: Über die feinere Struktur des Ovarialeies von *Aurelia aurita* L. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, Abt. 2.
- Van Beneden, E., 1883: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie, vol. 4.

- Van der Stricht, O., 1909: La structure de l'oeuf des Mammifères (Chauve-Souris, *Vesperugo noctula*). Troisième partie. L'ooocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoires publiés par la Classe des Sciences de l'Acad. Royale de Belgique, 2. sér., t. 2.
- Zoja, L. u. R., 1891: Intorno ai plastiduli fucsinofili (bioplasti dell' Altmann). Mem. Ist. Lomb. Sc. Lett., Milano, vol. 16.
- Zoja, R., 1896—1898: Stato attuale degli studi sulla fecondazione. Dissertazione di libera docenza. Bolletino scientifico, anno 18—20, Pavia.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—IV.

Die Abbildungen der Tafel I—IV sind, nach Schnitten durch die hintersten Enden der weiblichen Geschlechtsröhren von *Filaria papillosa* R., mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm und Kompensationsokular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates entworfen, wobei der Abstand der Zeichenebene von der Ebene des Tisches 17¹/₂ cm betrug

Tafel I.

- Fig. 1—25. Sämtlich nach Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschem Gemisch fixiert sind.
- Fig. 1—10. Freie Spermien aus dem obersten Abschnitt des Uterus.
- Fig. 1—5. Färbung mit Safranin. Chromatinkügelchen rot, Nebenkern etwas stärker bräunlich gefärbt als das Cytoplasma. In Fig. 2 und 3 sind sechs, in Fig. 1, 4, 5 fünf Chromatinkügelchen zählbar. Von den fünf Kügelchen in Fig. 5 ist eines deutlich grösser als die übrigen, setzt sich also wohl aus zweien zusammen.
- Fig. 6—10. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Nebenkern intensiv schwarz gefärbt. Die gleichfalls schwarz gefärbten Chromatinkügelchen sind in Fig. 6 durch den Nebenkern verdeckt, in den Figuren 7—10 dagegen sichtbar, aber mehr oder weniger untereinander verklumpt.
- Fig. 11—26. Färbung mit Eisenhämatoxylin.
- Fig. 11—17. Verschiedene Entwicklungsstadien von Oozyten. Text S. 21—23.
- Fig. 18—26. Befruchtete Eizellen. Eiplastochondrien infolge stärkerer Differenzierung nicht mehr schwarz wie in Fig. 17, sondern nur noch grau gefärbt.
- Fig. 18, 19. Spermium eben eingedrungen, unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegen. Text S. 24—25.
- Fig. 20—26. Das Spermium liegt zwischen dem Eikern und dem in den Figuren oberen Pol der Eizelle. Auswanderung der männlichen Plastochondrien. Text S. 27—29.
- Über die Vakuole, welche sich in Fig. 23, 25 und 26 am Rand des Spermiums findet, s. Text S. 31.

Tafel II.

Sämtliche Figuren nach Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind. Fig. 27—35. Weitere Entwicklungsstadien befruchteter Eizellen.

Fig. 27—31. Die Auswanderung der männlichen Plastochondrien aus dem Spermienkörper nimmt ihren Fortgang.

Von Fig. 28 an: Beginn der ersten Reifungsteilung. Der Eikern verlässt den Eimittelpunkt und begibt sich an den in den Figuren unteren Pol der Zelle. Fig. 31 Eikern verkleinert. Fig. 32 Membran des Eikerns geschwunden, Chromosomen zu einem Haufen versammelt. Fig. 33, 34 Erste Richtungsspindel auf der Höhe der Ausbildung. Fig. 33 Erste Richtungsspindel in Seitenansicht. Fig. 34 Chromosomen der ersten Richtungsspindel in Polansicht.

In Fig. 32 sind im Eicytoplasma noch ca. 15, in Fig. 33 noch ca. 8 Körner vorhanden, welche etwas grösser und stärker gefärbt als die übrigen sind.

Fig. 34. Das Eicytoplasma ist ausschliesslich von kleinen Körnern von der Grösse und Färbbarkeit der Eiplastochondrien durchsetzt.

Fig. 35. Erste Furchungsspindel auf der Höhe der Ausbildung. Beschaffenheit des Cytoplasmas wie in Fig. 34. Am unteren Pol der Zelle die beiden Richtungskörper.

Die in den Figuren 27, 29 und 31 am Rande des Spermienkörpers gelegene Vakuole ist im Text S. 31 besprochen; ebendort das Kügelchen, welches in Fig. 33 oberhalb des Spermienkörpers liegt; in letzterem vier Chromatinkügelchen.

Mit Bezug auf den grossen, annähernd ovalen, hellen Bezirk (mit darin eingeschlossenem Körperchen), welchen man in Fig. 27, 28, 30, 32—34 am oberen Pol der Eizelle wahrnimmt, vergl. Text S. 27—28, über den gleichen Bezirk in Fig. 26, siehe Text S. 28, Anm.

Fig. 36. Zweizellenstadium. Das Cytoplasma enthält ausser den Plastochondrien grau gefärbte Ballen von homogenem Aussehen.

Fig. 37. Furchungsstadium. acht Zellen auf dem Schnitt getroffen. Beschaffenheit des Cytoplasmas wie in Fig. 36.

Fig. 38. Stark vorgerücktes Furchungsstadium, ca. 70 Zellen auf dem Schnitt getroffen. Ihr Cytoplasma enthält dicke Plastokonten, welche in einer homogen aussehenden Grundsubstanz eingebettet sind.

Tafel III.

Sämtliche Figuren nach Präparaten, welche mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixiert und mit Giemsa lösung gefärbt worden sind.

Fig. 39—48. Freie Spermien aus dem obersten Abschnitt des Uterus.

Fig. 39—42. Das ganze Spermium mit Ausnahme der Chromatinkügelchen ist in Fig. 39—41 rotviolett, in Fig. 42 blauviolett gefärbt. Man zählt in Fig. 39 und 42 sechs, in Fig. 41 fünf, in Fig. 40 dagegen nur vier Chromatinkügelchen; von den letzteren sind wahrscheinlich mindestens zwei verklumpt.

- Fig. 43. Kopfkappe rotviolett, das übrige Spermium mit Ausnahme der (fünf) Chromatinkügelchen blauviolett gefärbt.
- Fig. 44. Kopfkappe rotviolett, Nebenkern und Schwanzteil des Spermiums blauviolett gefärbt. Chromatinkügelchen (fünf?) verbacken.
- Fig. 45. Kopfkappe und Schwanzteil des Spermiums rotviolett, Nebenkern bläulich gefärbt. Man zählt vier Chromatinkügelchen.
- Fig. 46—48. Kopfkappe rotviolett, Nebenkern bläulich, Schwanzteil des Spermiums blauviolett gefärbt. In Fig. 46 sind sechs, in Fig. 47 und 48 je fünf Chromatinkügelchen zählbar. In Fig. 48 erscheint die Kopfkappe zu einer Spitze ausgezogen; wahrscheinlich handelt es sich bei dieser Spitze um ein Kunstprodukt.
- Fig. 49—62. Befruchtete Eizellen.
- Fig. 49—51. Spermium eben eingedrungen, unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegen. In Fig. 49 sind die Chromatinkügelchen des Spermiums bis auf eines durch die intensive Blaufärbung des Spermien-cytoplasmas verdeckt. In Fig. 50 und 51 ist die Blaufärbung verblasst; die Chromatinkügelchen, in Fig. 50 fünf, in Fig. 51 sechs, sind deutlich sichtbar geworden. In Fig. 50 und 51 nimmt man ausserdem noch in dem abgeblassten Spermien-cytoplasma ein stärker blau gefärbtes Körperchen unbekannter Natur wahr.
- Fig. 52—58. Spätere Stadien befruchteter Eizellen, vor Beginn der ersten Reifungsteilung. Das Spermium hat seine oberflächliche Lage aufgegeben und seinen Platz zwischen dem Eikern und dem in den Figuren oberen Pol der Eizelle eingenommen. In Fig. 52, 53, 55 und 56 ist die Blaufärbung des Spermien-cytoplasmas abgeblasst, in Fig. 54, 57 und 58 dagegen erhalten. Fig. 52—56 zeigen das Grösserwerden der Chromatinkügelchen. In Fig. 52—55 zählt man sechs, in Fig. 56 fünf oder sechs, in Fig. 57 drei untereinander verbackene, in Fig. 58 vier Chromatinkügelchen.
- Fig. 59. Eikern im Beginn der ersten Reifungsteilung. Spermienkörper schalenförmig umgestaltet, auf dem optischen Schnitt; fünf Chromatinkügelchen.
- Fig. 60. Membran des Eikerns geschwunden, Chromosomen der ersten Richtungsspindel. Im Eicytoplasma zwei stärker gefärbte rundliche Flecke, deren ich im Text keine Erwähnung getan habe; Natur derselben mir unbekannt. Im Spermienkörper drei Chromatinkügelchen sichtbar.
- Fig. 61. Eizelle kurz vor Austossung des ersten Richtungskörpers. Rest des Spermien-cytoplasmas mit fünf Chromatinkügelchen.
- Fig. 62. Beide Richtungskörper ausgestossen. Männlicher und weiblicher Vorkern. In letzterem vier Chromatinklumpen; am oberen Rand des ersteren ein strangförmiger Rest des Spermien-cytoplasmas.

Tafel IV.

Sämtliche Figuren nach Präparaten, welche mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind. Die Strukturverhältnisse des Eicytoplasmas sind nicht wiedergegeben.

Fig. 63—77. Spätere Entwicklungsstadien befruchteter Eizellen.

Fig. 63 und 64. Erste Richtungsspindel; Chromosomen derselben in Fig. 63 wenig, in Fig. 64 weiter auseinandergewichen. Chromatinkügelchen des Spermiums blass gefärbt.

Fig. 65—68. Erster Richtungskörper ausgestossen.

Fig. 65. Chromatinkügelchen des Spermiums stärker färbbar geworden.

Fig. 66. Chromatinkügelchen des Spermiums zum Teil zerschnürt.

Fig. 67. Kleiner männlicher Vorkern von unregelmässiger Form.

Fig. 68. Chromatinkügelchen des Spermiums auf drei Häufchen verteilt, welche durch Zwischenräume voneinander getrennt sind.

Fig. 69—74. Beide Richtungskörperchen gebildet.

Fig. 69. Männlicher Vorkern grösser als in Fig. 67, aber noch unregelmässig in der Form. Die im Ei zurückgebliebenen Chromosomen der zweiten Richtungsteilung haben sich noch nicht zum weiblichen Vorkern umgebildet.

Fig. 70. Zwei männliche und ein weiblicher Vorkern.

Fig. 71. Ebenso; die Vorkerne etwas grösser geworden.

Fig. 72, 73. Je ein männlicher und weiblicher Vorkern; in letzterem sind in Fig. 72 die Chromosomen der zweiten Richtungsteilung noch in Form von Chromatinklumpen erhalten.

Fig. 74. Zwei männliche (oben) und ein weiblicher Vorkern (unten).

Fig. 75. In den Vorkernen sind wieder Chromosomen aufgetreten.

Fig. 76, 77. Die Chromosomen der ersten Furchungsspindel in Polansicht; man zählt in Fig. 76 elf, in Fig. 77 zwölf Chromosomen.

Über die annähernd ovalen, hellen Bezirke (mit darin eingeschlossenen Körperchen), welche man in Fig. 63 und 64 am oberen Pol, in Fig. 65—67 an den Seiten der Eizelle (in Fig. 66 in doppelter Zahl) wahrnimmt, s. Text S. 28; bezüglich des homogen aussehenden Kügelchens, welches in Fig. 65 in der Nachbarschaft der Chromatinkügelchen des Spermiums, in Fig. 69—71 in der Nähe des männlichen Vorkerns, in Fig. 72 links vom weiblichen gelegen ist, ist Text S. 31 zu vergleichen.

Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.).

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel V.

Die Auffassung von dem Wesen der Befruchtung hat auch nach Entdeckung der „Samenkörperchen“ (1677) gemäss dem jeweiligen Zustand der wissenschaftlichen Erkenntnis stark gewechselt. Nachdem die Theorie *Leeuwenhoo*k's, welcher die Samenkörperchen als die präexistierenden Keime ansah, sich als irrtümlich herausgestellt hatte, wurden sie lange Zeit von den „berühmtesten und, was mehr sagt, den berechtigten Autoritäten“ für parasitische Infusorien des Samens gehalten. „Nur dadurch“, sagt *Hensen* 1885, S. 739, „dass trotz allen Glaubens an jene Autoritäten das Studium der Natur fortgesetzt wurde, sind wir weiter gekommen, denn die Natur fährt fort, ihre unwandelbaren Tatsachen zu geben, vor denen die Irrtümer jeder Autorität zerstäuben“. *Kölliker* (1841) war der erste, der die Lehre von der selbständigen tierischen Natur der „Spermatozoiden“ mit Entschiedenheit bekämpfte und zeigte, dass sie Produkte des väterlichen Organismus sind. Schon vorher war durch *Spallanzani* (1785) und *Prévost* und *Dumas* (1824) auf experimentellem Wege nachgewiesen worden, dass die Samenkörperchen zum Zweck der Befruchtung mit den Eiern in unmittelbare Berührung kommen müssen. Man sah sie dann auch (um 1850) den Eizellen äusserlich anhängen, später aber verloren gehen. Die Frage nach ihrer Wirkungsweise beantwortete man damals der Hauptsache nach folgendermaßen: Nach einer Ansicht sollten sie sich auflösen und ihre Substanz der Dottermasse zumischen; die Befruchtung sollte also durch von aussen eindringende gelöste Stoffe erfolgen. Eine andere Anschauung, welche von *Bischoff* unter dem Einfluss der *Liebig'schen* Lehre von den Kontaktwirkungen aufgestellt und z. B. von *Leuckart* akzeptiert wurde, lautete dahin, dass es sich bei der Befruchtung um die Mitteilung einer inneren

Molekularbewegung handle, die in dem einen Körper, dem Spermatozoiden, bereits vorhanden, auf das zu derselben Form der Bewegung sehr geneigte Ei übergehe.¹⁾

Später wurden von verschiedenen Seiten Beobachtungen publiziert, nach welchen die Spermatozoiden in die Eizellen eindringen. Die theoretische Auffassung der Befruchtung änderte sich aber erst, als O. Hertwig 1875 beim Seeigel fand, dass der Kopf des eingedrungenen Samenfadens sich zu einem Kern, dem Samenkern, umwandelt und dass der letztere mit dem weiblichen oder Eikern kopuliert. O. Hertwig stellte daraufhin den Satz auf, dass „die Befruchtung auf der Verschmelzung von geschlechtlich differenzierten Zellkernen beruht“. Hensen (1881, S. 126) bezeichnete diese Auffassung insofern als eine glückliche, als sie unsere Kenntnisse von dem Befruchtungsvorgang vertiefe, „indem sie zu den bisher nur in Betracht gezogenen chemischen und physikalischen Momenten noch hinzufüge das für die Lebenserscheinungen (und die Vererbung) so bedeutsame morphologische Moment, dass nämlich die Materie in bestimmter Formung mitwirkt“. Van Beneden erbrachte sodann 1883 bei *Ascaris* den Nachweis, dass die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern abstammen. Das Chromatin steht sich also im Ei- und Samenkern äquivalent gegenüber und wird auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen in gleicher Weise verteilt. Hierzu kommt, dass es vor der Befruchtung eine Massenreduktion erfährt. Auf Grund dieser Tatsachen gelangte die O. Hertwig-Strasburgersche Lehre zur Herrschaft, dass das Chromatin als der alleinige Träger der erblichen Eigenschaften anzusehen sei.

Zwar wurde von Anfang an von den verschiedensten Autoren immer wieder darauf hingewiesen, dass das Spermium auch noch eine wenn auch nur sehr geringe Menge von Protoplasma mitbringt, welches zu vernachlässigen kein Grund vorliege. Die Anhänger der nuklearen Vererbungstheorie konnten sich jedoch bis vor kurzem mit Recht darauf berufen, dass diesen Hinweisen, soweit sie von deskriptiver Seite kamen, keine positiven Beob-

¹⁾ Für weiteres und die Literatur bis 1853 verweise ich auf den Artikel von Leuckart: „Zeugung“ in Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4.

achtungen zugrunde lägen; die Ergebnisse der experimentellen Forschung aber, welche zu dem Kernmonopol der Vererbung in Widerspruch stehen, wurden von ihnen nicht als beweiskräftig anerkannt (vergl. Meves 1908, S. 823).

In den letzten Jahren ist es nun aber mit Hilfe neuerer technischer Methoden gelungen, den Nachweis zu führen, dass bei der Befruchtung spezifische protoplasmatische Bestandteile, die Plastosomen, welche dem Ei und Spermium gemeinsam sind, von dem letzteren in das Eiprotoplasma übertreten. Angesichts der grossen Bedeutung, welche diesen Elementen für das zellulare Leben zugesprochen werden muss, ist es nicht anders glaublich, als dass sie bei der Übertragung erblicher Eigenschaften mitwirken. Die Lehre, nach welcher der Kern der alleinige Vererbungsträger ist, kann daher heute nicht mehr aufrecht erhalten werden.

Eine Aussaat männlicher Plastosomen im Eiprotoplasma ist bei Nematoden, bei welchen der Befruchtungsvorgang der Beobachtung besonders leicht zugänglich ist, bereits in zwei Fällen, bei *Ascaris* (L. und R. Zoja, Meves, Romeis, Held) und *Filaria* (Meves), nachgewiesen worden. Bei einer *Ascidie*, *Phallusia*, konnte ich ferner an der röhrenförmigen plastosomatischen Scheide, welche bei diesem Tier den Kopf des Spermiums umgibt, bei der Befruchtung interessante Veränderungen wahrnehmen; ich fand, dass der Kopf sich auf einem späteren Stadium dieser Scheide entledigt hat, ohne dass es mir jedoch gelang, über ihr Schicksal etwas Bestimmtes festzustellen. Bei den grossen Schwierigkeiten der Untersuchung wird man sich überhaupt in vielen Fällen mit der Konstatierung begnügen müssen, dass bei der Befruchtung männliche plastosomatische Substanz mit dem Spermium in das Ei eingeführt wird. Über diesen Nachweis bin ich auch bei der vorliegenden Untersuchung, welche sich mit dem Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) beschäftigt, nicht hinausgelangt.

Material und Methode.

Die reifen Geschlechtsprodukte werden bei den Muscheln ebenso wie z. B. bei Echinodermen ins Wasser abgegeben. Wenn man in der geeigneten Jahreszeit eine Anzahl Miesmuscheln in Gläsern mit Seewasser isoliert, kann man, wie schon O. Hertwig

(1877) mitteilt, bei einigen derselben die Entleerung ihrer Geschlechtsdrüsen in den nächsten Stunden beobachten und dann die künstliche Befruchtung ausführen. Auf diese Weise konnte ich mir in Kiel in der Zeit von Ende April bis Anfang Juni ohne grosse Schwierigkeit Material verschaffen.

Von den verschiedenen, zum Studium der Plastosomen geeigneten Methoden, welche ich für die Untersuchung in Anwendung gebracht habe, hat mir die Altmannsche die besten Resultate gegeben, so dass ich mich schliesslich auf diese beschränkt habe. Der Färbung habe ich, wie auch früher, der Empfehlung von Rubaschkin folgend, eine Beizung nach Lustgarten-Pal vorausgehen lassen. Nachdem der Kopf des Samenfadens tiefer in das Ei eingedrungen ist, wird seine Aufindung durch zahlreiche im Ei vorhandene Fett- oder Dotterkügelchen erschwert, welche durch die in dem Altmannschen Gemisch enthaltene Osmiumsäure geschwärzt worden sind. Es empfiehlt sich daher, wenn andere als die allerersten Befruchtungsstadien zur Untersuchung kommen sollen, die aufgeklebten Schnitte zunächst für 6–8 Stunden in Terpentin aufzustellen, welches die osmierten Kügelchen in Lösung bringt. Man kann sich den Nachweis des Spermienkopfes ferner dadurch erleichtern, dass man der Plastosomenfärbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure eine Kernfärbung mit Hämalaun vorausschickt. Zu diesem Zweck habe ich die Schnitte, nachdem ich sie zunächst nach Lustgarten-Pal gebeizt (eventuell auch noch vorher mit Terpentin behandelt) hatte, für ca. 12 Stunden in eine Hämalaunlösung nach P. Mayer hineingebracht, welche im Verhältnis 1:3 mit destilliertem Wasser verdünnt war.

Die Spermien.

Zu den überaus zahlreichen Spermienformen, deren genaue Kenntnis wir G. Retzius verdanken, gehören auch diejenigen von Mytilus. Ich habe zu seiner Schilderung (1904, S. 22) nur wenig hinzuzusetzen.

„Der Kopf“, sagt Retzius; „ist beinahe kuglig und im ganzen nicht gross, aber an seinem Vorderende findet sich ein mit breiter, von der Kopfs substanz scharf abgesetzter Basis versehenes, nach vorn hin weit hervorragendes und stark zuge-

spitztes Perforatorium, welches stärker lichtbrechend, glänzender als die Kopfsubstanz ist“.

Die Abweichungen, welche der eigentliche Kopf von der Kugelform aufweist, bestehen nach meinen Beobachtungen darin, dass er etwas länger als breit und an seinem hinteren Umfang abgeplattet ist. Das Perforatorium ist in einigen meiner Präparate, welche nach der Altmannschen Methode hergestellt sind, durch und durch rot gefärbt. In anderen Präparaten hat es sich infolge stärkerer Differenzierung in seiner Achse aufgebellt: es erscheint also röhrenförmig. Die Wand der Röhre zeigt sich an der Basis etwas verdickt; diese verdickte Stelle hält bei noch weiterer Differenzierung den Farbstoff am längsten fest. An der Spitze des Perforatoriums vermag ich eine leichte knopfförmige Verdickung wahrzunehmen.

Am hinteren Umfang des Kopfes sieht man, wie Retzius geschildert hat, in der Seitenansicht zwei oder auch drei Kügelchen (siehe meine Fig. 1 a—d), welche sich (Retzius) durch Behandlung mit Osmiumsäure und Fuchsin (mit nachfolgendem Einlegen in essigsäures Kali) intensiv rot färben lassen. Hat man den Spermienkopf in der Ansicht von hinten vor sich (Fig. 1 e—f), so erkennt man, dass im ganzen fünf solcher Kügelchen vorhanden sind, welche um den Ansatz des Schwanzes herum in einem regelmässigen Fünfeck liegen. Ich selbst erhielt sie bei Anwendung der Altmannschen Methode ebenfalls intensiv rot gefärbt; sie geben aber den Farbstoff bei diesem Verfahren sehr leicht wieder ab und erscheinen dann ganz durchsichtig und hell. Retzius hat ähnliche Kügelchen, deren Anzahl bald 4, bald 5, bald 8 beträgt, noch bei zahlreichen anderen Mollusken (Lamellibranchiern) und besonders bei Würmern (Polychaeten) aufgefunden.

Was nun die Deutung dieser Kügelchen anlangt, so sind sie bereits von Retzius (1904) als Homologa des Nebenkerns von v. la Valette St. George, des „Mitochondrienkörpers“ von mir (1900) angesprochen worden. Dass diese Deutung zutreffend ist, ergibt sich in erster Linie aus den spermatogenetischen Beobachtungen, welche M. v. Brunn (1884) und ich (1900) bei *Paludina* gemacht haben. In denjenigen Spermatischen von *Paludina*, aus welchen die eupyrenen Spermien entstehen, liegen, wie v. Brunn gezeigt hat, an der Hinterseite des sich ent-

wickelnden Kopfes vier Kügelchen, welche „die Ecken eines winzigen Quadrats bilden, aus dessen Mitte der (Schwanz)faden hervortritt“. Bei *Paludina* persistieren sie nicht als solche, sondern schliessen sich im Lauf der Entwicklung eng an den Schwanzfaden an (wobei sie sich mit ihren Wänden aneinander legen und verschmelzen) und strecken sich dann zu immer dünner werdenden Röhren in die Länge. Schliesslich sind sie in eine zylindrische, auf dem Querschnitt viergeteilte Umhüllung des sogenannten Mittelstücks des Schwanzfadens umgewandelt. Von diesen Kügelchen habe ich (1900) zeigen können, dass sie Derivate von Mitochondrien oder Plastochondrien und also Homologa des „Nebenkerns“ bei Insekten sind, welcher nach meiner Feststellung gleichfalls plastosomatischer Natur ist. Die Kügelchen bei *Mytilus* sind nun zweifellos mit denjenigen bei *Paludina* identisch und können daher, wie es von Seiten Retzius' geschieht, in ihrer Gesamtheit als „Nebenkernorgan“ bezeichnet werden.

Von dem Schwanz der *Mytilus*spermien sagt Retzius, dass er verhältnismässig kurz und mit einem Endstück versehen ist, „welches doppelt so lang ist als der eigentliche Kopf und auch länger als dieser zusammen mit seinem Perforatorium“.

Die reifen Eier.

O. Hertwig, welcher 1877 bei *Mytilus* den Vorgang der Richtungskörperbildung studiert hat, beschreibt, dass die frisch gelegten Eier sich auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel befinden und dass sie von einer „festen, doppelt konturierten und glatt aufliegenden Membran“ umschlossen werden. Von dem Protoplasma der Eier sagt er, dass es im lebenden Zustand „durch kleine glänzende Körnchen in hohem Grade getrübt“ erscheint. Schnitte von Eiern, welche nach der Altmannschen Methode behandelt worden sind, zeigen nun, dass zwei verschiedene Sorten von Körnchen existieren (Fig. 2). Ein Teil der Körnchen werden durch Osmiumsäure geschwärzt, stellen also Fett- oder Dotterkügelchen dar. Die übrigen erweisen sich durch ihre Färbungsreaktionen als Plastochondrien; sie besitzen meistens in einem und demselben Ei ein etwas verschiedenes Kaliber; die grössten erreichen beinahe die Grösse der Dotterkügelchen. Dotterkügelchen und Plastochondrien finden sich im allgemeinen

bunt durcheinander gemengt: jedoch bildet die eine oder andere Sorte von Kügelchen vielfach besondere Anhäufungen.

Schon O. Hertwig hat ferner im Mytilusei ein „von der übrigen Dottersubstanz verschiedenes“ kugeliges Gebilde wahrgenommen, „das in der Grösse von $3\ \mu$ zu $5\ \mu$ variiert.“ „Man kann schwanken“, sagt O. Hertwig, „ob es ein besonders beschaffenes Dotterelement oder ein aus Kernsubstanz bestehender Teil ist. Da indessen das Kügelchen einige Zeit nach der Befruchtung verschwunden ist und die Befunde auffallend an die bei Asteracanthion und Nephelis erhaltenen erinnern, so glaube ich mich für das letztere entscheiden zu müssen.“ O. Hertwig, welcher ausschliesslich Totalpräparate von Mytiluseiern untersucht hat, nahm an, dass es sich um einen „in beständiger Abnahme begriffenen kugelförmigen Rest des Keimflecks“ handelt. Bei Schnittuntersuchung kann man nun aber leicht feststellen, dass vielmehr die erste der beiden Alternativen, zwischen welchen O. Hertwig geschwankt hat, zutreffend ist: es handelt sich um ein „besonders beschaffenes Dotterelement“, und zwar um einen sogenannten „Dotterkern“, wie wir ihn zuerst im Spinnenei besonders durch Balbiani kennen gelernt haben, bestehend aus einem zentralen protoplasmatischen Körperchen, welches in der Regel Plastochondrien und mitunter daneben auch noch Dotterkügelchen einschliesst, und umgebenden konzentrischen Lamellen, welche, dachziegelartig zusammengefügt, eine kugelige Kapsel bilden. Es kommt jedoch in zahlreichen Fällen vor, dass die Kapsel das zentrale Kügelchen nur einseitig umgibt, indem die konzentrischen Lamellen auf eine Seite desselben beschränkt sind (Fig. 2).

Auffallend ist, dass im Mytilusei nicht selten mehrere solcher Dotterkerne vorkommen. O. Hertwig erwähnt schon, dass das von ihm aufgefundene Gebilde „zuweilen auch in zwei Hälften geteilt auftritt“. Ich selbst habe einigemal drei und in einem Fall sogar vier solcher Dotterkerne gezählt.

Die Befruchtung.

Bei einer Portion Eier, welche ich $2\frac{1}{2}$ Minuten nach der Besamung fixiert hatte, waren die Spermienköpfe zum Teil noch im Eindringen begriffen (Fig. 3), zum Teil aber schon völlig eingedrungen, jedoch noch unmittelbar unter der Eimembran gelegen

(Fig. 4). Die Eimembran weist an der Eintrittsstelle des Spermiums ein rundes, scharf umgrenztes Loch auf, welches etwas weiter ist, als für den Durchtritt des Kopfes notwendig erscheint. Die Ränder des Loches sind in den meisten Fällen etwas nach aussen umgebogen. Merkwürdig ist, dass das Perforatorium nicht nur bei den völlig aufgenommenen Köpfen, sondern auch schon bei den noch im Eintritt begriffenen spurlos geschwunden ist; seine Substanz muss sich also sehr rasch auflösen. Dagegen sind am hinteren Umfang des durch Hämalaun blau gefärbten Kopfes in Seitenansicht zwei oder drei Kügelchen des „Nebenkernorgans“ deutlich zu erkennen.

Indem der Kopf mit dem ihm anhaftenden Nebenkernorgan tiefer in das Ei eindringt, kommt er zwischen den geschwärzten Dotterkügelchen und Eiplastochondrien zu liegen und wird nun besonders durch die ersteren den Blicken entzogen. Um ihn auffinden zu können, empfiehlt es sich, wie gesagt, die geschwärzten Kügelchen vorher durch Behandlung der Schnitte mit Terpentin zu entfernen, wie dies bei Fig. 5—8 geschehen ist. Fig. 5 und 6 sind nach Eiern gezeichnet, welche $4\frac{1}{2}$ Minuten nach Zusatz des Spermias fixiert worden sind. In Fig. 5 und 8 hat sich von der Oberfläche der doppelt konturierten Eimembran eine „Dotterhaut“ abgehoben; in Fig. 6 und 7 ist sie entweder noch nicht gebildet oder liegt der Eimembran noch so dicht an, dass sie nicht zu erkennen ist.

