

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE

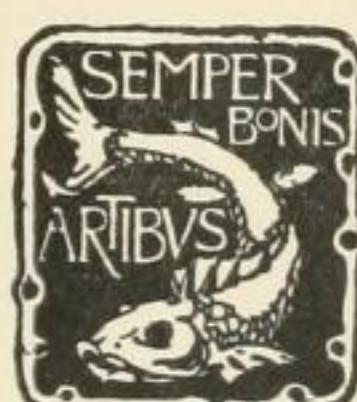
HERAUSGEGBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIessen

EINUNDREISSIGSTER BAND

MIT 33 TAFELN UND 127 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1911

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen.

Von

Julius Schaxel.

Mit Tafel 31—33.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	614
I. Die Eibildung von <i>Aequorea discus</i> HAECKEL	614
1. Oogonien	615
2. Der Kern der Oocyte	616
a) Das Chromatin	617
b) Der Nucleolus	619
3. Der Zelleib der Oocyte	620
4. Zusammenfassung	620
II. Die Eibildung von <i>Forskalia contorta</i> LEUCKART und <i>Agalma rubra</i> VOGT	621
1. Oogonien	622
2. Der Kern der Oocyte	622
a) Die Präemissionsstadien	622
b) Das Emissionsstadium	623
c) Die Postemissionsstadien	625
3. Der Zelleib der Oocyte	627
4. Zusammenfassung	629
III. Theoretische Ergebnisse	629
IV. Die Angaben anderer Autoren	635
1. Über die Eibildung der Siphonophoren	635
2. Über methodologische Fragen	637

	Seite
3. Über das Verhalten des Chromatins	639
4. Über Plastosomen	644
5. Über die Vererbungssubstanz	645
Verzeichnis der zitierten Literatur	648
Erklärung der Abbildungen	652

Einleitung.

Im Anschluß an meine Untersuchung über das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und Organbildung der Echinodermen (1911) hoffte ich in Weiterführung des dort geäußerten Programms zunächst über die Konstitution sogenannter Mosaikeier, namentlich der Ctenophoren, zu berichten. Allein das mir augenblicklich zur Verfügung stehende Material erwies sich als unzureichend. Ich berichte daher im Folgenden über Befunde, die ich schon in der Mitteilung über die Eibildung der Scyphomeduse *Pelagia noctiluca* (1910) vergleichsweise herangezogen hatte und deren eingehendere Darstellung geeignet ist, über die intranucleären Erscheinungen während der Eibildung, besonders über das Verhalten des Chromatins, nähere Aufklärung zu geben.

Das Material entstammt der Bucht von Villefranche-sur-Mer, wo ich vom Oktober 1909 bis März 1910 zahlreiche Medusen unmittelbar nach den täglichen pelagischen Fängen fixierte. Neben andern vereinzelt erhaltenen Formen standen mir die Hydromeduse *Aequorea discus* HAECKEL und die Siphonophoren *Agalma rubra* VOGT und *Forskalia contorta* LEUCKART reichlicher zur Verfügung. Von der *Aequorea* schnitt ich zur Fixation mit fertilen Ovariallamellen besetzte Stücke der Subumbrella aus. Bei den Siphonophoren ist die Fixation ganzer Cormidien mit ihren vielfachen Anhängen unzweckmäßig. Nach einiger Übung gelingt es rasch die Ursprungsstelle der Geschlechtsträübchen aufzufinden, samt ihrer nächsten Umgebung aus dem Stamm herauszuscheiden und zu fixieren. Sonst gilt für die Technik, was ich bei der *Pelagia* ausführlich angegeben habe (1910, S. 171).

I. Die Eibildung von *Aequorea discus* HAECKEL.

Die craspedote Medusenfamilie der Aequoriden gehört der Ordnung der Leptomedusen an. Die Aequoriden, von deren Eibildung im Folgenden die Rede ist, stimmen nach Form und Größe ganz mit der von HAECKEL in seinem System der Medusen (1880) auf tab. 15

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE

HERAUSGEGBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIessen

EINUNDREISSIGSTER BAND

MIT 33 TAFELN UND 127 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1911

in fig. 1 abgebildeten und *Aequorea discus* benannten Meduse überein. Es ist möglich, daß es sich nur um kleine Exemplare der großen *Aequorea forskalia* ESCHSCHOLZ handelt, deren Geschlechtsorgane O. und R. HERTWIG (1878) beschreiben. Meine Befunde bestätigen ihre Angaben durchaus. Die Gonaden folgen als schmale Bänder der abumbrellaren Wand der Radiärkanäle, an deren beiden Enden sie ein kurzes Stück freilassen. Dasselbe gilt von der Mittellinie der Radiärkanäle, die ein Radiärmuskel einnimmt. In zwei seitlichen reichlich pigmentierten Streifen, die von verdicktem Ectoderm gebildet werden, reifen die Eizellen heran. Das Ectoderm wird durch die Stützlamelle vom Entoderm getrennt. Der Stützlamelle anliegend finden sich im Ectoderm der Subumbrella rundliche großkernige Zellen (HERTWIG's subepitheliale Zellen), die sich bei Annäherung an den Pigmentstreifen mehren und hier eben zu Eiern werden. Im fertilen Genitalband beobachtete ich die jüngsten Eibildungsstadien zwischen den hier cylinderförmigen Ectodermzellen steckend (Fig. 1). In dieser Situation vermehren sie sich auch noch durch eine mitotische Teilung. Erst die jungen Oocyten erster Ordnung begeben sich bei Einleitung des Wachstums wieder zur Entodermseite, der sie sich anschmiegen, wohl weil ihnen von dem resorbierenden Epithel der Gastralkanäle Nahrung zugeführt wird. Ein Überwandern ins Entoderm findet nicht statt. Die reifenahe Oocyte hat nach beendeter Dotterbildung so an Umfang gewonnen, daß sie das umgebende Ectoderm beiseite schiebend nach außen treten kann. Auf diese einfache Weise geschieht die Eiablage. Die Kernreifung wird erst beim Eindringen des Spermatozoons im abgelegten Ei vollzogen.

1. Oogonien.

Die frühesten Stadien in den Zellgenerationen, die zum Ei führen und die in der geschlechtsreifen *Aequorea* noch zu finden sind, werden durch die obengenannten subepithelialen Zellen des Ectoderms repräsentiert. Woher sie stammen, wäre durch eine der Keimbahn nachgehende Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu ermitteln. Sie unterscheiden sich zwar von den Ectodermzellen, deren Kern klein und blaß und deren Zelleib aus grobmaschigem Plasma aufgebaut ist, aber nicht voneinander. So gibt es auch bei dem allerdings recht kleinzelligen Material keine Kriterien, die eine Seriation in einander folgende Generationen gestatten. Teilungsfiguren habe ich überhaupt nur im Ovarialstreifen gefunden, und die Stadien nach dieser Teilung sind als Oocyten charakterisiert. Fig. 1 zeigt

eine Oogonie aus dem Ovarialstreifen zwischen Ectodermzellen. Auf dem achromatischen Gerüst des Kerns ist lebhaft färbbares Chromatin verteilt. Ein kleiner schwach gefärbter Nucleolus ist vorhanden. Der Zelleib besteht aus feinwabigem Protoplasma, in dem keinerlei geformte oder besonders färbbare Einlagerungen auffindbar sind. Von Zellen dieser Art fehlen Übergänge zum heranwachsenden Ei, wohl aber begegneten mir, wenn auch spärlich, Zellen in mitotischer Teilung. Bei der Teilung verschwindet der Oogoniennucleolus (Fig. 2). An diese Teilung schließt sich keine Rekreation des Chromatins in einem Ruhekern, um eine weitere Teilung einzuleiten, sondern bei der der Telophase folgenden, noch chromosomal Anordnung des Chromatins heben die für die Oocyte kennzeichnenden Prozesse an. Ich halte daher die subepithelialen Zellen und die Oogonien des Ovarialstreifens für Ruhestadien von Keimmaterial, die unmittelbar nach Vollzug einer letzten Teilung die Reifung zu Eiern beginnen. Da nun bei *Aequorea* während des Wachstums der Meduse eine fort-dauernde Neubildung von Radiärkanälen und damit von Stätten der Eibildung statthat, so wird es wahrscheinlich, daß die Einbeziehung der ruhenden subepithelialen Zellen des Subumbrellarectoderms, die auf dem Wege einer Keimbahn dahin gelangt sind, in die Ovarialstreifen eben die Bedingungen zu dem letzten Teilungsschritt mit anschließender Reifung liefert.

2. Der Kern der Oocyte. (Das Keimbläschen.)

Nach Vollzug der letzten Oogonienteilung strecken die in der Spindel kurzen Chromosomen von ellipsoider Gestalt sich zu längern Fäden aus. Indem um die beisammenliegenden Fäden eine an Enchylema reiche Region abgegrenzt wird, tritt der Oocytenkern in Erscheinung (Fig. 3). Alsbald tritt auch der Kernmembran anliegend ein blaß und durchscheinend färbarer Nucleolus auf, ohne bei seiner Entstehung wie auch fernerhin substanzelle Beziehungen zum Chromatin erkennen zu lassen (Fig. 4). Bei noch fädiger Anordnung des Chromatins erfolgt eine diffuse Chromatinemission allseitig durch die Kernmembran. Erst während dieser nimmt das Chromatin allmählich eine andere Lagerung ein, um nach ihrer Beendigung seine Rekonstruktion zu den Richtungsspindelchromosomen zu beginnen. Während der Emission liegt der Kern im Mittelpunkt der größten Plasmamasse der infolge der Annäherung und Anlagerung an die Entodermseite des Ovarialstreifens von der Kugelgestalt abweichenden Zelle.

Er selbst ist kuglig und seine Begrenzung glatt. Während der postemissionalen Rekonstruktion rückt das inzwischen umfangreicher gewordene Keimbläschen an die Oberfläche der nach außen liegenden Oocytenseite, der es sich anschmiegt und wo zur Reifungsteilung seine Auflösung beginnt, die durch eine eigentümliche Wellung eingeleitet wird (Fig. 11).

a) Das Chromatin.

Im jüngsten, als abgegrenzte Zellregion erscheinenden Kern haben die Chromatinfäden eine glatte Kontur (Fig. 3). Bald wird diese verwischt, indem zackige Fortsätze an den Fäden und achromatische Lücken in ihnen aufzutreten scheinen. Es handelt sich aber nicht um ein Nachlassen der Färbbarkeit, sondern vielmehr um eine andersartige Lagerung der sich vermehrenden chromatischen Substanz. Allerdings werden die Fäden in ihrer Ausdehnung von ungleicher Intensität färbbar. Dafür erhält aber das gesamte Kernalumen eine chromatoide Tönung. Die Chromatinpartikel verteilen sich im Kernraum. In Fig. 4 sind die Anfänge dieses Prozesses wiedergegeben, der in Fig. 5 weitere Fortschritte gemacht hat.

Im letztern Stadium erscheinen extranucleär an der Kernmembran bereits kleine chromatische Ansammlungen, die die Kernmembran passiert haben und nun vor ihrer Verteilung im Zelleib in dem dichter gefügten (enchylemaärmern) Cytoplasma eine gewisse Stauung erfahren. Es beginnt also die bekannte Chromatinemission des Oocytenkerns, mit der die spezifischen Prozesse der Eibildungszelle eingeleitet werden. Meist scheint der erste Austritt chromatischer Substanz auf der dem noch exzentrisch liegenden Nucleolus abgewandten Kernseite stattzufinden, weil diesen Kernteil an und für sich die größere Chromatinmenge einnimmt. Mit fortschreitender Chromatinassimilation verschwindet die fädige Anordnung mehr und mehr, und die Emission findet auf der ganzen Kernoberfläche statt. Ist in Fig. 6 die Fadenlagerung im Vergleich mit früheren Stadien noch eben zu erkennen, so nähert sich Fig. 7 bereits der für die Folge charakteristischen Lagerung des Chromatins. Der achromatische Nucleolus ist inzwischen in die Mitte des Kerns gerückt. In seiner Nähe ist wenig oder keine chromatische Substanz, die vielmehr in ihrer Hauptmasse in einem gewissen Abstand von der Kernoberfläche eine dieser konzentrische Schicht einnimmt, von der aus die Emission weitergeht. Fig. 8 stellt die ihrem Ende nahe Emission dar. Die flockig-fädige Anordnung des Chromatins ist die weit-

gehendste Verteilung im Kernraum, die das Chromatin der *Aequorea*-Oocyte überhaupt erreicht.