Der eingedrungene Kopf führt weiterhin eine Drehung aus, wie sie schon bei zahlreichen Tieren beobachtet wurde, in der Weise, dass er das vordere Ende gegen die Peripherie, das hintere gegen den Mittelpunkt des Eies kehrt: Fig. 7 und 8, nach Eiern, welche 6 Minuten nach der Befruchtung fixiert sind. In Fig. 7 liegt der Kopf genau rechts vom Eintrittsloch, aus welchem der Schwanzfaden hervorragt. Bei Fig. 8 ist das Eintrittsloch nicht auf dem Schnitt getroffen. In letzterer Figur haben die Kügelchen des „Nebenkernorgans“ sich bereits von der Hinterseite des Spermienkopfes abgelöst. Nachdem sie sich weiter von ihm entfernt haben, besteht keine Möglichkeit mehr, sie von gleichgrossen Eiplastochondrien zu unterscheiden. Damit ist der weiteren Verfolgung der männlichen plastosomatischen Substanz (wenigstens mit Hilfe der von mir angewandten Methode) im Mytilusei ein Ziel gesetzt.

Immerhin ist es gelungen, an einem neuen Objekt den Nachweis zu erbringen, dass ausser dem Kern auch die Plastosomen der Samenzelle als geformte Elemente in das Ei eintreten. Dass sie dies allgemein tun, lässt sich allerdings, wie Duesberg (1912, S. 841) bereits bemerkt hat, überhaupt nicht im mindesten bezweifeln. Zunächst konnte überall, wo die Bildung des Spermiums mit den geeigneten Methoden untersucht wurde, gezeigt werden, dass sämtliche Plastosomen der Spermatide dabei Verwendung finden. Wir wissen ferner, dass in zahlreichen Fällen die ganzen Spermien einschliesslich des Schwanzes in das Ei aufgenommen werden.¹⁾ „Andererseits“, sagt Duesberg, „zeigen die Untersuchungen über den Aufbau des reifen Spermatozoids, dass es in vielen Fällen genügt, wenn ein sehr kleiner Teil des Schwanzes in das Ei eindringt und in einigen Fällen dieses Eindringen [des Schwanzes] gar nicht nötig ist, um die Plastosomen des Spermatozoids in das Ei zu bringen.“

Es kann allerdings zunächst befremden, dass die Plastosomen des Spermiums denjenigen des Eies in vielen Fällen z. B. bei *Mytilus* und *Phallusia* so ausserordentlich an Masse nachstehen²⁾: aber ein Argument gegen ihre Mitwirkung bei der Vererbung lässt sich, wie ich schon mehrfach bemerkt habe, daraus nicht herleiten.³⁾ Die Stammzellen des Spermiums und der Eizelle, die Spermatogonien und Oogonien, sind bei vielen Tieren nicht nur an Grösse, sondern auch in bezug auf den Bau

¹⁾ Man kann es heute sogar für wahrscheinlich halten, dass alle Angaben, nach welchen Schwanzteile abgeworfen werden, auf Irrtum beruhen.

²⁾ Bei *Ascaris* und *Filaria* ist dies weniger der Fall.

³⁾ Man vergleiche auch W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 1897, Bd. 1, S. 46: „Da mit dem Samenfadon (wie es scheint, in allen Fällen) bei der Befruchtung der Eizelle auch Zytoplasma zugeführt wird, so kann schon dieserhalb aus den bezüglichen Erfahrungen die Alleinherrschaft des Kerns mit Recht nicht gefolgert werden“ Weiter heisst es S. 47: „In diesen Fragen ist aus der relativ ansehnlichen Grösse des Kernes in embryonalen Zellen ein entscheidendes Argument nicht abzuleiten, so beachtenswert und bedeutungsvoll diese Tatsache auch ist. Denn von der Körpermasse hängt doch nicht die Bedeutung eines Menschen im Gemeinwesen ab, und die Bakterien demonstrieren sehr schön, wie eine winzige lebendige Masse, indem sie zu intensiver Vermehrung befähigt ist, die gewaltigsten Leistungen zu vollbringen und selbst die grössten Organismen zu vernichten vermag. Zudem können gewaltige Reizerfolge durch unglaublich geringe Mengen ausgelöst werden.“

von Kern und Zytoplasma einander so völlig gleich, dass sie sich überhaupt nicht unterscheiden lassen. Die Oogonie pflegt mit ihrem Übertritt in die Wachstumsperiode eine gewaltige Vergrößerung zu erfahren, an welcher nicht nur das Zytoplasma, sondern auch der Kern Teil hat, so dass das „Keimbläschen“ den Kern der homologen männlichen Zelle, des Spermatozyten erster Ordnung, in vielen Fällen um das hundertfache und mehr übertrifft. Nichtsdestoweniger erweisen sich die Kerne der beiden kopulierenden Geschlechtszellen als „äquivalent“. Was nun die Plastosomen anlangt, so könnte die im frisch besamten Ei vorhandene Ungleichheit in der Zahl der männlichen und weiblichen Plastosomen durch ein starkes Wachstum der ersteren beseitigt werden. Dabei ist zu betonen, dass ein solcher Ausgleich sich keineswegs bis zum Beginn der ersten Furchung (Auftreten der Zelleibsteilung) zu vollziehen braucht: in den Furchungszellen ist noch Zeit genug dafür. Die Befruchtung vollendet sich meines Erachtens vielfach erst im Lauf der Keimbildung.

Solange man glauben durfte, dass sämtliche erblichen Eigenschaften im Kern vereinigt sind, war die Annahme notwendig, dass sie von diesem auf das Zytoplasma übertragen werden. Wenn bei Kreuzung einer rot und einer weiss blühenden Pflanze die Blumen des Bastards eine intermediäre blassrote Färbung aufweisen, so mussten wir uns früher vorstellen (De Vries 1889), dass die Chromatophoren ihre Eigenschaften vom Kern mitgeteilt bekommen haben. Man zog zur Erklärung eine dynamische oder enzymatische Wirkung des Kerns auf das Zytoplasma heran oder griff zu der Hypothese, dass die im Kern enthaltenen stofflichen Träger der erblichen Anlagen (Pangene, De Vries) vom Kern an das Zytoplasma abgegeben werden. Mit der Erkenntnis, dass neben dem Kern auch die Plastosomen bei der Befruchtung mitwirken, sind alle diese Annahmen überflüssig geworden. Die Plastosomen sind die Vererbungsträger des Zytoplasmas; sie stellen nach der Anschauung, welche ich mir von 1907 an auf Grund meiner Beobachtungen gebildet habe, eine primitive (indifferente, neutrale) Substanz dar, welche sich selbst im Lauf der Ontogenese in die verschiedensten Differenzierungen umwandelt, wobei sie die elterlichen Eigenschaften in die Erscheinung treten lässt. Wenn in dem oben angeführten Beispiel die Blüten der Bastardpflanze blassrot sind, so erklärt sich dies

meiner Meinung nach daher, dass im Lauf der Befruchtung männliche und weibliche Plastosomen sich miteinander vereinigt haben und dass die Chromatophoren der Pflanzen, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, (ebenso wie die Pigmentkörner der Tiere) Umwandlungsprodukte von Plastosomen sind.¹⁾

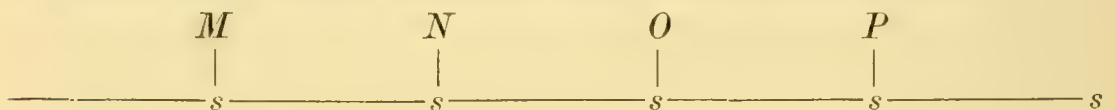
In einer früheren Arbeit (1908) habe ich die Frage untersucht, inwieweit auf die Plastosomen die Vorstellung passt, welche Naegeli sich von der äusseren Erscheinung und der Struktur seines Idioplasmas gebildet hat, und bin zu dem Resultat gelangt, dass die Plastosomen eine geeignete Grundlage für die Naegelische Theorie innerhalb des Zytoplasmas abgeben. Jedoch fand ich, dass die Anschauungen, welche von Naegeli mit Bezug auf die spezifische Wirksamkeit des Idioplasmas entwickelt worden sind, durch meine Beobachtungen über das Verhalten der Plastosomen bei der „Entfaltung der Anlagen“ keine Bestätigung erhalten. Ich kam nämlich zu dem Ergebnis, dass die verschiedenen Differenzierungsprodukte der Zellen nicht, wie es die Theorie Naegelis verlangen würde, durch Einwirkung der Plastosomen (bezw. der den Plastosomen innewohnenden Molekularkräfte) auf das umgebende Zytoplasma hervorgebracht werden; sie entstehen vielmehr nach meiner Ansicht, wie ich schon eben bemerkt habe, aus den Plastosomen selbst auf dem Wege direkter Metamorphose, welche nach den verschiedensten Richtungen vor sich geht.

In dieser Beziehung stimmt mit meiner Auffassung in viel höherem Grade die Lehre überein, zu welcher Galton durch das Studium der Erblichkeitsgesetze geführt worden ist. Johannsen, dessen „Elementen der exakten Erblichkeitslehre“

¹⁾ Nach Strasburger (1908) soll ja allerdings bei der Befruchtung der Phanerogamen ein „nackter Spermakern“ in das Ei hineinschlüpfen; ein Erguss von zytoplasmatischem Pollenschlauchinhalt in das Ei ist nach Strasburger in keinem Fall bisher beobachtet worden. Ich habe aber hierzu schon 1908, S. 859 folgendes bemerkt: „Da das Zytoplasma des Pollenschlauchs den Spermakern, wie Strasburger selbst (1908, S. 40) sagt, an seinen Bestimmungsort befördert, so lässt es sich meines Erachtens nicht ausschliessen, dass etwas davon mit in das Ei hineingelangt. Ferner ist aber die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass schon ein einziges winziges Mitochondrium genügen könnte, um die Eigenschaften des väterlichen Zytoplasmas auf dasjenige des Eies zu übertragen.“

(erste deutsche Ausgabe 1909, S. 478 u. folg.) ich meine Kenntnis dieser Theorie verdanke, gibt davon folgende Darstellung. Galton (1875), führt er aus, nennt dasjenige im befruchteten Ei, was für die Vererbungserscheinungen massgebend ist, den Stirp (aus dem lateinischen stirps, Stamm), ein Wort, welches sich auch durch die häufig benutzten Ausdrücke Idioplasma (Naegeli 1884) und Keimplasma (Weismann 1885) ersetzen lässt. Er denkt sich, dass die Sexualzellen (und ebenso die embryonalen Gewebe) reich an Stirp sind und dass dieser in den Sexualzellen direkt von der einen Generation zur folgenden weitergeführt wird, ohne in den speziellen persönlichen Entwicklungsgang des einzelnen Individuums hineingezogen zu werden, während die spezialisierten Körperzellen im Lauf ihrer Entwicklung das ihnen überlieferte „Keimplasma“ grösstenteils „verbrauchen.“¹⁾ Die Sexualzellen der nacheinander folgenden Generationen bilden ein Kontinuum, eine Fortsetzungsreihe; und es ist sehr deutlich, dass dadurch der Stirp das eigentlich bleibende, das eigentlich „feste“ der betreffenden Rasse bildet. „Die individuellen Körper, die Einzelpersonen, sind — mit einem nicht ganz adäquaten Bild übrigens — vergänglichen Blättern oder Trieben an einem unsichtbaren Wurzelstock ähnlich; der „Wurzelstock“ wird von den Blättern und Trieben ernährt, diese aber manifestieren nur, was im „Wurzelstock“ gegeben ist — aber in höchst wechselnder Art je nach den Schwankungen der Lebenslagefaktoren“.

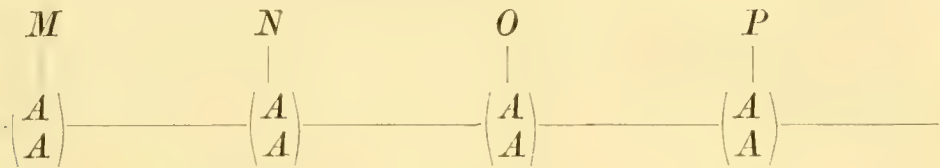
Diese Lehre kann nach Johannsen (1909, S. 480) in einfachster Weise durch folgendes Schema illustriert werden:



„Hier bezeichnen die Buchstaben M—P vier Generationen von Individuen, während s den Stirp (das Keimplasma) der Gameten bezeichnet, welcher alle Generationen zur einheitlichen Entwicklungsreihe verbindet. Die langen Striche des Schemas deuten das Freiwerden, das Ausscheiden von Gameten, z. B. eines Eies, an; die kurzen Striche bezeichnen die Entwicklung des betreffenden Individuums aus der grundlegenden Zygote.“

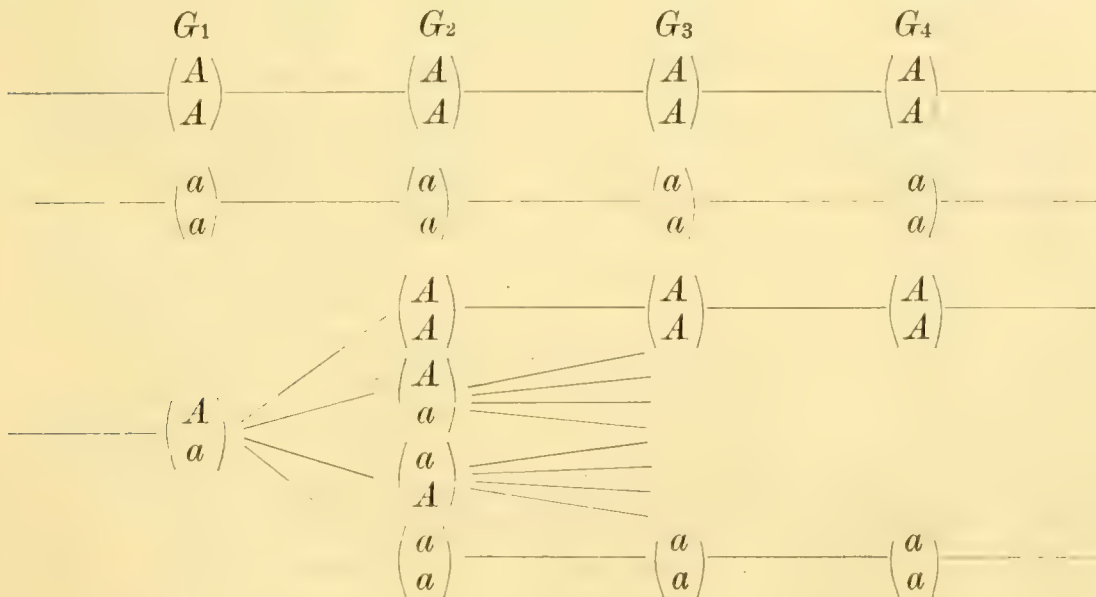
¹⁾ Man vergleiche hierzu Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, zweite deutsche Ausgabe, 1913, S. 408.

Weiter (S. 487) unternimmt es *Johannsen*, das *Galton*-sche Schema an die *Mendelsche* Regel zu adaptieren, wobei er die beiden zur Kreuzung verwendeten rassenreinen Individuen (die „homozygotischen P-Formen“) mit AA und aa bezeichnet; das Schema z. B. der AA-Form würde dann folgendermaßen auszuführen sein:



Das obere A bezeichnet die „genotypische“ Beschaffenheit der Eizelle, das untere diejenige der Samenzelle. Hier sind beide genotypisch gleich und könnten darum auch mit s (wie vorher) markiert werden.

„Die Berücksichtigung der „Personen“, M, N usw., ist nun offenbar hier unnötig und macht das Schema für den weiteren Gebrauch nur schwerfällig. Halten wir uns allein an die genotypische Beschaffenheit der Gameten bzw. der Zygoten, dann können wir hier gleich das derart vereinfachte Schema der beiden P-Formen sowie des Bastardes beider darstellen. Mit G_1 — G_4 sind die betreffenden vier Generationen markiert“:



Dieses Bastardschema ist, wie *Johannsen* sagt, „nichts als eine graphische Transskription des einfachen *Mendelschen*

Spaltungsschemas bei Selbstbefruchtung des Bastards F_1 ." Um das Verhalten der Nachkommenschaft eines solchen Bastards zu erklären, hat Mendel bekanntlich die Hypothese aufgestellt, dass die in F_1 zusammengebrachten Gene oder Erbeinheiten bei der Bildung der Sexualzellen wieder getrennt würden oder mit anderen Worten, dass jeder Bastard der F_1 -Generation zweierlei Arten von Sexualzellen (zweierlei männliche und zweierlei weibliche) bilde. Die zytologische Grundlage der Spaltungsprozesse glaubt man vielfach in der sogenannten „Reduktionsteilung“ gefunden zu haben, welche Weismann, ohne Kenntnis des Mendelschen Vererbungsmodus, von theoretischen Erwägungen aus postuliert hatte. Ich darf dazu bemerken, dass ich schon 1902 konstatiert habe (vergl. auch Meves 1896), dass eine solche Reduktionsteilung als allgemeines Vorkommnis nicht existiert. Meine weiteren Untersuchungen, zusammen mit der Konfusion, welche bezüglich des „Reduktionsproblems“ in der zytologischen Literatur von Anfang an geherrscht und immer stärker um sich gegriffen hat, haben die Überzeugung in mir immer mehr befestigt, dass die Weismannsche Reduktionsteilung das Phantasieprodukt bleiben wird, als welches sie entstanden ist.

Ferner scheint es mir aber keineswegs erforderlich, anzunehmen, dass die Spaltung und Neukombination der Gene oder Erbeinheiten schon bei der Bildung der Sexualzellen der F_1 -Generation vor sich geht. Vielmehr möchte ich mit Nägeli (1884, S. 208) glauben, dass diese Erscheinungen in erster Linie von dem Verhalten der bei der Selbstbefruchtung des Bastards F_1 (bezw. bei der Befruchtung innerhalb der F_1 -Generation) zusammenkommenden Idioplasmen abhängig sind.

Literaturverzeichnis.

- Balbiani, E. G., 1879: Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris.
 v. Brunn, M., 1884: Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.
 Duesberg, J., 1912: Plastosomen, „apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20.
 Held, H., 1912: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris megalocephala*. Ber. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl. und Verhandl. d. anat. Ges. auf d. 26. Vers. in München.

- Hensen, V., 1881: Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie, Bd. 6, II. Teil.
- Derselbe, 1885: Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtschaftl. Jahrb., Bd. 14.
- Hertwig, O., 1875: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Abh. Morpholog. Jahrb., Bd. 1.
- Derselbe, 1877: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Dritter Teil. Morpholog. Jahrb., Bd. 4.
- Meyes, Fr., 1896: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.
- Derselbe, 1900: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1902: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.
- Derselbe, 1907: Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31.
- Derselbe, 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1911: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mammilata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. 2.
- Derselbe, 1915: Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 2.
- v. Naegeli, C., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
- Retzius, G., 1904: Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 11.
- Romeis, B., 1912: Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Nach Untersuchungen an nicht zur Befruchtung gelangten Spermien von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2.
- Strasburger, E., 1908: Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44.
- Van Beneden, E., 1883: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie, vol. 4.
- De Vries, H., 1889: Intrazelluläre Pangenesis. Jena.
- Zoja, L. und R., 1891: Intorno ai plastiduli fucsini (bioplasti dell' Altmann). Mem. Ist. Lomb. Sc. Lett., Milano, vol. 16.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Die Abbildungen der Tafel V sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,40) und Kompensationsokular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objektischhöhe gezeichnet; und zwar sämtlich nach Präparaten, welche mit Altmann'schem Gemisch fixiert und mit Hämalaun und Fuchsin-Pikrinsäure gefärbt worden sind.

- Fig. 1 a—d. Spermien von *Mytilus* in Seitenansicht. Näheres siehe Text.
Fig. 1e. Ansicht des Spermienkopfes mit den fünf Kügelchen des Nebenkernorgans von hinten.
Fig. 1f. Die fünf Kügelchen des Nebenkernorgans von hinten gesehen, mit einem nach unten links ziehenden Stück des Schwanzfadens.
Fig. 2. Reifes *Mytilusei*, Dotterkügelchen geschwärzt, Plastochondrien rot gefärbt. Richtungsspindel und „Dotterkern“. Näheres siehe Text.
Fig. 3—8. Teile von Schnitten durch befruchtete *Mytiluseier*. Bei Fig. 5—8 sind die geschwärzten Dotterkügelchen durch Terpentin weggelöst.
Fig. 3 und 4: 2 $\frac{1}{2}$ Min., Fig. 5 und 6: 4 $\frac{1}{2}$ Min., Fig. 7 und 8: 6 Min. nach der Besamung fixiert. Im übrigen siehe Text.

Aus dem Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen.

Von
Paula Hertwig.

Hierzu Tafel VI—VIII und 13 Textfiguren.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	64
I. Teil: Über die Entwicklung radiumbestrahlter Tritoneier nach Befruchtung mit normalem Samen	68
A. Experimenteller Teil.	
a) Erste Versuchsreihe. Bestrahlung der Eier während 5 Minuten	69
b) Zweite Versuchsreihe. Bestrahlung der Eier während 10 und 15 Minuten	72
c) Dritte Versuchsreihe. Bestrahlung der Eier während 18 und 20 Minuten	74
d) Vierte Versuchsreihe. Bestrahlung der Eier während 25 und 30 Minuten	77
e) Fünfte Versuchsreihe. Bestrahlung der Eier von Triton taeniatus während 18 Minuten und Befruchtung derselben mit Samen von Triton cristatus	79
B. Mikroskopische Untersuchung der Missbildungen am Zentralnervensystem	80
C. Zusammenfassung und Besprechung der wichtigsten Versuchsergebnisse	82
D. Kernuntersuchungen.	
a) Chromosomenzählungen	85
b) Messungen der Kerngrößen. Die Volumina haploider und diploider Kerne verhalten sich bei Amphibienlarven wie 1 : 2	87
E. Die Entwicklungsweise hemikaryotischer Larven und Untersuchung der Larve Fig. 35	98
F. Untersuchung der frühzeitig absterbenden Embryonen	101
II. Teil: Über die Entwicklung von Fischeiern, die mit radiumbestrahltem Samen befruchtet wurden	104
A. Beschreibung der Experimente.	
a) Vorversuche	106
b) Radiumexperiment und Gobiusbastarde	107
c) Befruchtung von Crenilabrus-Eiern mit radiumbestrahltem Gobius-Samen	108
B. Zytologische Untersuchung von zweigeteilten Eiern	110
C. Zytologische Untersuchung polysperm befruchteter Eier	112

Einleitung.

In den letzten Jahren wurden aus dem Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht, die sich mit der Einwirkung von Radium und Mesothorium auf tierische Zellen, insbesondere auf die Keimzellen verschiedener Tierarten (Amphibien, Fischen, Echinodermen) befassten. Da die Resultate dieser Arbeiten ein Licht auf zahlreiche biologische Fragen werfen, so z. B. auch einen wichtigen Beitrag zu dem Problem der Vererbung liefern, darf dieses neue Forschungsgebiet Anspruch auf besonderes Interesse erheben, zumal da weitere Untersuchungen auf den beschrifteten Wegen noch reiche Ausbeute verheissen.

Nachdem O. Hertwig im Frühjahr 1909 durch einige Vorversuche an Frosch- und Axolotllarven, die auf verschiedenen embryonalen Stadien als Morulae, Blastulae, Gastrulae, sowie als junge Embryonen der Einwirkung von Radium ausgesetzt wurden, festgestellt hatte, dass durch die Bestrahlung eine deutliche Beeinflussung der embryonalen Entwicklung hervorgerufen werden konnte, brachte er im darauf folgenden Sommer die Experimente in Beziehung zu dem Problem der Vererbung. Von der Voraussetzung ausgehend, dass Ei und Samenfaden als Träger gleicher Idioplasmamengen gleichwertig auch schon frühe embryonale Stadien beeinflussen, vermutete er, dass eine Schädigung der Samenfäden einen störenden Einfluss auf die Entwicklung des mit bestrahltem Spermia befruchteten Eies haben müsste. Um diese Hypothese durch das Experiment zu stützen, bestrahlte O. Hertwig die Spermatozoen verschiedener Seeigelarten mit Radium und, da es sich herausstellte, dass selbst eine Einwirkungsdauer von 20 Stunden die Beweglichkeit der Spermien nicht erheblich herabsetzte, befruchtete er mit dem so behandelten Samen normale Eier. Der Erfolg entsprach den Erwartungen, die Eier schlugen eine abnorme Entwicklung ein, als ob sie selbst unmittelbar geschädigt worden wären, und gingen, je nach der Einwirkungsdauer des Radiums auf die Spermatozoen, früher oder später zugrunde. Es wird also der Samenfaden „durch die Radiumbestrahlung in irgend einer Weise in seiner Konstitution nicht unerheblich verändert. Durch die Befruchtung wird sein Neuerwerb auch auf das Ei übertragen.“ (O. Hertwig.)

Es handelte sich nun noch um die Feststellung: Welcher Bestandteil des Samenfadens ist der Träger der neu erworbenen Eigenschaft? Es lag nahe, das Chromatin als diejenige Substanz anzusehen, die in erster Linie durch die Radiumstrahlen verändert wird, einmal, da die Kernsubstanz den hauptsächlichsten Bestandteil der Samenfäden bildet und dann auch, weil die Beweglichkeit der Spermatozoen, eine Funktion des Plasma, durch die Radiumeinwirkung fast vollständig unbeeinflusst geblieben war. Mit der Lösung dieser Frage beschäftigen sich zwei Arbeiten. Bei der zytologischen Untersuchung von mit Radium bestrahlten *Ascaris*-Eiern konnte ich eine direkte Veränderung des Chromatins feststellen, die Bestrahlung führte zu Störungen in der Chromosomenbildung, und bei besonderer Intensität der Radiumeinwirkung gingen die Kerne unter den Erscheinungen des Chromatinzerfalls zugrunde. Plasma und Zentrosomen hingegen liessen keine Anomalien erkennen. — Eingehender noch untersuchte G. Hertwig diese Frage in seiner Arbeit über „das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei.“ Es gelang ihm, zytologisch nachzuweisen, dass die schlechte Entwicklung der Seeigellarven allein auf den Einfluss des geschädigten Spermachromatins zurückzuführen ist. Dieses „Radiumchromatin“ hat die Fähigkeit, Chromosomen zu bilden, verloren und verursacht die pathologischen Teilungen des gesunden Eikerns, mit dem es spätestens während der Zweiteilung verschmilzt.

Neue Gesichtspunkte tauchten auf, als im Frühjahr 1910 G. und O. Hertwig die Radiumversuche auf die Geschlechtsprodukte von Amphibien (*Rana fusca*) ausdehnten. Die Ergebnisse dieser Experimente sind in den Abhandlungen: „Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen“ (O. Hertwig) und „Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen“ (G. Hertwig) niedergelegt. Beide Arbeiten bestätigten die schon bei den Seeigeln gemachten Erfahrungen, dass die durch Bestrahlung erworbene Radiumkrankheit der einen Kern-Komponente, sei es der männlichen oder der weiblichen, auf den gesamten Kopulationskern übertragen wird. Bei diesen Versuchen trat aber noch eine Erscheinung auf, die bei oberflächlicher Betrachtung die ganzen bisher gewonnenen Resultate in Frage zu stellen schien. Während bei kürzeren Bestrahlungszeiten, und zwar sowohl bei Bestrahlung

der Eier als der Samenfäden, die Entwicklungsschädigung proportional der Einwirkungsdauer des Radiums ist, ändert sich von einem bestimmten Zeitpunkt ab das Verhältnis. Wir haben jetzt eine merkwürdige Erscheinung: je länger wir die eine Gamete der Radiumwirkung aussetzen, desto besser verläuft die Entwicklung der Zygote.

G. Hertwig stellt dieses Ergebnis in Form einer Kurve dar, die graphisch veranschaulicht, welches Durchschnittsalter die Embryonen bei Eibestrahlung von 5 Minuten, einer Viertelstunde oder 2 Stunden erreichen. Die Zeitdauer der Bestrahlung ist dabei als Abscisse, das Alter der Larven als Ordinate genommen. Die Kurve zerfällt in einen absteigenden und einen aufsteigenden Teil. Ihren tiefsten Punkt, der einem Durchschnittsalter von 4 Tagen entspricht, erreicht sie bei einer Bestrahlungsdauer von 30 Minuten. Der aufsteigende Ast zeigt an, dass bei verlängerter Radiumwirkung das Alter der Embryonen proportional der Bestrahlung wächst. Es erreichen z. B. 1 Stunde bestrahlte Eier das Durchschnittsalter von 8 Tagen. — Eine ähnliche Kurve erhält man, wenn man auf der Abscisse die Zeitdauer der Bestrahlung von Samenfäden einträgt und auf der Ordinate die Lebensalter der Embryonen, die sich aus Eiern, welche mit bestrahltem Samen befruchtet wurden, entwickelten. Der Tiefpunkt dieser Kurve liegt bei O. Hertwigs Versuchen bei einer Bestrahlung von ca. 1 Stunde.

Um diese merkwürdige Tatsache zu erklären, nahmen die Autoren an, dass die Schädigung des Ei- oder Samenkerns stets proportional der Bestrahlungsdauer wächst. Während nun aber geringfügig geschädigtes Chromatin noch die Fähigkeit zur Vermehrung besitzt und somit alle embryonalen Zellen mit erkranktem Chromatin infiziert, wird die Kernsubstanz bei längerer Bestrahlung mehr und mehr vermehrungsunfähig. Infolgedessen beteiligt sich der geschädigte Halbkern überhaupt nicht mehr an den mitotischen Vorgängen, er wird ausgeschaltet. Die Entwicklung wird also im extremsten Fall allein von dem gesunden männlichen, resp. weiblichen Kern geleitet. Diese Entwicklungsart bezeichnet O. Hertwig, wenn sie allein vom Eikern verursacht wird, als eine experimentell parthenogenetische; G. Hertwig spricht von einer merogonen oder arrhenokaryotischen Entwicklung seiner entkernten Eier.

Diese Hypothese bedurfte zu ihrer Bestätigung und Erweiterung erneuter Untersuchungen. Es galt, die Experimente auf neue Versuchsobjekte auszudehnen und die gewonnenen Resultate nachzuprüfen. Dieser Aufgabe unterzog sich K. Oppermann, indem er einen Parallelversuch zu O. Hertwigs Froschuntersuchung bei Fischen ausführte.

In seiner Arbeit: „Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden“ bestätigte er das Gesetz der Kurvenbildung und versuchte ferner, die haploide Natur der Forellenembryonen durch Kernmessungen festzustellen. — Gleichzeitig gelang es mir, einen zytologischen Beweis für die Ausschaltungs-Theorie des intensiv bestrahlten Spermakerns zu bringen, indem ich das Verhalten des Radiumchromatins im Froschei während der ersten Teilungen verfolgte. Ich fand das Radiumchromatin vermehrungsunfähig als Klumpen oder Bläschen abseits vom mütterlichen Furchungskern liegen, dessen normale Teilung in keiner Weise beeinflusst wurde — ein Resultat, das im wesentlichen von Oppermann durch spätere Untersuchung an Forelleneiern bestätigt wurde.

Einen weiteren Ausbau und zugleich einen experimentellen Beweis fand die Theorie in der Arbeit G. Hertwigs: „Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen.“ Nach Pflüger und Born sterben die Kreuzungsprodukte von *Bufo vulgaris* ♀ × *Rana fusca* ♂, sowie von *Rana esculenta* ♀ × *Rana fusca* ♂ nach normaler Zweiteilung und Furchung auf dem Keimblasenstadium ab. G. Hertwig bestätigt durch Kontrollversuche diese Resultate und erklärt die schlechte Entwicklung der Bastarde aus der Entstehung einer disharmonischen Idioplasmaverbindung, die durch die Kopulation zweier artfremder Kerne zustande kommt. Er bestrahlte nun die Spermatozoen von *Rana fusca* 4½ Stunden mit Mesothorium und erreichte hierdurch, dass sich die Larven über das Keimblasenstadium hinaus zu kleinen Embryonen entwickelten: denn „die Ursache zu der Erkrankung, die Vereinigung der beiden Bastardidioplasmen zu einer disharmonischen Verbindung, ist ja bei den Radiumexperimenten durch die frühzeitige Elimination des artfremden radiumkranken Spermachromatins beseitigt.“ Er bezeichnet die Entwicklung dieser „falschen Bastarde“, da nur der haploide Eikern sie leitet, als eine haploid parthenogenetische und stützt diese Behauptung

durch Kernmessungen, die die reduzierte Chromatinmenge der Kerne der Radiumlarven dartun.

Einen zwingenden Beweis für die haploide Natur der Larven, die mit intensiv radiumbestrahltem Samen befruchtet worden waren, führte Oscar Hertwig, indem er seine Froschexperimente bei Tritonen wiederholte und an diesem Material, das einer zytologischen Untersuchung besser zugänglich ist, durch Kernmessung und Zählung der Chromosomen die halbe Zahl derselben mit absoluter Sicherheit feststellen konnte.

Trotz der nun schon recht ansehnlichen Zahl von Arbeiten, die sich mit der Bestätigung und dem weiteren Ausbau der eben dargestellten Ergebnisse befassen, stehen doch noch immer einige Fragen offen, deren Beantwortung zur Sicherstellung der bisherigen Resultate erforderlich ist.

Hierzu gehört der exakte Nachweis, dass Eier durch Radiumbestrahlung vollkommen entkernt werden können, dass also Larven, die sich aus solchen Eiern nach Befruchtung mit gesundem Sperma entwickeln, hemikaryotisch sind. — Die vorliegende Aufgabe soll in dieser Arbeit durch Untersuchung von Tritonlarven gelöst werden, demselben Objekt, an dem O. Hertwig die haploide Beschaffenheit der Kerne seiner „Radiumlarven“ durch Ausschaltung der Samenkernes hervorrief.

Im zweiten Teil meiner Abhandlung will ich noch einen Beitrag zu einem interessanten Gebiet der Radiumexperimente geben, dessen Erforschung noch manche Resultate verspricht, nämlich eine Darstellung von kombinierten Radium- und Kreuzungsversuchen bei Fischen.

I. Teil.

Über die Entwicklung radiumbestrahlter Tritoneier nach Befruchtung mit normalem Samen.

Die Versuche wurden im Mai und Juni 1914 ausgeführt. Die frisch eingefangenen Weibchen wurden getötet, die Eier aus den Ovidukten herauspräpariert und unter möglicher Schonung in einer Gruppe von 10—12 Stück auf einen Objektträger angeordnet und in der feuchten Kammer der Bestrahlung ausgesetzt. Der Abstand zwischen dem Objektträger und der Kapsel, die mit Mesothorium in der Stärke von 51 Milligramm reinem Radiumbromid gefüllt war, betrug etwa 3 mm. Es wurde sorgfältig

darauf geachtet, dass die Eier sich genau unter dem Mesothoriumpräparat befanden, und ich darf wohl sicher annehmen, dass alle Eier gleichmässig der Einwirkung der Strahlen ausgesetzt waren. In dieselbe feuchte Kammer stellte ich für die gleiche Dauer eine Anzahl frei präparierter unbefruchteter Eier, die mir zu einer Kontrollzucht dienen sollten, um festzustellen, ob nicht etwa die Eier schon allein durch längeres Liegen in ihrer Entwicklung ungünstig beeinflusst würden. Die Zeitdauer der Bestrahlung schwankte zwischen 5 Minuten und $\frac{1}{2}$ Stunde. Nach Ablauf dieser Zeit wurden Versuchs- und Kontrolleier nacheinander durch Bespritzen mit ziemlich konzentrierter, den vasa deferentia entnommener Samenflüssigkeit befruchtet und zur weiteren Entwicklung ins Wasser gebracht.

Da immer nur eine kleine Zahl von Eiern auf einmal bestrahlt werden konnte, musste jeder Versuch mehrmals wiederholt werden. Leider gelingt die künstliche Befruchtung nie bei allen Eiern, und so verringert sich auch aus diesem Grunde die Zahl der sich entwickelnden Embryonen um ein beträchtliches, ein Nachteil, der durch sorgfältige Beobachtung und Durcharbeitung des vorhandenen Materials ausgeglichen werden musste.

Zwecks mikroskopischer Untersuchung wurden die Embryonen kurz vor ihrem Absterben in Zenkerscher Flüssigkeit oder in einem Pikrin-Essig-Sublimat-Gemisch fixiert. Zur Färbung der Schnitte verwandte ich Boraxkarmin-Pikrinsäure oder Magentarot, Pikroindigkarmin.

A. Experimenteller Teil.

a) Erste Versuchsreihe. Bestrahlungsdauer 5 Minuten.

Der Versuch (Nr. C) wurde am 5. Juni ausgeführt. Nachdem die Eier nach der vorher angegebenen Methode während 5 Minuten im Abstand von 4 mm der Einwirkung von Mesothorium ausgesetzt waren, befruchtete ich sie mit normalem Sperma. Die erste Teilung wurde um 1 Uhr nachts beobachtet. Von den 10 bestrahlten Eiern hatten sich nur 4 normal zweigeteilt und waren um 5 Uhr 10 Minuten in 4, resp. 8 Embryonalzellen zerlegt, während die Kontrollen zu dieser Zeit schon aus 8 und 16 Zellen bestanden. 3 andere bestrahlte Eier boten unregelmässige Furchungen dar und starben auch frühzeitig ab.

Es blieben daher zur weiteren Aufzucht nur die zuerst erwähnten vier Eier übrig. Beachtenswert ist die Verzögerung der ersten Teilungen, die bei O. Hertwigs Versuchen an Tritoneiern ebenfalls zu bemerken war. Am 19. Juni hatten sich die Kontrolleier zu kleinen gestreckten Embryonen entwickelt, die bereits einen Flossensaum, vier deutliche Kiemenfäden und den dahinter sitzenden Kopftentakel, sowie Augen mit einer kleinen Linse besitzen (Fig. 8, Taf. VI). Die vier Versuchseier hingegen entwickelten sich sehr ungleichmässig, doch blieben sie alle hinter der Kontrolle zurück. Der am meisten verkümmerte Embryo wurde in Zenker fixiert und ist in Fig. 9, Taf. VI dargestellt. Er besitzt einen sehr kleinen Kopf, die Augen fehlen vollkommen, drei kurze Kiemenfäden, ein sehr schmaler Flossensaum sind ausgebildet. Von den sonst in diesem Alter bereits deutlich hervortretenden vier Pigmentreihen sind nur die beiden Rückenlinien erkennbar. Auch ist der Embryo nur etwa zwei Drittel so lang wie die Kontrolle. Die mikroskopische Untersuchung zeigte noch deutlicher den pathologischen Charakter des Embryos. Zwar hat sich in Hirn und Medulla ein feiner Schleier von Nervenfibrillen gebildet, doch sind noch alle Zellen mit Dotterplättchen reichlich gefüllt. Die Ausstülpung des Prosencephalon zu den Augenbläschen ist unterblieben, die Anlage der Kiemenbogen rudimentär, der Herzschnlauch, der bei der Kontrolle bereits Blutkörperchen enthält, fehlt vollkommen. Zahlreiche degenerierende Kerne, die in das Lumen des Nervenrohres ausgestossen werden, bestätigen die Annahme, dass der Embryo kurz vor dem Absterben stand.

Am 22. Juni schien mir ein zweiter Embryo in der Entwicklung keine Fortschritte mehr zu machen, und ich tötete ihn daher mit Pikrin-Essig-Sublimat ab. Fig. 10, Taf. VI, zeigt, dass er erheblich besser entwickelt ist, als wie Fig. 9, ein Unterschied, den man sicherlich nicht allein auf die Altersdifferenz von 3 Tagen zurückführen kann. Trotzdem zeigt er im Vergleich mit der Kontrolle (Fig. 22) deutliche pathologische Charaktere. Vor allen Dingen bemerkt man die Kleinheit der Augen, eine Auftreibung der Herz- und Bauchgegend, sowie eine Abbiegung des Schwanzes. Schnittserien zeigen besonders eine zurückgebliebene Linsenanlage. Da frontale Längsschnitte angefertigt wurden, ist auch eine spärliche Entwicklung der Muskelfasern und ihre lockere, unregelmässige Anordnung in den Rückensegmenten deutlich zu erkennen.

Zu einem zwar etwas verkürzten, doch gestreckten Embryo mit nur leichter Bauchwassersucht war ein am nächsten Tag fixiertes Tier entwickelt. Er ähnelte im wesentlichen der eben beschriebenen Fig. 10. Aus diesem Grunde verzichte ich auf eine Abbildung.

Am 1. Juli wurde schliesslich der letzte der vier Embryonen dieses Versuches abgetötet. Er erreichte das Alter von 22 Tagen und hatte bereits die Eihüllen selbständig verlassen. Er unterscheidet sich äusserlich von den Kontrolltieren (vergl. Fig. 33, Taf. VI. mit Fig. 34) hauptsächlich durch seine geringere Grösse und erscheint überhaupt nur in der Entwicklung etwas zurückgeblieben zu sein. Nur das verbreiterte Kopfende, der etwas verdickte Leib, machen einen leicht pathologischen Eindruck. Die in Fig. 34 gegebene Abbildung erinnert sehr an die von O. Hertwig auf Taf. I, Fig. 31 dargestellte 27 Tage alte Larve. Diese entwickelte sich aus einem Tritonei, das mit stark bestrahlten (2¹/₂ Stunden zwischen zwei Mesothoriumkapseln) Samenfäden von *Salamandra maculata* bastardiert worden war. Diese Larve bezeichnete O. Hertwig als eine experimentell parthenogenetische, da sie, wie er nachweisen konnte, nur die haploide Chromosomenzahl besass. Die Vermutung lag nahe, dass auch Fig. 34 eine derartige Haploid-Larve ist, eine Vermutung, die, wie ich in der weiteren Untersuchung ausführen werde, sich auch bestätigte.

Embryonen, deren äussere Körperformen so gut ausgebildet sind, weisen auch in ihrer inneren Organentwicklung meist nur eine Verzögerung, aber keine oder nur geringfügige pathologische Veränderungen auf. Diese Erfahrung bestätigt auch unser Embryo. Um das Gehirn ist bereits das knorpelige Primordialkranium gebildet, die Retinaschicht des Auges weist bereits eine Differenzierung in Nervenfibrillen und Körnerschichten auf, das Ohrbläschen hat sich in Sacculus und Utriculus geschieden, das Herz mit Blutkörperchen ist angelegt. Zwar ist die Organdifferenzierung in allen diesen Punkten nicht so weit fortgeschritten wie bei der Kontrolle, deren Knorpel z. B. schon zu verknöchern beginnt, doch würde der Embryo einen fast normalen Eindruck machen, wenn nicht die Kleinheit fast aller Organe auffiele und das Auftreten von degenerierenden Kernen und Zellen anzeigte, dass wir es mit keinem lebensfähigen Individuum zu tun haben.

Noch zweimal wurden Versuche mit einer Bestrahlungsdauer von 5 Minuten angesetzt, der eine am 20. Mai (Nr. IV), der andere am 13. Juni (Nr. K). Leider war bei beiden Experimenten das Befruchtungsergebnis ein recht ungünstiges. Da noch dazu Eier, die sich geteilt hatten, in den ersten drei Tagen bereits abstarben, blieb jedesmal nur ein Embryo übrig, den ich in beiden Versuchen am 7. Tage nach der Befruchtung fixierte. Für dieses schlechte Versuchsergebnis ist wohl zum Teil das Eimaterial verantwortlich zu machen, da sich auch bei der Kontrolle nur eine geringere Anzahl von Eiern normal entwickelte. Immerhin ist der Unterschied zwischen Kontroll- und Versuchstieren deutlich. Erstere lassen eine Gliederung in Kopf-, Rumpf- und Schwanzanlage erkennen, etwa wie Fig. 7 in der bereits vorhin angeführten Arbeit von O. Hertwig.

Die beiden bestrahlten Eier hingegen befinden sich noch auf dem Stadium der Gastrulation. Die Schnittserien liefern ähnliche Bilder, wie sie O. Hertwig in den Fig. 1—3, Taf. II seiner Tritonarbeit dargestellt hat. Eine nur undeutlich ausgeprägte Anlage der Medullarplatte ist zu erkennen, die bei dem einen Embryo verdoppelt zu sein scheint. In der Gastrulhöhle befinden sich einige kugelige Zellen, die Dotterplättchen und einen meist pyknotischen Kern enthalten. Das die Wandungen der Keimblase bildende Zell- und Kernmaterial ist jedoch noch vorwiegend gesund, wie auch zahlreiche Mitosen anzeigen.

b) Zweite Versuchsreihe.

Bestrahlungsdauer von 10 und 15 Minuten.

Ein einziges Mal, am 8. Mai, bestrahlte ich eine Portion Eier während 10 Minuten (Nr. I). Nur ein einziger Embryo entwickelte sich und wurde am 12. Mai konserviert. Bei der Betrachtung mit der Lupe war die erste Anlage der Medullarwülste zu erkennen, während die Kontrollen schon einen deutlich abgegliederten Kopf mit den Augenanlagen, sowie einen Schwanzhöcker zeigten. Die mikroskopische Untersuchung ergab ähnliche Bilder wie bei den vorhin erwähnten 5 Minuten bestrahlten 7 Tage alten Objekten.

Bei zwei Versuchen mit einer Bestrahlungsdauer von 15 Minuten, die beide am 12. Juni ausgeführt wurden (Nr. G und H), war das Entwicklungsergebnis nicht erheblich günstiger.

An fixiertem Material lieferten sie mir einen 6 Tage alten und drei 7 Tage alte Embryonen. Diese vier Larven sind sich sehr ähnlich. Sie sind halb so gross wie die Kontrollen, man erkennt an ihnen Kopf und Schwanzhöcker. An Schnittserien durch dieselben findet man häufig eine Verdoppelung des Medullarrohrs, etwa wie bei Fig. 5, Taf. VII. Nur in der Kopfgegend ist das Hirnrohr stets einfach, lässt aber durch einen verdoppelten Ventrikel seinen Ursprung aus zwei getrennten Anlagen noch deutlich erkennen. Zahlreiche degenerierende Kerne vervollständigen den pathologischen Eindruck, den man von diesen Larven erhält.

Dass jedoch aus Eiern, die 15 Minuten mit Mesothorium bestrahlt wurden, Embryonen entstehen können, die sich in ihrer Entwicklung mehr den normalen Kontrollen anschliessen, lehrte mich ein Versuch vom 8. Mai (Nr. II). Die zwei ältesten Embryonen dieser Serie, die am 22. Mai in Pikrin-Essig-Sublimat eingelegt wurden, sind mit einer gleich alten Kontrolle auf Taf. VI, Fig. 14 und 15 abgebildet worden. Die beiden Embryonen hatten, im Gegensatz zur Kontrolle, Fig. 13, am Tage der Fixierung noch nicht die Eihüllen verlassen, auf welchen Umstand die Krümmung des Schwanzes zurückzuführen ist. Aber abgesehen von diesem verspäteten Ausschlüpfen und der damit verbundenen Beeinflussung der äusseren Körperform, zeigen die beiden Mesothoriumembryonen bei näherer Betrachtung verschiedene pathologische Merkmale. Während sich bei der Kontrolle die Augen mit einer grossen Cornea deutlich hervorwölben, lassen Fig. 14 und 15 nicht die geringste Augenanlage erkennen. Schnitte durch die Augengegend der Kontrolle und einer Mesothoriumlarve sind in den Fig. 8 und 9, Taf. VII, dargestellt. Der Querschnitt durch die Kontrolllarve ist fast doppelt so breit wie durch den Versuchsembryo. Die Grössendifferenz ist hauptsächlich auf die Ausbildung der Augen zurückzuführen. Bei der Kontrolle sind sie etwa viermal grösser, die Retina ist in Körnerschicht, Nervenfibrillen, Stäbchen und Zapfen differenziert. Sie besitzen eine grosse Linse, die dem Mesothoriumembryo vollkommen fehlt. Der in Fig. 9 abgebildete Schnitt trifft auf der rechten Seite etwa die Mitte des Auges, wie wir an dem median getroffenen Augenblasenstiel erkennen. Auf der linken Seite haben wir mehr den Anschnitt des Augenbeckens. Auf beiden Seiten fehlt, wie schon hervorgehoben, jede Spur einer Linsenanlage. Im Zusammenhang damit ist auch die

Ausbildung der Cornea unterblieben. Ich hebe das Fehlen der Linse bei diesem Embryo besonders hervor, da ich bei allen anderen Larven mit verkümmerten Augen stets eine kleine Linse fand, wie auch O. und G. Hertwig das Fehlen derselben noch nicht beobachtet haben.

c) Dritte Versuchsreihe.

Bestrahlungsdauer von 18 und 20 Minuten.

G. Hertwig gibt in seiner Arbeit: „Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen“ an, dass er die Froscheier während zwei Stunden der Einwirkung von Radiumpräparaten (Radium II = 5,3 mg und Radium III = 2,0 mg) ausgesetzt hatte, und dass es ihm gelang, nach Befruchtung mit normalem Samen aus diesen Eiern 8 Tage alte Embryonen zu ziehen. Auf diesen Erfahrungen fussend, bestrahlte ich zu mehreren Malen Tritoneier während 18 und 20 Minuten, Versuche, deren Ergebnis ich hier an der Hand der Protokolle darstellen will.

Von der ersten Serie (Nr. B), die am 9. Juni um 6 Uhr 50 Min. nach einer Bestrahlungsdauer von 18 Minuten befruchtet wurde, entwickelten sich neun Eier, deren Teilungen bereits gegenüber den Kontrollen verzögert waren.

Am 7. Tage nach der Befruchtung mussten zwei Embryonen abgetötet werden, die in ihrer Entwicklung erheblich zurückgeblieben waren. Sie sind in Fig. 6 und 7 dargestellt. Ein Vergleich mit einer gleich alten Kontrolle Fig. 5 zeigt deutlich ihren pathologischen Charakter. Schnitte lieferten mir ähnliche Bilder wie die 7 Tage alten Embryonen der Versuche K und J. Die noch lebenden Larven wurden im Alter von 13 Tagen fixiert. Sie sind von ungleicher Grösse und zeigen schon hierdurch ihren anormalen Charakter im Vergleich zu den Kontrollzuchten, deren Larven alle gleich gross sind. Von den Mesothoriumlarven ist die grösste in Fig. 23 dargestellt. Sie ist fast ebenso lang wie die Kontrolle Fig. 22 und besitzt im Gegensatz zu den anderen Mesothoriumlarven einen Flossensaum. Augen, Kiemen, Extremitätenknospen sind nur wenig schlechter als wie bei dem normalen Tier ausgebildet. Der Bauch ist durch Wassersucht sehr aufgetrieben, was der ganzen Larve ein etwas unförmliches Aussehen verleiht. In ihrer inneren Organisation erwies sich

Fig. 23 als fast normal. Hirn und Augen sind ebensoweit wie bei der Kontrolle differenziert; wir finden ein knorpeliges Primordialkranium, und in der Kiemenregion beginnt sogar bereits die Verknöcherung. Einzig durch die riesig aufgetriebene Bauchgegend, durch eine Armut des Herzschlauches an Blutkörperchen, sowie durch eine schlechtere Entwicklung der Rumpfmuskulatur unterscheidet sich diese Larve von der Kontrolle. Weniger gut sind die anderen Larven dieses Versuches ausgebildet. Zwei von ihnen sind schlanke Tiere, die auch annähernd die normale Grösse erreichen. Die drei anderen, von denen eine in Fig. 24 dargestellt ist, sind erheblich kürzer mit kleinem abgelenktem Schwanz, kurzen Kiemenfäden und äusserlich nicht erkennbaren Augen. Dementsprechend ist auch ihre innere Organisation wenig fortgeschritten. Die Augen mit ihren Linsen sind auffallend klein. Hirn und Medulla zeigen pathologische Bildungen, das Herz fehlt vollkommen. Extremitätenknospen sind noch nicht hervorgesprosst, zwei von ihnen leiden an Wassersucht in der Herzgegend.

Bei einem am 12. Juni ausgeführten Versuch (Nr. F) mit einer Bestrahlungsdauer von 20 Minuten gelang es mir, sechs Embryonen zu züchten. Der eine erreichte nur das Alter von 4 Tagen und hat das Stadium der Gastrulation noch nicht überschritten. Zwischen den beiden Urmundlippen ragt ein abnorm grosser Dotterpfropf hervor. Das Innere der Keimblasenhöhle ist erfüllt mit einer Unzahl verschieden grosser Zellen, die eine kugelige Gestalt angenommen haben und meist auch einen chromatinarmen oder pyknotischen Kern besitzen. Diese Kugeln befinden sich zweifelsohne schon seit längerer Zeit in der Keimblasenhöhle. Denn sie haben sich polar differenziert, das Plasma hat sich im oberen Drittel gesammelt, die schwereren Dotterplättchen nehmen den unteren Teil der Zelle ein. Die Wand der Gastrula wird nur an einigen Stellen von einer festen Grenzsicht von zu einem Epithel vereinigten Zellen gebildet. Die kugeligen Dotterzellen grenzen häufig frei an die Dotterhaut und geben so der Oberfläche ein höckeriges Aussehen.

Nicht sehr viel weiter ist die Entwicklung bei einem 7 Tage alten Embryo fortgeschritten. Zwei Querschnitte durch denselben sind auf Taf. VII, Fig. 5 und 6, abgebildet, um die Verdoppelung des Medullarrohrs zu zeigen, eine Erscheinung, die ich später noch im Zusammenhang behandeln werde. — Zu kleinen Embryonen

mit Flossensaum, Augen und kurzen Kiemenfäden haben sich Fig. 29 und Fig. 11—12 entwickelt, von denen besonders der 10 Tage alte Embryo Fig. 29 interessant ist. Er fällt durch einen sehr dicken Kopf auf, besonders im Vergleich mit der schlanken Kontrolle Fig. 28. Die mikroskopischen Befunde dazu illustrieren Fig. 3 und 4, Taf. VII. Fig. 4 stellt einen Schnitt durch das Prosencephalon in der Gegend der Augenblasenstiele dar. Wir erkennen, dass die auffallende Vergrößerung des Kopfes nicht etwa von einer Geschwulst, wie sie O. Hertwig öfters bei mit Radium bestrahlten Amphibienlarven gefunden hat, herrührt, sondern durch eine ungeheure Vergrößerung des Ventrikels bedingt ist. Wir können diese Missbildung als einen Hydrocephalus internus bezeichnen. Diese Wassersucht hat noch eine interessante Erscheinung zur Folge. Das Zellmaterial des Prosencephalon reicht nicht zur Begrenzung des abnorm grossen Ventrikels aus. Infolgedessen werden seine Wandungen in der unteren Hälfte von den Blättern des Augenbechers gebildet. Es wird also bei dieser pathologischen Form ein Hirnteil, der sich bei normaler Entwicklung durch die Differenzierung zum Augenbecher von seinem Mutterboden ganz abtrennt, in diesen wieder zur Begrenzung mit hineingezogen.

Einige Schnitte weiter nach hinten sehen wir auf Fig. 3 die Medulla in der Ohrgegend getroffen. Auch der 4. Ventrikel ist sehr stark vergrössert. Da infolgedessen das Medullarrohr ungewöhnlich viel Raum beansprucht, wirkt diese Missbildung entwicklungshemmend auf andere Organe. So sind z. B. die Hörbläschen auffallend klein, wie unsere Abbildung zeigt, auf der das linke genau median getroffen ist.

Die weitere Durchmusterung der Schnittserie zeigt, dass nach dem hinteren Ende des Embryos die Erweiterung des Medullarkanals allmählich abnimmt, bis er etwa in der Gegend der Vornierenanlage seine gewöhnliche Gestalt und Grösse erreicht. — Weitere erwähnenswerte Entwicklungsanomalien zeigt dieser Embryo nicht, nur sind die einzelnen Organe kleiner und weniger weit differenziert als wie bei der Kontrolle. Wir finden noch keinen Knorpel, weder um das Gehirn noch in den Kiemenbögen, die Extremitätenknospen sind noch nicht angelegt, die Blutbildung hat noch nicht stattgefunden.

Zwei Embryonen desselben Versuches im Alter von 11 Tagen

sind in ihrer Entwicklung nicht erheblich weiter fortgeschritten. Sie sind auf Taf. VI in Fig. 11 und 12 dargestellt. Der eine (Fig. 12) zeichnet sich durch die wassersüchtige Auftreibung der Herzgegend aus. Er zeigt ausserdem eine Verdoppelung des Medullarrohres, die nach Schnitten in Fig. 11 und 13, Taf. VII, dargestellt ist und auf deren vermutliche Entstehung ich später noch zu sprechen komme.

Am besten entwickelte sich die 13 Tage alte Larve, Taf. VI, Fig. 30. Zum Vergleich mag die gleichalte Kontrolle Fig. 22 dienen. Wie schon bei anderen Mesothoriumlarven beobachtet wurde, ist auch diese kürzer wie die Kontrolle und leicht gekrümmt. Ihre innere Organisation ist normal, doch ist, wie gewöhnlich bei den Mesothoriumlarven, die Differenzierung der einzelnen Organe weniger weit als wie bei der Kontrolle fortgeschritten.

d) Vierte Versuchsreihe.

Bestrahlungsdauer von 25 und 30 Minuten.

Nachdem ich durch die eben beschriebenen Versuche festgestellt hatte, dass die Tritoneier einer Bestrahlung von 20 Minuten ausgesetzt werden konnten, ohne entwicklungsunfähig zu werden, schritt ich zu einer Erhöhung der Bestrahlungszeit auf 25 und 30 Minuten.

Von dem einen am 12. Juni angestellten Versuch (Versuchsnummer E) entwickelten sich drei Eier, von denen zwei am 16. Juni in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert wurden. Diese zeigten einen riesigen noch nicht vollständig abgegrenzten Dotterpfropf, wie er als pathologische Bildung bei gestörter Entwicklung der Amphibieneier häufig gefunden wird.

Ich verweise auf die Beschreibung derartiger Monstrositäten in der Abhandlung „Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen“ von O. Hertwig, und auf seine Abbildungen Taf. I, Fig. 1—10. Die Oberfläche der beiden Eier ist mit Faltungen und Wülsten besetzt, die, wie Schnitte lehren, von Epidermiszellen gebildet werden, die als Höcker oder Leisten vorspringen. (Vergl. O. Hertwig, Taf. IV, Fig. 1, 5—6.) — Der dritte Embryo erreichte ein Alter von 18 Tagen und ist in Fig. 32, Taf. VI, mit Kontrolle (Fig. 31) dargestellt. Es ist eine der am besten entwickelten Mesothoriumlarven, die in der Entwicklung zwar etwas zurückgeblieben zu sein scheint, im übrigen aber einen

normalen Eindruck macht. Bei der mikroskopischen Untersuchung erkennen wir jedoch, dass sie sich abgesehen von der weniger weiten Organdifferenzierung auch noch durch zahlreiche pyknotische Kerne, die besonders in Hirn und Medulla zu finden sind, von der Kontrolle unterscheidet. Hierdurch wird die Annahme, dass die Larve bei längerer Lebensdauer den Entwicklungsunterschied ausgeglichen hätte, hinfällig. Die absterbenden Kerne zeigen an, dass wir es mit keiner entwicklungsfähigen Larve zu tun haben.

Nach einer Bestrahlungsdauer von $\frac{1}{2}$ Stunde (Nr. III und IV) entwickelten sich nebst einigen früh absterbenden stark pathologischen Formen vier Larven. Zwei 17 Tage alte (Fig. 17 und 18, Kontrolle Fig. 19) und zwei, die das Alter von 19 Tagen erreichten.

Von den beiden 17 Tage alten Larven fällt die eine (Fig. 18) durch ihre starke Bauchwassersucht auf. Der Leib ist zu einer riesigen Trommel aufgetrieben, deren Breite fast der Länge der Larve entspricht. Verkleinerte und verspätete Anlage der Organe, Missbildungen in Nachhirn und Rückenmark, wie ich sie schon häufig bei der Schilderung der Mesothoriumlarven erwähnte, vervollständigen das Entwicklungsbild.