Mit dem Abschluß der Emission beginnt die innere Rekonstruktion des Kernapparats, der Hauptsache nach die Herausarbeitung der Chromosomen für die nächste Teilung. In dem durch weitere Kernsaftaufnahme anschwellenden Keimbläschen zieht sich das Chromatin ganz an die Oberfläche zurück. Dadurch gewinnt der immer schon bestehende chromatinarme Hof um den Nucleolus eine bedeutendere Ausdehnung. Fig. 9 zeigt diese Verhältnisse: Die Emission ist beendet. Von den extranucleären chromatischen Ansammlungen findet lediglich noch eine Ausbreitung der Substanz im Zelleib statt. Das Caryochromatin befindet sich unter der Kernoberfläche und zwar nicht in gleichmäßiger Verteilung, sondern dichtere chromatische Formungen heben sich aus der mehr gleichartigen Hauptmasse heraus. Wenn im Zelleib die Dotterbildung vor sich geht, sind im Keimbläschen immer noch unter der Oberfläche namentlich bei schwächerer Vergrößerung die chromatischen Formungen schon in fädiger Anordnung erkennbar (Fig. 10). Starke Vergrößerung vermag hier noch den Faden in eine Schar sich um eine Achse zusammendrängender und je weiter von der Achse entfernt um so isolierter erscheinender Chromatinpartikel aufzulösen. Im reifnahen Keimbläschen, das der Eioberfläche sich anlegend der Auflösung entgegengeht, versammelt das wieder in Chromosomen lokalisierte Chromatin sich an der Außenseite. Fig. 11 ist das Bild eines 4 μ dicken Schnittes durch ein solches Keimbläschen, in dem nur einige der Chromosomen und diese vielfach angeschnitten zu sehen sind. Außer dem in den Chromosomen konzentrierten Chromatin, das übrigens um in Teilung einzugehen noch eine stärkere Verdichtung erfahren muß, findet sich noch im Kernraum zerstreutes Chromatin, das bei der Auflösung des Keimbläschens in den Zelleib ausgestoßen wird.

Die Reifeteilungen selbst, die erst bei der Eiablage beginnen und zur Zeit der Besamung vollendet zu werden scheinen, wurden nicht beobachtet. Von *Aequorea forskalia* Esch. sei vergleichsweise angeführt, daß HAECKER (1892) die Eiablage zwischen 7 bis $7\frac{1}{2}$ Uhr morgens, um 9 Uhr die Abschnürung des ersten Richtungskörpers, um $9\frac{1}{2}$ Uhr das Eindringen des Spermakerns und die zweite Reifungsteilung beobachtete.

b) Der Nucleolus.

Mit dem ersten Auftreten rauher Konturen an den chromatischen Fäden des Oocytenkerns erscheint ein Nucleolus der Kernmembran angeschmiegt (Fig. 4). Er bleibt während des ganzen Eiwachstums der einzige und weist niemals substanzelle Beziehungen zum Chromatin auf. Sein tinktorielles Verhalten ist ein für ihn eigenständiges, indem er stets matt gefärbt und durchscheinend bleibt. Je mehr die Auflockerung der chromatischen Fäden fortschreitet, desto mehr rückt er ins Kerninnere, wo er, von einem chromatinarmen Hof umgeben, meist nicht genau die Mitte einnimmt, ohne eine bestimmte Situation zu bevorzugen. Während der Assimilation und Emission des Chromatins gewinnt er nicht nur an Umfang, sondern auch an homogener Masse (Fig. 5—9). In den Stadien der Chromosomenrekonstruktion wird der Nucleolus zwar auch noch größer, doch sind es jetzt Vacuolenbildung, die ihn auftreiben, nicht Vermehrung seiner Substanz. Die Vacuolen sind hier besonders klein und zahlreich und fließen erst später zu großen auch bei schwächerer Vergrößerung auffallenden zusammen. Im Rekonstruktionskern ist auch die räumliche Sonderung des Nucleolus von den Stätten der Chromatinprozesse besonders deutlich (Fig. 9 u. 10). Mit großen zur Entleerung bereiten Vacuolen, die ihn auch seine frühere Kugelgestalt verlieren lassen, befindet sich der Nucleolus im auflösungsbereiten Keimbläschen (Fig. 11). Sein ferneres Schicksal habe ich hier nicht untersucht, aber eingedenk der Verhältnisse bei andern Medusen (*Pelagia*, 1910, p. 177 ff.) und auch der Echinodermen (1911, p. 557 ff.) schließen sich hier ungezwungen HAECKER's (1892, p. 251 ff.) Befunde über den sog. Metanucleolus des Eies von *Aequorea forskalia* an. Er beobachtete von der Auflösung des Keimbläschens an bis in die ersten Furchungsvorgänge einen vacuolierten kuglichen Körper, der in seinem Habitus dem Keimbläschnucleolus glich und wohl mit diesem identisch sich nun auf dem Wege allmählicher Resorption befindet.

3. Der Zelleib der Oocyte.

Ich habe über das Zusammenwirken der Zellsubstanzen beim Aufbau des Eileibes in mit vorliegendem Objekt prinzipiell übereinstimmenden Fällen bereits mehrmals eingehend berichtet, so über die Meduse *Pelagia* 1910, p. 178 ff. Daher sei hier nur das Vorkommen der Hauptmomente erwähnt.

Die Ruhestadien der eibildenden Zellen (subepitheliale Zellen), Oogonien und jüngsten Oocyten besitzen ein Cytoplasma, das im fixierten Zustande einen schönen Wabenbau ohne besonders färbbare oder geformte Einlagerungen zeigt (Fig. 1—4, primäre Achromasie).

Erst das auf dem Wege der Emission in den Zelleib gelangende Chromatin ruft hierin eine Änderung hervor. Bevor die Verteilung des Chromatins beginnt, staut es sich zu dem Kern aufsitzenden Kuppen an (Fig. 5—6). Dann verteilt es sich gleichmäßig, manchmal noch zu kleinern Anhäufungen in Kernnähe zusammentretend, die bei fortschreitender Ausbreitung im wachsenden Eileib wieder verschwinden. Dem fixierten Cytoplasma ist das Chromatin stets in die Wabenwände als feinste Partikel eingelagert, so daß bei oberflächlichem Zusehen der Zelleib stark chromatisch tingiert erscheint, mit starken Linsen aber die Auflösung in mehr oder weniger agglutinierende Körnelungen (je nach der Stärke der Chromatinbeschickung) leicht möglich ist (Fig. 7—8). An Fig. 9 (Ende der Emission) schließt sich mit dem Erreichen einer gleichmäßigen Chromatinverteilung die Chromasie des Zelleibs.

Im chromatinbeschickten Zelleib werden vom Plasma nur kleine deutoplasmatische Ablagerungen abgeschieden wie immer bei verhältnismäßig kleinen Eiern. Die relative Achromasie des reifen Eileibs zeigt, wie in anbetracht der spätern totalen äqualen Furchung zu erwarten ist, dem die Grundlage bildenden Cytoplasma in gleichmäßiger Verteilung kleine Dotterelemente und chromatische Kondensa eingelagert. Fig. 12 ist ein Ausschnitt aus dem reifen Eileib. Die chromatischen Kondensa folgen auch hier dem Wabenbau und sehen daher verzweigten Stäbchen ähnlich. Der Dotter erfüllt in Form kugeliger Tropfen Höhlungen der plasmatischen Grundstruktur.

4. Zusammenfassung.

Nach der letzten Oogonienteilung grenzt sich unter Ansammlung von Enchylema um die zu Fäden gestreckten Chromosomen der Oocytenkern ab. Unter Lockerung der fädigen Lagerung des Chromatins, aber noch während dieser setzt eine diffuse Chromatin-emission ein bei Bildung extranuklearer Stauungskuppen. Nach der Emission integrieren sich die Chromosomen wieder aus dem unter der Kernoberfläche gelagerten Chromatin. Ein zu Anfang gebildeter Nucleolus weist keine substantiellen Beziehungen zum

Chromatin auf. Er gelangt bei der Keimbläschenauflösung samt restlichem Chromatin zur Resorption in den Zelleib. Das chromatinbeschickte Cytoplasma sondert spärlichen Dotter ab, der wie die intervittellinen Chromatinkondensationen im Reifeleib eine gleichmäßige Verteilung aufweist.

II. Die Eibildung von *Forskalia contorta* LEUCKART und *Agalma rubra* VOGT.

Diese Siphonophoren sind nach dem HAECKEL'schen System (1888) Repräsentanten zweier Familien, die er der Ordnung der Physonecten einreihet. Ihre Eibildungsstätten beschreibt WEISMANN (1883) in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. WEISMANN's Befunde werden durch CHUN (1891, 1895) auch für andere Formen bestätigt. Die Rhizophysalien betreffenden Uneinigkeiten (STECHE 1907, 1908 und RICHTER 1907) kommen für uns nicht in Betracht, und in die neuen Untersuchungen von KÜHN (1910) über die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen sind die Siphonophoren nicht einbegriffen. Meine Befunde stimmen mit denen WEISMANN's überein. Zur Orientierung über Bau und Entstehung der Keimstätte sei erwähnt:

Forskalia contorta und *Agalma rubra* (= *Halistemma rubra* HUXLEY) sind monöcische Stöcke. Bei *Forskalia* sitzen an der Spitze desselben Stieles, der weiter abwärts zahlreiche weibliche Gonophoren trägt, die männlichen in geringer Anzahl. Bei *Agalma* hingegen sitzen die Geschlechter auf getrennten Stielen. Die (bei *Forskalia* zwittrige) Sexualanlage befindet sich im Entoderm des Stammes, aus dem sie, das einschichtige Ectoderm vor sich herschiebend, hervorknosppt (bei *Forskalia* sich in weibliche und männliche Anlage sondernd). In der weiblichen Anlage treten mehrere Zellen zusammen (bei *Forskalia* etwa 4), um gemeinsam in Form eines Lappens aus der Knospe hervorzuwachsen. Sie hängen mit ihr schließlich nur mehr durch einen dünnen Stiel zusammen. Erst jetzt wird um jedes einzelne Vorei, das durch diesen Vorgang von seinen Geschwistern isoliert wird, die medusoide Gonophorenhülle gebildet. Zur Vollendung der Eibildung wird die Zelle dem Ectoderm des Manubriums des Medusoids eingelagert.

Hinsichtlich der cytologischen Vorgänge in den Eibildungszellen herrscht zwischen *Forskalia* und *Agalma* große Übereinstimmung. Ich

lege der Darstellung hauptsächlich *Forskalia* zugrunde und ziehe *Agalma* vergleichsweise heran.

1. Oogonien.

Oben am Stamm der Siphonophore, wo die polymorphen Stücke der Cormidien durch Knospung entstehen, finden sich bei *Forskalia* in der sexuellen Knospe Übergänge vom indifferenten einschichtigen Entoderm sowohl zu der mehrschichtigen Lage der männlichen Keimzellen wie zu dem Lager der Zellen, von denen die Eibildung ihren Ausgang nimmt. Mein gegenwärtiges Material gerade dieses Entwicklungszustandes ist leider für eine eingehende Analyse dieser Differenzierungen zu spärlich. Hier müssen die Prozesse der Vermehrungsphase vor sich gehen. Fig. 13 zeigt eine nahezu abgelaufene mitotische Teilung aus dem schon ziemlich vorgewachsenen Ovariallappen umgeben von ruhenden Zellen (in die Zeichnung sind nur einige eingetragen). Die sich teilende Zelle ist größer als die Ruhestadien. An solche Teilungsbilder schließen sich auch bereits die Oocytenvorgänge an. Zwischen den Ruhestadien, deren Chromatin und Nucleolus auf dem Kernreticulum nicht sehr lebhaft sich färbt, liegen wohl noch einige Oogonienteilungen. In der prominenten und sich lappenden Ovarialknospe, erst recht nicht später, habe ich keine Teilungen mehr beobachtet. Nicht zu verwechseln mit den Teilungen der Eibildungszellen der genannten frühesten Stadien sind die späteren Teilungsprozesse der den medusoiden Gonophor aufbauenden Zellen.

2. Der Kern der Oocyte.

(Das Keimbläschen.)

a) Die Präemissionsstadien.

Die von *Forskalia* zunächst geschilderten Vorgänge im Kern, der um die Chromosomen der letzten Teilung sich abgrenzt, verlaufen, während die Zellen noch zu vielen im vorgesproßten Ovariallappen beisammen liegen.

Die Chromatinfäden, aus den Chromosomen des Teilungszustands hervorgegangen, liegen einigermaßen gleich gerichtet im Kern (Fig. 14), und oft finden sich 2 Zellen so zueinander liegend, daß sie als unmittelbare Geschwister, als Abkömmlinge einer Oogonie, erkennbar sind (Fig. 15). Die Situation der chromatischen Fäden und

im Zusammenhang damit die anschließenden Prozesse prägen dem Kern eine gewisse Polarität auf. In dem Teil des Kernraums, der der die Zellen teilenden Ebene abgewendet liegt, erscheint zuerst als relativ blasses Gebilde der Nucleolus (Fig. 14). In derselben Region setzt auch das Nachlassen der Chromatizität der Fäden und die Aufrauhung ihrer Kontur zuerst ein, indem das Chromatin aus seiner bisherigen Lagerung sich lösend zerstreut wird, wobei vorübergehend eine lockere Anhäufung unter der Kernmembran erscheint (Fig. 15). Am andern Kernpol liegt das Chromatin noch dichter, und seine Färbbarkeit ist daher auffälliger. Einen Substanzaustritt aus dem Kern in diesem Stadium, das wenn überhaupt eines der Medusenoogenese dem Bukettstadium der Autoren gleichgesetzt werden muß, habe ich nicht beobachtet. Bald macht die Umlagerung und Verteilung des Chromatins weitere Fortschritte. Fig. 16 gibt ein Bild in derselben optischen Ebene wie die Figg. 13—15 (senkrecht zu der die Oogonie teilenden Ebene). Die Lockerung der Chromatinfäden beginnt für den ganzen Kern eine gleichmäßige zu werden. Auch das Chromatin der Anhäufung des einen Kernpols wird wieder dem übrigen beigesellt. Die wichtigste Erscheinung dieses Stadiums besteht darin, daß von nun an die Beziehungen des Chromatins zum Nucleolus deutlicher hervortreten. Trat der Nucleolus überhaupt schon in dem Kernteil zuerst auf, wo auch die Auflockerung der Chromatinfäden einsetzt, so gewinnt er mit dem Fortschreiten dieses Prozesses dermaßen an Umfang und Färbbarkeit, daß es überaus wahrscheinlich wird, in ihm die neue Lagerung des Chromatins zu erblicken, worin die Betrachtung der folgenden Erscheinungen durchaus bestärkt. Fig. 17 ist ein wenig älteres Stadium als Fig. 16, aber so dargestellt, daß die Bildebene parallel zur teilenden Ebene liegt. Es treten daher die von den fädigen (hier im Querschnitt gesehenen) Lagerungen auf der achromatischen Grundstruktur abführenden und anastomosierenden Chromatinbahnen namentlich auch in ihren Beziehungen zum Nucleolus hervor, der zur Sammelstätte und, wie sich zeigen wird, zum Assimilationszentrum des Chromatins wird.

b) Das Emissionsstadium.

Der Chromatinaustritt findet statt, wenn die Oocyten sich zu etwa vieren in ein mit der ursprünglichen Ovarialknospe durch einen Stiel verbundenes Nest zusammentun.

Noch ehe das gesamte Chromatin im Nucleolus Platz gefunden

hat, vermehrt es sich, und es kommt zur Emission, die in ihrem ersten Anfang als eine diffuse, allseitig durch die Kernmembran unter Bildung von Stauungskuppen vor sich gehende nichts besonderes bietet und, abgesehen von den Nucleolenverhältnissen, z. B. der von mir für die Oocyte der Meduse *Pelagia* (1910, p. 175) beschriebenen gleicht. Die Heteropolie des Kerns, die in den 1. Prä-emissionsstadien zu bemerken war, ist jetzt verschwunden. In Fig. 18 ist der Emissionsbeginn dargestellt. In ihrem weiteren Verlaut werden zwei Momente auffällig: die radiäre Anordnung des vom Nucleolus abströmenden Chromatins und namentlich die eigentümliche Lappung des Oocytenkerns während der Emission, die bei *Forskalia* (Fig. 19—22) viel stärker als bei *Agalma* (Fig. 26—28) hervortritt.

Als ich vor längerer Zeit nicht bei den hier beschriebenen Siphonophoren, sondern in den Oocyten von *Physophora hydrostatica* FORSKÅL solche Lappenkerne sah, zog ich dieses Material wegen des Verdachtes der Schrumpfung nicht zu weiteren Untersuchungen heran. Bei *Forskalia* begegnete mir nun nach den verschiedensten Fixierungen, die ich für dasselbe Exemplar anwandte, und bei allen überhaupt untersuchten Exemplaren die Erscheinung mit solcher Regelmäßigkeit, daß ich sie für normal halten muß. Gegen ein Kunstprodukt spricht vor allem, daß alles übrige in denselben Präparaten wohl erhalten ist, daß ferner die Lappung sich auf das Emissionsstadium beschränkt und die jüngern wie die ältern Kerne in denselben Präparaten die gewöhnliche glatte Oberfläche zeigen. Gegen den Schrumpfungsverdacht kommt schließlich noch besonders in Betracht, daß irgendwelche leere Schrumpfräume, die ja bei Kernschrumpfungen niemals fehlen, auch nicht im geringsten vorhanden sind.

Bevor ich mich der Beschreibung im einzelnen zuwende, sei hier gleich bemerkt, daß für *Forskalia* die Figg. 19—25 in geringerer Vergrößerung als die Figg. 13—18 und ebenso für *Agalma* Fig. 26—29 stärker vergrößert als Fig. 30—33 gezeichnet sind, was bei Vergleichung der Volumzunahme des Kerns zu beachten ist.

Werden bei *Forskalia* in der an Fig. 18 (Emissionsbeginn) sich anschließenden Stadien die Stauungskuppen durch aus dem Kern nachdrängendes Chromatin größer, wobei offenbar die Verteilung im Zelleib nicht in dem Maße fortschreitet als neues Chromatin anrückt, so bilden sie für die Volumzunahme des Kerns ein schwer zu überwindendes Hindernis. Infolgedessen treten die Teile der Kern-

oberfläche, die noch nicht von Chromatinkuppen besetzt sind, zwischen den besetzten gegen den Zelleib vor. Auf diese Weise erklärt sich das rasche Zustandekommen von Bildern, wie Fig. 19 eines wiedergibt. Zwischen den chromatinfreien Ausbuchtungen liegen die durch Emissionsstauung zurückgehaltenen Teile der Kernoberfläche. Daher kommt es auch, daß bei anfänglich reichlicher Emission die Lappung relativ am stärksten ist und bei ihrem Weitergang und der allmählichen Verteilung des gestauten Chromatins die Lappung nach und nach verstreicht. Die Figg. 20 und 21 illustrieren mittlere und spätere Stadien der Emission bei *Forskalia*. Man sieht, wie die Kernalappen an Zahl und die Ausbuchtungen an Tiefe abnehmen im Zusammenhang mit der raschern Verteilung des Emissums in dem wachsenden Zelleib. In Fig. 20 links ist eine besonders chromatinreiche (auch dem Nucleolus besonders naheliegende) Stelle der Kernoberfläche vom Schnitt getroffen, die daher auch von großen Ausbuchtungen des Kerns umwallt wird. Nach dem Ende der Emission erlangt der Kern, sobald die letzten Stauungen aufgeteilt sind, wieder eine glatte Oberfläche bei kugliger Gestalt. In Fig. 22 ist für *Forskalia* dieser Zustand nahezu erreicht. Bei *Agalma* ist, wie gesagt, die Kernalappung nicht so auffallend. Immerhin ist sie zu Beginn der Emission deutlich erkennbar (Fig. 26). Da die Ausbuchtungen des Kerns nicht sehr groß sind, so verstreichen sie auch rascher. In dem mittlern Stadium der Fig. 27 sind sie aber noch erkennbar, während sie bei dem späteren Stadium der Fig. 28 so ziemlich und beim Emissionsende (Fig. 29) völlig verschwunden sind.

Die während der Emission im Kerninnern über das Verhalten des Chromatins unserer Betrachtung zugänglichen Verhältnisse erscheinen einfach. Der chromatische Nucleolus nimmt an Umfang zu. Von ihm strömt ständig Chromatin ab, das sich im ganzen Kern, ohne besondere Straßen zu bevorzugen, zur Membran begibt. Der Kernraum ist daher mit feinsten chromatischen Partikeln erfüllt, die namentlich in nächster Nähe des Nucleolus wie von diesem ausstrahlend aussehen (Fig. 19—21 von *Forskalia*, Fig. 26—28 von *Agalma*).

c) Die Postemissionsstadien.

Nach Ablauf der Emission rekonstruieren sich aus dem im Kern verbliebenen Chromatin die Chromosomen für die Reifeteilungen, während der Zelleib mit deutoplasmatischen Substanzen versehen

wird. Jede Oocyte wird jetzt von dem medusoiden Gonophor umgeben, dessen Gastralsystem ihr allseitig reichlich Nahrung zuführt.

Bei Betrachtung des Kerns im ganzen ist neben einer nicht allzu beträchtlichen Volumzunahme das schon erwähnte Verstreichen der Ausbuchtungen auffällig. Der von äußerem Druck unbeeinflußte Kern hat weiterhin eine ungefähr kuglige Gestalt und eine glatte Oberfläche, bis er sich der Eioberfläche nähert und ihr anschmiegt, wo er etwas abgeplattet wird und die der Auflösung vorausgehenden feinen Fältelungen der Membran sichtbar werden.

Das Chromatin gibt seine Konzentration im Nucleolus und die radiäre Anordnung der abströmenden Partikel auf. Die lockere kernsaftreiche Grundstruktur, an sich dem reinen Cytoplasma gleichend, bleibt von regellos liegenden Chromatinpartikeln in feiner Verteilung erfüllt. Wichtig ist die fortschreitende Entchromatisierung des Nucleolus und das gleichzeitige Erscheinen chromatischer Ansammlung in fädiger Gestalt im Keimbläschen.

Bei *Forskalia* erfolgt die Entfärbung des Nucleolus mehr in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig, wenn auch manchmal einzelne hellere Partien schon früh auftreten. Fig. 22 und 23 geben Bilder von verschieden fortgeschrittenen Entchromatisierungen. Bei *Agalma* sind es die zentralen Teile des Nucleolus, die zuerst chromatinfrei werden und sich mit zahllosen kleinen Vacuolen anfüllen, die sich nach und nach zu größern vereinigen. Schließlich wird ein farbloser Inhalt von einer nunmehr dünnen Rindenschicht umschlossen. Die Figg. 28—32 illustrieren das Gesagte. Der chromatinfreie Nucleolus erleidet die gewöhnlichen Auftreibungen durch Vacuolen, die ihn an Umfang zunehmen lassen, ohne hier aber wie z. B. bei *Aequorea* (S. 619) seine Kugelgestalt erheblich zu verändern. Mit den andern nicht in den reifen Eikern eingehenden Residuen des Keimbläschens wird der Nucleolus bei dessen Auflösung in den Zelleib ausgestoßen und wohl resorbiert.

Vergleichen wir, um das weitere Schicksal des Chromatins kennen zu lernen, die in Fig. 28—32 abgebildeten Keimbläschen von *Agalma*, so sehen wir parallel zu den geschilderten Veränderungen des Nucleolus (und zu den der Konstitution des Eileibs dienenden Prozessen, von denen noch zu handeln sein wird) Folgendes: Waren während der Emission außer dem im Nucleolus lokalisierten Chromatin nur die feinen abströmenden Partikel zu bemerken, so sind in Fig. 28 (Ende der Emission) bereits allenthalben größere chromatische Körnelungen wahrzunehmen, die hier noch regellos verteilt

erscheinen. Im nächsten Stadium (Fig. 29) treten in schwacher Andeutung solche Chromatinverdichtungen in linearer Anordnung auf, die in Fig. 30 schon als deutliche Fäden erkennbar sind. Die späteren Stadien geben nun immer deutlichere Ansichten des zu fädigen Bildungen sich verdichtenden Chromatins (Fig. 31 und 32), das die Chromosomen der Reifeteilungen darstellt, sobald der zunehmende Konzentrationsprozeß beendet ist. Der freie Kernraum des großen Keimbläschens ist der Schauplatz dieser Vorgänge. In den Präparaten finden sich natürlich weit mehr Übergänge der Stadien, als ich hier zeichnerisch wiedergebe, und die Variierung der Schnittdicke wie die Bewegung der Mikrometerschraube gestattet den chromatischen Fäden viel mehr zu folgen, also einen klareren Eindruck zu vermitteln, als das die Ausschnitte liefernden Flächenbilder vermögen. Je mehr man die angewandte Vergrößerung steigert, desto mehr treten die Beziehungen der Fadenbildungen zu den im Kern verteilten Chromatinpartikeln hervor. Die Fäden werden aber dann in dichtere Lagerungen der Partikel aufgelöst. So zeigt Fig. 22 von *Forskalia* den Anfang dieses Prozesses. Später tritt ein axialer Faden dichterer Substanz deutlicher zutage, um den noch weniger dichte Substanz sich lagert, wie die Fig. 23 (*Forskalia*) darstellt. Diese Vorstadien der Chromosomen weichen von den sogenannten Lampenbürstenformen in der Weise ab, als die Gebilde keine substanzien Kontinuitäten, sondern zusammentretnende Partikel darstellen. Es besteht aber keine Veranlassung für unsern Fall ein granulierte Ausfallen vitaler Kontinua bei der Fixation anzunehmen, da gerade die auch anderweitig beobachtete Erscheinungsweise des Chromatins in diskreten Partikeln sich der Gesamtheit der hier untersuchten Zellvorgänge in engem Anschluß an die der Chromosomenrekonstruktion vorausgehenden Prozesse einfügt. Nach der Integration der Chromosomen restiert noch in diese nicht mehr aufgenommenes Chromatin.