Zeigen die oben beschriebenen Larven eine offenbar pathologische Ausbildung infolge der langen Mesothoriumbestrahlung, so haben wir in den zwei 19 Tage alten Larven (Versuchsnummer VI), die sich aus Eiern entwickelten, welche ebenfalls $\frac{1}{2}$ Stunde der Einwirkung der Strahlen ausgesetzt waren, zwei gut ausgebildete Tiere. Die eine ist in Fig. 25 mit einer Kontrolle (Fig. 26) abgebildet, die zweite ist der ersten in jeder Beziehung ähnlich. Sie haben sich nicht schlechter entwickelt wie etwa die 22 Tage alte Larve Fig. 34 aus dem 5 Minuten-Versuch, oder wie Fig. 30 (13 Tage alt), die sich aus einem 18 Minuten bestrahlten Ei entwickelte.

Fig. 2, Taf. VII stellt einen Längsschnitt durch die Larve, Fig. 11 einen solchen durch die gleichalte Kontrolle Fig. 26 dar. Die meisten Organe, z. B. Hirn, Medulla, Augen mit Linsen sind bei der Mesothoriumlarve erheblich kleiner als wie bei der Kontrolle und auch dementsprechend weniger weit differenziert. Dies ist besonders deutlich an der Ausbildung der Retinaschichten des Auges zu erkennen. Doch fehlt auch bei Fig. 2 noch fast vollständig das knorpelige Primordialkranium ebenso wie die Ausbildung mehrerer Kiemenbögen. Die Hörbläschen dagegen übertreffen an

Grösse bei weitem diejenige der Kontrolle. Ihre Ausdehnung verursacht sogar eine Deformation des Kopfes. Während normalerweise die grösste Breitenausdehnung in der Augengegend anzutreffen ist, liegt diese bei Fig. 2 in der Ohrgegend. Diese starke Vergrösserung des Ohrbläschens zeigt auch wieder, dass die Radiumembryonen zu wassersüchtigen Erkrankungen neigen. Diese tritt meist als Wassersucht in der Bauch- oder Herzgegend, wie bei Fig. 12, 18, 20 und 23, Taf. VI. seltener als Hydrocephalie (Fig. 29) oder als Wassersucht der Ohrbläschen zutage.

Schon mehrmals habe ich die pathologische Ausbildung der Rumpfmuskulatur bei den Mesothoriumlarven erwähnt. Auch bei Fig. 2, Taf. VII. sind die Muskelsegmente nur undeutlich voneinander abgegrenzt. Die einzelnen Muskelprimitivbündel sind von reichlich entwickeltem Bindegewebe umgeben, liegen daher locker nebeneinander und beanspruchen mehr Raum wie bei der Kontrolle Fig. 1.

e) Fünfte Versuchsreihe.

Bestrahlung der Eier von Triton taeniatus während 18 Minuten und Befruchtung derselben mit Samen von Triton cristatus.

Am Schluss des experimentellen Teiles möchte ich noch einen Versuch anführen, den ich am 17. Juni ausführte. Ich verwendete zur Befruchtung der 18 Minuten bestrahlten Eier nicht, wie bei den anderen Versuchen, die Spermatozoen von Triton taeniatus, sondern die Samenflüssigkeit des grossen Wassermolches Triton cristatus. Die Bastarde Triton taeniatus ♀ × Triton cristatus ♂ entwickeln sich zu normalen kleinen Mischlingen, die sich während der ersten Embryonalperiode nicht von einfachen Triton taeniatus-Embryonen unterscheiden.

Bei meinem Versuch hatten sich 11 Stunden nach der Befruchtung sechs Eier 8 und 16 geteilt. Von diesen starb das eine in den ersten Tagen ab, von den fünf anderen entwickelte sich von Anfang an ein Embryo bedeutend besser wie die übrigen. Er hielt dasselbe Tempo wie die Kontrollen ein. Am 17. Juni wurden zwei Embryonen in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert, die etwa dem 7 Tage alten Embryo aus dem 18 Minuten-Versuch (Nr. B) entsprachen. Fig. 7, Taf. VII, stellt einen Durchschnitt durch die Rückengegend des einen Embryos dar. Die Chorda ist normal entwickelt, aber an Stelle des Medullarrohres sind zwei Zellhaufen angelegt, die einen Spalt zwischen sich lassen und von

denen jeder für sich allein einen kleinen Hohlraum einschliesst. Es ist hier als Folge einer gestörten Gastrulation — ich beobachtete häufig einen abnorm grossen Dotterpfropf — die Verwachsung des äusseren Keimblattes in der Urmundnaht nicht erfolgt. Wir finden daher eine verdoppelte Anlage des Medullarrohres, die ich bei älteren Embryonen ebenfalls häufig beobachtete.

Zwei weitere Embryonen wurden 10 und 11 Tage alt (Fig. 27, dazu gehörige Kontrolle Fig. 8, Taf. VI). Auch diese beiden sind pathologisch entwickelt, namentlich in betreff der Ausbildung des Zentralnervensystems und der Augen.

Es blieb also nach Ablauf von 11 Tagen nur noch der eine Embryo übrig, der sich, wie vorhin erwähnt, von Anfang an normal entwickelte. Er wurde im Alter von 20 Tagen konserviert, da ich glaubte, ihn nicht weiter züchten zu können. Diese Larve (Fig. 35) ist nun im Gegensatz zu allen anderen, die sich aus bestrahlten Eiern entwickelten, ebenso gross und ebenso weit entwickelt wie die Kontrollarven. Auch ihre innere Organisation ist in nichts hinter den Kontrollen zurückgeblieben. Die einzig anormale Erscheinung besteht, wie Fig. 35 zeigt, in einer leichten Krümmung, die aber auch zuweilen bei Kontrollarven auftritt. Es ist die einzige von allen Larven, die ich aus bestrahlten Eiern züchtete, der man ihre Abstammung aus einem bestrahlten Ei nicht ansieht. Alle anderen, auch die bestentwickelten, sind durch Zwergwuchs und zurückgebliebene Organdifferenzierung von den Kontrollen leicht zu unterscheiden.

B. Mikroskopische Untersuchung der Missbildungen am Zentralnervensystem.

Von den abnormen Befunden, welche die mikroskopische Untersuchung ergab und die ich bereits in den vorangegangenen Abschnitten beschrieben habe, möchte ich eine Erscheinung noch einmal im Zusammenhang besprechen. Es handelt sich um eine Missbildung des Zentralnervensystems, die in ähnlicher Weise bereits von O. Hertwig beschrieben wurde und die wegen der Häufigkeit ihres Auftretens Anspruch auf besondere Beachtung erheben kann.

Die Fig. 11 und 12 geben uns ein Bild des Zentralnervensystems, wie es bei einer grossen Anzahl von sonst fast normal

entwickelten Embryonen in der Gegend der Medulla oblongata und an ihrem Übergang in das Rückenmark zu finden ist. Die Decke des Nervenrohres, die normalerweise nur von einer einfachen Lage von Ependymzellen gebildet wird, besteht hier aus mehreren Schichten von Nervenzellen, so dass sie die gleiche Dicke wie die Seitenwandungen erreicht. Dorsalwärts hat sich sogar, ebenso wie an den Seiten, eine feine Schicht von Nervenfibrillen gebildet. Infolge dieser Verdickung der Decke ist der Ventrikel nicht einfach spaltförmig, sondern er hat eine Y-förmige Gestalt angenommen. Bei den meisten Embryonen schwindet nach einigen Schnitten die Verdickung der Medullardecke, und es sind keine anderen pathologischen Veränderungen im Zentralnervensystem zu erkennen. Glücklicherweise geben uns zwei Embryonen (Nr. F⁴ und III¹), nach denen die Fig. 10—13 angefertigt sind, näheren Aufschluss über die Entstehung dieser Missbildung.

Bei der Durchmusterung einer Schnittserie durch den Embryo J⁴ sehen wir, dass das Nervenrohr dicht hinter der Orbitalregion vollständig in zwei Hälften getrennt ist. Jede derselben enthält einen eigenen Ventrikel, wie auf Fig. 10 zu sehen ist. Die beiden Medullaranlagen sind durch embryonales Bindegewebe vollkommen getrennt. In den nächsten Schnitten wird diese trennende Schicht schmäler, bis sich schliesslich die beiden Anlagen in der Medianebene berühren. Die inneren Seitenwandungen eines jeden Rohres verdünnen sich und reißen ein, so dass die beiden ursprünglich getrennten Hohlräume zu einem gemeinsamen Ventrikel zusammenfliessen. Dieses Stadium ist auf Fig. 13 abgebildet. Der Schnitt lässt noch ziemlich deutlich die Entstehung des Medullarrohres aus zwei getrennten Anlagen erkennen: an der Stelle, wo die Verschmelzung der beiden Ventrikel stattgefunden hat, sind noch abgelöste Zellinseln zu finden, die auf das Einreißen der trennenden Zellschichten hinweisen. Auch die Differenzierung von Nervenfibrillen an der Dorsalseite der Medulla zeigt an, dass die jetzige Decke ursprünglich die Seitenwandungen bildete. Ähnliche Verhältnisse zeigt Fig. 11. Wir sehen, dass die jetzt seitlich gelegenen Dorsalwände der beiden getrennten Medullaranlagen wie bei normalen Embryonen aus einer einfachen Lage von Ependymzellen gebildet sind und dass die Zellen der inneren Seitenwände die normale Begrenzung des jetzt einheitlichen Ventrikels bilden.

Durch diese an zwei Embryonen erhaltenen Befunde lassen sich also Missbildungen, wie sie in Fig. 12 abgebildet sind, leicht als eine in Rückbildung begriffene Verdoppelung des Zentralnervensystem deuten, eine Erklärung, die O. Hertwig ebenfalls den auf Taf. VII, Fig. 4—6 zusammengestellten Medullarrohr-Missbildungen zugrunde legt.

Eine weitere Stütze dieser Annahme finden wir in Fig. 5—7. Fig. 7 stellt einen Schnitt durch den 8 Tage alten Embryo A¹ dar. Die Chorda ist in der Mitte deutlich zu erkennen. Rechts und links oben befinden sich zwei zellige Anlagen, die je einen kleinen Hohlraum einschliessen. Man sieht unschwer, dass wir es mit zwei Medullarrohr-Anlagen zu tun haben, die durch einen breiten Spalt, in dem einige Zellen locker zerstreut liegen, getrennt sind. Die beiden Anlagen sind wohl auf eine infolge mangelhaften Urmundschlusses verzögerte Verwachsung des äusseren Keimblattes zurückzuführen. — Bei dem etwas älteren Embryo F²¹ erkennen wir auf Fig. 5 wiederum eine Verdoppelung des Nervenrohres: die beiden Teile liegen bereits dicht nebeneinander, doch sind die Ventrikel noch vollkommen voneinander durch eine dicke Schicht von Nervenzellen getrennt. Einige Schnitte weiter erfolgt (Fig. 6) aber bereits die Vereinigung der beiden Hohlräume durch Einreissen der trennenden Scheidewand. In diesen beiden Abbildungen sind also die Verhältnisse bei einem jungen Embryo genau dieselben wie bei den Embryonen Fig. 10—13.

C. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

Überblicken wir nun noch einmal die Ergebnisse aller Experimente, so fällt uns auf, dass zwischen den Zuchten der 5 Minuten-Versuche und den Eiern, die 20 Minuten oder sogar $\frac{1}{2}$ Stunde bestrahlt wurden, kein nennenswerter Unterschied besteht. Bei allen Versuchen hat sich ein Teil der Eier sehr schlecht entwickelt, indem er bereits pathologisch gastrulierte und bald abstarb. Ein anderer Teil dagegen hat das Alter von 13, 17, 19 oder sogar von 22 Tagen erreicht. Es entwickelten sich so z. B. bei einem Versuch mit 5 Minuten Bestrahlungsdauer vier Larven, die ich am 10., 13., 14. und 22. Tage konservierte. Da die Larven immer erst dann abgetötet wurden, wenn sich deutliche Erkrankungserscheinungen zeigten, sie also dicht vor dem Absterben standen, können wir diese Zahlen zur Berechnung

der durchschnittlichen Lebensdauer benutzen. Sie erreichten also ein Gesamtalter von 59 Tagen. Es fällt daher auf eine Larve eine Lebenszeit von 14,75 Tagen. Vergleichen wir hiermit das Durchschnittsalter der Larven, die aus 18 Minuten bestrahlten Eiern entstanden. Bei dem Versuch am 9. Juni entwickelten sich sieben Eier im Gesamtalter von 85 Tagen, mithin beträgt das Durchschnittsalter pro Larve 12,14 Tage. Nach einer Bestrahlung von $\frac{1}{2}$ Stunde erlangten die Tiere ein Durchschnittsalter von 17,67 Tagen. — Diese Zahlen illustrieren auf das Deutlichste meine vorhin gemachte Bemerkung: Eine Bestrahlungsdauer von $\frac{1}{2}$ Stunde beeinflusst die Entwicklung der Eier nicht anders als wie eine solche von 5 Minuten.

Dieses Versuchsergebnis stimmt nun nicht überein mit den Resultaten, die O. und G. Hertwig bei ihren Amphibien-Experimenten erhielten. Resultate, die ich in der Einleitung als das „Gesetz der Kurvenbildung“ beschrieben habe. Ich zitiere hier nochmals G. Hertwigs Zusammenfassung seiner Versuchsergebnisse in der Arbeit: „Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier“. Er schreibt: „Wenn unbefruchtete Eier mit Radium bestrahlt und dann mit normalem Samen befruchtet werden, so wächst zuerst die Schädigung der Embryonen mit der Dauer der Bestrahlung, nimmt aber alsdann bei noch längerer Bestrahlung ab und zwar wieder entsprechend der Dauer der Bestrahlung“. Dieses Ergebnis wird, wie schon anfangs erwähnt, auf eine mehr und mehr vollkommene Ausschaltung des mütterlichen Chromatins zurückgeführt.

Da ich in meinen Versuchen eine Kurvenbildung nicht konstatieren kann, bleiben nur zwei Annahmen möglich. Entweder habe ich mit einer Bestrahlungsdauer von $\frac{1}{2}$ Stunde noch nicht die maximale Schädigung, die eine vollkommene Ausschaltung des Eikerns hervorruft, erreicht, oder aber der weibliche Kern ist bei einer Mesothoriumwirkung von 5 Minuten bereits vermehrungsunfähig geworden. Die erstere Annahme wird gestützt durch einen Vergleich mit den Bestrahlungszeiten, die O. Hertwig anwandte, um den Spermakern vermehrungsunfähig zu machen. Er konnte erst bei einem einstündigen Versuch ein Ansteigen der Kurve, d. h. eine bessere Durchschnittsentwicklung feststellen. — Wichtigere Gründe dagegen sprechen für die zweite Annahme. So die Beobachtung G. Hertwigs, dass die Schädigung des

Eikerns pro Zeiteinheit grösser sei als die des Samenkerns. Diese Erscheinung fand er sehr begreiflich, da das Eichromatin, welches sich zur Zeit der Bestrahlung im Spindelstadium befindet, dem Radium eine grössere Angriffsfläche bietet, als wie die auf einen kleinen Raum konzentrierte Kernsubstanz des Samenfadens.

Es liesse sich dann der Unterschied zwischen meinen und G. Hertwigs Eibestrahlungen aus der Anwendung verschieden starker Radiumpräparate erklären. — Nehmen wir also eine maximale Schädigung des Eikerns zum mindesten bei den bestentwickelten Embryonen auch bei den Versuchen mit kurzer Bestrahlungsdauer an, so müssten die Larven, da die Entwicklung nur von dem männlichen Halbkern geleitet wird, hemikaryotisch sein.

Wie unterscheiden sich nun solche halbkernigen Embryonen von solchen mit diploider Chromosomenzahl? Über diese Frage geben uns die Beobachtungen an den bisher gezüchteten haploiden Amphibien und Fischlarven Aufschluss. Das Charakteristikum aller dieser Embryonen besteht in ihrem „Zwergenwuchs“, d. h. bei nur gering verzögerter Organdifferenzierung sind die haploiden Embryonen erheblich, etwa um ein Viertel bis ein Drittel, kürzer als wie die normalen Kontrollen. Ähnliche Proportionen ergeben sich auch beim Vergleich einzelner Organe. — Ferner sind diese haploiden Tiere nicht lebensfähig; viele sterben schon innerhalb der Eihüllen ab, andere, die noch ausschlüpfen, zeichnen sich durch langsame, matte Bewegungen aus, liegen häufig unbeweglich auf einer Seite auf dem Grunde des Gefässes und erkranken oft an Wassersucht. Man sieht, dass diese Beschreibung durchaus auch auf die von mir gezüchteten Larven anwendbar ist. Als einzige Ausnahme erwähne ich den Embryo A⁴ (Fig. 35), dessen Kernverhältnisse eine besondere Besprechung erfordern. Zur weiteren Illustration des Gesagten diene ein Vergleich meiner Figuren mit den Abbildungen, die O. Hertwig auf Taf. I und III in seiner Tritonarbeit gibt. Hierbei ist Folgendes zu berücksichtigen: Die Versuche O. Hertwigs wurden Ende April und Anfang Mai ausgeführt, die Entwicklung der Embryonen fand also bei niedrigeren Temperaturen statt als wie bei meinen Anfang Juni begonnenen Versuchen. Die Folge davon ist eine langsamere Entwicklung von O. Hertwigs Embryonen. Es entspricht etwa die Abbildung einer 27 Tage alten Kontrolllarve, Taf. I, Fig. 27, meiner 22 Tage alten Fig. 33. Eine zu dieser

Kontrolle gehörige und, wie er nachwies, haploide Radiumlarve stellt O. Hertwig in Fig. 26 dar. Diese ähnelt nun in auffallender Weise meiner Larve Fig. 34, die sich aus einem 5 Minuten bestrahlten Ei entwickelte. Die Länge beider Larven ist genau dieselbe, der Flossensaum, die Extremitätenknospen sind ungefähr gleich weit entwickelt. Eben denselben Vergleich kann man zwischen Fig. 32—33 O. Hertwigs und Fig. 25, 26 meiner Arbeit durchführen und anderen mehr.

Sprechen nun schon wichtige Gründe dafür, dass meine besser entwickelten Mesothoriumlarven haploid, arrhenokaryotisch sind, so kann der exakte Beweis doch nur durch Untersuchung der Kernverhältnisse gebracht werden. ebenso wie hierdurch allein ein Aufschluss über die Natur der früh absterbenden stark pathologischen Larven gegeben werden kann. Bei diesen Untersuchungen habe ich auf den Nachweis des ausgeschalteten Radiumchromatins bei den ersten Teilungen wegen der Knappheit des Materials verzichten müssen. Ich habe mich also nur mit dem Studium der Kerne bei schon älteren Larven befasst, deren haploide Natur ich durch Feststellung der Chromosomenzahl und durch Messungen an den ruhenden Kernen festzustellen suchte.

D. Kernuntersuchungen.

a) Chromosomenzählungen.

Dem Beispiele O. Hertwigs folgend, benutzte ich zur Chromosomenzählung in erster Linie die Kernteilungsfiguren der Epithelzellen aus dem Flossensaum der jungen Larven. Diese gewähren den Vorteil, dass man die Untersuchung an Totalpräparaten ausführen kann und nicht befürchten muss, dass etwa nur ein Teil der Mitose im Schnitt enthalten ist. — Bereits die 10 Tage alten Mesothoriumlarven hatten einen kleinen Flossensaum, der sich natürlich, wie meine Abbildungen zeigen, mit zunehmendem Alter immer besser entwickelte, so dass man an den ältesten Embryonen die besten Studien machen kann. Die Präparate wurden auf die Weise hergestellt, dass den in Zenker oder Pikrin-Essig-Sublimat fixierten Embryonen mit einer Scheere die Schwanzenden kurz vor der Aftermündung abgeschnitten wurden. Gefärbt wurde mit Böhmers Hämatoxylin und falls nötig, in stark verdünnter Salzsäure differenziert und mit Ammoniak-

wasser neutralisiert, wodurch die Kerne wieder eine tiefblaue Färbung annahmen. Nach Entwässerung und Aufhellung wurden die Schwänze in Kanadabalsam eingeschlossen.

In sämtlichen Flossensäumen sowohl der Mesothoriumlarven als auch der Kontrollen konnte ich zahlreiche Kernteilungsfiguren der Epithelzellen auffinden, und der Unterschied zwischen den normalen Mitosen und denjenigen der Versuchsembryonen ist auf den ersten Blick deutlich. Bei sämtlichen Mitosen der Mesothoriumschwänze ist es ein Leichtes zu erkennen, dass die normale Zahl von 24 Chromosomen nicht erreicht wird. Bei Zählungen unter Anwendung von starken Vergrößerungen (Zeiss Öl-Immersion $\frac{1}{12}$, Compens.-Okular 8) konnte man nur im Ungewissen sein, ob 10, 11, 12 oder 13 Chromosomen vorhanden waren. Diese Unsicherheit in Bezug auf die Bestimmung der exakten Chromosomenzahl erklärt sich leicht aus der langen gewundenen Gestalt der Kernsegmente, die sich bei ungünstiger Lagerung häufig kreuzen und gegenseitig decken. So ist man für eine absolut sichere Bestimmung auf die genauere Untersuchung einer geringeren Zahl günstig gelegener Muttersterne angewiesen, deren Auffindung eine recht genaue Durchmusterung der Flossensäume verlangt. Immerhin konnte ich in den meisten Präparaten solche günstigen Mitosen finden und die Anzahl der Kernsegmente mit Gewissheit auf zwölf bestimmen.

Zwei der übersichtlichsten Muttersterne sind in Fig. 14 und 15 bei tausendfacher Vergrößerung wiedergegeben. Die Abbildungen Fig. 14 und 15 sind nach photographischen Aufnahmen reproduziert, die ich bei der Firma Leitz anfertigen liess. Die Chromosomen von Fig. 15 sind alle in einer Ebene angeordnet und geben daher ein besonders übersichtliches Bild, das zur Ergänzung kaum der in Fig. 15a reproduzierten Zeichnung bedarf, die ich auf der photographischen Grundlage anfertigte. Nicht ganz so gut für die Anfertigung einer Photographie war Fig. 14 geeignet. Hier muss die Zeichnung manche Einzelheit, die bei der Einstellung auf eine einzige optische Ebene verloren geht, ergänzen. Die Chromosomen beider Muttersterne sind gerade in der Längsspaltung begriffen, an den Enden weichen die Tochterchromosomen bereits häufig auseinander. — Die Kernsegmente sind, wie es bereits Meves bei Kernteilungsfiguren

des Erdsalamanders durch sorgfältige Messungen feststellte, nicht alle von der gleichen Grösse. In beiden Mitosen fallen zwei Chromosome durch ihre besondere Kürze auf.

b) Messungen der Kerngrössen bei Mesothorium- und Kontrollarven.

Als zweites Mittel, die haploide Natur der Mesothoriumlarven nachzuweisen, bediente ich mich eines Vergleiches der Kerngrössen bei Mesothorium- und Kontrollarven. Der erste, der auf die Beziehung von Chromosomenzahl und Kerngrösse aufmerksam machte, war Boveri, der bei haploiden Seeigellarven, die sich aus einem befruchteten, kernlosen Eifragment entwickelten, eine Grössendifferenz der Kerne dieser Larven und der normalen Kontrollen feststellte. Er konstatierte, dass sich die Oberflächen der Kerne wie 1:2 verhielten. Andere Autoren, wie Baltzer, Godlewski, Herbst und Kupelwieser bestätigten die Befunde Boveris am Seeigelmaterial. Auf andere Tierklassen und auf botanische Objekte ausgedehnt, wurde in weiteren Untersuchungen festgestellt, dass meistens das Verhältnis 1:2 nicht den Kernoberflächen, sondern den Volumina entspricht. Diese Regel wurde von Gerassimow für Spirogyra, von Él. und Ém. Marchal für di- und tetraploide Mose, von Gates bei *Oenothera gigas*, von Tischler bei Musa-Rassen festgestellt und ebenfalls durch die Untersuchungen über die Kerngrössen di- und haploider Amphibienlarven von O. und G. Hertwig bestätigt. Die Volumina der Kerne von parthenogenetischen und normalen Kontrollarven verhielten sich wie 1:2: nur bei den Epithelzellen des Flossensaumes errechnete G. Hertwig das Oberflächenverhältnis wie 1:2. Auf diese Angabe werde ich später noch zu sprechen kommen.

Meine Messungen wurden an Kernzeichnungen gemacht, die ich mit Hilfe des Leitzschen Zeichenapparates bei tausendfacher Vergrösserung ausführte. Zur Vermeidung von Fehlerquellen wurden folgende Vorsichtsmassregeln beachtet:

Es wurden nur die Kerne von Larven miteinander verglichen, die dasselbe Alter hatten. Die zum Vergleich kommenden Mesothorium- und Kontrollarven waren auf genau dieselbe Weise vorbereitet und in gleich dicke (10 μ) Schnitte zerlegt. Die Messungen wurden an beiden Objekten unmittelbar nacheinander.

also bei absolut gleicher Einstellung des Apparates vorgenommen. Gezeichnet wurden etwa 15—20 Kerne, alsdann ihr grösster und kleinster Durchmesser auf eine gerade Linie mittels des Zirkels übertragen. Die Länge dieser Linie entspricht dem zweifachen Durchmesser aller Kerne. Aus dieser Grösse lässt sich dann leicht der mittlere Wert für den Radius eines einzelnen Kerns errechnen. Das Verhältnis der 2. und 3. Potenzen der Radien ergibt dann die Beziehungen der Oberflächen und Volumina.

Im Folgenden will ich nun in Tabellenform die Grössen angeben, die ich bei den Messungen der verschiedenen Kerne einer grösseren Anzahl von Larven erhielt. Es bedeutet hierbei: r = mittlerer Radius der Mesothoriumlarvenkerne. r_{Co} = mittlerer Radius der Kontrollkerne. Die wiedergegebenen Zahlen müssen durch 1000 dividiert werden, um die wirklichen Grössen zu erhalten.

Tabelle I.
Kerne der Medulla in der Gegend des Ohrbläschens.

	Fixierungs- flüssigkeit	Zeitdauer der Bestrahlung	Alter	Ver- suchs- nummer	r_{Co}	r	r^2_{Co}	r^2	r^3_{Co}	r^3
1.	Z	5 Min.	10 Tg.	C^1	5,47	4,48	29,92	20,07	163,70	89,83
2.	P E S	18 Min.	13 Tg.	$B^{III} b$	5,53	4,30	30,58	18,49	169,00	81,37
3.	P E S	18 Min.	13 Tg.	$B^{III} a$	5,53	4,40	30,58	19,18	169,00	85,74
4.	Z	20 Min.	7 Tg.	F^{II}	5,50	4,37	30,26	19,10	166,50	83,47
5.	P E S	20 Min.	13 Tg.	F^V	5,43	4,10	29,48	16,81	160,10	68,93
6.	Z	25 Min.	18 Tg.	E^2	4,90	3,80	24,01	14,44	117,64	54,87
7.	P E S	30 Min.	17 Tg.	$III^1 a$	5,40	4,20	29,16	17,64	160,82	74,68
8.	P E S	30 Min.	17 Tg.	$III^1 b$	5,50	4,20	30,26	17,64	166,40	74,68
9.	Z	30 Min.	19 Tg.	III^2	4,65	3,52	21,13	12,39	98,28	43,60
10.	Z	30 Min.	19 Tg.	VI	5,31	4,23	28,20	17,89	149,72	75,68
11.	Z	18 Min.	19 Tg.	A^3	5,07	4,23	25,70	17,88	130,30	75,68
								Σ	1651,46	808,53

Wir erkennen aus dieser Tabelle, dass sich die Kernradien in der 3^{ten} Potenz bei allen elf Embryonen annähernd gleich 1 : 2 verhalten, in einem Fall (F^{II}) wird dieses Verhältnis mit 166,50 und 83,47 fast genau erreicht. Dass die Zahlen in den übrigen Fällen nicht genau der Theorie entsprechen, darf uns nicht wundernehmen, denn wir wissen, dass die Kerngrössen der

normalen Individuen ebenfalls innerhalb gewisser Grenzen schwanken, zumal wenn die Eier, wie bei unseren Versuchen, von verschiedenen Weibchen stammen. So differieren die Werte für rCo zwischen 5,07 und 5,53.¹⁾ Desgleichen die Werte für r zwischen 4,10 und 4,48. Es besitzen also die einzelnen Individuen verschieden grosse Kerne. Trifft nun eine Kontrolle mit auffallend grossen Kernen, wie z. B. Nr. 8, mit einer Radiumlarve mit kleinen Kernen zusammen, so verschiebt sich das Verhältnis zu ungunsten des Versuchsembryos. Ebenso häufig wird natürlich das umgekehrte Verhältnis der Fall sein, und wir müssten schliesslich, wenn wir von einer grossen Anzahl von Embryonen die Kern-Volumina berechnen und dann den Mittelwert nehmen, das exakte Verhältnis 1:2 erhalten. Aus diesem Grunde habe ich am Schluss der Tabellen die Summen r^3Co und r^3 gebildet und erhalte aus diesen durch Division mit 11 die Durchschnittswerte 150,1 für r^3Co und 73,52 für r^3 , also Zahlen, die als befriedigend angesehen werden können.

In den Textfiguren 1 a und 1 b sind einige Zeichnungen wiedergegeben, die den Grössenunterschied sehr gut veranschaulichen.

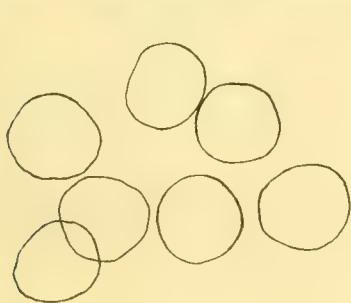


Fig. 1 a.

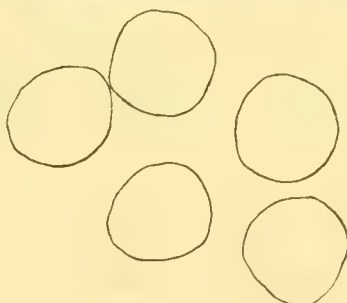


Fig. 1 b.

In der 2. Tabelle gebe ich die Maße der Leberzellenkerne wieder, deren Grösse ich bei drei Larven untersuchte.

Tabelle II. Kerne der Leberzellen.