Die Richtungskörperbildung geht erst nach der Eiablage vor sich. Zu ihrer Betrachtung an Schnittpräparaten steht mir kein Material zur Verfügung, da ich abgelegten Laich nicht fixiert habe.

3. Der Zelleib der Oocyte.

Wir können uns hier wieder aus den S. 619 angeführten Gründen kurz fassen.

Wichtig ist die Konstatierung der Achromasie des Zelleibs aller Stadien vor der diffusen Emission. Ich fand weder in der dünnen

Plasmaschicht, die den Oogonienkern umgibt, noch im Cytoplasma der ihren Kernvorgängen nach heteropolisch erscheinenden jüngern Oocyte irgendwelche Einlagerungen (Fig. 13—17). Fände im „Bouquetstadium“ eine Abstoßung von Chromosomenenden statt, die bei lokal aufgelöster Kernmembran in den Zelleib treten, so müßte in Stadien wie Fig. 15 etwas davon zu bemerken sein, auch wenn eine rasche Auflösung der hier etwa im Sinne einer Reduktion eliminierten Substanz vorkäme.

Das bei und nach der diffusen Emission im Zelleib sich verteilende Chromatin ist den Wabenwänden eingelagert. Bei *Forskalia* erfolgt die Ausbreitung von den Stauungskuppen in kompakter abrückenden Chromatinherden, die nach und nach sich weiter verteilen. Daher weist der Zelleib der Figg. 19—22 außer bereits fein verteiltem Chromatin zahlreiche stark färbbare, größere Einlagerungen auf, die bei *Agalma* (Fig. 27—28) weniger auffallen. Dagegen kommt es hier vorübergehend zur Bildung einer Art von Chromidialnetzen, d. h. es treten einige Partien des Zelleibs, die stärker als die übrigen mit Chromatin beschickt sind, vor den andern hervor und gewinnen infolge der Einlagerung des Chromatins in die Wabenwände ein netzartiges Aussehen (Fig. 29). Solche Ungleichheiten der Verteilung auch noch bei erreichter Chromasie werden bei der nun einsetzenden Dotterbildung ausgeglichen.

Zwar ist seit der Emission die Zelle auch schon gewachsen (man vergleiche die Figg. 19—22 von *Forskalia* und 26—29 von *Agalma* untereinander), ihre auffallendste Vergrößerung erfährt sie aber erst durch die Ansammlung des Dotters. Ohne auf die Bildung der deutoplasmatischen Substanzen einzugehen, sei nur gesagt, daß sie von der Peripherie nach dem Kern zu stattfindet (Fig. 30). Anfangs werden kleine Dottervorstufen ausgeschieden (Fig. 24 von *Forskalia*), die sich vergrößern und untereinander vereinigen. Fig. 25 zeigt außer den zahllosen kleinen Deutoplasmakugeln auch schon größere in allen Abstufungen, die eine gewisse konzentrische Schichtung erkennen lassen. Je mehr die Oocyte sich der Reife nähert, desto mehr wird die Dottersubstanz verflüssigt. Daher kommt es zur Ausbildung riesiger Schollen, die sich gegeneinander abplattend im Schnittbild als unregelmäßige Polyeder erscheinen (Fig. 33 von *Agalma*). Die endgültigen Dotterschollen bleiben durch Plasmawände voneinander getrennt, in die auch die für die sekundäre, relative Achromasie des Reifeies charakteristischen Chromatin kondensationen eingelagert sind. So ist der Reifeileib mit einem

Gerüst chromatinführenden Cytoplasmas durchsetzt und außerdem von einer dünnen Mantelschicht derselben Art umgeben. Eigentliche Eihüllen werden nicht gebildet.

4. Zusammenfassung.

Nach der letzten Oogonienteilung strecken sich die Chromosomen in dem um sie abgegrenzten Kern zu Fäden, deren Chromatin in der von der teilenden Ebene abgewandten Kernseite zuerst eine Auflockerung erfährt, während ebenda ein Nucleolus erscheint. Bald findet die Auflockerung der Chromatinfäden im ganzen Kern statt, und das Chromatin sammelt sich im Nucleolus. Von da aus erfolgt eine diffuse Emission durch die Membran, die zur Bildung von Stauungskuppen führt. Wo die Kernoberfläche von Kuppen freibleibt, bilden sich eigenartige Ausbuchtungen, die nach der Emission wieder verstreichen. Im postemissionalen Keimbläschen verläßt das Chromatin den Nucleolus wieder, dessen achromatischer Restkörper der gewöhnlichen Vacuolisation und schließlichen Resorption verfällt, während die Chromosomen sich rekonstruieren. Im Zelleib wird von der Chromasie an reichlich Dotter gebildet, dessen scholliges Endstadium im Reifei überall von chromatinführendem Cytoplasma durchsetzt wird, das auch die oberflächliche Schicht des Eies ausmacht.

III. Theoretische Ergebnisse.

Da die vorstehend mitgeteilten Befunde sich denen über die Eibildung bei Medusen und Echinodermen als verwandte Fälle anschließen, so ist es klar, daß ihre theoretische Verwertung in Übereinstimmung mit den früher gewonnenen Deutungen geschehen muß.

Ich verweise vor allem auf die methodologischen Erörterungen, die ich in meiner *Pelagia-* (1910, p. 188 ff.) und namentlich in der Echinodermenarbeit (1911, p. 578 ff.) gegeben habe, ohne deren Berücksichtigung ein Verständnis der Ausführungen nicht möglich ist. Von ihrem weiteren Ausbau hoffe ich, daß die phänomenalistische Betrachtungsweise zeigen wird, wieweit überhaupt die auf bestimmte technische und theoretische Mittel angewiesene cytomorphologische Forschung Einsicht in die Lebenserscheinungen zu geben vermag. Doch sollen diese Darlegungen erst unter Beziehung auf ein größeres, der Ontogenese entnommenes Tatsachenmaterial vorgebracht werden.

Hier sei unter Beschränkung auf eigene Untersuchungen, deren Verhältnis zu den Angaben anderer Autoren in den Literaturbesprechungen meiner Arbeiten angegeben wird, das über das Verhalten des Chromatins im Kern produzierender¹⁾ Zellen Ermittelte zusammengestellt.

Dazu muß wieder daran erinnert werden, daß das Chromatin als cytomorphologische Substanz nicht mit einem bestimmten physikalisch-chemisch definierten Stoff identifiziert werden darf. Die phänomenalistische Betrachtung ist bemüht festzustellen, wie die bei der Mitose in den Chromosomen lokalisierte Substanz sich in andern Zellzuständen verhält. Bei solchem Verfahren wird über die physikalisch-chemischen Vorgänge nichts ausgesagt, sondern als „Chromatin“ wird ein Kontinuum von Erscheinungen verfolgt, und mit bestimmten (technischen und theoretischen) Mitteln ergibt sich der Verlauf von biologischen Geschehnissen, an denen, wenn sie einmal als solche festgestellt sind, Physik und Chemie sich versuchen mögen. Es besteht natürlich von vornherein die größte Wahrscheinlichkeit, daß unser Chromatin sich dann auf das mannigfaltigste stofflich auflösen wird. Es wird z. B. das extranucleäre Chromatin, etwa die intervitellinen Kondensa des Reifeileibs sich vielleicht physikalisch und chemisch (etwa bei Photographie mit ultravioletten Strahlen oder bei Verdauungsversuchen) ganz anders ausweisen als die Stoffe der Chromosomen einer Mitose oder eines chromatischen Nucleolus. Es werden sich nicht nur bei verschiedenen Zuständen derselben Zelle Unterschiede zeigen, sondern Differenzen der cytomorphologisch analogen Zustände in den Zellgenerationen herausstellen. Ja gerade bei der Inanspruchnahme des Chromatins als Idioplasma ist zu erwarten, daß bei den systematischen Arten diese Substanz sich in physikalisch-chemischer Hinsicht verschieden verhält. Da wird vielleicht der Satz zu Recht bestehen: Die Zellmorphologie gilt überall, die Chemie nur für den speziellen Fall. Gegenwärtig muß jedenfalls gesagt werden, daß die mikrochemischen Ergebnisse, um der Einsicht in das Zellenleben zu dienen, erst der cytomorphologischen Orientierung bedürfen, zu der eben die phänomenalistische Betrachtungsweise führt.

1) Um vorläufig über das Problem des Verhältnisses der Zelle zum Organismus zu orientieren, unterschied ich (Echinodermen, 1911, p. 581 f.) zwischen Zellformation, d. h. die Zellen vermehren und ordnen sich zu bestimmt gefügten Aggregaten, und Zellproduktion, d. h. die Zellen erzeugen Stoffe, die in ihnen verbleiben oder von ihnen abgeschieden werden.

Wenden wir uns nach diesem Exkurs den Kernen produzierender Zellen zu:

Durch Abgrenzung einer enchytemareichen Region um die Chromosomen (eine eben vollzogene Teilung angenommen) tritt der Kern in Erscheinung.

Das Chromatin geht in den Assimilations- und Emissionszustand über, und die Nebenprodukte des Kernstoffwechsels erhalten eine bestimmte Lokalisation. Die Art und Weise wie diese Umlagerungen verlaufen, verleihen den Präemissionsstadien ihr Gepräge:

α) An die Telophase der Teilung anschließend zeigen die Chromatinfäden eine polare Anordnung, zerstreuen sich dann im Kernraum, um schließlich in der Bildung mehrerer verschmelzender holochromatischer Nucleolen aufzugehen. Die Excrete¹⁾ werden in einem besondern achromatischen (dem sog. exzentrischen) Nucleolus deponiert (Oocyte von *Pelagia*).

β) Der Teilung folgt eine polare Anordnung der Chromatinfäden, die sich dann im Kernraum zerstreuen. Es werden anfangs mehrere Nucleolen gebildet, die sich zu einem vereinigen, der weiterhin als merochromatischer Amphinucleolus erscheint, indem sein Außenteil Chromatin, sein Innenteil die Excrete speichert (Oocyten der Echinodermen).

γ) Noch während der an die Teilung sich anschließenden polaren Anordnung der Chromatinfäden erfolgt die Verteilung des Chromatins, das in seiner Gesamtheit in den von Anfang an einzigen Nucleolus verlagert wird. Nach dem Abströmen des Chromatins am Ende der Emission bleibt vom Nucleolus der die Excrete speichernde Restkörper übrig (Amphinucleolus der Oocyten von *Forskalia* und *Agalma*).

δ) Aus der fädigen Lagerung verteilt sich das Chromatin auf dem Liningerüst des Kerns, während die Excrete zu achromatischen Nucleolen zusammentreten. Es kann dabei die Emission schon bei noch fädigem Chromatin einsetzen (Oocyte von *Aequorea*) oder erst nach vollzogener reticulärer Verteilung beginnen (skeletbildende Mesenchymzelle des *Strongylocentrotus*-Pluteus).

Bei der Emission treten, wenn sie von einem als Assimilationszentrum fungierenden Nucleolus aus erfolgt, zentrifugale zur

1) Unter Excreten verstehe ich hier ganz allgemein die bei jeder Funktion entstehenden Abbaustoffe.

Kernoberfläche führende Chromatinstraßen auf, die bei reticulär verteilem assimilierenden Chromatin nicht erkennbar sind. Beim Passieren des Chromatins durch die Membran sind keinerlei Auflösungen, noch viel weniger Zerreißungen dieses im fixierten Präparat stets deutlich wahrnehmbaren Gebildes zu konstatieren. Es wäre Aufgabe einer mit andern Methoden arbeitenden Untersuchung, festzustellen, in welchem Aggregatzustand die für unser Chromatin in Betracht kommenden Stoffe aus der wohl mit andern Dichtigkeits- und Druckverhältnissen ausgestatteten Kernregion in den Zelleib überreten. Je nach dem Lageverhältnis der größten Cytoplasma-masse als des Produktionsortes zum Kern geht die Chromatinemission allseitig aus dem Kern, der zentral in der Zelle liegt, oder einseitig aus dem exzentrisch situierten Kern vor sich. (Beide Fälle in den skeletbildenden Mesenchymzellen des *Strongylocentrotus*-Pluteus.) Für uns bieten sich folgende Erscheinungen:

α) Es kommt an der Kerngrenze zur Stauung des wandernden Chromatins, die zur Bildung intranucleärer Kuppen führt. Nach erfolgtem Passieren der Kernmembran häuft sich das Chromatin unter den andern Bedingungen des Zelleibs zu extranucleären Kuppen an, die natürlich ihrer Lage nach mit den intranucleären, die allerdings auch fehlen können, korrespondieren. Erst von den Kuppen aus findet die weitere Verteilung im Zelleib statt. (Innere und äußere Kuppen in den Oocyten der Ascidien und der meisten Medusen, nur äußere Kuppen in den Oocyten von *Aequorea*.)

β) Das Chromatin strömt ohne Kuppenbildung vom Kern in den Zelleib ab. Eine nur minimale Stauung lässt der Kernmembran zahllose Chromatinpartikel dicht eingelagert erscheinen (Oocyten der Echinodermen).

Die Kervorgänge, die der Emission folgen, sind in Zellen, die noch zu weiteren Teilungen schreiten, beherrscht von der Rekonstruktion der Chromosomen. Als solche Fälle kommen für uns die Oocyten in Betracht. Wie ich schon in meiner Ascidienarbeit und für die *Pelagia*-Oogenese (1910, p. 193) ausführte, erblicke ich in der Chromatinemission die Gelegenheit, wo der Kern an den Zelleibvorgängen Anteil nimmt. Das der Emission folgende „Keimbläschen“-Stadium bleibt dann der Integration des in die folgenden Zellgenerationen eingehenden Chromatins reserviert. Die lange Dauer dieses Stadiums (außerdem durch die parallel gehenden Zelleibprozesse bedingt) und die Volumzunahme des Kernes auch noch nach der Emission mag ihren Grund in der Komplikation dieses

Prozesses haben. Die chromosomale Lokalisation einer quantitativ und qualitativ genau bestimmten Substanz in bestimmtem gegenseitigen Lageverhältnis ihrer Teile erfordert eben lange Zeit und großen Raum. Erst mit der Auflösung des Keimbläschens kondensiert sich das Chromatin zu den Teilungschromosomen. Mit dem abströmenden Kernsaft und den Excretnucleolen wird dabei auch noch restliches Chromatin, das in die Chromosomen keine Aufnahme mehr gefunden hat, eliminiert. Im Zelleib verfällt es der Resorption. Die Annahme liegt nahe, es für restierendes, nunmehr funktionsloses Emissionschromatin zu halten. Über andere Fälle als die von Oocyten angeführten verspricht später zu behandelndes ontogenetisches Material Aufklärung. Erwähnt sei nur noch, daß für die skeletbildenden Mesenchymzellen des *Strongylocentrotus*-Pluteus die Möglichkeit einer mehrmaligen Emission zwar besteht, aber eine Erholung zu neuer Teilung (also Chromosomenrekonstruktion) nicht mehr vorkommt. Je nach der Lagerung des Chromatins während der Emission verändert sich das Kernbild während der Chromosomenrekonstruktion in verschiedener Weise.

α) Die holochromatischen Nucleolen verschwinden, wenn das Chromatin sich wieder zu fädigen Bildungen umlagert (Oocyte von *Pelagia*).

β) Die merochromatischen Nucleolen verlieren ihren chromatinschen Bestand, und der achromatische Restkörper verfällt derselben deformierenden Vacuolisation wie ein von Anfang an achromatischer Excretnucleolus (Oocyten der Ascidien, Echinodermen, *Forskalia*, *Agalma*).

γ) Wo die Lockerung der Chromatinfäden erst Hand in Hand mit der Emission erfolgt, kehrt das Chromatin nach einem Stadium maximaler Zerstreuung am Emissionsende direkt wieder zur Teilungslokalisierung zurück (Oocyte von *Aequorea*).

Wie auf Grund dieser Ergebnisse die biologische Theorie des Chromatins vorläufig formuliert werden kann, wenn wir noch sein extranucleäres Verhalten hinzuziehen, habe ich in der Echinodermen-Arbeit (1911, p. 587 ff.) und in meinem Grazer Vortrag skizziert — einem Versuch, die ununterbrochene Erscheinungsreihe „Chromatin“ bei Formation und Produktion der Zellen in sinnvoller Weise wirksam nach Revision aller Darstellungsmittel zu zeigen (s. auch p. 645 f.).

Hier seien nur noch einige Worte zur Eibildung der Siphonophoren angefügt:

Es gilt, für das Zusammenwirken von Kern und Zelleib bei der Eibildung die Beteiligung des Kernes zeitlich und ihrer Art nach zu präzisieren. Eine ständige Abhängigkeit der in der Kernregion lokalisierten Substanzen vom Zelleib besteht, solange im Kern Assimilationsvorgänge stattfinden; denn dessen Lage bringt es mit sich, daß die Nährstoffe dem Plasma entnommen werden müssen. Gewisse oben näher behandelte Nucleolenerscheinungen machen es wahrscheinlich, daß die Excrete dieses Stoffwechsels nur dann eine Entfernung aus dem Kern erfahren, wenn diese intracelluläre Abgrenzung beim Eingang zu einer Teilung überhaupt aufgegeben wird. Sie werden dann im Plasma resorbiert bzw. einer endgültigen Entfernung aus der Zelle zugeführt. Hinsichtlich des späteren Schicksals der Eizelle ist es von den Kernsubstanzen das Chromatin, das an der Konstitution des Furchungsplasmas bestimmten Anteil nimmt. Zeitlich ist das Eintreten dieser Wirksamkeit durch die Emission genau festgestellt. Über die Wirkungsweise ermittelt unsere Betrachtung, daß es sich bei der Ausstattung des Eileibes mit Reservestoffen nicht um eine direkte Umwandlung des Emissums in Deutoplasmata, sondern um eine Anregung zu solchen Bildungen vom Cytoplasma aus handelt und zwar in einer determinativen Weise, die auch Bezug hat auf den Ausfall der späteren Furchung. Von Interesse ist, daß die früher vielfach für rege Kernaktivität angegebene Bildung amöboider Fortsätze bei der Siphonophorenoocyte mit der Emission zusammenfällt, wobei allerdings auf Rechnung der „Aktivität“ die Emission und erst in zweiter Linie die Lappung (als Nebenerscheinung durch die Emission hervorgerufen) kommt. Von dem Lappenkern ganz verschieden ist die eigenartige Fältelung des Keimbläschens, das sich zur Auflösung vorbereitet. Zwischen Lappung und Fältelung liegt ja gerade jener saftreiche Kern von glatter Oberfläche, der keine aktiven Beziehungen zu den Zelleibvorgängen aufweist und in dem die Rekonstruktion der Chromosomen vor sich geht. Ebensowenig darf das bei vollendeter Chromosomenintegration im Kern noch vorhandene Restchromatin, wenn es bei Auflösung der Kernmembran in den Zelleib gelangt, mit den Kinetochromidien der Emission verwechselt werden, obwohl es gerade mit diesen gleicher Art (eben restierendes seinerzeit nicht emittiertes Emissionschromatin) sein mag.

Erwähnt sei noch die Möglichkeit einer ganz andersartigen Deutung der Oocytenprozesse, zu der eine flüchtige Betrachtung der Präparate führen könnte. Man könnte annehmen, daß die der Kern-

membran innen oder außen anliegenden Chromatinkuppen einen zeitweiligen Aufenthalt des Kernchromatins darstellen. Hierhin würde das Chromatin zeitweilig verlagert, um zur Rekonstruktion der Chromosomen wieder in während der Verlagerung nach außen der Beobachtung unzugängliche, im Kerninnern persistierende Substrate zurückzukehren. Damit wäre einem aprioristischen Postulat nach individuellen Konstanten Genüge geleistet. Die Art des Zusammenwirkens von Kern und Zelleib erführe eine nähere Aufklärung nicht. Gegen diese Deutung spricht der Verlauf der ganzen Eiwachstumsphase, namentlich die Verteilung des Chromatins der extranucleären Kuppen im Zelleib, die noch dazu andauert, wenn im Kern die Chromosomenrekonstruktion bereits beginnt; die Chromasie des Zelleibs im Anschluß an die Emission; die Kontinuität, die für alles extranucleäre Chromatin bis zu seinem Ursprung aus dem Kerninnern zu verfolgen ist; schließlich die Emission in Zellen, die zu keiner Teilung mehr schreiten (z. B. die skeletbildenden Zellen des Pluteus), bei denen also die Verlagerung des Chromatins nach außen zum Zweck der Chromosomenrekonstruktion ergebnislos wäre.¹⁾ Nach all dem scheint mir erwiesen, daß diese Deutungsmöglichkeit mit den Untersuchungsergebnissen in keine Harmonie gebracht werden kann.

IV. Die Angaben anderer Autoren.

Im Folgenden sind hauptsächlich solche Arbeiten besprochen, die ich bisher noch nicht herangezogen habe. Namentlich sollen die neuesten Erscheinungen, die sich mit den hier berührten Fragen beschäftigen, berücksichtigt werden.

1. Über die Eibildung der Siphonophoren.

Es gibt wenige cytologische Untersuchungen über die Oogenese der Cnidarien. In der *Pelagia*-Arbeit (1910, p. 197 ff.) habe ich das auf unsere Betrachtungen bezügliche von den Befunden und Schlüssen früherer Bearbeiter der Meduseneibildung zusammengestellt.

Über die Eibildung der Siphonophoren ist mir überhaupt keine speziell cytologische Untersuchung bekannt geworden. Die spärlichen Beobachtungen, die gelegentlich anderer Untersuchungen gemacht wurden, stimmen mit meinen genaueren Befunden gut überein.

1) Wie die Rekonstruktion in den Vorfahren solcher Zellen verläuft, habe ich in der Echinodermenarbeit (1911, p. 568 ff.) gezeigt.

WEISMANN (1883) fällt das gelappte Aussehen der Oocytenkerne gewisser Stadien bei *Hippopodius neapolitanus* KÖLLIKER auf. Er erwägt die Möglichkeit der Schrumpfung, die KORSCHELT (1890) für unwahrscheinlich erachtet. Von der Eibildung bei *Hippopodius hippocampus* FORSKÅL gibt STECHE (1907) gelegentliche Abbildungen und Notizen. Er beobachtet zuerst runde Kerne, dann gelappte mit Chromatin zwischen den Lappen: „Dabei verleiht das Chromatin, das sich am Rande des Kerns als eine fast homogen erscheinende Schicht anordnet, dem ungefärbten Kernplasma eine mehr oder weniger lappig-zackige Gestalt.“ Dann wird Chromatin ausgestoßen, und es erscheinen wieder runde Kerne.

CHUN (1891) findet in den jüngsten Oocyten von *Stephanophyes superba* CHUN einen runden Kern, in den mittlern und größern aber neben dem gewöhnlichen Keimbläschen („Großkern“) einen „Kleinkern“, der später wieder verschwindet. Er hält die Entstehung des Kleinkernes durch Knospung aus dem Großkern für wahrscheinlich und deutet ihn als Stoffwechselkern. Ich habe bei *Forskalia* und *Agalma* nichts dergleichen gefunden. Vielleicht sind aber die S. 628 erwähnten, von den Stauungskuppen kompakt abrückenden Chromatinherde von *Forskalia* mit jenem Kleinkern zu analogisieren. In ähnlicher Weise fand ich bei Ascidien den „Dotterkern“ von *Ciona* aus einer als Ganzes vom Kern abrückenden Chromatinkuppe sich bilden (1909, p. 273).

Vom Nucleolus des reifenahen Keimbläschens der *Physophora hydrostatica* FORSKÅL sagt O. HERTWIG (1878): Er „besteht aus einer dünnen Rindenschicht, die nach innen scharf abgegrenzt ist, und aus einer helleren centralen Substanz. Es hat also den Anschein, als ob der Keimfleck eine große Vacuole in seiner Mitte enthielte“. In fig. 13 auf tab. 9 gibt er eine Abbildung, der meine Fig. 32 von *Agalma* ganz ähnlich ist. In seiner Monographie der Nucleolen beschreibt MONTGOMERY (1899, p. 451—455, fig. 204—212) einen Keimfleck, der wahrscheinlich einer *Rhodalia*-Species angehört, als sehr groß und stark vacuolisiert. Außerdem sollen manchmal kleine Nucleolen vorkommen. Auf diese ist aber wohl, da die Fixation nur in Alkohol geschah und mehrkernige Zellen in Degeneration in den Präparaten sich fanden, kein Gewicht zu legen.

Das reife Ei von *Physophora* ist nach O. HERTWIG (1878) hüllenlos, und sein Zelleib besteht aus einer Rindenschicht feinkörnigen Protoplasmas und einer Markschicht aus großen gegenseitig sich abplattenden, durch dünne Protoplasmawände getrennten Dotterele-

menten. Mit der fig. 10 auf tab. 9 stimmt meine fig. 33 von *Agalma* überein.

2. Über methodologische Fragen.

In den methodologischen Erörterungen, die ich dem theoretischen Teil meiner Echinodermenarbeit (1911, p. 578 ff.) vorausschickte, bemühte ich mich, die Metaphysik, die zweifellos unsere Zellforschung durchsetzt, zurückzudrängen oder doch wenigstens als solche kenntlich zu machen. Eine ähnliche Aufgabe erwuchs von selbst jenen Autoren, die unsere Wissenschaft in ihrer Gesamtheit darzustellen unternahmen. Es sei nur an die Werke O. HERTWIG's, M. VERWORN's und M. HEIDENHAIN's erinnert. Da es aber bei ihnen mehr ihre philosophische Anschauung vom Leben ist, die sie zu ihren Resultaten führte, als kritische Betrachtung der tatsächlichen Forschungsmittel, so können sie hier nicht gewürdigt werden.