Fixierungsflüssigkeit	Zeit der Bestrahlung	Alter	Versuchsnummer	rCo	r	r^2Co	r^2	r^3Co	r^3
Z	25 Min.	18 Tg.	E ²⁷	4,98	3,87	24,79	14,97	123,5	57,95
Z	30 Min.	19 Tg.	III ²	5,12	4,15	26,22	17,22	134,3	71,45
Z	30 Min.	19 Tg.	VI	5,53	4,57	30,58	20,88	169,0	95,43

¹⁾ Ich sehe bei dieser Angabe von den Zahlen für Nr. 6 und Nr. 9 ab, da zwischen diesen beiden und den übrigen Messungen längere Zeit verstrich und eine erneute Einstellung des Apparates nötig wurde.

Auch bei den Leberzellenkernen ist also das Verhältnis von $r^3\text{Co} : r^3$ fast genau = 2 : 1.

Aus einem Vergleich von Tabelle I und II erkennen wir, dass die Leberzellenkerne etwas grösser sind wie diejenigen der Nervenzellen. Dies ist ein typisches Verhalten, denn dieser Unterschied tritt sowohl bei den Kontrollen als auch bei den Mesothoriumlarven deutlich hervor. Abbildungen der Leberzellenkerne sind in den Textfiguren 2a und 2b gegeben und zwar von der Larve III².

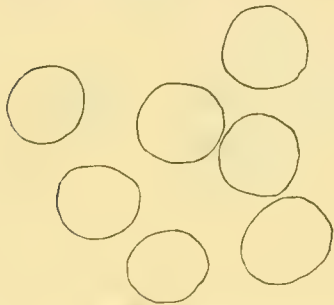


Fig. 2a.

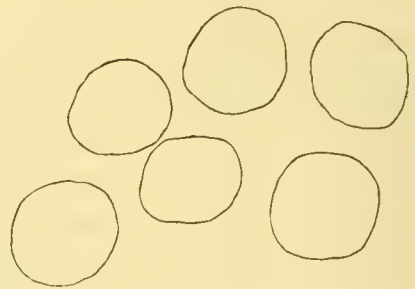


Fig. 2b.

Neben den Kernen der Nerven- und Leberzellen sind die Extremitätenknospenkerne zu Messungen sehr geeignet, da sie eine regelmässig kugelige Gestalt besitzen. Leider konnte ich diese Messung nur bei wenigen Objekten ausführen, da meistens zu der Zeit, in der bei den Mesothoriumlarven die Extremitätenknospen hervorsprossen, die Gliedmaßen der Kontrolle schon in Knorpel und Bindegewebe differenziert sind. Die vergleichbaren Grössen sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle III.

Kerne von Zellen aus den Extremitätenknospen.

Fixierungs- flüssigkeit	Zeit der Bestrahlung	Alter	Ver- suchs- nummer	$r\text{Co}$	r	$r^2\text{Co}$	r^2	$r^3\text{Co}$	r^3
P E S	18 Min.	13 Tg.	B ^{III} b	6,05	4,77	36,61	22,75	221,5	108,50
P E S	18 Min.	13 Tg.	B ^{III} a	6,05	4,81	36,61	23,13	221,5	111,30
P E S	20 Min.	13 Tg.	FV	5,58	4,47	30,42	19,98	169,7	89,32
Z	30 Min.	19 Tg.	VI	5,58	4,77	34,23	22,75	203,0	108,50
								Σ 815,7	417,62

Hieraus wurden die Durchschnittswerte $r^3\text{Co} = 203,9$ und $r^3 = 104,4$ berechnet, die also wieder im Verhältnis 2 : 1 stehen.

Fig. 3 stellt die Extremitätenknospenkerne dar.

Das eben von den Kernen von Tabelle III Gesagte gilt auch von Knorpelzellenkernen. Auch diese eignen sich vorzüglich für Messungen.

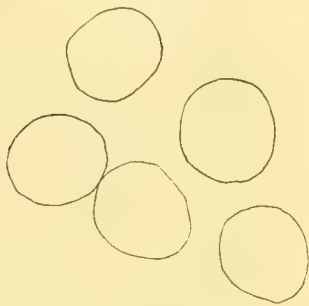


Fig. 3 a.

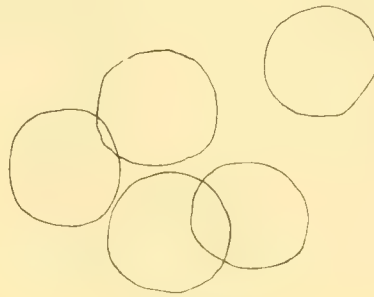


Fig. 3 b.

Tabelle IV.

Kerne der Knorpelzellen.

Fixierungs- flüssigkeit	Zeit der Bestrahlung	Aller	Ver- suchs- nummer	rCo	r	r ² Co	r ²	r ³ Co	r ³
Z	25 Min.	18 Tg.	E''	4,90	3,87	24,01	14,97	117,7	57,95
Z	30 Min.	19 Tg.	III	4,78	3,57	22,84	12,75	109,1	45,57
Z	30 Min.	19 Tg.	VI	5,03	4,30	25,30	18,49	127,3	79,50

Hieraus folgt das Verhältnis von r³Co zu r³ = 2 : 1.

Einige Abbildungen der Knorpelzellenkerne sind in Textfigur 4 gegeben.

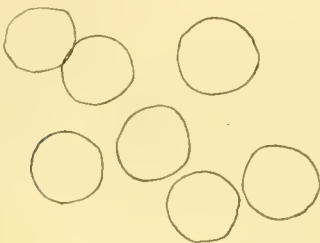


Fig. 4 a.

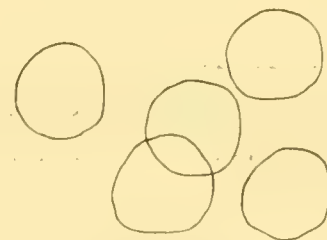


Fig. 4 b.

Kerne der roten Blutkörperchen.

Auch die Kerne der roten Blutkörperchen sind bei den Radiumlarven deutlich kleiner wie diejenigen der Kontrollen. Da sie jedoch nicht kugelförmig, sondern von stark abgeplatteter Gestalt sind, verzichte ich aus weiter unten angegebenen Gründen auf die Berechnung der Volumina.

Ich zeichnete Blutzellen aus dem Herzen der Embryonen und zwar nicht nur die Kerne der Erythrozyten, sondern auch

die ganzen Blutkörperchen, nach Möglichkeit solche auswählend, die ganz im Schnitte enthalten waren. Zwei zusammenliegende Gruppen der roten Blutkörperchen sind in Textfigur 5a und 5b wiedergegeben. Sie lassen deutlich erkennen, dass die „Kernplasmarelation“ gewahrt wurde, denn die roten Blutzellen der Mesothoriumlarven sind, den Kernen entsprechend, erheblich

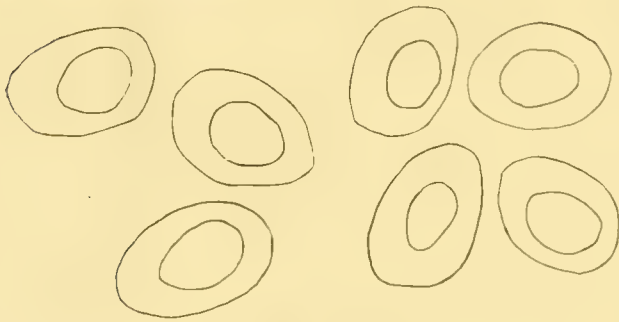


Fig. 5 a.

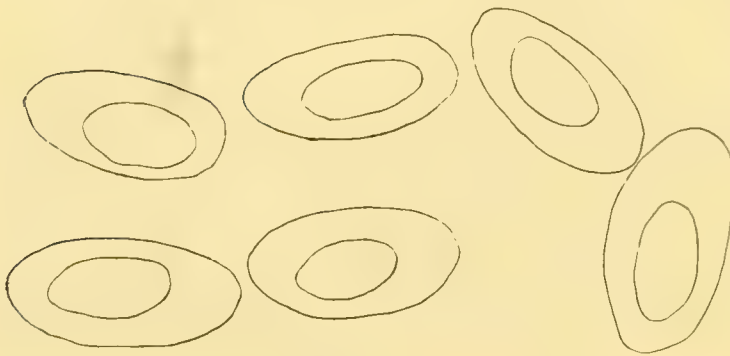


Fig. 5 b.

kleiner als diejenigen der Kontrollen. Fig. 5 b

Vergleichen wir nochmals die Zahlen sämtlicher Tabellen, so finden wir, dass das Verhältnis $r^3 Co : r^3 = 2 : 1$ bei allen Larven fast genau eingehalten wird. Kommen

Abweichungen von dieser Proportion vor, so sind diese nur zum geringeren Teil in Ungenauigkeiten der Messungen zu suchen. Sie sind in der verschie-

denen Kerngrösse, die den einzelnen Individuen eigen ist, begründet. Zum Beweis mögen die hier nochmals zusammengestellten Werte, die ich bei den Larven VI und Co VI erhielt, dienen.

Tabelle V.

Kerngrössen der Larve VI.

	Medulla	Leber	Knorpel	Extremitätenknospen
r	4,23	4,57	4,3	4,77
r Co	5,31	5,53	5,03	5,85
r^3	75,68	95,43	79,50	108,5
$r^3 Co$	149,72	169	127,30	203,5

Bei allen vier Messungen ist $2r^3 >$ als $r^3\text{Co}$. Vergleicht man die Werte von r^{VI} mit denen der auf den Tabellen angegebenen sonstigen Zahlen, so sieht man, dass r^{VI} in allen Fällen eine höhere Zahl entspricht als wie die r -Werte der übrigen Mesothoriumlarven. Die Larve VI hat also relativ grosse Kerne, die Kontrolle hingegen besitzt, wie die Tabellen ebenfalls lehren, Kerne von Durchschnittsgrösse. Infolgedessen fällt das Verhältnis von $r^3 : \text{Co}r^3$ zugunsten von r^3 aus. — Vielleicht ist in dem Umstand, dass wir es bei Larve VI mit einem Tier mit besonders grossen Kernen zu tun haben, auch die Erklärung für die relativ gute Entwicklung zu suchen. Wie Fig. 25 lehrt, gehört sie zu den am besten ausgebildeten Larven.

Bisher wurden bei den Messungen nur Kerne berücksichtigt, die annähernd kugelige Gestalt besaßen. Ich will jetzt noch die Maße von den Kernen der embryonalen quergestreiften Muskulatur geben. Sie besitzen etwa die Gestalt eines Ellipsoids mit der Rotation um die grösste Achse, und ihr Volumenverhältnis lässt sich aus der Formel: $\frac{V}{V_{\text{Co}}} = \frac{r^{\text{kl}^2} \cdot r^{\text{gr}}}{\text{Co}r^{\text{kl}^2} \cdot \text{Co}r^{\text{gr}}}$ berechnen, wobei r^{kl} den kleinen, r^{gr} den grossen Radius bezeichnet.

Es wurden die Kerne von Muskelsegmenten aus Frontalschnitten durch die Embryonen gezeichnet. Diese veranschaulichen, wie Textfigur 6a und 6b zeigen, ebenfalls auf das deutlichste die Grössenunterschiede zwischen den Kernen normaler und haploider Embryonen.

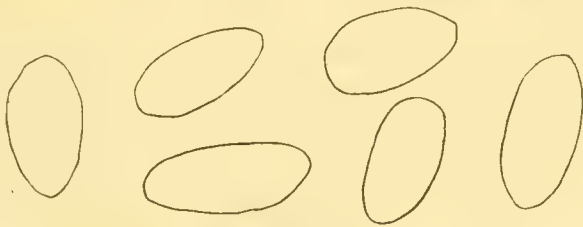


Fig. 6 a.

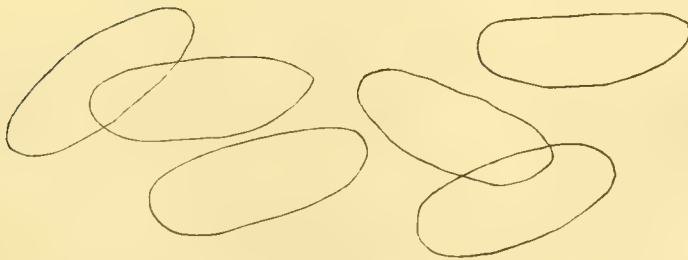


Fig. 6 b.

Tabelle VI.
Kerne der embryonalen Muskelzellen.

Fixierungs- flüssigkeit	Zeit der Bestrahlung	Alter	Ver- suchs- nummer	r ^{gr}	Co r ^{gr}	r ^{kl}	Co r ^{kl}
Z	18 Min.	19 Tg.	III'	7,3	10,77	3,67	3,77
P E S	18 Min.	13 Tg.	B ^{III} a	8,2	11,23	3,7	4,53
P E S	18 Min.	13 Tg.	B ^{III} b	8,53	11,23	3,63	4,53
				24,03	33,23	11,00	12,83

Aus den am Schluss der Tabelle gebildeten Summen sind durch Division mit 3 die Durchschnittswerte für r^{gr} und r^{kl} zu berechnen. Es ergibt sich:

Kontrollarve	Mesothoriumlarve
r ^{gr} = 11,08	r ^{gr} = 8,01
r ^{kl} = 4,28	r ^{kl} = 3,67

$$\text{Es verhält sich also } \frac{V}{Co V} = \frac{107,9}{202,9} = \frac{1}{2}$$

Wir haben nun bisher gefunden, dass Kerne, die bei diploiden Larven kugelförmig sind, dieselbe Gestalt auch bei haploiden Larven besitzen, oder anders ausgedrückt, bei kugelförmigen Kernen verkürzen sich die Radien im gleichen Verhältnis. Von dieser Tatsache, die allen Messungen zu Grunde gelegt wurde, kann man sich leicht an Längs- und Querschnitten überzeugen. Wie verhalten sich nun aber diejenigen Kerne, deren Durchmesser, wie z. B. bei den Muskelzellen, verschieden gross sind? Um deren Verkürzungsverhältnis zu ermitteln, sind die Proportionen $\frac{r^{kl}}{Co r^{kl}}$ und $\frac{r^{gr}}{Co r^{gr}}$ aufzustellen. Nach meiner Tabelle ergibt sich

$$\frac{r^{kl}}{Co r^{kl}} = \frac{1}{1,17}$$

$$\frac{r^{gr}}{Co r^{gr}} = \frac{1}{1,38}$$

Aus diesen Zahlen ist zu ersehen: die in Folge von Chromosomenreduktion auftretende Verkleinerung ellipsoider Kerne erfolgt in erster Linie durch Verkürzung der längsten Achse, in weit geringerem Maße durch eine solche des kleineren Durchmessers.

Um nicht allein bei der Begründung dieses Satzes auf meine eigenen Messungen angewiesen zu sein, stellte ich dieselben

Proportionen für die von O. Hertwig gemessenen Muskelkerne mit Hilfe seiner Tabellen auf. Ich erhielt

$$\frac{r^{kl}}{Co r^{kl}} = \frac{4,46}{4,96} = \frac{1}{1,11} \qquad \frac{r^{gr}}{Co r^{gr}} = \frac{8,25}{12,35} = \frac{1}{1,49}$$

Auch Gerassimows Messungen an den ellipsoiden Spirogyra-Kernen bestätigen meine Beobachtung. Die grössten Durchmesser gewöhnlicher und primär vergrößerter Kerne verhalten sich, an der Hand der Tabelle I aus der 1904 erschienenen Abhandlung berechnet, wie 1:1,33, die kleinsten Durchmesser wie 1:1,13. Diese Zahlen zeigen ebenfalls, dass sich die längeren Durchmesser stärker verkürzen als wie die kleineren.

Aus diesem Satze folgt nun aber, dass es zur Berechnung der Oberflächen oder Volumina von ellipsoiden oder abgeplatteten Kernen nicht genügt, zwei Durchmesser zu kennen, sondern dass vielmehr die drei Hauptradien zu berücksichtigen sind, wenn man gültige Resultate erhalten will. Den Fehler, den 3. Radius nicht ermittelt zu haben, beging G. Hertwig bei seinen Messungen der Epithelzellenkerne von Krötenlarven. Hieraus erklärt sich seine Angabe, dass bei den Epithelzellenkernen sich die Oberflächen — und nicht wie bei allen übrigen Kernen der Amphibienlarven die Volumina — wie 1:2 verhalten.

Durch das Verhalten der Muskelkerne auf diese mögliche Fehlerquelle aufmerksam gemacht, wiederholte ich G. Hertwigs Messungen an dem von ihm benutzten Material. Ich zeichnete aber nicht nur die Kerne der Epithelzellen bei Totalpräparaten, sondern auch bei Querschnitten durch dieselben Larven, von denen das Flossensaumepithel stammte. Meine Erwartungen bestätigten sich. Die Epithelzellenkerne besitzen eine stark abgeplattete Gestalt, etwa die Form eines sehr niedrigen Zylinders oder die eines Ellipsoids mit Rotation um die kleinste Achse.



Fig. 7a.

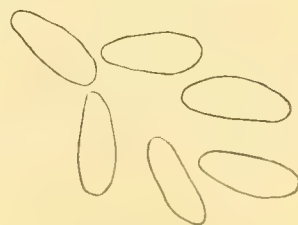


Fig. 7b.

Zeichnungen nach Totalpräparaten geben eine Flächenbetrachtung, Zeichnungen nach Querschnitten eine Profilansicht der Kerne (Textfigur 7a und 7b).

Wenn ich wieder die Bezeichnungen r^{kl} und r^{gr} benutze, so ist

$$\begin{array}{ll} r^{gr} = 3,85 & Co r^{gr} = 5,72 \\ r^{kl} = 1,77 & Co r^{kl} = 1,85 \end{array}$$

und die Proportionen

$$\begin{array}{l} \frac{r^{gr}}{Co r^{gr}} = \frac{3,85}{5,72} = \frac{1}{1,49} \\ \frac{r^{kl}}{Co r^{kl}} = \frac{1,77}{1,85} = \frac{1}{1,05} \end{array}$$

Die Volumenverkleinerung der abgeplatteten Epithelzellenkerne erfolgte also ebenfalls fast ausschliesslich durch Verkürzung der beiden grösseren Durchmesser, wie die in Textfig. 7 a und 7 b gegebenen Kernzeichnungen ebenfalls anschaulich bestätigen. — Berechnet man nun das Volumverhältnis der diploiden und haploiden Kerne unter Berücksichtigung des kleinen Durchmessers, so verhält sich $\frac{V}{Co V} = \frac{r^{gr^2} \cdot r^{kl}}{Co r^{gr^2} \cdot Co r^{kl}} = \frac{3,85^2 \cdot 1,77}{(5,72)^2 \cdot 1,85} = \frac{26,24}{60,53}$, also innerhalb der Fehlergrenze wie 1 : 2. Ebenso erhalte ich, wenn ich meine Werte für r^{kl} und $Co r^{kl}$ zur Richtigstellung von G. Hertwigs Messungsergebnissen benutze: $\frac{V}{Co V} = \frac{8,1 \cdot 1,77}{16 \cdot 1,85} = \frac{14,33}{29,60}$, also ebenfalls fast genau = 1 : 2.

Das Resultat der Kernmessung können wir also dahin zusammenfassen, dass bei Amphibienlarven stets die Kernvolumina von haploiden Larven zu denjenigen von diploiden Embryonen sich wie 1 : 2 verhalten.

Nach Aufklärung dieses Irrtums besteht also nur noch für Seeigellarven die Ansicht, dass die Chromosomenzahl durch eine Beziehung der Kernoberflächen und nicht der Volumina auszudrücken ist. Dieses von Boveri aufgestellte, von Baltzer, Kupelwieser, Erdmann und anderen mehr bestätigte Verhältnis wird von Boveri auch in seiner 1914 erschienenen Abhandlung gegenüber den Ergebnissen Hinderers aufrecht erhalten. Dieser errechnete für hemi- und amphikaryotische Ei- und Blastulakerne das Verhältnis der Volumina = 1 : 2. Boveri sieht sein Messungsergebnis in Übereinstimmung mit der Annahme, dass ein jedes Chromosom bestrebt ist, einen bestimmten, seiner Grösse entsprechenden Teil der Kernmembran mit Beschlag zu belegen.

Es ist selbstverständlich, dass meine bei Amphibien gewonnenen Resultate keine Entscheidung in der Streitfrage zwischen Boveri und Hinderer geben können. Es ist jedoch zu beachten, dass wohl alle Kernmessungen bei Seeigellarven an Totalpräparaten ausgeführt wurden. Der Tiefendurchmesser der Kerne scheint mir, soweit aus den nicht immer genauen Angaben hervorgeht, nicht berücksichtigt worden zu sein. Zwar berechnen Baltzer die Oberflächen, Köhler die Volumina von Pluteuskernen nach der Formel für ein Rotationsellipsoid, die Auffassung der Kerne als Kugel oder Ellipsoid scheint sich jedoch nur auf die Gleichheit oder Ungleichheit derjenigen Durchmesser zu beziehen, die bei einer Flächenbetrachtung der Kerne messbar sind. Die einzigen Zeichnungen, die über die hier aufgeworfene Frage in Beziehung zu bringen sind, gibt Boveri in den Zellenstudien, Heft V, Taf. I, Fig. 1c und 2c. Er bildet je einen optischen Schnitt durch die Scheitelwand eines amphii- und eines hemikaryotischen Pluteus ab. Nach dieser Zeichnung scheinen die Kerne kugelförmige Gestalt zu haben und Boveris Berechnungsweise zu bestätigen. Doch lässt sich wohl, da nur zwei resp. vier Kerne abgebildet sind, kein sicherer Schluss ziehen, auch deutet das von Boveri berechnete Verhalten der Zellvolumina auf ein anderes Verhältnis hin. — Er stellt fest, dass das äussere Epithel von diploiden und haploiden Larven die gleiche Dicke besitzt. Die vorhin erwähnten Figuren sind zur Illustration dieses Verhältnisses gegeben. Daraus schliesst er, „dass die geometrische Form homologer Zellen je nach dem Chromatingehalt und der davon abhängigen Zellgrösse eine verschiedene ist. In der Richtung der Zellachse haben die Zellen gleiches Maß, die transversalen Durchmesser sind je nach der Zellgrösse verschieden“. Diese Zellen zeigen also dasselbe Verhalten wie die von mir gemessenen Kerne der Muskel- und Epithelzellen von Amphibienlarven. Es wäre doch wohl auch möglich, dass die Kerne in den Wänden der Echinuslarven denselben Verkürzungsverhältnissen gehorchten wie die Zellen, zu denen sie gehören.

In Hinsicht auf diese Betrachtungen und die von Hinderer nach Schnittpräparaten berechneten Resultate scheint mir eine nochmalige Prüfung der Kerngrössen von Echinidenlarven wünschenswert.

E. Die Entwicklungsweise hemikaryotischer Larven und Kernuntersuchung der Larve Fig. 35.

Mit Hilfe der Chromosomenzählungen und der Kernmessungen ist es mir, wie ich eben ausgeführt habe, gelungen, die Frage, die am Beginn des vorigen Abschnittes gestellt wurde, zu lösen. Ich habe nachgewiesen, dass alle Embryonen, die das Alter von 7 Tagen und mehr erreichten, haploide Kerne besitzen, gleichviel, ob die Eier, aus denen sie sich entwickelten, 5 Minuten oder länger mit Mesothorium bestrahlt worden waren. Ich bezeichne daher die Entwicklung dieser Embryonen nach Boveri als eine arrhenokaryotische oder, da man ein entkerntes Ei auch als Teilstück eines gesunden Eies auffassen kann, als eine „merogone“. Ein Vergleich meiner Abbildungen mit den von O. Hertwig als haploid-parthenogenetisch bezeichneten Larven lehrt, dass die Entwicklung dieser beiden Typen, der haploid männlichen und haploid weiblichen Embryonen, im wesentlichen gleich verläuft, dass also, wie schon G. Hertwig hervorgehoben hat, Plasma und Dotter des Eies wenig oder fast gar nicht von Mesothoriumstrahlen geschädigt wird. Möglich, dass eine stärkere Neigung meiner Embryonen, an Wassersucht zu erkranken — O. Hertwig hebt besonders hervor, dass er bei Tritonen das Auftreten von Wassersucht kaum beobachtete —, auf eine geringere Widerstandsfähigkeit des bestrahlten Eiplasmas schliessen lässt.

Ich kann ferner die bisher bei den Radiumversuchen gemachte Beobachtung bestätigen, dass Larven mit haploiden Kernen lebensunfähig sind. Was die Erklärung dieser Tatsache betrifft, schliesse ich mich der Anschauung G. Hertwigs an, dass sich „die pathologischen Störungen mit Notwendigkeit aus dem Missverhältnis erklären, das zwischen der verringerten Wachstumsenergie der Embryonalzellen infolge ihrer reduzierten Kern- und Plasmamenge und dem im Ei vorhandenen Dottermaterial besteht“. Diese Hypothese hat seither noch eine Stütze durch unsere Beobachtung über die Entwicklung von Fischbastarden erhalten. Wir konnten feststellen, dass in einigen Fällen nicht die Disharmonie der durch die Bastardierung entstandenen Idioplasmaverbindung die Entwicklung der Kreuzungsprodukte hemmte, sondern allein das Missverhältnis zwischen Dotter und Bastardembryo.

Wie ich bereits hervorhob, besitzt eine einzige Larve, die in Fig. 35 abgebildet ist und sich aus einem 18 Minuten bestrahlten Ei entwickelte, nicht die Merkmale eines haploiden Embryos. Grösse und Entwicklungsgrad unterscheiden sich nicht von den gleichalten Tieren der Kontrollzuchten. Als die Ursache dieser guten Entwicklung konnte ich feststellen, dass diese Larve einen diploiden Kernapparat besitzt. Die Grössen der Radien der Medullakerne bei Embryo A⁴ und Co sind $r = 5$, $r_{Co} = 4,9$, mithin verhalten sich die Volumina wie $\frac{125}{117,25}$ oder wie 1:1.

Wie ist nun die Entstehung dieses Embryos zu erklären? Von vornherein ist die Annahme eines Versuchsfehlers von der Hand zu weisen. Mag es allenfalls noch möglich sein, dass bei Befruchtung von Eiern mit radiumbestrahltem Samen trotz aller Vorsichtsmaßregeln ein oder das andere Ei mit normalen Spermatozoen in Berührung kommt, ein unbefruchtetes Ei kann unmöglich durch einen Versuchsfehler unter die bestrahlten Eier gekommen sein. Auch die Annahme, dass ein Ei überhaupt nicht von den Mesothoriumstrahlen getroffen worden sei, ist der Versuchsanordnung nach als ausgeschlossen zu betrachten. Die Eier lagen innerhalb eines Ringes auf einem kleinen Bezirk zusammen, so dass sie unbedingt gleichmässig der Mesothoriumwirkung ausgesetzt waren. — Da es nun durch diese und frühere Arbeiten als bewiesen anzusehen ist, dass der Eikern durch eine Bestrahlung von 18 Minuten vermehrungsunfähig wird, muss sich der diploide Kern dieses Embryos nur aus väterlichen Kernbestandteilen zusammensetzen. Wir müssen also eine Verdoppelung der väterlichen Chromosomenzahl annehmen. Da die Kerne sämtlicher Organe von gleicher Grösse sind, ist es das Wahrscheinlichste, dass diese Verdoppelung vor der ersten Teilung stattgefunden hat.

Eine derartige Verdoppelung der haploiden Chromosomenzahl scheint, wenn auch selten, so doch in mehreren schon beobachteten Fällen aufgetreten zu sein.

In einem Versuch O. Hertwigs, den er in der „Radiumkrankheit tierischer Keimzellen“ S. 68 ausführlich beschreibt, bestrahlte er Samenflüssigkeit während 6 Stunden 40 Minuten (zugleich von oben und unten mit den Radiumpräparaten I und II). Aus den mit diesen Spermatozoen befruchteten Eiern entwickelten sich neben pathologischen und kurzlebigen Zwerglarven drei

Embryonen, die sich in nichts von den Kontrolltieren unterschieden. Auf Tafel III, Fig. 10 ist einer dieser Embryonen abgebildet, einige andere Larven desselben Versuches sind in Fig. 7—9 dargestellt. Sämtliche Tiere dieses Versuches bezeichnet O. Hertwig als „parthenogenetische Larven“, da sie ohne Beteiligung des väterlichen Chromatins allein aus dem Eikern ihren Ursprung genommen haben. Während nun aber die Larven Fig. 7—9 hemikaryotisch sind, haben die Kerne der drei Radiumembryonen, deren Entwicklung wie diejenige der Kontrollen verlief, normale Grösse, wie G. Hertwig durch bisher nicht veröffentlichte Messungen nachwies. — Auch in diesem Falle scheint mir das Auftreten von normalen Kernen wie bei meinem Embryo nur durch Verdoppelung des väterlichen Chromatins vor der ersten Teilung zu erklären zu sein.

Noch ein anderer derartiger Fall ist in der Literatur bisher beschrieben worden. Brachet berichtet darüber in seiner 1913 erschienenen Arbeit „Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthenogénétique“. Brachet regte, wie Bataillon und Henneguy, Froscheier zur parthenogenetischen Entwicklung durch Anstich mit einer feinen Nadel an. Von den sich teilenden Eiern gastrulierte nur ein Teil: von diesen entwickelte sich nur eine geringere Anzahl zu kleinen, früh absterbenden Larven, und nur ganz wenige „bien peu ont pu, jusqu'ici, commencer leur métamorphose“. Diese Beschreibung Brachets stimmt nun durchaus mit unseren Beobachtungen überein. Die Mehrzahl der parthenogenetischen Larven ist nicht lebensfähig, nur ganz vereinzelte Ausnahmen entwickeln sich normal. Glücklicherweise hat Brachet eine dieser Ausnahmen auf ihre Chromosomenzahl untersucht. Es ist der einzige Embryo von einem Versuch, bei dem 180 Eier angestochen wurden und 27 sich weiter entwickelten, der das Alter von 18 Tagen erreichte. Er unterscheidet sich nicht nur von den anderen Versuchslarven dadurch, dass er ein höheres Alter erreicht, sondern auch durch den normalen Verlauf der Entwicklung. „Peut-être, comme Henneguy l'a constaté, était-il un peu plus petit que les témoins, mais je ne pourrais l'affirmer.“

Als Resultat der histologischen Untersuchung versichert Brachet, dass er ihm in anatomischer und histologischer Hinsicht absolut normal erschien.

Bei diesem Embryo versuchte nun Brachet an Schnittpräparaten die Chromosomenzahl zu bestimmen. Er berichtet darüber: „Je suis arrivé à douter que le nombre des chromosomes soit le même dans toutes les cellules, mais il est certain que dans des nombreux cas il est de beaucoup supérieur à 12. J'ai vu des plaques équatoriales et des spirèmes composés d'au moins 20 segments chromatiques.“ — Brachet vermag dieses Resultat nicht in Einklang mit den Chromosomenzählungen Bataillons zu bringen, der bei seinen ebenfalls durch die Anstichsmethode erzeugten parthenogenetischen Embryonen nur zwölf Chromosomen feststellen konnte.

Nach den Resultaten der Radiumarbeiten scheint mir die Erklärung dieser beiden sich widersprechenden Angaben möglich zu sein. — Die Mehrzahl der Larven, die sich parthenogenetisch entwickeln, sind hemikaryotisch. Diese Embryonen sind infolge ihres haploiden Kernapparates lebensunfähig. Bei einer sehr geringen Anzahl findet eine Verdoppelung der Chromosomenzahl, eventuell durch Monasterbildung, statt. Diese Embryonen besitzen also diploide Kerne und entwickeln sich normal wie die Kontrollen. Diese Hypothese wird von G. Hertwig durch Untersuchungen, die noch nicht veröffentlicht sind, in völlig einwandfreier Weise bestätigt werden.

Es mag von Interesse sein, darauf hinzuweisen, dass auch Delage im Gegensatz zu Wilson, Morgan u. a. bei Seeigeln eine Regulation auf die normale Chromosomenzahl nachgewiesen zu haben glaubt. Möglich, dass auch hier dieselben Verhältnisse wie bei den Amphibien vorliegen.

F. Untersuchung der frühzeitig absterbenden Embryonen.

Es bleibt nun noch die Frage zu erledigen, auf welchen Ursachen das frühe Absterben und die schlechte Entwicklung von einem Teil der Eier eines jeden Versuches beruht. Auch hier sind wieder zwei Annahmen möglich. Es wäre denkbar, dass bei manchen Eiern keine vollkommene Ausschaltung des Radiumchromatins stattgefunden hat, dass es noch vermehrungsfähig geblieben ist und dadurch die Entwicklung schädlich beeinflusst. Bei dieser Erklärungsweise müssten wir eine ungleiche Empfindlichkeit der Eikerne gegen die Mesothoriumwirkung annehmen,

da es der Versuchsanordnung nach als unwahrscheinlich anzusehen ist, dass die einzelnen Eier mit ungleicher Intensität von den Strahlen getroffen wurden. Oder aber der Eikern ist auch in diesen Fällen ausgeschaltet. Die pathologische Entwicklung liesse sich dann erklären, entweder durch eine besondere Empfindlichkeit mancher Eier gegenüber den Schädigungen der haploiden Entwicklung, eine Empfindlichkeit, die z. B. in Überreife des Eimaterials zu suchen wäre. Es wäre aber auch möglich, dass die ersten Teilungen des Samenkerns unregelmässig erfolgten. Eine Störung der Mitosen durch das vermehrungsunfähige, nach den bisherigen Erfahrungen verklumpte Eichromatin ist durchaus möglich, wie z. B. die Abbildungen Oppermanns erkennen lassen. Sie zeigen, wie das klumpige Radiumchromatin, wenn es in der Nähe der Spindel lagert, die Strahlung derselben beeinflusst. Die Tatsache, dass ich öfters sich unregelmässig furchende Eier beobachtete, unterstützt diese Annahme.

Eine sichere Entscheidung in diesen Fragen könnte nur eine Untersuchung der Eier während der ersten Entwicklungsstadien geben. Da diese wegen der Knappheit des Materials leider nicht möglich war, muss die Frage ungelöst bleiben, denn auch eine Untersuchung der Kernverhältnisse bei den Morulae, Gastrulae und sehr jungen Embryonen gibt nicht den gewünschten Aufschluss. Die beiden Mittel, die ich anwendete, um die haploide Natur älterer Embryonen festzustellen, Kernmessungen und Chromosomenzählungen, versagen bei den frühen Entwicklungsstadien. Die Kerne sind sehr ungleich gross, dazu häufig von unregelmässiger Gestalt, so dass an Volumenbestimmung nicht zu denken ist. Die Feststellung der Chromosomenzahl stösst ebenfalls auf grosse Schwierigkeiten. Denn erstens ist man auf Zählungen an Schnittpräparaten angewiesen, was immer sehr misslich ist, da man nur sehr wenige Mitosen findet, von denen anzunehmen ist, dass sie ganz im Schnitt enthalten sind. Dazu macht der Dotterreichtum der Zellen, die Länge der Schleifen, die Bilder noch unübersichtlicher. Angesichts dieser Schwierigkeiten ist es wohl begreiflich, dass ich zu keinem endgültigen Resultat gekommen bin. Ich kann nur mit Bestimmtheit angeben, dass bei einigen Embryonen Mitosen zu finden sind, deren Chromosomenzahl weit unter 24 ist. Meine Zählung ergab 11 bis 12 Kernsegmente. Solche Kernteilungsfiguren fand ich in den

Embryonen B'' (Bestrahlungsdauer 18 Minuten, Alter 7 Tage) und E'a (Bestrahlungsdauer 25 Minuten, Alter 4 Tage). Ob nun aber sämtliche Mitosen dieser Embryonen haploid sind oder zum Teil eine grössere Chromosomenzahl enthalten, vermag ich nicht zu sagen. Bei der 7 Tage alten Larve IV (5 Minuten bestrahlt) und bei dem ebenfalls 7 Tage alten 15 Minuten bestrahlten Embryo H.J'' schienen mir die Kernteilungsfiguren eine ungleiche Anzahl von Chromosomen zu besitzen. Bei einigen Mitosen waren die zahlreichen (über 12) Kernsegmente anormal, anscheinend um mehrere Strahlungszentren gruppiert.

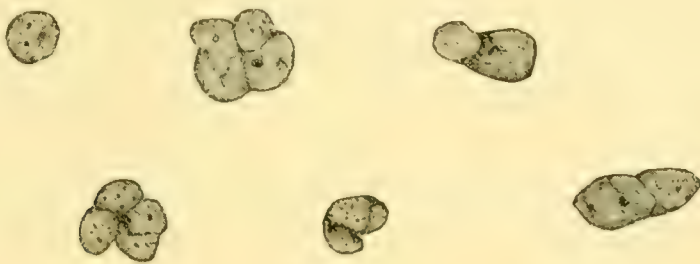


Fig. 8.

Auf ungleichen Chromatingehalt lässt sich auch aus dem Bild der ruhenden Kerne schliessen. Es wurden Radiumembryonen im Alter von 6 Tagen untersucht. Kerne aus dem Medullarrohr sind in Textfig. 8 dargestellt. Sie sind ungleich gross und zeigen häufig eine gelappte Form, als ob sie aus mehreren Karyomeren zusammengesetzt wären. Manchmal findet man auch Riesenkerne, drei bis vier zusammenliegende Bläschen, die miteinander verschmolzen sind. Die Kerne normaler Kontrollen zeigen auf gleichem Entwicklungsstadium nie derartige Verhältnisse, sondern sind kugelförmig mit glatter Oberfläche. Anormal grosse, lappige Kerne beobachteten mein Bruder und ich auch bei Fischbastarden und zwar bei solchen, deren erste Teilungen unregelmässig unter Auftreten von pluripolaren Mitosen verliefen.

Angesichts dieser Befunde möchte ich der Hypothese, dass die pathologische Entwicklung wenigstens bei einem Teil der Eier auf Unregelmässigkeiten der karyokinetischen Vorgänge während der ersten Teilungen zurückzuführen ist, den Vorzug geben. Beobachtete pathologische Furchungen und einige Erscheinungen an den Kernen älterer Larven sprechen für diese Annahme.

II. Teil.

Über die Entwicklung von Fischeiern, die mit radiumbestrahltem Samen befruchtet wurden.

Die Versuche führte ich zusammen mit meinem Bruder im Frühjahr 1913 gelegentlich eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel aus. Das Untersuchungsmaterial wurde mir von meinem Bruder zur Bearbeitung überlassen. Es wurden die Geschlechtsprodukte von *Gobius capito*, *Gobius jozo* und *Crenilabrus pavo* benutzt. Nähere Angaben über dieses Versuchsmaterial, sowie über die Befruchtungs- und Konservierungsmethoden haben mein Bruder und ich bereits in einer 1914 erschienenen Arbeit „Kreuzungsversuche an Knochenfischen“ gemacht, so dass ich hier auf den bezüglichen Abschnitt verweisen kann.

Zur Bestrahlung diente dasselbe Mesothoriumpräparat wie bei den Tritonversuchen.

Den Experimenten liegt ein von G. Hertwig in seiner Abhandlung „Parthenogenesis bei Wirbeltieren“ geäußelter Gedanke zugrunde. Er meint, dass Radiumexperimente wohl geeignet sind, näheren Aufschluss über die Ursachen zu geben, die eine gute oder schlechte Entwicklung von Bastarden bedingen.

Ehe ich daher zur Beschreibung der Radiumexperimente übergehe, will ich eine kurze Übersicht über die Resultate der Kreuzungsversuche an Knochenfischen geben, die mein Bruder und ich in unserer 1914 erschienenen Abhandlung veröffentlicht haben. — Bei allen Kreuzungen, die wir ausführten, erhielten wir, auch bei Bastardierungen nahe verwandter Arten, keine lebensfähigen Mischlinge. Das frühe Absterben der artfremden Bastarde, die meistens, wie z. B. die *Crenilabrus pavo* ♀ *Gobius jozo* ♂ Embryonen bereits vor der Gastrulation zugrunde gingen, sahen wir in einer durch den Befruchtungsakt entstandenen „disharmonischen Idioplasmaverbindung“ begründet. Die Disharmonie beruht auf der verschiedenen materiellen Beschaffenheit der mütterlichen und väterlichen Kernsubstanzen: die nicht miteinander harmonierenden Entwicklungstendenzen verursachen das Absterben der Bastarde. Diese Annahme suchten wir durch zytologische Untersuchungen zu stützen. Eine zweite Möglichkeit, die Richtigkeit der Hypothese zu prüfen, haben wir nun im Radiumexperi-

ment. Wird durch Bestrahlung die eine Komponente des Bastardkernes, z. B. die männliche, geschädigt, so werden die Entwicklungstendenzen des gesunden Eikerns einen grösseren Einfluss gewinnen. Beteiligt sich schliesslich der Samenkern infolge von lang andauernder Bestrahlung gar nicht mehr an der Entwicklung, so wird dieselbe allein vom Eikern geleitet, und wir erhalten „parthenogenetische“ Larven mit rein mütterlichen Kernen. Es muss also, wenn unsere Hypothese zu Recht besteht, die Bestrahlung des Samens die Lebensdauer der Bastarde proportional der Radiumwirkung verlängern.

Soll uns nun in diesem Fall das Radiumexperiment einen Beweis für die bei der Bastardierung aufgetretene Disharmonie der Idioplasmen liefern, so werden wir in einem zweiten Beispiel ebenfalls durch ein Radiumexperiment zu beweisen versuchen, dass es auch lebensunfähige Bastarde gibt, deren frühes Absterben nicht in einer idioplasmatischen Disharmonie begründet ist.

Bei den Kreuzungen *Gobius jozo* ♀ × *Gobius capito* ♂ und *Gobius capito* ♀ × *Gobius jozo* ♂ erhielten wir kleine Larven, die in dem ersten Fall als schwächliche, wenn vielleicht auch lebensfähige Embryonen aus den Hüllen schlüpfen. Bei der reziproken Kreuzung starben die Bastardembryonen nach anfänglich guter, ja der Kontrolle gegenüber beschleunigter Entwicklung am 9. bis 11. Tage ab, 17 Tage bevor die Kontrolltiere die Eihülle verliessen. Wir erklärten diese Erscheinung durch die Annahme, dass bei der Bastardierung zweier so nah verwandter Spezies die entstehende Idioplasmaverbindung nur einen geringen Grad von Disharmonie besitzt und eine gute Entwicklung der Kreuzungsprodukte durchaus ermöglicht. Erst im weiteren Verlauf des embryonalen Lebens traten Störungen auf, deren Ursache wir in dem Missverhältnis zwischen der Dottermenge, die der weiblichen Art zukommt, und dem Bastardembryo sahen.

Ein Radiumexperiment muss hier nun ganz anders wirken als bei den vorhin erwähnten artfremden Kreuzungen. Dort verstärkt die Radiumbestrahlung die schon bestehende, entwicklungs-hemmende Disharmonie. Diese Summierung, die schon von einer kurzen Bestrahlung hervorgerufen wird, führt zur Ausschaltung des männlichen Kerns und zur Parthenogenese, die besser verläuft wie die Bastardentwicklung. — Durch die Kreuzung der beiden *Gobius*arten entsteht aber unserer Annahme nach keine

idioplasmatische Disharmonie. Diese wird vielmehr erst durch die Befruchtung mit radiumbestrahltem Samen hervorgerufen. Nach unseren bisherigen Erfahrungen wird sich ein geringer Grad der Disharmonie in einer verschlechterten Entwicklung der Radiumbastarde bemerkbar machen und erst eine Verstärkung derselben durch längere Bestrahlung zur Ausschaltung der männlichen Kernbestandteile, d. h. zur Parthenogenese, führen.

A. Beschreibung der Experimente.

a) Vorversuche.

Vor der Kombination von Kreuzungs- und Radiumexperiment wurden einige Versuche mit Samenbestrahlung und normaler Befruchtung ausgeführt, um festzustellen, ob die bisher bei den Bestrahlungsversuchen gemachten Erfahrungen auch auf die Geschlechtsprodukte von Gobiiden und *Crenilabrus* ihre Anwendung finden können. Zu diesem Zweck wurden die Spermatozoen von *Gobius jozo*, die sich dadurch auszeichnen, dass sie im Meerwasser ihre Beweglichkeit während mehrerer Stunden beibehalten, in einigen Versuchsreihen mit Mesothorium bestrahlt. Die Einwirkungszeiten betragen 10 Minuten, $2\frac{3}{4}$ Stunden und $4\frac{1}{4}$ Stunden.

Die Eier, die mit 10 Minuten bestrahlten Spermatozoen befruchtet wurden, teilten sich normal wie die Kontrollen. Aber schon 2 Tage später zeigten sich Störungen, viele Eier gastrulierten nicht normal, nur etwa ein Drittel hatte Embryonen geliefert, die aber zum Teil pathologisch aussahen. Am nächsten Tage zeigten viele Tiere Zeichen des Zerfalls, und auch noch die besten der kleinen Embryonen unterschieden sich erheblich von den langgestreckten Kontrolltieren. Nach 4 Tagen waren alle Radiumlarven abgestorben.

Etwas besser entwickelten sich die Embryonen des $2\frac{3}{4}$ -Stunden-Versuches. Nebst vielen frühzeitig absterbenden Larven befanden sich einige Tiere in den Zuchten, die eine deutlichere Gliederung in Kopf und Schwanz zeigten, aber gegenüber den Kontrollen stark pathologisch erschienen und 6 Tage nach der Befruchtung abstarben. — Dasselbe Resultat hatten die Versuche mit $4\frac{1}{4}$ Stunden Bestrahlungsdauer. Auch hier starben die Embryonen am 6. Tage der Entwicklung ab. — Da die Versuche mit $2\frac{3}{4}$ und $4\frac{1}{4}$ Stunden Radiumwirkung dasselbe Resultat ergaben, ist anzunehmen, dass bereits nach $2\frac{3}{4}$ Stunden das Spermachromatin so stark geschädigt

ist, dass es von der Entwicklung ausgeschaltet wird. Die das Alter von 6 Tagen erreichenden Embryonen wären also thelykaryotische Larven, deren geringe Lebensfähigkeit auf ihre halbkernige Beschaffenheit zurückzuführen ist.

b) Radiumexperiment und *Gobius*bastarde.

Nach dieser Übersicht über die Resultate der Vorversuche, die in vollkommener Übereinstimmung mit den bisherigen Erfahrungen stehen, gehe ich zur Besprechung der Bastardierungsversuche über, und zwar will ich zuerst die Ergebnisse schildern, die die Verbindung von Radiumversuch und Kreuzung der beiden *Gobiiden*, *G. capito* und *G. jozo*, ergaben.

Am 22. März wurde der Samen von *Gobius jozo* 15 Minuten mit Radium bestrahlt und alsdann zur Befruchtung normaler *G. capito*-Eier verwandt. Gleichzeitig wurden Eier von *G. capito* mit normalem Samen von *G. jozo* und eine 3. Partie mit *G. capito*-Spermatozoen besamt. Am 4. Tage nach der Befruchtung hatten sich die Bastarde und Kontrollen zu kurzen Embryonen, an denen die Augenanlage bereits zu erkennen war, entwickelt, die Radiumlarven hingegen hatten erst den Dotter umwachsen und liessen noch keinen Kopf und Schwanzhöcker erkennen. Am nächsten Tage war ein Teil der Eier bereits zerfallen, einige stark missbildete Embryonen lebten noch bis zum 28. März. Die Bastarde und Kontrollen waren zu langgestreckten Embryonen mit pigmentierten Augen geworden. Ein Stillstand der Entwicklung und baldiges Absterben der Bastarde erfolgte erst am 30. und 31. März, wie wir in der Bastardierungsarbeit beschrieben haben, also zu einem Zeitpunkt, an dem die Radiumembryonen bereits abgestorben waren.

Bei der reziproken Kreuzung *Gobius jozo* ♀ × *Gobius capito* ♂ wurde der Samen von *Gobius capito* während 2¹/₄ Stunden bestrahlt. Die mit diesen Spermatozoen befruchteten Eier teilten sich normal. 2 Tage später, als die Eier der Kontroll- und Bastardzuchten zu kleinen Embryonen mit Kopf- und Schwanzhöcker sich entwickelt hatten, zeigten die Radiumtiere deutliche Merkmale einer Schädigung. Kopf und Schwanzhöcker war nirgends zu erkennen. Am 4. Tage nach der Befruchtung hatten sich nebst vielen Missbildungen einige Embryonen so weit entwickelt, dass man den Kopf und einen kleinen Schwanz erkennen konnte, aber auch diese zeigten Spuren des Zerfalls. Am nächsten Tage war kein

einzigster Embryo mehr am Leben. Die unbestrahlten Bastarde entwickelten sich zu kleinen, die Eihüllen zwar verlassenden, aber im Vergleich zu den Kontrollen schwächlichen Individuen.

Das Ergebnis der Versuche, welches mit den auf S. 106 gestellten Forderungen übereinstimmt, lässt sich dahin zusammenfassen, dass erst die Bestrahlung eine Disharmonie der Idioplasmen hervorruft, die bei den mit unbestrahltem Samen befruchteten Bastarden nicht besteht, denn letztere zeigen zu dem Zeitpunkt, da das Absterben der Radiummischlinge erfolgt, keinerlei Störungen in der Entwicklung. Diese treten vielmehr erst einige Tage später auf und haben ihren Grund wahrscheinlich in derselben Ursache, die das frühe Absterben der haploiden Embryonen veranlasst, nämlich in dem Missverhältnis zwischen Dotter und Bastard- oder Haploidembryo.

c) Befruchtung von *Crenilabrus*-Eiern mit radiumbestrahltem *Gobius*-Samen.

Bei der Kreuzung *Crenilabrus pavo* ♀ × *Gobius jazo* ♂ entwickeln sich, wie mein Bruder und ich in den „Kreuzungsversuchen an Knochenfischen“ beschrieben haben, keine Embryonen mehr, sondern die Eier sterben 24—48 Stunden nach der Befruchtung auf dem Blastulastadium ab. Bei den Radiumversuchen wurde der *Gobiussamen* teils 15 Minuten, teils länger, bis zu 4 $\frac{1}{2}$ Stunden, der Strahlenwirkung ausgesetzt. Bereits die Eier, die mit 15 Minuten bestrahltem Samen befruchtet wurden, entwickelten sich etwas besser wie die reinen Bastarde. Die Gastrulation fand statt, und die Embryonen erreichten das Alter von 3 Tagen. Der Umstand, dass die Entwicklungstendenzen des weiblichen Kerns durch die Schädigung des Spermachromatins die Oberhand erhalten haben, macht sich also bereits bei einer Radiumbestrahlung von 15 Minuten deutlich bemerkbar. Eine längere Bestrahlung der Spermatozoen erhöhte, den Erwartungen entsprechend, die Lebensfähigkeit der Embryonen. Denn die Ursache zu der Erkrankung, die Vereinigung der beiden Bastardidioplasmen zu einer disharmonischen Verbindung, wird ja bei den Radiumexperimenten durch frühzeitige Elimination des Spermachromatins beseitigt. Es gelang, nach Befruchtung mit 2 $\frac{1}{4}$ Stunden bestrahlten Spermatozoen einige kleine Embryonen zu züchten, die etwa der von List gelieferten Abbildung (Fig. 27)

entsprechen. Sie sind 5 Tage alt geworden, haben zu zwei Dritteln den Dotter umwachsen und lassen, wenn auch undeutlich, Augen und Ursegmente erkennen. Die normal befruchteten Kontrollen sind weit besser entwickelt. Kopf und Schwanz berühren sich bereits, sie ähneln dem von List in Fig. 31 abgebildeten Embryo.

Ein Alter von 8 Tagen erreichten die Embryonen, die sich aus den Zuchten der $3\frac{1}{4}$ Stunden- und $4\frac{1}{2}$ Stunden-Versuche entwickelten. Da die längere Bestrahlungsdauer keine Verbesserung der Entwicklung mehr zur Folge hat, ist anzunehmen, dass bereits eine Radiumwirkung von $3\frac{1}{4}$ Stunde eine vollkommene Ausschaltung des Spermachromatins zur Folge hat und dass daher schon die Entwicklung der Embryonen dieses Versuches eine „parthenogenetische“ ist.

Zwei derartige Embryonen mit den dazu gehörigen Kontrollen sind in Fig. 1—4, Taf. VI abgebildet. Fig. 2 stellt einen 6 Tage alten Embryo dar, der sich aus einem Ei, das mit $4\frac{1}{2}$ Stunden bestrahltem Samen befruchtet wurde, entwickelte. Das Schwanzende hat noch nicht den Kopf erreicht: Pigmentablagerung ist zu erkennen. Am lebenden Objekt war die Augenanlage bemerkbar, auch konnte man eine Herzpulsation beobachten, die jedoch im Vergleich mit der in Fig. 1 abgebildeten Kontrolle verlangsamt war. Ich zählte 78 Schläge in der Minute, bei den Kontrollen dagegen 84. — Der 1 Tag ältere Embryo Fig. 4 hat keine erheblichen Fortschritte gemacht. Die Pigmentierung, die auch in den Augen begonnen hat, ist etwas deutlicher geworden, andere Unterschiede sind nicht zu bemerken. Eine gleich alte Kontrolle ist in Fig. 3 dargestellt, um den Unterschied zwischen normalen und Versuchstieren deutlich zu veranschaulichen. Eine bessere Ausbildung zeigten auch die 8 Tage alten Embryonen in keiner Beziehung, und nach 9 Tagen waren sämtliche Versuchstiere abgestorben.



Fig. 9.

Den 6 Tage alten Embryo Fig. 2 benutzte ich zu Kernmessungen. Ich zeichnete bei 1500facher Vergrößerung Kerne der Nervenzellen des Rückenmarks, Textfig. 9, und fand, dass sich die Radien verhielten wie 3,2 : 2,53. Hieraus folgt das Verhältnis der Kernvolumina $\frac{r^3}{Co r^3} = \frac{16,19}{32,77} = \frac{1}{2}$. Diese Messung bestätigt also auf das beste die Annahme, dass die Embryonen der Radiumversuche haploid sind, ihre Entwicklung also nur vom Eikern geleitet wurde. Dass diese hemikaryotischen Larven nur das Alter von 8 Tagen erreichen, ist wieder ein Beweis, dass eine normale Entwicklung mit haploidem Kernapparat eine Unmöglichkeit ist.

B. Zytologische Untersuchung von zweigeteilten Eiern.

Die in der vorliegenden Arbeit oft erwähnte Ausschaltung des Spermachromatins aus der Entwicklung, die durch Radiumbestrahlung und dadurch herbeigeführte Vermehrungsunfähigkeit des Samenkerns verursacht wird, wurde bisher bei zwei Tierarten zytologisch beobachtet. In zwei- und viergeteilten Froscheiern, die mit intensiv bestrahltem Samen befruchtet worden waren, fand ich in der Nähe der bläschenförmigen Kerne Chromatinklumpen, die nur von dem erkrankten Spermachromatin abstammen konnten. Dieses „Radiumchromatin“ beeinflusste in keiner Hinsicht die von dem Eikern geleitete Entwicklung der Froschembryonen. Ähnliche Verhältnisse fand Oppermann bei Forelleneiern, nur dass bei seinem Material die Spermakerne teilweise durch die Bestrahlung nicht ganz vermehrungsunfähig geworden waren und daher in einigen Fällen störend die Teilungen des mütterlichen Chromatins beeinflussten.

Es schien mir wünschenswert, diese Untersuchungen an neuen Objekten zu wiederholen. Zu diesem Zweck fixierte ich zweigeteilte Crenilabroseier, die mit $4\frac{1}{4}$ Stunden bestrahltem Gobiussamen befruchtet waren, die also demselben Versuch angehören, dem die Embryonen Fig. 2 und 4, Taf. VI, entstammen. Die Eier wurden $1\frac{1}{2}$ Stunden nach der Befruchtung fixiert, zu einer Zeit, in der, wie bei den Kontrollen, die erste Furchung die Eier durchschnürte. — Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass sich die Kerne sämtlicher Eier zu dieser Zeit bereits in

Vorbereitung zur Vierteilung befanden. Ich fand also in jedem Ei zwei einander parallele Mitosen. Die Chromosomen dieser Kernteilungsfiguren sind zur Äquatorialplatte angeordnet und zeigen keinerlei pathologische Veränderungen. In der Nähe dieser Mitosen liegt stets ein mit Kernfarbstoffen intensiv sich färbender Körper, zweifelsohne der durch Radiumbestrahlung geschädigte Spermakern. Dieses Radiumchromatin, das eine verklumpte, etwas gestreckte Form angenommen hat, liegt meistens seitlich von der Spindel noch im Bereich der Strahlungen (Fig. 1—3, Taf. VIII), doch stets so, dass die normale Verteilung der Chromosomen auf die Tochterblastomeren nicht beeinflusst wird. In einigen Fällen wird vielleicht eine kleine Krümmung der Spindel durch das Radiumchromatin veranlasst, wie z. B. bei Fig. 3. Manchmal finden wir auch das Spermachromatin in der Verlängerung der Spindelachse, eine Lage, in der es noch weniger die Teilung stören kann (Fig. 2).

Ich konnte das Radiumchromatin bei einem Teil der Eier nur in der einen Eihälfte auffinden, so bei den Eiern Fig. 1 und 4. In anderen Fällen war es ziemlich gleichmässig auf beide Blastomeren verteilt, wie in Fig. 5. Hier ist es zu einem langen Strang ausgezogen, der in der Mitte stark verdünnt, an den beiden Enden kolbenförmig angeschwollen ist. Ähnliche Abbildungen habe ich bereits bei der Untersuchung des Froscheies gegeben, wie auch Oppermann von den Forellen (Fig. 5, Taf. XIII).

Ich versuchte auch an der Hand meiner Präparate die Zahl der an der Mitose beteiligten Chromosomen zu bestimmen, doch stiess diese Untersuchung wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Kernsegmente auf grosse Schwierigkeiten. Nur bei einem einzigen Ei, bei dem die Schnitte senkrecht zur Spindelachse geführt waren, ist es möglich, eine annähernde Übersicht über die Chromosomenzahl zu bekommen. In beiden Blastomeren dieses Eies ist die Äquatorialplatte vollständig im Schnitte enthalten. Das Radiumchromatin ist nur in der einen Eihälfte vorhanden und liegt hier in der Nähe des Muttersternes, wie Fig. 4 zeigt. Die Chromosomenzahl beträgt zehn oder zwölf. In der anderen Blastomere desselben Eies zählte ich 12—14 Chromosomen. Leider ist die normale Chromosomenzahl der Crenilabriden unbekannt, an meinen Kontrollpräparaten war eine Zählung vollkommen unmöglich, doch ist anzunehmen, dass die Chromosomenzahl

wie bei anderen Teleostiern, z. B. *Salmo*, sich auf 24 beläuft. Wenn meine Zählungen auch keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen können, so scheint mir doch eine Verminderung auf dem Stadium der Zweiteilung bewiesen zu sein.

C. Zytologische Untersuchung polysperm befruchteter Eier.

In den „Kreuzungsversuchen an Knochenfischen“ wurde erwähnt, dass bei der Befruchtung von *Crenilabrus*-Eiern mit *Gobius*-Samen ein kleiner Prozentsatz der Eier sich simultan in drei und vier Blastomeren teilt, eine Erscheinung, die nach analogen Beobachtungen auf Polyspermie zurückzuführen ist. — Polyspermie wurde bei normaler Befruchtung meines Wissens nach bei Teleostiern nie beobachtet. Bastardierung hingegen scheint sie zu begünstigen, denn auch Moenkhaus erhielt bei der Kreuzung *Menidia notata* ♀ × *Fundulus heteroclitus* ♂ disperme Befruchtung bei 50 Prozent der Eier.

Auch bei dem Radiumversuch, dem die eben beschriebenen normal zweigeteilten Eier entstammen, zerfielen mehrere Eier simultan in drei oder vier Blastomeren. Diese wurden in Zenker fixiert und zur zytologischen Untersuchung in Schnitte zerlegt. Die Textfig. 10—12 erläutern die Resultate dieser Untersuchung.



Fig. 10.