Als metaphysische Cytologie wurde die Annahme individualisierter Gebilde von geringem morphologischem Werte als die Zelle und die Lehre vom Kerndimorphismus schon früher (Echinodermen, 1911, p. 589) besprochen. Aus den gleichen Gründen kann ich in HARTMANN's (1910) neuer Annahme einer Polyenergidennatur der Metazoenkerne keinen Fortschritt der Erkenntnis erblicken. Was für Protozoen und die Riesenzelle der Geschwülste (1909) gelten mag, braucht noch kein Licht auf die intracellulären Verhältnisse der Metazoen überhaupt zu werfen. Es wird sich mehr und mehr herausstellen, wie bedenklich es ist, die Protozoen und noch dazu die parasitären Formen in ihren intracellulären Erscheinungen ebenso als prototypisch für die Metazoen hinzustellen, wie sie es für eine nach dem äußern Formwert urteilenden Morphologie (vergleichenden Anatomie) sind und wie es für die Aufstellung eines Stammbaumes der Individualitätsstufen dienlich sein mag.

Am unsichersten in der Zellforschung ist die Stellung der Mikrochemie. Ich bin auf S. 630 darauf zu sprechen gekommen. In seinem inhaltsreichen Werke läßt NĚMEC (1910) dem „Zellmorphologen“ den Vorwurf einer gewissen Leichtfertigkeit im Vertrauen auf seine Färbetechnik merken, der wohl einer revidierten Cytmorphologie gegenüber nicht mehr gemacht werden kann. Man darf NĚMEC nur in dem bestimmten Sinne, daß physikalisch-chemische Untersuchungen überhaupt erst nach phänomenalistisch ermitteltem Verlauf eines Zellprozesses vorgenommen werden können, zustimmen, wenn er sagt (p. 296): „Man muß wohl auch die rein beschreiben-

den, morphologischen Arbeiten über die Zellstruktur hochschätzen, aber dieselben müssen notwendig durch mikrochemische und experimentelle Untersuchungen ergänzt werden, wenn die Cytologie zu unzweideutigen Resultaten gelangen will.“ Übrigens ist seine Methodik vorläufig der unserigen ähnlich. Er kommt, auf fixiertes Material angewiesen, über den von mir (Echinodermen, 1911, p. 580) für die Cytomorphologie formulierten Funktionalstandpunkt nicht hinaus und meint (p. 298), daß „wir Unterschiede, die an fixiertem Material zwischen einzelnen Bestandteilen des Zellinhalts festzustellen sind, als Indizien für Unterschiede, die schon *in vivo* existiert haben, ansehen können.“ Was uns übrigens an den cellulären Vorgägen frappiert, ist, daß uns für eine gewisse Breite der Erscheinungen, deren Ausdehnung eben die Forschung ermittelt, bei cytomorphologischer Betrachtung stets Gleichartiges entgegentritt, während physikalisch-chemische Differenzen der Zustände und Arten sozusagen selbstverständlich sind. Wenn NĚMEC (p. 331) auch „bewiesen hat, daß sich auf mikrochemischem Wege Unterschiede zwischen Nucleolen und Chromosomen, zwischen diesen und den Chromatinkörpern, zwischen Cytoplasma und der Spindelsubstanz, zwischen dem Kernreticulum und der Kernmembran, zwischen diesem und dem Cytoplasma u. s. w. feststellen lassen“ —, so hat sich uns bei andersartiger Betrachtung z. B. im Chromatin eine biologische Erscheinungsreihe von weitgehender Kontinuität ergeben, innerhalb der sicherlich eine große Mannigfaltigkeit physikalisch-chemischer Prozesse abläuft.

Ähnliches gilt auch für die Ausführungen RŮŽIČKA's (1910 und Früheres), dessen Untersuchungsergebnisse wir nicht antasten, wenn wir seinen theoretischen Standpunkt, den er merkwürdigerweise gern als einen morphologischen formuliert, für keinen die Sachlage klärenden halten können. Unsere Zellforschung treibt keine vergleichende Morphologie im eigentlichen Sinne, aber noch weniger Physik oder Chemie, sondern sie ist zu einer Physiologie mit morphologischen Methoden besonderer Art (sofern sie von technisch Dargestelltem auf Vitales schließt), zu einer eben ihr eigenen Betrachtungsweise gezwungen. Ich spreche ganz allgemein von Phäno-menalistik, um die Forderung der Befreiung von metaphysischem, historisch erworbenem Ballast zum Ausdruck zu bringen.

3. Über das Verhalten des Chromatins.

Über das Verhältnis des Chromatins zu den Nucleolen in der Oocyte eines Seesternes äußert sich JORDAN (1910). Sofern er chromatische Nucleolen, enge Beziehungen des Chromatins der Chromosomen zu diesen sowohl bei ihrer Bildung wie bei der Rekonstruktion der Chromosomen annimmt, stimmen mit seinen Befunden meine auf breiterer Basis gewonnenen Resultate überein.

Die Randnucleolen, die JÖRGENSEN (1910) im Oocytenkern von *Proteus* kurz nach dem Bukettstadium auftreten sah, bleiben während des ganzen Kernwachstums der Kernmembran dicht angelagert. Ihre Auflösung in fädige chromatische Substanz während der Chromosomenrekonstruktion ist mit größter Bestimmtheit auszuschließen. Überhaupt muß JÖRGENSEN „bei *Proteus* jeden morphologischen Zusammenhang zwischen Randnucleolen und Chromatinsträngen auf das entschiedenste leugnen“. JÖRGENSEN hält diese Nucleolen für Speicher von Stoffwechselprodukten während des Kernwachstums und vermutungsweise (im Zusammenhang mit seinen Anschauungen über die Dotterbildung, auf die wir noch zu sprechen kommen) für Lieferanten von Fermenten, die zu Plasmawachstum und Dotterbildung in Beziehung zu bringen seien. Ich würde die Randnucleolen von *Proteus* demnach JÖRGENSEN's ersterer Annahme folgend den Excretnucleolen einreihen. Das Chromatin erfährt von dem Bukettstadium aus eine Zerstäubung. Die Rekonstruktion der Richtungsspindelchromosomen wird eingehend geschildert. Sie findet während des Hauptwachstums von Kern und Eileib statt.

Mit MOROFF, der seine Erfahrungen, soweit sie Metazoen betreffen, aus der Oogenese der Copepoden (1909) geschöpft hat, stimme ich ziemlich überein, wenn er (1910, p. 76) sagt: „Der morphologische Ausdruck der aus dem Kern auswandernden Stoffe sind aber die Chromidien, deren Form und vor allem Färbungsvermögen vom Grad ihrer chemischen Umwandlung abhängt.“ Er wird aber ein Opfer seiner methodologischen Unsicherheit, indem er in den Nucleolen nur mehr Fabriken trophischen Chromatins und in den Zelldifferenzierungen Umwandlungsprodukte des Chromatins erblickt. Der Nucleolus kann nur als topographischer Begriff gebraucht werden. Es gibt Nucleolen, die gar keine substantiellen Beziehungen zum Chromatin aufweisen. Eine eindeutig-substantielle Erklärung der Nucleolenphänomene ist unmöglich (siehe *Pelagia*, 1910, p. 201 ff.). Gegen die Auffassung der Zellprodukte als Chromatinumwandlungen

spricht die Beobachtung, namentlich die Verschiedenheit der Produkte und bei der Eibildung das Fortbestehen der „Chromidien“ nach der Dotterbildung (Medusen, Echinodermen).

Dem Austritt chromatischer Substanz aus dem Kern hat BUCHNER (Centriol, 1910) an der Hand der Literatur eine Studie gewidmet, in der er zu folgendem Schluß kommt: Das Centriol (oder das in vielen Fällen durch diesen Körper repräsentierte Kraftzentrum) löst im Bukettstadium die Kernmembran auf. Der so aus dem Kern heraus entstehende Diffusionsstrom gibt den Chromidien Gelegenheit zum Austritt aus dem Kern. — Bei derlei handelt es sich aber sicher um keine Erscheinung von allgemeiner Bedeutung. Ich habe bei meinen Objekten beim Chromatinaustritt, der auch nicht bei polar orientiertem Kern beobachtet wurde, weder eine Wirksamkeit des Centriols noch eine Lösung oder gar eine Zerreißung der Kernmembran beobachten können (siehe auch S. 623). Wahrscheinlich kommt der Abstoßung von Chromatinfadenenden im Bukettstadium eine andere Bedeutung als unseren Kinetochromidien zu.

Als Kinetochromidien dürfen wohl folgende Erscheinungen chromatischer Substanzen in Anspruch genommen werden, deren genetische Beziehung zum Kern der Zelle, in der sie gefunden werden, und deren Wirksamkeit bei der produktiven Leistung des Zellleibes von den Autoren angegeben wird:

ERHARD (1910) identifiziert die HOLMGREN'schen „Trophospongien“ in den Lebergangzellen der Schnecke mit Chromidien. In den Nebenhodenzellen der Maus wird durch die Tätigkeit des Chromatins im Zellplasma Secret gebildet.

Nach ISSAKOWITSCH (1910) nehmen die dem Kern entstammten Chromidien der Zellen der Randdrüsen bei der Siphonophore *Porpita* an der excretorischen Tätigkeit Anteil, indem sie zusammen mit dem Plasma, in dem sie sich befinden, durch eine chemische Umwandlung den Schleim liefern.

KUSCHAKEWITSCH (1910) findet Chromidien in den Nährzellen der Hodenanlage des Frosches.

In den Fettzellen, Önocyten und Pericardzellen der Musciden kommt nach POPOFF (1910) Chromatinausscheidung des Kernes vor. Die Chromidien werden im Plasma verteilt und umgeformt. Regressive Metamorphose führt zu Fett- und ähnlichen Bildungen. POPOFF fügt diesen Fall dem in seinen Zellstudien ausgeführten Theoriengebäude ein.

GOLDSCHMIDT (1910) hält das Tigroid der Ganglienzellen von

Ascaris für Chromatin, dessen Kernabstammung er wahrscheinlich macht, und sagt im Sinne der neuern Formulierung der Chromidialapparatelehre: „Das Tigroid ist nicht eine Besonderheit der Ganglienzenlen, sondern der spezifische Ausdruck einer allen Zellen zukommenden allgemeinen Gesetzlichkeit.“ Er findet wie ich das Chromatin stets den Wabenwänden einer Plasmastruktur im Sinne BÜTSCHLI's eingelagert.

Die Chromidien, die HIRSCHFELDER (1910) gelegentlich aus verschiedenen Zellen der Rotatorien erwähnt, dürften ihrer ganzen Beschreibung nach nur für die verschiedenen Drüsenzellen Geltung bewahren. Die Kopf- und Nervenzellen besitzen ein „intracelluläres Balkenwerk“, dessen Fäden die Chromidien gern anliegen. Dazu weist der Autor selbst auf die Fixationsschwierigkeiten bei Rotatorien hin. Solche „funktionelle“ Chromidialapparate sind verdächtig. Sie sind meistens eine Funktion schlechter Fixierung.

NĚMEC (1910) findet Chromidien (für botanische Objekte von TISCHLER, DERSCHAU, SCHILLER angegeben) eigentlich nur in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen von *Pritchardia robusta*. Vergeblich sucht er sie in Meristemen (wo ich ihr Fehlen im voraus vermutete, *Pelagia*, p. 194). Er denkt auch immer an den Austritt von Nucleolen durch die zerreißende Membran oder glaubt an mikrochemisch identifizierbare gelöste Substanzen. Gegen beides sind auf Tatsachen und methodologischen Erwägungen beruhende Bedenken geltend zu machen, die ich S. 638 schon anführte.

Schließlich muß noch auf Angaben eingegangen werden, die sich in den Arbeiten von JÖRGENSEN (1910) und BUCHNER (*Sagitta* 1910) finden.