Die Abbildungen sind etwas schematisiert, indem Kerne und Radiumchromatin, die sich in verschiedenen Schnitten befinden, in einer Ebene gezeichnet sind. Textfig. 10 stellt ein simultan viergeteiltes Ei dar. Drei Blastomeren enthalten Mitosen mit

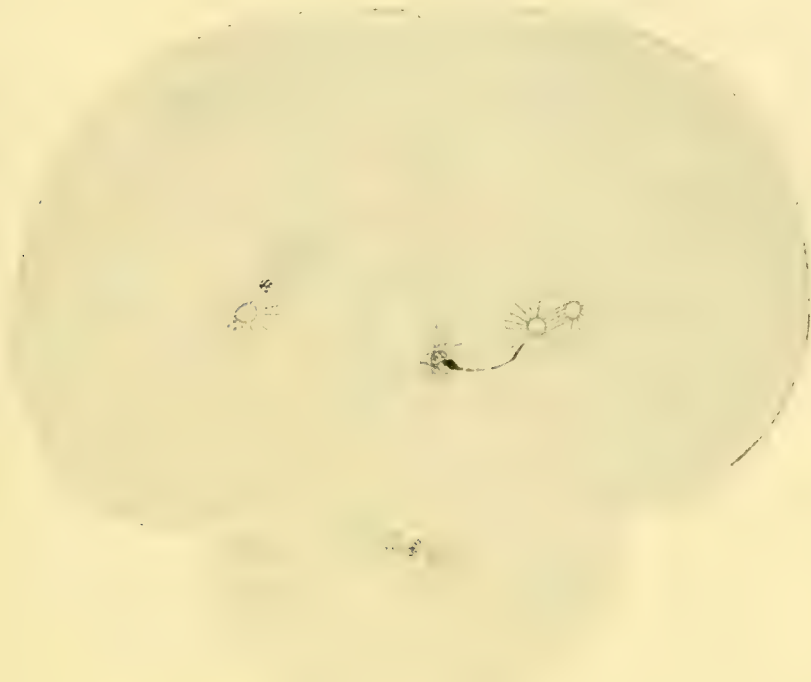


Fig. 11.

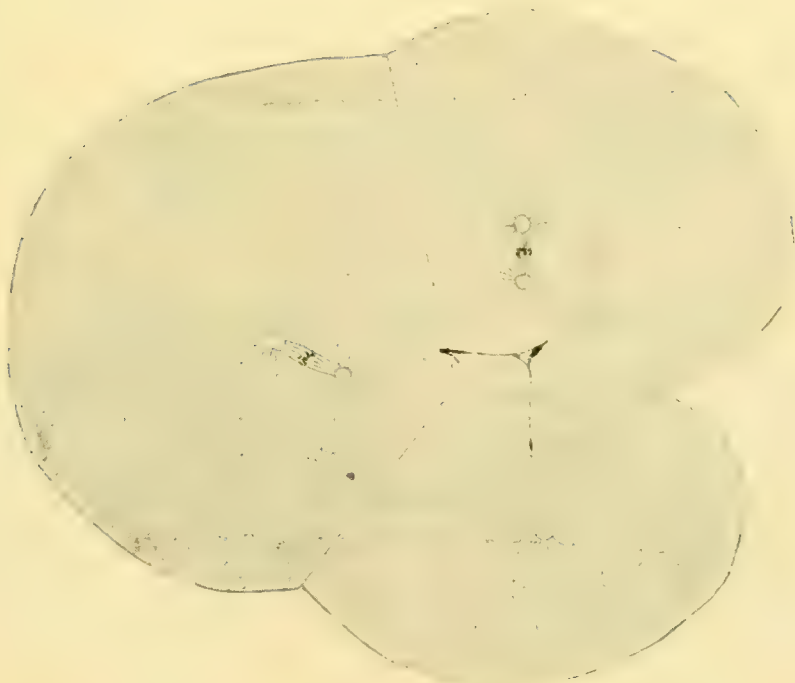


Fig. 12.

Chromosomen, in der vierten fehlen die letzteren, obgleich zwei Zentrosomen vorhanden sind. Auf die zwei sich gegenüberliegenden Eiviertel ist das Radiumchromatin ziemlich gleichmässig verteilt.

Zwei dreigeteilte Eier sind in den Textfig. 11 und 12 abgebildet. Bei Fig. 11 enthält jedes Eidrittel eine Spindel, von denen die eine ohne Chromosomen ist. In dieser Blastomere befindet sich auch Radiumchromatin, dessen eines Ende bläschenförmig verdickt und von Strahlung umgeben ist. Diese Spindel und das Radiumchromatin liegen nicht in derselben Ebene. — Das Ei Fig. 12 besitzt zwei Spindeln mit und zwei ohne Chromosomen. Es befinden sich also in der einen Blastomere eine chromatinhaltige und eine chromatinfreie Spindel. In diesem Eidrittel liegt auch der grösste Teil des Radiumchromatins. Die chromosomenhaltigen Spindeln liegen in einer Ebene, Radiumchromatin und chromatinlose Spindeln in einer zweiten.

Boveri unterscheidet in seinen Untersuchungen dispermer Seeigeleier verschiedene Typen der Dispermie, je nach der Art, nach der sich die Kopulation, der Vorkern und die erste Teilung vollzieht. Am häufigsten beobachtete er bei Seeigeln den „ebenen Tetraster“. In diesem Fall verschmelzen beide eingedrungenen Samenkern mit dem Eikern, es bildet sich eine tetrazentrische Mitose, und das Ei teilt sich simultan in vier Blastomeren. Einen solchen Teilungsvorgang nimmt Moenkhaus auch für seine polyspermen Fischeier an. Ich glaube, dass auch die Teilung des Eies Fig. 10 auf ähnliche Weise zu erklären ist, nur dass die Chromosomen, die nur halb so zahlreich sind als wie bei normaler Befruchtung, ungleichmässig auf den Tetraster verteilt wurden und zwar so, dass zwei Spindeln ganz chromatinfrei geblieben sind.

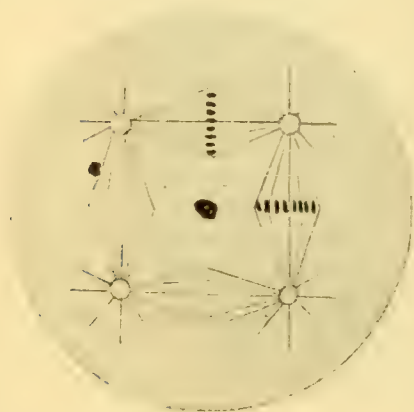


Fig. 13a.

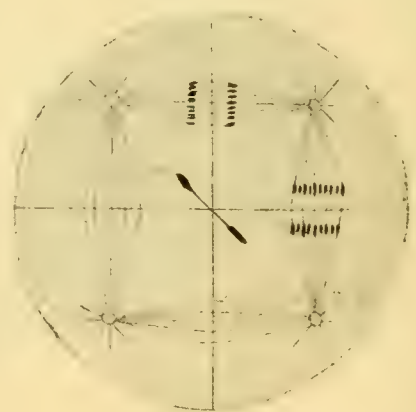


Fig. 13b.

Ich gebe das Schema Textfig. 13a zur Erläuterung der Kernverhältnisse vor der ersten Teilung. Ich nehme an, dass sich vier Strahlungen gebildet haben. Zwei benachbarte Spindeln enthalten die vom Eikern gelieferten Chromosomen, während sich das Radiumchromatin als vermehrungsunfähiger Klumpen in der Mitte des Eies befindet. Die Teilung erfolgt dann senkrecht zu den Spindelachsen (Schema Textfig. 13b), und es werden drei Blastomeren kernhaltig, die vierte bleibt chromatinfrei. Das Radiumchromatin hingegen wird durch die Einschnürung der Teilebenen passiv auf zwei gegenüberliegende Zellen verteilt.

Anders ist die Dreiteilung der beiden anderen Eier zu erklären. Es werden wohl disperme Eier sein, in denen sich „Spermaspindeln“ gebildet haben. Nach Boveri verschmilzt bisweilen nur der eine Spermakern mit dem Eikern, der zweite bleibt isoliert im Dotter und bildet unabhängig vom Kopulationskern eine Spindel mit nur männlichen Chromosomen. Es erfolgt dann bei Dispermie eine Teilung in zwei Blastomeren. Dieser Doppelspindeltypus findet sich relativ selten beim Seeigel, tritt jedoch konstant bei Polyspermie von Froscheiern auf, wie Herlant durch ausgedehnte Untersuchungen feststellte. Dieser Forscher beobachtete auch trisperme Eier, bei denen ebenfalls nur ein Samenkern kopulierte, die beiden anderen jedoch „Spermaspindeln“ bildeten und eine Simultanteilung des Eies in drei Blastomeren hervorriefen. — Nehmen wir nun an, dass sich bei den Eiern Fig. 11 und 12 eine Mitose mit gesundem Eichromatin und zwei Spermaspindeln, die also nur „Radiumchromatin“ enthalten, gebildet haben. Ein solches Ei würde in drei Blastomeren zerfallen. Von diesen werden zwei kernhaltig sein, da sie die Tochterchromosomen der gesunden Eispindel enthalten, die dritte Blastomere wird kernlos sein, aber mit mehreren Zentrosomen. Meine beiden Eier erfüllen diese Bedingungen, zwei Blastomeren besitzen etwa gleiche Chromatinmenge, die dritte enthält eine Spindel ohne Chromosomen. Das Radiumchromatin könnte theoretisch auf alle drei Blastomeren verteilt sein, wir wissen aber schon von den zweigeteilten Eiern, dass es häufig nur in der einen Blastomere zu finden ist. Das Auftreten von doppelten Strahlungen in einem Eidrittel wäre auch auf diese Weise zu erklären, da ja jeder Eiteil zwei Zentrosomen erhalten hat.

Die Beobachtungen an polyspermen Fischeiern veranlassen

mich, noch einige Worte über die Bezeichnung der Radiumembryonen als „parthenogenetische“ Larven zu sagen. Godlewski wendet sich in der „Physiologie der Zeugung“ gegen diese von O. und G. Hertwig gebrauchte Benennung. Er sagt, dass die „Feststellung der Chromatinelimination dazu nicht ausreicht, die Bedeutung des Spermatozoons dem Anstich mit einer Platin- oder Glasnadel gleichzusetzen.“ Die Samenfäden enthalten noch andere Bestandteile ausser dem Chromatin, und es ist „bisher nicht nachgewiesen, dass diese nicht nicht vor dem Zugrundegehen eine entwicklungserregende Tätigkeit entfalten.“ Die polyspermen Fischeier zeigen nun, dass die radiumbestrahlten Spermatozoen, deren entwicklungserregende Tätigkeit übrigens nie bestritten wurde, die Embryogenese störend beeinflussen können, wenn auch ihr Chromatin vermehrungsunfähig geworden ist. Die unregelmässig drei- und viergeteilten Eier sind sicherlich einem frühen Absterben verfallen. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir in diesen Ausnahmefällen dem Spermazentrosom einen bestimmenden Einfluss zuschreiben. Man kann also die Entwicklung der Radiumlarven sicher nicht als „parthenogenetisch“ bezeichnen, wenn man dies unvereinbar hält mit einer nur die Entwicklung anregenden Tätigkeit der Spermatozoen.

Ich habe nun trotzdem diese Bezeichnung beibehalten und zwar aus folgendem Grunde: Durch die Benennung „parthenogenetischer Embryo“ soll ausgedrückt werden, dass die Embryonen sich ohne Anteilnahme des väterlichen Erbgutes entwickelt haben. Diese Definition bezeichnet das Wesentliche des Vorgangs, den wir „Parthenogenese“ nennen; denn eine Entwicklung nur mit der mütterlichen Erbmasse ist auch das Charakteristische sowohl der natürlichen als auch der experimentellen Parthenogenese von Loeb, Bataillon u. a., gleichviel ob diese als eine „somatische“ oder „generative“ zu bezeichnen ist. Dem gegenüber ist die Entwicklungserregung, die auf die verschiedenste Weise hervorgerufen werden kann, von untergeordneter Bedeutung. Dass aber den radiumbestrahlten Spermatozoen keine andere Tätigkeit als nur eine die Entwicklung auslösende zukommt, halte ich für einwandfrei bewiesen. Der eigentliche Zweck der Befruchtung, die Vereinigung der mütterlichen und väterlichen Idioplasmen, wird bei unseren Radiumversuchen nicht erreicht, da das Spermachromatin von der Entwicklung ausgeschaltet ist. Die Kernsub-

stanz betrachte ich aber mit O. Hertwig und Strassburger als den Hauptträger der Vererbung, eine Theorie, die auch durch die vorliegende Arbeit neue Stützpunkte gefunden hat.

Literaturverzeichnis.

- Baltzer, F.: Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.
- Bataillon, E.: Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique. Arch. de Zool. Exp., Tome 6, Nr. 2, 1910.
- Derselbe: La parthénogénèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Loeb. Ann. des Sc. nat. Zool., 1912.
- Born, G.: Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Archiv, Bd. 32, 1883.
- Derselbe: Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.
- Boveri, Th.: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
- Derselbe: Zellstudien. Heft IV. Jena 1900.
- Derselbe: Zellstudien. Heft V. Jena 1905.
- Derselbe: Zellstudien. Heft VI. Jena 1907.
- Derselbe: Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. d. Phys.-med. Ges. z. Würzburg, N. F., Bd. 43, 1914.
- Brachet, A.: La parthénogénèse expérimentale dans l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. de biol., Tome 26, 1911.
- Derselbe: Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthénogénétique. Arch. de biol., Tome 26, 1911.
- Derselbe: La polyspermie expérimentale dans l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. II, 1912.
- Erdmann, Rhoda: Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigellei. Archiv f. Zellforsch., Bd. 2, 1908.
- Gates, R.: The stature and chromosomes of *Oenothera de Vries*. Arch. f. Zellforsch., Bd. III, 1909.
- Gerassimow, J. J.: Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. I, 1902.
- Derselbe: Über die Grösse des Zellkerns. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt. Bd. XVIII, Abt. I, Heft 1, 1904.
- Godlewsky, E. jun.: Physiologie der Zeugung. Handbuch der vergleich. Physiologie, herausgegeben von Hans Winterstein, Bd. III, 2. Verlag Fischer, Jena.

- Herlant: Recherches sur les oeufs di- et trispermique de grenouille. Arch. de Biol., Tome 26, 1911.
- Derselbe: Études sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. Arch. de biol. Tome 28, 1913.
- Hertwig, G.: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.
- Derselbe: Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. II, 1912.
- Derselbe: Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.
- Hertwig, O.: Allgemeine Biologie, IV. Auflage. Jena 1912.
- Derselbe: Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1909. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss. XI, 1910.
- Derselbe: Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 28. Juli 1910. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss. XXXIX, 1910.
- Derselbe: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn, Fr. Cohen, 1911.
- Derselbe: Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen. ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Mitteilung vom 6. Juli 1911. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss. XL, 1911.
- Derselbe: Veränderung der idioplasmatischen Beschaffenheit der Samenfäden durch physikalische und chemische Eingriffe. Sitz.-Ber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wiss. 31, 1912.
- Derselbe: Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. Scientia. Bd. 12, Jahrg. 6, 1912.
- Derselbe: Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. II, 1913.
- Hertwig, Paula: Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.
- Dieselbe: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II, 1913.
- Hertwig, G. und P.: Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, Abt. II, 1913.
- Dieselben: Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. II, 1914.
- Hinderer, Th.: Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensäure. Archiv f. Entwicklungsmech., Bd. 38, 1914.
- Köhler, O.: Über die Abhängigkeit der Komplasmarelation von der Temperatur und dem Reifezustand der Eier. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8.
- Kupelwieser: Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27, 1909.

- Derselbe: Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien. Arch. f. Zellforsch., Bd. VIII, 1912.
- Lewy, F.: Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. II, 1913.
- List, J. H.: Über Bastardierungsversuche an Knochenfischen (Labriden). Biol. Zentralbl., Bd. 7, 1887.
- Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Arb. a. d. zool. Inst. zu Graz, 2. Bd., Nr. 1, 1887.
- Marchal, É. l. und É. m.: Aposporie et sexualité chez les mousses. III. Bulletin de l'Acad. royale de Belgique, 1911.
- Meves, Fr.: Chromosomenlängen bei Salamandra nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, Abt. II, 1911.
- Moenkhaus, W. J.: The development of the Hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. American Journal of Anatomy, Bd. 3, 1904.
- Oppermann, K.: Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83, Abt. II, 1913.
- Derselbe: Desgleichen, II. Teil. Ebenda.
- Pflüger, E.: Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol., Bd. XXIX, 1882.
- Tischler: Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. Arch. f. Zellforsch., Bd. V, 1910.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln VI—VIII.

Über die Herstellung der Abbildungen auf Tafel VI und VII ist zu bemerken, dass von den Embryonen und den Durchschnitten zuerst mikrographische Aufnahmen gemacht und auf den Kopien derselben noch das feinere Detail mit Tusche und Bleistift eingezeichnet wurde. Die Figuren auf Tafel VIII wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates in der Höhe des Objektisches gezeichnet.

Tafel VI.

Die Fig. 1—4 sind 50mal, die Fig. 5—7 12mal, die übrigen 8mal vergrößert.

Die in den Fig. 1—4 abgebildeten Embryonen gehören dem Versuch mit den Geschlechtsprodukten von *Crenilabrus pavo* und *Gobius jazo* an.

Die in den Fig. 6—7, 9—12, 14—18, 20, 23—25, 27, 29—32, 34—35 abgebildeten Embryonen haben sich aus Tritoneiern entwickelt, die vor der Befruchtung mit normalem Samen, mit Mesothorium bestrahlt wurden.

Die Embryonen Fig. 5, 8, 13, 19, 21—22, 26, 28, 31 und 33 sind normale Tritonembryonen.

- Fig. 1. Normaler, 6 Tage alter Embryo von *Crenilabrus pavo*.
- Fig. 2. *Crenilabrus*-Embryo, der sich aus einem Ei entwickelte, das mit Samen von *Gobius jazo* befruchtet wurde. Die Spermatozoen wurden vor der Verwendung während $4\frac{1}{2}$ Stunden mit Mesothorium bestrahlt. Alter: 6 Tage.
- Fig. 3. Normaler, 7 Tage alter *Crenilabrus*-Embryo.
- Fig. 4. *Crenilabrus*-Embryo aus demselben Versuch wie Fig. 2. Alter 7 Tage.
- Fig. 5. 7 Tage alter normaler Tritonembryo. Dient als Kontrolle zu Fig. 6—7.
- Fig. 6 u. 7. Zwei Tritonembryonen, die sich aus Eiern entwickelten, die 18 Minuten vor der Befruchtung bestrahlt wurden. Alter: 7 Tage. Versuchsnummer B².
- Fig. 8. 11 Tage alte normale Tritonlarve. Dient als Kontrolle zu Fig. 9, 11, 27.
- Fig. 9. 10 Tage alter Tritonembryo, der sich aus einem 5 Minuten bestrahlten Ei entwickelte. Versuchsnummer C¹.
- Fig. 10. Ein 13 Tage alter Embryo desselben Versuches. Hierzu Kontrolle Fig. 22. Versuchsnummer C².
- Fig. 11 u. 12. Tritonembryonen, die sich aus 20 Minuten bestrahlten Eiern entwickelten. Alter: 11 Tage. Hierzu Kontrolle Fig. 8. Versuchsnummer F¹.
- Fig. 13. Normale Tritonlarve. Alter: 14 Tage. Kontrolle zu Fig. 14—15.
- Fig. 14 u. 15. Zwei Embryonen, die sich aus 15 Minuten bestrahlten Eiern entwickelten. Alter: 14 Tage. Versuchsnummer II.
- Fig. 16. Entwickelte sich aus einem 18 Minuten bestrahlten Ei. Alter: 9 Tage. Versuchsnummer D.
- Fig. 17 u. 18. Die beiden Embryonen entwickelten sich aus 30 Minuten mit Mesothorium bestrahlten Eiern. Alter: 17 Tage. Versuchsnummer III.
- Fig. 19. Zu Fig. 17 und 18 gehörige normale Kontrollarve.
- Fig. 20. Der Embryo entwickelte sich aus einem 20 Minuten bestrahlten Ei. Alter: 17 Tage. Versuchsnummer V.
- Fig. 21. Dazu gehörige gleichalte normale Kontrollarve.
- Fig. 22. 13 Tage alte normale Kontrollarve, zu den Fig. 23—24 und 10, 30 gehörig.
- Fig. 23 und 24. Zwei Larven, die sich aus 18 Minuten bestrahlten Eiern entwickelten. Alter: 13 Tage. Versuchsnummer B^{III}. Gehören zu demselben Versuch wie Fig. 6—7.
- Fig. 25. 19 Tage alte Larve, die sich aus einem 30 Minuten bestrahlten Ei entwickelte. Versuchsnummer VI.
- Fig. 26. Dazu gehörige normale Kontrollarve.
- Fig. 27. Embryo, der sich aus einem 18 Minuten bestrahlten Ei von *Triton taeniatus* entwickelte, das mit Samen von *Triton cristatus* befruchtet wurde. Alter: 11 Tage. Versuchsnummer A³. Hierzu gehört als Kontrolle Fig. 8.
- Fig. 28. 10 Tage alter normaler Embryo, als Kontrolle zu Fig. 29.

- Fig. 29. Der Embryo entwickelte sich aus einem 18 Minuten bestrahlten Ei. Alter: 11 Tage. Gehört zu demselben Versuch wie Fig. 11. Versuchsnummer F⁴.
- Fig. 30. Embryo aus demselben Versuch, 13 Tage alt. Hierzu Kontrolle Fig. 22. Versuchsnummer F⁵.
- Fig. 31. 18 Tage alte normale Kontrollarve, zu Fig. 32 gehörig.
- Fig. 32. Larve, die sich aus einem 25 Minuten bestrahlten Ei entwickelte. Alter: 18 Tage. Versuchsnummer E⁷.
- Fig. 33. 22 Tage alte normale Larve, dient als Kontrolle zu Fig. 34.
- Fig. 34. Die Larve gehört demselben Versuch wie Fig. 9 und 10 an. Bestrahlungsdauer: 5 Minuten. Alter: 22 Tage. Versuchsnummer CIV.
- Fig. 35. 20 Tage alte Larve, aus demselben Versuch wie Fig. 27. Bestrahlungsdauer 18 Minuten. Versuchsnummer A⁴.

Tafel VII.

- Fig. 1. Frontalschnitt durch den Kopf und Rumpf einer 19 Tage alten normalen Tritonlarve. Vergr. 35 mal.
- Fig. 2. Desgleichen durch eine 19 Tage alte Larve, die sich aus einem Ei entwickelte, das vor der Befruchtung 30 Minuten mit Mesothorium bestrahlt wurde. Versuchsnummer III. Vergr. 43 mal.
- Fig. 3. Querschnitt durch den auf Tafel I Fig. 29 abgebildeten Embryo. Der Schnitt trifft die Ohrgegend. Vergr. 50 mal.
- Fig. 4. Querschnitt durch die Augengegend desselben Embryos. Vergrößerung 50 mal.
- Fig. 5. Querschnitt durch den vorderen Teil der Medulla eines 7 Tage alten Tritonembryos. Das Ei wurde vor der Befruchtung 20 Minuten mit Mesothorium bestrahlt. Versuchsnummer F⁷. Vergrößerung 100 mal.
- Fig. 6. Querschnitt durch denselben Embryo, einige Schnitte weiter nach hinten. Vergr. 100 mal.
- Fig. 7. Querschnitt durch ein 8 Tage altes Tritonei. Der Schnitt zeigt eine Verdoppelung der Medulla. Das Ei wurde vor der Befruchtung während 18 Minuten bestrahlt. Versuchsnummer A¹. Vergr. 100 mal.
- Fig. 8. Querschnitt durch eine 14 Tage alte normale Tritonlarve. Dient als Kontrolle zu Fig. 9. Vergr. 50 mal.
- Fig. 9. Querschnitt durch den in Fig. 14 Taf. VI abgebildeten Embryo; der Schnitt trifft die Augengegend. Vergr. 50 mal.
- Fig. 10. Schnitt durch das Kopfbende von dem auf Taf. VI Fig. 11 abgebildeten Embryo. Versuchsnummer F⁴. Vergr. 70 mal.
- Fig. 11. Schnitt durch die Ohrgegend von dem auf Taf. VI Fig. 17 abgebildeten Embryo III. Vergr. 100 mal.
- Fig. 12. Schnitt durch das Rückenmark desselben Embryos. Vergr. 100 mal.
- Fig. 13. Schnitt durch die Ohrgegend von Embryo F⁴. Der Schnitt ist einige Schnitte weiter nach hinten geführt als der in Fig. 10 abgebildete. — Die Schnittserien Fig. 10—13 zeigen eine Trennung der Medulla und des Anfangs des Rückenmarks in zwei Hälften.

Fig. 14 u. 15. Unveränderte Photographien zweier Muttersterne bei 1000-facher Vergrößerung von Epidermiszellen der Schwanzflosse. Die mit Hämatoxylin gefärbten Totalpräparate entstammen einer 13 Tage alten Radiumlarve BIII (Fig. 14) und einer 18 Tage alten Radiumlarve E'' (siehe Fig. 32 Taf. VI). Erstere entwickelte sich aus einem 18 Minuten, letztere aus einem 25 Minuten bestrahlten Ei.

Fig. 14a u. 15a wurden erhalten, indem die einzelnen Chromosomen auf Grund des genaueren Studiums der Kanadabalsampräparate genauer ausgezeichnet und mit Tusche übermalt wurden, worauf auf chemischem Wege das photographische Bild entfernt wurde.

Tafel VIII.

Die Figuren wurden nach Schnitten durch Crenilabruseier gezeichnet. Die Eier wurden mit Samen von *Gobius jazo* befruchtet, der vorher $4\frac{1}{4}$ Stunden mit Mesothorium bestrahlt worden war. Sie wurden 1 Stunde 35 Minuten nach der Befruchtung in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Die Eier sind bereits zweigeteilt, jede Blastomere enthält die zweite Furchungsspindel.

Fig. 1—3. Die Schnitte gehen parallel zur Spindelachse. Der durch die Bestrahlung beschädigte Spermakern befindet sich nur in einer Blastomere. Vergr. 550 mal.

Fig. 4. Der Schnitt ist senkrecht zur Spindelachse geführt. Der Mutterstern mit ungefähr 12 Chromosomen und daneben liegendem Radiumchromatin ist dargestellt. Vergr. 650 mal.

Fig. 5. Zweigeteiltes Ei in Vorbereitung zur Vierteilung. In beiden Blastomeren befindet sich lang ausgezogenes Radiumchromatin. Vergr. 270 mal.

Literarische Rundschau.

Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Von Dr. Julius Schaxel, Privatdozenten für Zoologie an der Universität Jena. VII, 336 Seiten gr. 8°, 49 Abbildungen. Jena, G. Fischer, 1915.

Mit der vorliegenden Veröffentlichung ist weder eine lehrbuchartige noch eine referierende Darstellung aller den Gegenstand betreffenden Tatsachen und Probleme beabsichtigt, sondern der Verfasser berichtet lediglich über die Ergebnisse seiner eigenen Untersuchungen, die zu den Fragen der allgemeinen Biologie in Beziehung gebracht werden.

Der theoretischen Verwertung der ermittelten Tatsachen geht eine methodologische Erörterung der Cytomorphologie voraus, deren Beschränkung auf bestimmte Forschungsmittel Grenzen des Erreichbaren bedingen. Die Methode der Cytomorphologie besteht darin, durch Vergleichung sukzessiv fixierter Phasen Prozesse zu ermitteln. Sie ist Morphologie, soweit sie Formgebilde vergleicht, und Physiologie, sobald sie dadurch Vorgänge verfolgt. In Bezug auf die Biochemie nimmt sie eine vermittelnde Stellung ein, indem sie deren Ergebnisse dem Rahmen der Zellvorgänge einordnet, also dem Chemischen biologischen Sinn verleiht. Auf die aus dieser Grenzstellung sich ergebenden Prinzipien wird aufmerksam gemacht.

Die Eibildung wird unter der besonderen Berücksichtigung derjenigen Momente untersucht, die zu den Entwicklungsvorgängen in Beziehung stehen.

Lassen wir das Zusammenwirken der in Kern und Zelleib lokalisierten Substanzen maßgebend sein, so ergibt sich folgendes Schema für den Gang der Eibildung: In der Oozyte erster Ordnung nehmen die Vorgänge im Kern ihren Anfang (intrachromatische Prozesse, Nukleolenbildung, Chromatinanreicherung), greifen auf den Zelleib über (Chromatinemission) und erfahren hier ihre Fortsetzung. Dieser letzte und längste Abschnitt der sogenannten Wachstumsphase ist gekennzeichnet durch den Parallelismus der Vorgänge in Kern und Zelleib. Im Keimbläschen vollzieht sich die Rekonstruktion der chromosomatischen Lagerung, womit der Kern wieder teilungsfähig wird. Im Zelleib kommt es gleichzeitig zur Ausbildung der an der späteren Entwicklung Anteil nehmenden Substanzen. Die Eibildungszelle wird in den Zustand der Vorreife gebracht, von dem sie durch die Ausreifungsvorgänge in den Zustand des reifen Eies übergeführt wird.

Bereits die vorreife Oozyte lässt in aller Deutlichkeit eine bestimmte Konstitution erkennen. Mit diesem neutralen Ausdruck umschreiben wir die Tatsache, dass die Zelle weder isotrop ist, noch eine für die folgenden Ereignisse unwesentliche Anisotropie aufweist, sondern dass differente Komponenten in bestimmter räumlicher Zuordnung sie zusammensetzen. Sie ist weder eine gleichartige Masse, noch ein Gemisch beliebig verteilter Stoffe,

sondern besitzt einen mit der Tierart wechselnden typischen Bau, in dem jeder Bestandteil seinen nur ihm zukommenden Ort einnimmt.

Die heteropolar konstituierte Oozyte enthält bereits alle von seiten des Eies an der Entwicklung teilnehmenden Substanzen. Ihre Konstitution ist aber nicht die endgültige, sondern erweist sich als das determinierende, d. h. die Art des Folgegeschehens bestimmende Vorstadium der im reifen Ei herrschenden Verhältnisse. Die Richtungskörperbildung führt das Keimbläschen in den weiblichen Vorkern von halbem typischen Chromatinbestand über. Die nach Ort und Zeit gesetzmässig verlaufenden Ausreifungsumlagerungen ordnen den Inhalt der Zelle zu der für das reife Ei typischen Konstitution um.