Eine Chromatinemission, wie sie bei unsren Objekten in den Oocyten vorkommt, findet sich nach JÖRGENSEN (1910) bei *Proteus* nicht. Er lehnt daher die auf der Anwesenheit reichlichen Chromatins im Zelleib fußen den allgemeinen Theorien der Dotterbildung von POPOFF (Depressionstheorie) und GOEDSCHMIDT (Chromidialapparat) ab, muß aber allerdings die für Copepoden von MOROFF (1909) und Ascidiens von mir (1909) genauer geschilderten Verhältnisse anerkennen. Für *Proteus* vermutet JÖRGENSEN die Teilnahme des Kernes an der Dotterbildung durch Abgabe gelöster, mit unsren Methoden nicht darstellbarer Stoffe, läßt also das Problem der Kooperation von Kern und Plasma offen. Will man den Fall von *Proteus* und wohl auch andern Amphibien nicht einstweilen dahin gestellt sein lassen und sollten sich nicht doch noch von den nach den Angaben allerdings als Excretspeicher anzu-

sprechenden, aber doch immerhin mit chromatischen Farbstoffen tingierbaren und bei ihrer Entstehung zu den Chromatinfäden in Beziehung stehenden Randnucleolen substantielle Beziehungen zu den Zelleiberscheinungen auffinden lassen, so wäre bei dem im Bukettstadium aus dem Kern polar austretenden Chromatin nach weiteren Anknüpfungen Umschau zu halten. Schon in den Oogenien findet JÖRGENSEN Mitochondrien unbekannter Herkunft (p. 453), zu diesen treten dann in den jungen Oocyten von den Chromosomenenden (bei polarer Anordnung der Chromatinfäden im Kern) in großem Quantum abfließende chromatische Massen (p. 467). Dieses „Chromidium“ entzieht sich nun zwar nach einiger Zeit mit Einsetzen der ersten Fettspeicherungen der Beobachtung (p. 547 ff.), bildet aber in andern Fällen doch „eine Art ‚Kristallisationszentrum‘ für die neuanschießenden Fettschollen“ (p. 561). JÖRGENSEN verwehrt es nun allerdings anzunehmen, daß „der aus dem Kern als ‚Chromidium‘ ausgestoßene Anteil trophischer Kernsubstanz zur Aktivierung des Eiplasmas dient, sondern er degeneriert zu Fett“ (p. 603). Er will es lieber dem nach der Chromatinzerstäubung im Kern „neu anschließenden Oxy-Trophochromatin“ Stoffe liefern lassen, „denn wir sehen dieses neue Chromatin regelmäßig auf der Polseite des Kerns entstehen, wo im Plasma das Chromidium liegt usw.“ (p. 603). JÖRGENSEN's ganze Untersuchung ist durchsetzt von chemischen Betrachtungen, die aber meines Erachtens in der gegenwärtigen Zellforschung den Chemiker wohl noch weniger befriedigen können als manchen Biologen. Hält man sich bloß an die cytomorphologisch wirklich vorliegenden Erscheinungen, so mögen vielleicht doch Beziehungen des Chromatins zu den Zellvorgängen gefunden werden. Diesem bei meiner Unkenntnis des Objekts (die mich auch eine andere Deutungsmöglichkeit der Befunde unterdrücken läßt) unmaßgeblichem Urteil darf ich doch die sichere Behauptung anschließen, daß trotz JÖRGENSEN's umfangreichem Bericht noch weitere Untersuchungen der Amphibieneibildung wünschenswert erscheinen.

Das Ergebnis von BUCHNER's (1910) Untersuchung der Keimbahn der Sagitten ist kurz folgendes (p. 270): „Eine Epithelzelle rückt in die Oocyte, degeneriert hier unter den Erscheinungen der Hyperchromasie und bildet einen chromatischen Körper, der [nach Abschluß der Reifung und Befruchtung bei der Furchung] stets nur in eine Tochterzelle gelangt. Auf späteren Stadien zerfällt er zu Chromidien, wobei sich Beziehungen zur Sphäre finden. Die Chromidien gelangen nur in das Plasma der Urgeschlechtszellen und verschmelzen

viel später — wenigstens im Ovar — mit dem Kern der Wirtszelle, in dem sie eine den Nucleolen entsprechende Rolle spielen.“ Entstammte der Keimbahnkörper dem Oocytenkern und lägen nicht seine eigenartigen Beziehungen zu dem Kern der Oocyten nächster Generation vor, so reihte sich der Fall von *Sagitta* dem an, was ich über die Bedeutung des Oocytenchromatins für die Furchung ermittelte (Echinodermen, 1911, p. 585 ff.). In Anschauung seines Ursprungs aber wird es überhaupt nicht gut sein, den Keimbahnkörper als Chromidium zu bezeichnen; denn wenn dieser Terminus nicht wenigstens für Gebilde reserviert bleibt, deren genetische Beziehungen zum Chromatin der Kerne, in denen sie gefunden werden, nachzuweisen sind, wird er bald alle Faßbarkeit verlieren oder Sonderbezeichnungen für verschiedene Chromidiensorten erfordern. Die Beziehung des Keimbahnkörpers zum Oocytenkern nächster Generation drängt die naheliegende Vorstellung, es handle sich um eine an sich bedeutungslose Begleitung der Keimbahn durch einen Fremdkörper, zurück und führt BUCHNER zur Annahme seines trophogamen Modus der Keimbahnbestimmung, den er durch lehrreiche Vergleiche aus der Literatur, die freilich meist jetzt dringend eine Neuuntersuchung verlangen, den gewohnten Anschauungen zu nähern sucht. „Es ist das Wahrscheinlichste anzunehmen, daß aus dem allgemeinen Fall der Versorgung des Eis mit Nährstoffen sich der spezielle abgeleitet hat, der noch dazu eine besondere Ausstattung der Geschlechtszellen mit solchen bezweckt“ (p. 281). Für *Sagitta* stellt BUCHNER eine Chromatinemission, wie ich sie z. B. in vorstehenden Untersuchungen wieder bringe, in Abrede. Er leitet ja vielmehr die chromatischen „Randkörper“ des Kernes von dem zerfallenen Keimbahnkörper her. Er „weiß keinen theoretischen Grund und sieht keine morphologischen Belege dafür, daß einerseits die Chromatinbrocken untergehen, anderseits neue im Kern entstehen. Der Kern enthält die zarten Fäden, an denen nie etwas von einer tropfenförmigen Substanzabstoßung zu beobachten ist, nie liegen überhaupt im Innern des Kernes Nucleolen und nie finden sich beide Bildungen ‚Mitochondrien‘ und ‚Randnucleoli‘ zugleich“ (p. 259). Dazu will ich mir die Bemerkung erlauben, daß ich bei *Aequorea* auch bei noch fädiger Lagerung des Caryochromatins die Emission einsetzen sah (S. 617 und Fig. 5 vorliegender Abhandlung) und daß nach ELPATIEWSKY (1910), dessen ausführliche Darstellung mir noch nicht vorliegt, der Keimbahnkörper nur noch bei der ersten Urgeschlechtszellenteilung deutlich zu sehen ist: „Von diesem Moment an fängt der

besondere Körper an blaß zu werden und allmählich zu verschwinden, d. h. wie es scheint sich aufzulösen. Bei der folgenden Teilung, die 4 Urgeschlechtszellen gibt, gelingt es nur selten, seine Anwesenheit in Form der sich färbenden Körner zu konstatieren.“¹⁾

4. Über Plastosomen.²⁾

Unter diesem Terminus von MEVES seien hier Gebilde zusammengefaßt, die im Zelleib vorkommen und deren Kernabstammung ihre Autoren leugnen (autonome Gebilde des Zelleibs) oder doch unsicher lassen. Welcher Art die Beziehungen der Plastosomen zu unserm Chromatin sind, ist nur von Fall zu Fall zu entscheiden. Merkwürdig ist, daß bei den Wirbellosen ein genetischer Zusammenhang beider Erscheinungen leichter nachweisbar zu sein scheint als bei den Vertebraten. So leitete ich z. B. die Mitochondrien der reifen Eier und der Furchung von Medusen und Echinodermen von Kinetochromidien her, während von den sich namentlich auf Wirbeltiere beschränkenden Plastosomenforschern immer wieder jede Kernbeziehung in Abrede gestellt wird.

Als Struktur des Protoplasmas nimmt MEVES (1910) die Chondriosomen in Anspruch, wenn er sagt: Die FLEMMING'schen Fila, die Bioblasten ALTMANN's und die Chondriosomen sind ein und dieselbe Substanz, die bald in Form von Körnern, bald in der von Fäden auftritt. SAMSSONOW (1910) schließt sich ihm ganz an.

RETZIUS (1910) will die Filartheorie FLEMMING's für die Echinodermeneier bestätigen. Ich glaube aber, daß ihm extranucleäre ag-

1) Anm. b. d. Korr. (April 1911).

Aus den eingehenden Darstellungen, die STEVENS (1910) und namentlich ELPATIEWSKY (1910) von der Eibildung bei *Sagitta* geben, sind für unsere Betrachtung folgende wichtige Ergebnisse zu entnehmen: Die chromatischen Einlagerungen der Kernmembran der Oocyte [BUCHNER's „Randkörper“] entstammen dem Chromatin des Oocytenkerns selbst. Auch der Keimbahnkörper läßt sich aus Substanzen des Oocytenkerns herleiten. Fremdzelliges Material hat weder zu den „Randkörpern“ noch zum Keimbahnkörper Beziehungen. — Damit scheint der Fall *Sagitta* seine Ausnahmestellung zu verlassen.

2) Anm. b. d. Korr.

Von Januar bis April 1911 unternahm ich zahlreiche Versuche zur Klärung der Beziehungen von extranucleärem Chromatin und Plastosomen etc., die die völlige Heterogenität beider Erscheinungen ergaben. Näheres darüber und über die daraus zu ziehenden Folgerungen wird in Bälde andernorts mitgeteilt.

glutinierende Chromatinpartikel vorlagen, auf die ich in meiner Echinodermarbeit (1911) näher eingegangen bin.

GIGLIO-TOS u. GRANATA (1908) treiben die Konstanzidee intracellularärer Erscheinungen sehr weit, indem sie Analogien zwischen den „Chromatomen“ des Kernes und den „Chondriomen“ des Zelleibes konstruieren.

Die Homologie tierischer und pflanzlicher Chondriosomen darzutun bemühen sich DUESBERG u. HOVEN (1910): Les chondriosomes des cellules végétales sont les homologues des chondriosomes des cellules animales et par conséquent de nature cytoplasmique. Gegen TISCHLER und DERSCHAU wollen sie feststellen, daß diese Gebilde nie dem Kern entstammen.

Allzuviel Heterogenes subsumiert KOROTNEFF (1910) unter dem Mitochondrienbegriff.

Zur ZOJA-MEVES'schen Behauptung der Einführung männlicher Mitochondrien ins Ei bei der Befruchtung, die ich (1911) für die Echinodermen ablehnen muß, ist interessant, daß LAMS (1910) beim Meerschweinchen das Spermatozoon samt Schwanz ins Ei dringen läßt. Dieser bleibt bei der ersten Teilung in einer Blastomere: une des cellules seulement ayant son vitellus constitué de cytoplasme à la fois femelle et mâle.

Zahlreich sind die Arbeiten über die Anteilnahme der Plastosomen an der Produktion der Zelle. Verschiedene Funktionszustände von Mitochondrien beschrieben CHAMPY (1909), NAGEOTTE (1909) und POLICARD (1909).

Ihre Rolle bei der Spermatogenese der Katze beschreibt LEPLAT (1910).

REGAUD (1909) sagt von Drüsenzellen: Dans les cellules qui fabriquent des grains de ségrégation — les chondriosomes sont la matrix de ces grains. Ihm schließt sich HOVEN (1910) an.

Die Umwandlung von Mitochondrien in Dotter behauptet RUSSO (1910).

LAMS (1910) sagt vom Ei des Meerschweinchens: Le cytoplasme est bouré d'éléments mitochondriaux, qui interviennent dans l'élaboration des véritables boules graisseuses.

PENSA (1910) findet mit den spezifischen Methoden färbbare Mitochondrien in Phanerogamenzellen, die nach einer Reihe von Umwandlungen assumono l'aspetto di corpi clorofilliari tipici.

HOVEN (1910) schließt sich MEVES an: Les neurofibrilles se forment aux dépens des chondriosomes.

5. Über die Vererbungssubstanz.

Durch die Durchforschung der Beziehungen des Chromatins zu den Zellenvorgängen erscheint die Frage nach der Lokalisation der Stoffe, an die die Erbfähigkeit gebunden ist, in neuem Licht. Im wesentlichen gewinnt dadurch die alte Auffassung, dem Chromatin eine besondere Rolle zuzuschreiben, nachdem sie in den letzten Jahren einigermaßen erschüttert zu sein schien, wieder besondere Stärke. Meine Anschauung formulierte ich (ausführlicher in Echinodermen, 1911, p. 587 ff.) kurz folgendermaßen: Wir sehen bei der Geschlechtszellenbildung, Befruchtung, Furchung und Organbildung die chromatische Substanz sowohl in bezug auf die Einzelzelle wie auf das Verhältnis der Zelle zum Organismus eine besonders auffällige Rolle spielen, die wir biologisch am einfachsten so deuten, daß wir die Erscheinungen dem Chromatin als der Substanz von regulativer Bedeutung untertan darstellen. Die Kooperation von Kern und Zelleib löst sich dann in die Beziehungen der determinierenden Substanz zu den determinierten auf, und die Zellbestandteile erscheinen direkt oder als Hilfsapparate an den Prozessen beteiligt. Der Kern erscheint als der Apparat, der der Entfaltung der Chromatinfunktionen dient. Der Ruhekern grenzt sich als distinktes Gebiet im Cytoplasma ab, damit von hier aus, den Fall einer produzierenden Zelle angenommen, das Chromatin in gesetzmäßiger Weise zum Zelleib in Beziehung trete. Gelegentlich der Emission findet die Beeinflussung des Cytoplasmas durch das Chromatin statt, indem die Kinetochromidien in den Zelleib gelangen. Hier findet dann vom Cytoplasma aus die produktive Leistung statt. Bei der reinen Zellvermehrung verhält sich das Caryochromatin in der Weise passiv, als keine der Emission entsprechenden Aktivitätsäußerungen zu konstatieren sind. Durch die Mitose wird das Chromatin in exakter Weise halbiert und so durch die Zellgenerationen transportiert. Ein besonderer Fall von Zellformation ist die Furchung durch die Anteilnahme der Chromatin-kondensa des Zelleibes. Sie ist lehrreich deswegen, weil sie das Hinübergreifen eines Zellindividuums in Produktion (der Oocyte) auf die sich anschließende Zellformation (die Furchung) zeigt. Ich zog dann die Ergebnisse der Bastardbefruchtung und die experimentelle Beeinflussung der Furchung in den Kreis solcher Betrachtung.