Die Determination der Ausreifung der Eizelle begreift zugleich die an bestimmter Stelle (Besamungsregion) und zu bestimmter Zeit (Besamungsoptimum) erfolgende Aufnahme eines Spermatozoons (Besamung) und die Vereinigung der Vorkerne (Befruchtung) in sich. Der Besamung kommt daher nur die Bedeutung eines auslösenden Realisationsfaktors zu, indem das von der weiblichen Zelle mit dem männlichen Vorkern aufgenommene Spermoplasma als Entwicklungserreger wirkt, d. h. den Fortgang der auf einem bestimmten Stadium gehemmten, nach eigener Determination geschehenden Entwicklung ermöglicht. Als ein substantieller Beitrag zu dem Aufbau des Keimes darf das bei der Besamung in das Ei gebrachte Spermoplasma nicht betrachtet werden, da es weder in seiner ursprünglichen Beschaffenheit noch in irgendwelchen Derivaten sich weiterhin bemerkbar macht. Dauernd erhalten bleibt von dem Spermatozoon im Ei nur der männliche Vorkern, der durch ooplasmatische Strömungen dem weiblichen Vorkern genähert und mit diesem in bestimmter Weise zusammengelagert wird. Die vereinigten Halbkerne gehen ohne substantielle Mischung die erste Teilung gemeinsam ein.

Die Furchung besteht in der Aufteilung des Eies, durch die an die Stelle des typisch konstituierten Eies das typisch geordnete Zellenaggregat tritt. Sie ist dem Zusammenwirken der Zellbestandteile nach reines Teilungsgeschehen. Die Determination der ersten Teilung ist in der Konstitution des Eies, die jeder weiteren in der der teilungsbereiten Blastomeren gegeben. Die Konstitution jeder Blastomere ergibt sich primär aus der vom Ei übernommenen Substanzlokalisierung, die sekundär ihre Besonderheit durch die Nachbarschaftswirkungen erhält. Indem die Einzeldeterminationen von Zellteilung zu Zellteilung in sukzessiven Akten zustandekommen, stellt sich die Furchung als die Resultante der Einzelereignisse dar. Infolgedessen sind typische Stadien nur bei typischem Ausgang und typischen Vorstadien möglich. Es wird ausführlich an der Hand eigens zu diesem Zweck angestellter Experimente gezeigt, dass man den typischen Furchungsmodus einer Art nicht ändern und doch eine typische Endbildung erhalten kann, sondern jede atypische Entwicklung endet mit einer atypischen Bildung. Die isolierten Keimteile ergeben nicht durchaus, sondern nur dann typisch proportionierte Ganzbildungen, wenn sie selbst in allen Proportionen typisch konstituiert sind. Die typisch proportionierten Einheitsbildungen aus mehr als einem Ei haben die Zusammenfügung typisch konstituierter Eier zu einem proportionierten

Stadium der typischen Entwicklung zur Voraussetzung. Die Möglichkeiten an typischen Effekten sind in der jeweiligen typischen Entwicklung gegeben und erkennbar.

Die Zurückführung der typisch-differenten Furchungsmodi der Arten auf die typisch-differenten Eikonstitutionen und die zugleich gewonnene Kennzeichnung der Furchung als Resultante aus Einzelereignissen erweist prinzipiell die Auflösbarkeit der Faktorenkomplexe in Einzelfaktoren. Die Analysis der Faktoren der Teilungsakte geschieht durch die Erforschung der Leistungen der Zelle. Das während der Furchung vor sich gehende Zusammenwirken der Zellbestandteile wird in der besonderen Bewirkung der Teilbarkeit, der Veranlassung der Teilung, der Teilungsweise, der Bestimmung der Teilung nach Zeit, Ort, Richtung und Grösse, endlich der Gestalt der Zellen als Keimkonstituenten und des Zellverbandes im Keime untersucht.

Die Betrachtung der Furchung als durch die Konstitution des Eies und der Blastomeren in sukzessiven Akten determinierte Aufteilung lehnt zwei Ansichten ab, die an der Entwicklung beteiligte Geschehensweisen einseitig betonen und ihren extremen Ausdruck in dem alten Gegensatz von Epigenesis und Evolution finden.

Die Entstehung der Mannigfaltigkeit des typischen Zellenaggregates als Leistung der Entelechie, für die die zellularen Faktoren nur formbildende, der zielstrebigen Richtkraft unterstellte Mittel sind, wird auf Grund des Irrtums behauptet, dass typische Bildungen durch finale Regulationen auf atypischem Wege zustande kommen können. Die Aufdeckung dieses Irrtums bewahrt davor, dass die wesentlichen Entwicklungsvorgänge ins Unerforschliche verlegt werden.

Die Entstehung der Mannigfaltigkeit des gefurchten Keimes als Umbildung der im entwicklungsreifen Ei befindlichen Vorbildungen wird entweder als Prädetermination durch die im Kern lokalisierte, sich selbst in bestimmter Weise zerlegende Determinationsmaschine oder als Präformation organbildender Substanzen erklärt. Beiden Auffassungen liegt die Retrojektion des Entwickelten auf das Ausgangsstadium der Entwicklung zugrunde, und sie sind zu der Annahme einer im voraus in allen Einzelheiten festgelegten Entwicklung gezwungen. Sie verweisen die Vorgänge der Determination ins Unvorstellbare, indem sie die Leistungen der Vielheit von Zellen dem befruchteten Ei in einer nicht näher durchschauten Weise aufbürden.

In der zweiten Phase der Ontogenese geht die Bildung der Organanlagen vor sich, d. h. typisch im Raume geordneter Gruppen gleichartiger und ungleichartiger Zellen von typischer Konstitution, die noch der geweblichen Differenzierung ermangeln. Die wirksamen Geschehensweisen sind Wachstums- und Bewegungsvorgänge. Die Beendigung der Aufteilung (Furchung) bedingt, dass bei den Weiterteilungen die Zellen zu einer konstant bleibenden Grösse nachwachsen. Die Weiterteilungen sind ebenso wie die Aufteilung zellular determiniert; wir entbehren aber noch der Einsicht in das die jeweilige Anzahl der Teilungen bestimmende Moment. Zellular determiniert ist ferner das Volumenwachstum von Zellen umschlossener Hohlräume durch Flüssigkeitsaufnahme durch die umschliessenden Zellen und die

dimensionalen Veränderungen der Zellen durch sie selbst und die Nachbarschaftswirkungen. Die sachlich noch wenig erforschten und der zytomorphologischen Methode unzugänglichen Zellbewegungen haben ihre Klarstellung von Explantationsversuchen zu erwarten. Vermutlich handelt es sich um Veränderungen in der Oberflächenbeschaffenheit der Zellen, um durch Diffusion per distantiam betätigte Wechselwirkungen.

Die histogenetische Differenzierung besteht in der Herstellung von spezifischen Dauerstrukturen durch die Zellen der Urgewebe der Organanlagen, die dadurch zu funktionsfähigen Organgeweben werden. Sie nimmt ihren Ausgang von den typisch konstituierten Zellen, die in den Organanlagen typisch räumlich geordnet sind. Die räumliche Zuordnung der Teile ist also bereits vor der Gewebsdifferenzierung festgelegt. Die Qualität der spezifischen Bildung ist in jeder Einzelzelle determiniert. Die Vorgänge beginnen mit einer Chromatinanreicherung im Kern. Dann greifen sie auf den Zelleib über, was sich in für die Untersuchung günstigen Fällen als Chromatinemission manifestiert. Erst jetzt beginnen im Zytoplasma des Zelleibes die Umbildungen, die die im Zelleib verbleibenden oder aus ihm ausgeschiedenen Dauerstrukturen herstellen. Die Produktion geht in ihrem Beginne als reine Selbstdifferenzierung der Zellen vor sich. Erst im Verlaufe des Vorganges ergeben sich Wechselwirkungen unter den Gewebskomponenten, die für die späteren Stadien abhängige Differenzierungen der von den Zellen angelegten Gebilde bedingen. Es besteht für die Zelle eine strenge Einsinnigkeit ihrer Lebensgeschichte, die sie für immer an die erstmalig von ihr geleistete Differenzierung bindet und jede Entdifferenzierung oder Um-differenzierung ausschliesst. Die zellulare Determination gipfelt nach Erledigung der Teilungs- und Bewegungsvorgänge in der Produktion einer spezifischen Dauerstruktur.

Wie die produktive Fähigkeit der Zellen ist auch die funktionelle Leistungsfähigkeit der Zellabkömmlinge eine begrenzte, und nach längerer oder kürzerer Beanspruchung führt die mit der Funktion einhergehende Abnutzung zu degenerativen Umbildungen (Senescenz). Die zellulare Determination führt dem Zellentode entgegen, indem weder die ursprünglichen Bildnerinnen noch die abgenutzten Differentiationen von sich aus zu einer Erneuerung fähig sind. Der Tod des gesamten Zellenkomplexes (der personelle Tod) wird dadurch hinausgeschoben, dass die nach der Erschöpfung ihrer Möglichkeiten oder früher ausscheidenden Zellen aus Reserven ersetzt werden. Die Restitution geschieht nie als Erneuerung bereits differenzierter oder in Rückbildung begriffener Gewebe, sondern immer als vollständige Neubildung. In der typischen Ontogenese reservierte undifferenzierte Anlagen führen auf typischem Wege die Restitutionen aus. Es fällt somit nicht nur der präfunktionelle Aufbau der Organisation des Metazoenkörpers in den Bereich der zellularen Determination, sondern auch der Zellentod und die den personellen Tod verzögernden Restitutionen. Desgleichen ist das Keimlager nichts anderes als ein Reservat totipotenter Zellen. Es schliesst somit die personelle, von Zellen geleistete Determination zugleich die transpersonelle in sich, und die Vererbung stellt in dieser entwicklungs-

physiologischen Betrachtungsweise ein besonderes Problem nicht dar. Die Erforschung des Vererbungsmechanismus fällt zusammen mit der der Ontogenese.

In aller Kürze lassen sich die die Ontogenese bewirkenden Vorgänge folgendermaßen anführen: Aus bestehender, typischer räumlicher Ordnung schaffen die Zellen durch Teilung und Bewegung neue typische räumliche Ordnung. Auf Grund der neuen räumlichen Ordnung erzeugen sie durch Produktion in ihrer Qualität differierende, spezifische Dauerstrukturen. Der Organismus wird aus gleichwertigen, in sich bestimmten Einheiten aufgebaut, und seine harmonische Zusammensetzung resultiert aus der Wechselwirkung der Teile.

Nur die allgemeinsten Resultate konnten im Vorstehenden angedeutet werden. Wegen ihrer Belegung mit Einzeltatsachen zytologischer und entwicklungsphysiologischer Art und der Besprechung der einschlägigen Literatur, besonders der über Entwicklungstheorien, muss auf das Original verwiesen werden, in dem zum Schluss auf Grund der gewonnenen Ergebnisse eine Präzisierung der traditionellen Zellentheorie versucht wird.

Anzeige des Verfassers.

1



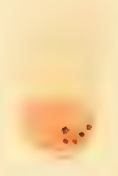
2



3



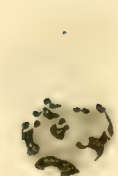
4



5



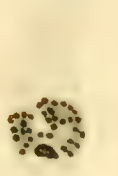
6



7



8



9



10



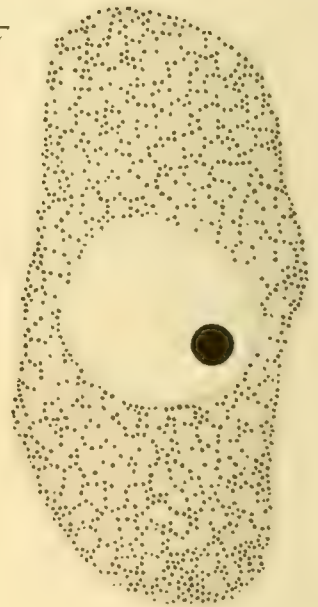
15



16



17



21



22



23



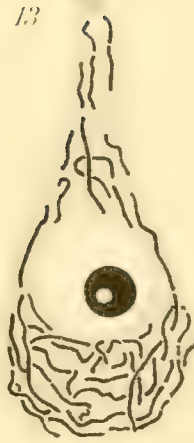
11



12



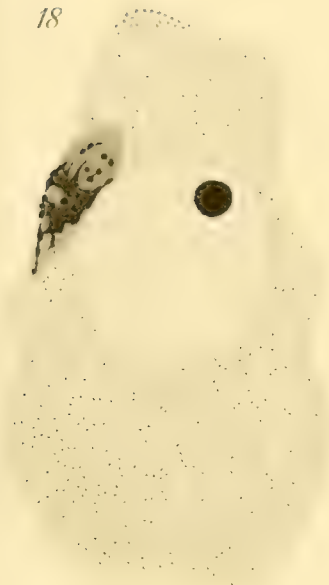
13



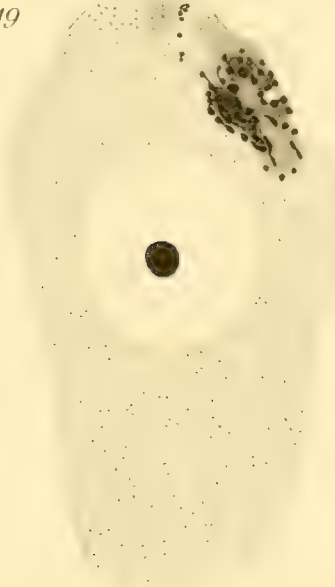
14



18



19



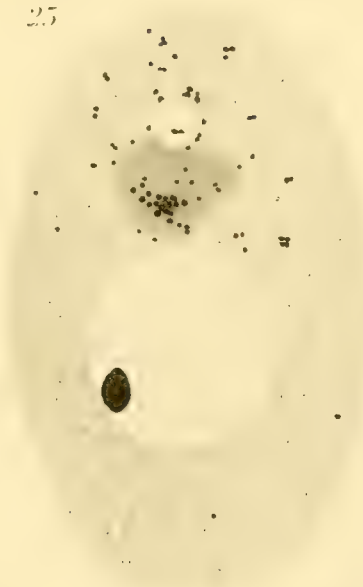
20



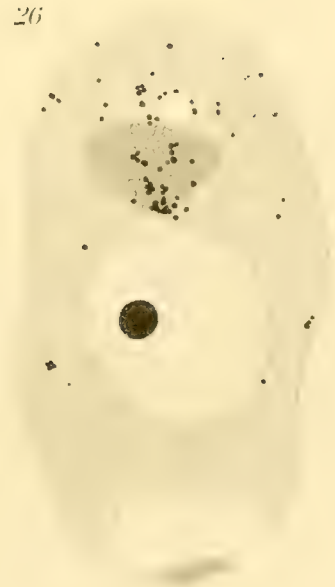
24



25

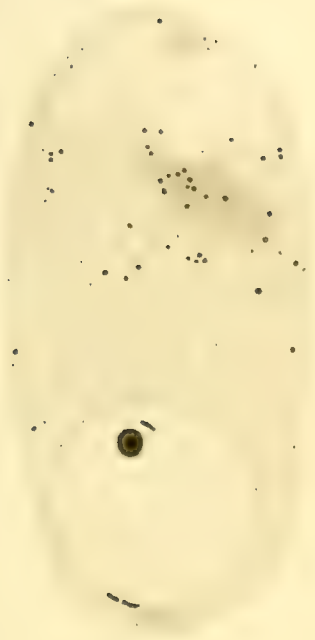


26

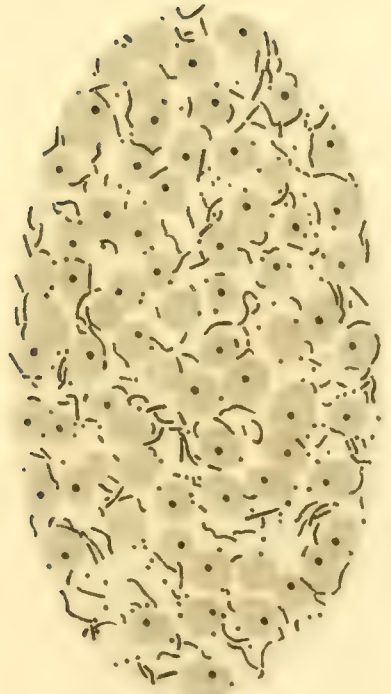
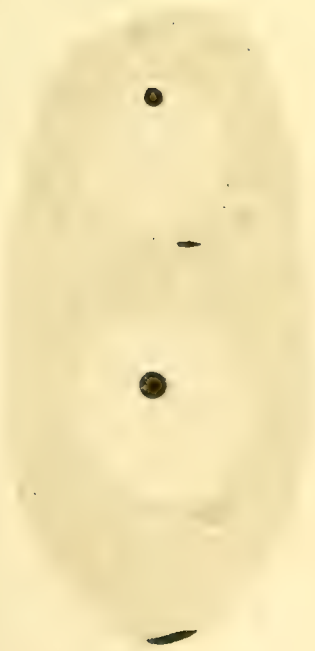




20



21

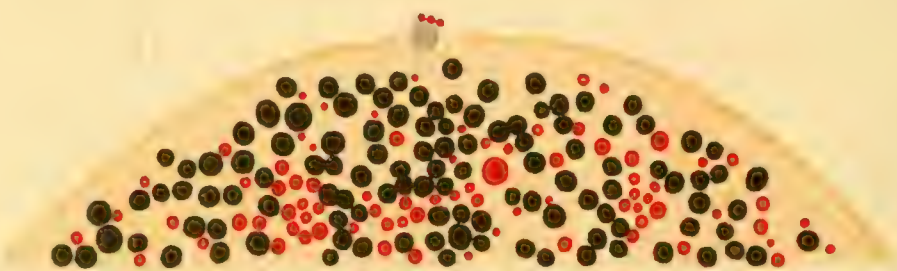




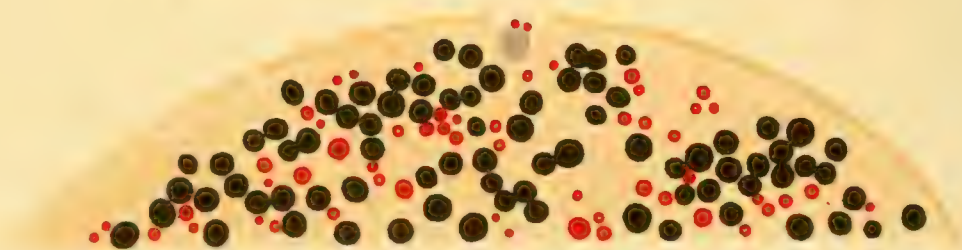




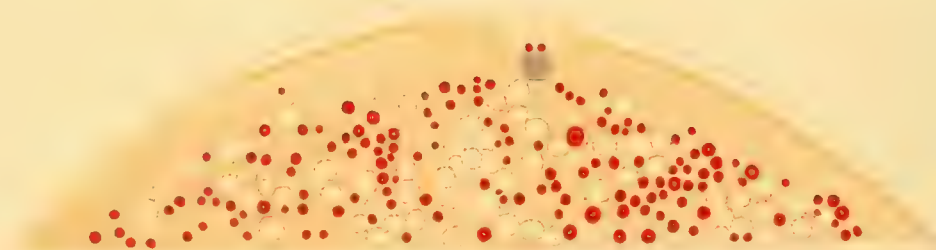
3



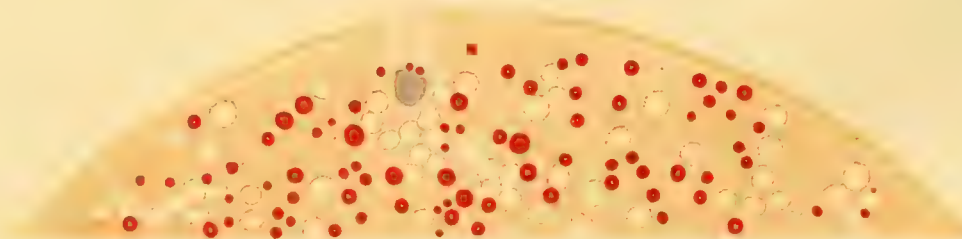
4



5



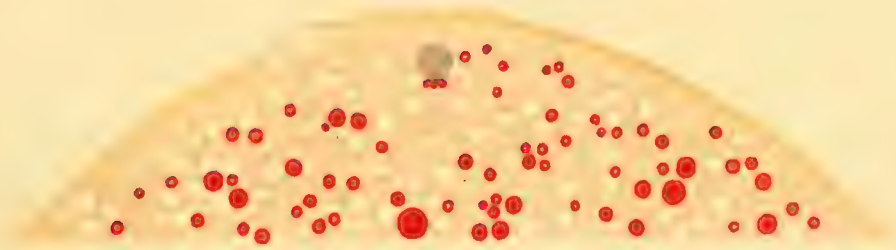
6



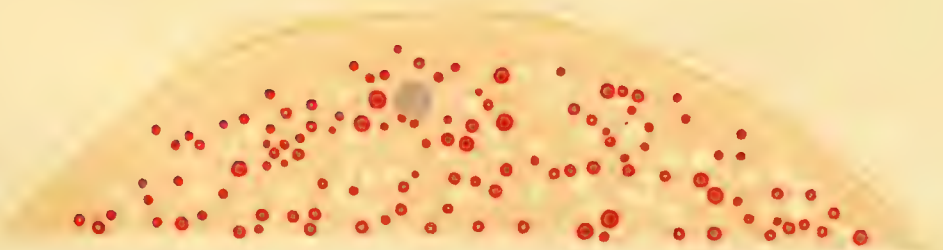
2



7



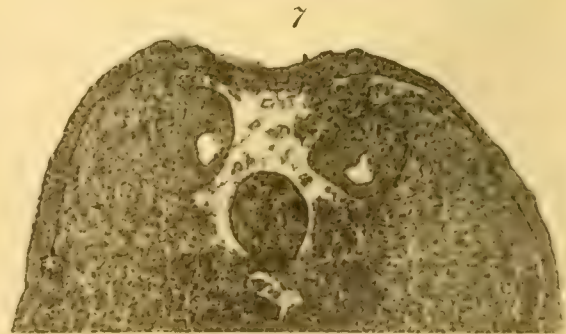
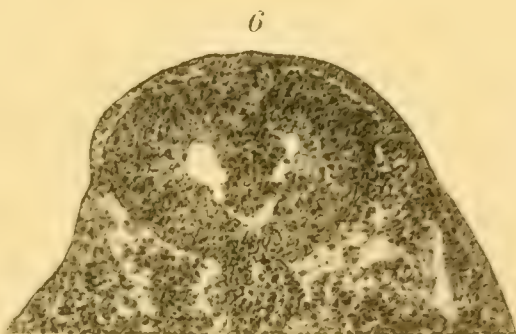
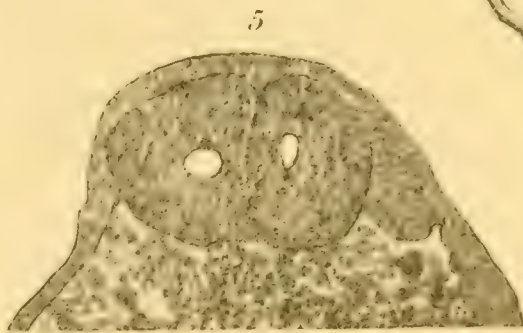
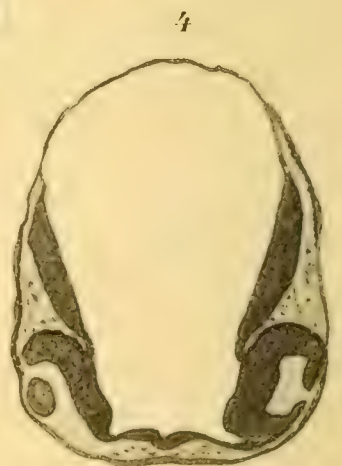
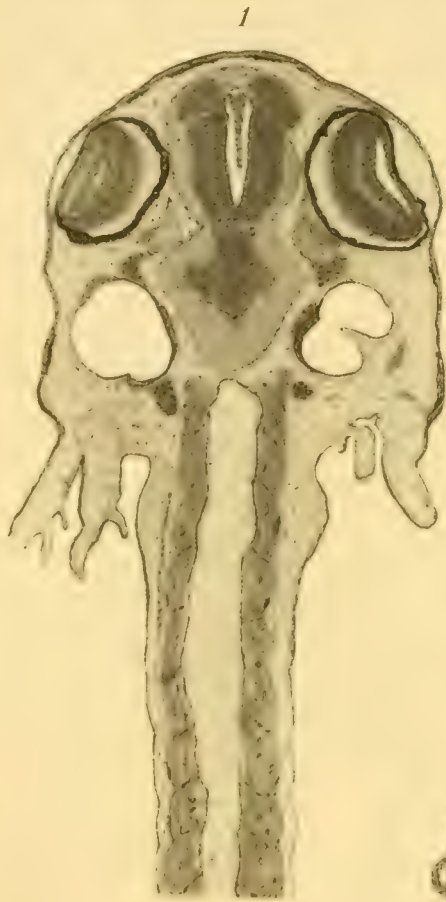
8







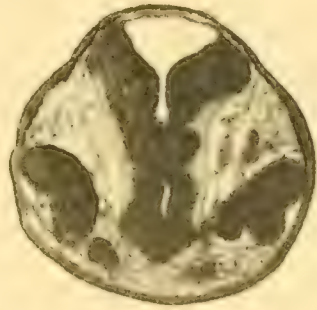




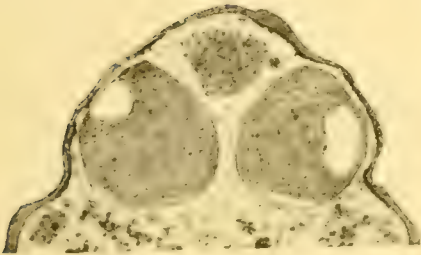
8



9



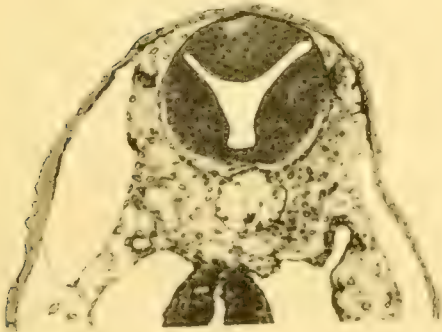
10



11



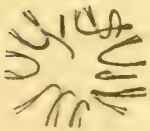
12



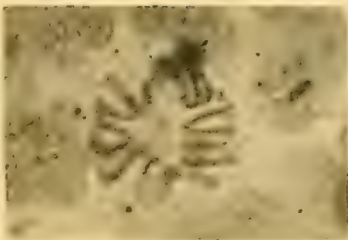
13



14a



14



15a



15





242

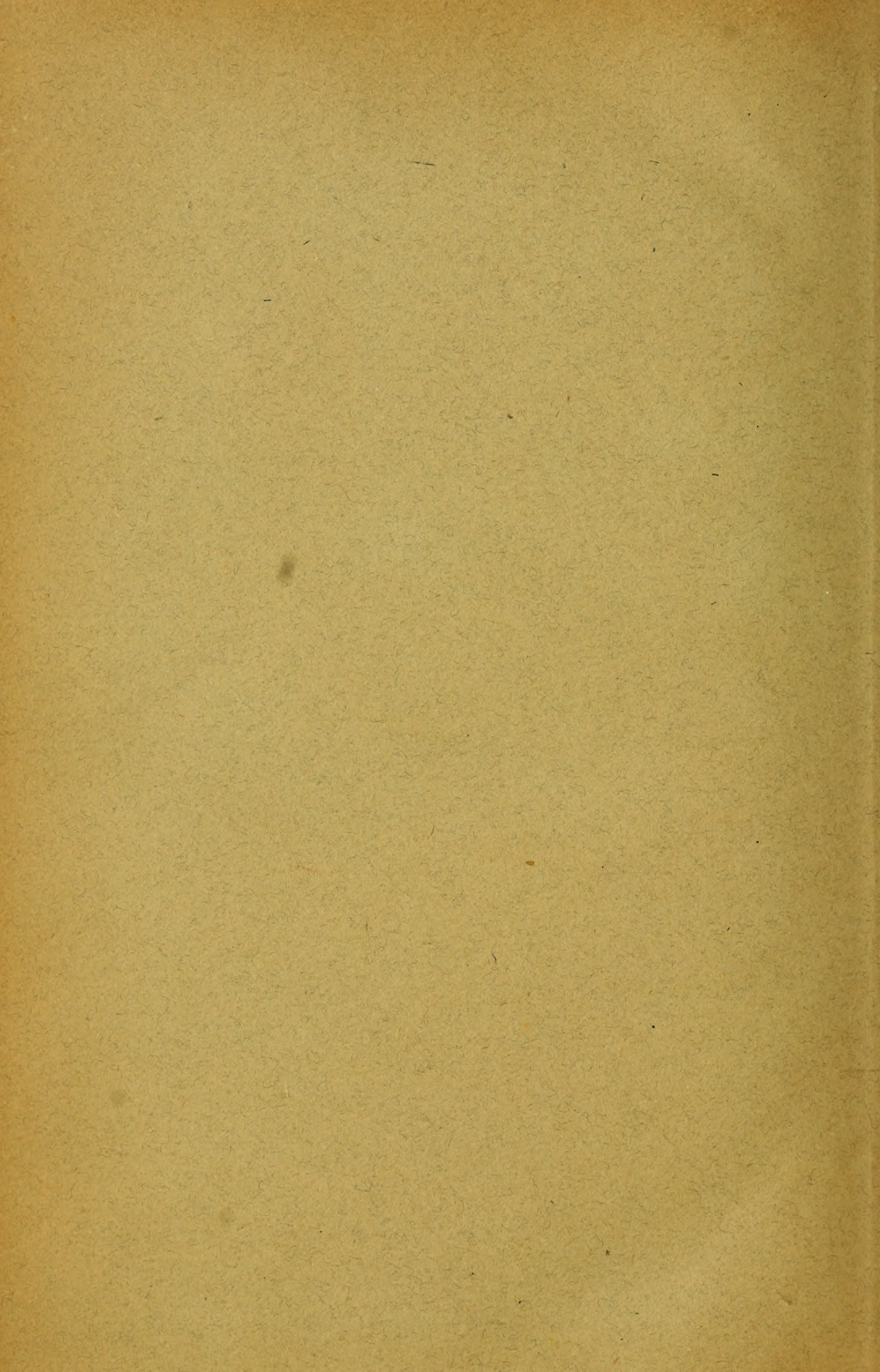


243



244





MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02662