Hier sei zunächst die Frage aufgeworfen, ob nicht BOVERI's

Ascaris-Befunde (Früheres und 1910) mit vorstehenden Ausführungen zu vereinigen wären. Hinsichtlich der Diminution der Chromosomen kommt BOVERI bekanntlich zur Annahme folgender Wechselwirkung von Kern und Plasma in der Ontogenese: Es ist zunächst das differente Protoplasma, das entscheidet, ob Urchromosomen erhalten bleiben oder Diminution zu somatischen Chromosomen statthat. Dann aber ist es wieder rückwirkend das Chromatin des Kerns, das die Zellen zu Fortpflanzungszellen oder Somazellen macht. — Es wäre nun das *Ascaris*-Ei auf das Verhalten etwaigen extranucleären Chromatins zu untersuchen. Drückt sich die Heteropolie des Eies in einer derartigen Konstitution des Furchungssplasmas aus, so ordnen sich die Erscheinungen in das oben skizzierte Schema der Formation auf Grund des determinierenden Emissums einer früheren Produktionsphase, hier der Eibildung, ein. Die Konstitutionsdifferenz der Blastomeren entscheidet dann, ob Diminution statthat oder nicht. In der Weise befindet sich eben im Zelleib ein Mosaik, daß bei normaler Entwicklung die Teilung bestimmtermaßen vor sich geht. Künstliche Umlagerung des determinativen Mosaiks gibt eine Teilung in Teilstücke veränderter Potenz, sofern nicht vor der Teilung noch eine regulierende Umlagerung des Mosaiks in den Normalzustand statthat.

RŮŽIČKA (1909) und NĚMEC (1910) erscheint die Inanspruchnahme des Chromatins als Vererbungssubstanz zweifelhaft, weil sie mit mikrochemischen Methoden keine Kontinuität finden können. RŮŽIČKA sagt (p. 49): „Es handelt sich bei der Vererbung um keine Kontinuität einer ‚Erbmasse‘, sondern um die Kontinuität einer Erbfähigkeit, die auf einer besonderen chemischen Konstitution und dem durch sie unter gewissen äußeren Bedingungen ermöglichten Stoffwechsel beruht“. Dieser Chemismus muß aber doch irgendein materielles Substrat haben. Berücksichtigt man dazu meine obigen Ausführungen über das Verhältnis der Mikrochemie zur Cytomorphologie (p. 630), so ist es nicht schwer, RŮŽIČKA auf O. HERTWIG's Standpunkt der „morphologischen Vererbungstheorie“ in dem vorhin skizzierten Ausbau zurückzuführen. NĚMEC und RŮŽIČKA legen großen Wert auf GODELEWSKI's Echinidenbastarde (1906). Nachdem aber ich das Verhalten des Chromatins gerade in diesem Tierstamm genau dargelegt habe (Echinodermen, 1911) und von BALTZER (1910) die Elimination des väterlichen Chromatins bei Bastarden von mütterlichen Artcharakteren nachgewiesen worden ist, bilden GODELEWSKI's Ergebnisse nicht nur keinen Einwand gegen unsere Auf-

fassung des Chromatins als Idioplasma, sondern sie stützen sie vielmehr in ausgezeichneter Weise.

Auch ein anderer Experimentalforscher, CORRENS (1909), kommt zu dem Ergebnis, „daß der Kern der Keimzelle allein und nicht auch ihr Plasma wirksam ist, und daß er eine andere Eigenschaft überträgt als sein Plasma besitzt“. Dazu würde ich für Metazoen die Präzisierung machen: Das Kernchromatin (bei Befruchtung von amphimiktischer Zusammensetzung) kommt in der Ontogenese zur Wirkung, sobald die von der Eileibkonstitution beherrschte Furchungsphase abgelaufen ist und die organogenetischen Prozesse einsetzen.

So genügt das Caryochromatin auch der Forderung, die DEMOLL (1910) auf deduktivem Wege für eine Erbsubstanz stellt: „Wir haben zu erwarten, daß die Entwicklung vom Ei bis zur Urkeimzellenbildung in der Keimbahn lediglich von den mütterlichen Keimbahnbiophoren geleitet wird.“ Wir haben „weiter zu erwarten, daß in den somatischen Zellen die erste Aktivierung von Biophoren erst etwa zur Zeit, da die Urkeimzelle gebildet wird, erfolgt, daß demnach in dieser ersten Entwicklungsphase lediglich der mütterliche Typus zur Entfaltung gelangen kann“. Ich fand an den ersten Entwicklungsvorgängen, d. h. an der Furchung, nur „Biophoren“ teilnehmen, die den „Iden“ des mütterlichen Keimmaterials entstammten. Die Eibildung erweist sich als die Vorentwicklung, die in der Furchung zur Ausführung kommt, dann erst wird andern eventuell bei der Befruchtung induzierten innern Faktoren Wirkungsmöglichkeit gegeben. Wenigstens beim Seeigel liegen die Dinge so. In welcher Breite die Verallgemeinerung zu Recht besteht, werden weitere Untersuchungen lehren.

Jena, Dezember 1910.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- BALTZER, 1910, Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 497—621, tab. 25—29.
- BOVERI, 1910, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ ungleicher Chromosomenteilung, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 3, p. 131—214, tab. 11—16, 24 Textfigg.
- BUCHNER, 1910, Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 215—228, 23 Textfigg.
- , 1910, Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 233—288, tab. 17—22, 19 Textfigg.
- CHAMPY, 1909, A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 66, S. 185—186.
- , 1909, Mitochondries et corps chromatoides des spermatogonies des anoures, ibid., Vol. 66, p. 215—217.
- , 1909, Sur la structure de la cellule absorbante de l'intestin, ibid., Vol. 67, p. 629—630.
- CHUN, 1891, Die canarischen Siphonophoren etc. I., in: Abh. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt, Vol. 16, p. 551—627, tab. 1—7.
- , 1895, Die canarischen Siphonophoren etc. II., ibid., Vol. 18, p. 57—140, tab. 1—5.
- CORRENS, 1909, Zur Kenntniss der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung, in: Ztschr. Abst. Vererbung., Vol. 2, p. 331—340.
- DEMOLL, 1910, Zur Lokalisation der Erbanlagen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., p. 133—168.

- DUESBERG et HOVEN, 1910, Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales, in: Anat. Anz., Vol. 36, p. 96—100, 5 Textfig.
- ELPATIEWSKY, 1910, Die Urgeschlechtszellenbildung bei *Sagitta*, ibid., Vol. 35, p. 226—239, 19 Textfigg.
- , 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Genitalprodukte bei *Sagitta*. I. Die Entwicklung der Eier, in: Biol. Zeitschr. Moskau, Vol. 1, p. 333—367, tab. 1—3.
- ERHARD, 1910, Studien über „Trophospongien“. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Sekretion, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 133—166, tab. 8—9.
- GIGLIO-TOS und GRANATA, 1908, I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus*, in: Biologica Torino, Vol. 2, p. 1—115, tab. 1—2, 28 Textfigg.
- GODLEWSKI, 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 20, p. 579—644.
- GOLDSCHMIDT, 1910, Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalcephala* III., in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 2, p. 254—354. tab. 17—23, 29 Textfigg.
- HAECKEL, 1880, Das System der Medusen, Jena, p. 1—672, tab. 1—40.
- , 1888, Report on the Siphonophorae, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 28, p. 1—380, tab. 1—50.
- HAECKER, 1892, Die Furchung des Eies von *Aequorea Forskalea*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 40, p. 243—263, tab. 13—14, 5 Textfigg.
- HARTMANN, 1909, Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kern- teilung etc., in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, p. 481—487 und 491—506, 11 Textfigg.
- , 1910, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonym- phiden, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 349—396, tab. 27 —30, 3 Textfigg.
- HIRSCHFELDER, 1910, Beiträge zur Histologie der Rädertiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 96, p. 209—335, tab. 9—13, 9 Textfigg.
- HOVEN, 1910, Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion, in: Anat. Anz., Vol. 37, p. 343—351, 7 Textfigg.
- , 1910, Sur l'histogenèse du système nerveux périphériques chez le poulet et sur le rôle des chondriosomes dans la neurofibrillation, in: Arch. Biol., Vol. 25, p. 427—492.
- HERTWIG, O., 1878, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Dritter Teil, in: Morphol. Jahrb., Vol. 4, p. 177—213, tab. 9—11.
- HERTWIG, O. u. R., 1878, Der Organismus der Medusen, Jena, 70 p., 3 tab.
- ISSAKOWITSCH, 1910, Die Randdrüsen von *Porpita mediteranea* ESCH. Ein

- Beitrag zur Chromidienlehre, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 303—322, tab. 24, 2 Textfigg.
- JORDAN, H. E., 1910, The relation of nucleoli to chromosomes in the egg of *Cribrella sanguineolenta* LÜTKEN, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 392—405, 9 Textfigg.
- JÖRGENSEN, 1910, Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von *Proteus anguineus*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 438—634, tab. 33—45.
- KOROTNEFF, 1910, Histologische Beobachtungen über die Mitochondrien, sowie die Struktur und Entwicklung der Muskelfasern einiger Wirbellosen, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5, p. 406—421, 23 Textfig.
- KORSCHELT, 1890, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat., p. 1—154, tab. 1—6.
- KÜHN, 1910, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen, ibid., Vol. 30, Anat., p. 43—174, tab. 4—11, 16 Textfigg.
- KUSCHAKEWITSCH, 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 2, p. 61—224, tab. 3—13, 3 Textfigg.
- LAMS, 1910, Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum* FÉR. Acad. R. Belgique, Mém. (2), Vol. 2, 144 pp., 9 tabb.
- , 1910, Recherches sur l'œuf de Cobaye (*Cavia cobaya*) etc., in: Verh. 2. internat. Anat.-Kongress [Brüssel].
- LÉPLAT, 1910, La spermiogenèse chez le chat (*Felis catus domesticus*), in: Arch. Biol., Vol. 26, p. 401—426.
- MEVES, 1910, Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weißen Blutzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 75, p. 642—658, tab. 26.
- MONTGOMERY, 1899, Comparative cytological studies with especial reference to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., Vol. 15, p. 265—582, tab. 21—30.
- MOROFF, 1909, Oogenetische Studien, I. Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2, p. 433—493, tab. 34—36.
- , 1910, Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei *Thallasiocolla*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, p. 73—122, 65 Textfigg.
- NAGEOTTE, 1909, Mitochondries du tissu nerveux, in: CR. Soc. Biol., Paris, Vol. 66, p. 825—828.
- , 1909, Mitochondries et grains spumeux dans les cellules nerveuses, ibid., Vol. 67, p. 130—132.
- , 1909, Mitochondries et neurocératine de la gaine de myéline, ibid., Vol. 67, p. 472—475.
- NĚMEC, 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, Berlin, 532 pp., 5 tab., 119 Textfigg.

- PENSA, 1910, Alcune formazioni endocellulari dei vegetali, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 325—333, 5 Textfigg.
- POLICARD, 1909, Sur la structure des mitochondries, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 66, p. 100—101.
- , 1909, Notes histo-physiologiques sur la cellule hépatique. I. Les Formations filamenteuses de la cellule hépatique de la grenouille; modification pendant la digestion, *ibid.*, Vol. 66.
- , 1909, Notes histo-physiologiques sur la cellule hépatique. II. Sur certaines formations colorables par l'hématoxyline ferrique dans la cellule hépatique des mammifères, *ibid.*, Vol. 66, p. 465—467.
- POPOFF, 1910, Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Nach Untersuchungen an Musciden, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 19—48, tab. 4—6, 2 Textfigg.
- REGAUD, 1909, Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 66, p. 1034—1036, 4 Textfigg.
- RETZIUS, 1910, Zur Struktur des Protoplasmas, besonders in den Eiern von Echinodermen, in: *Ark. Zool.*, Vol. 6, p. 1—29, tab. 1—2.
- RICHTER, 1907, Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 86, p. 557—618, tab. 27—29. 13 Textfigg.
- RUSSO, 1910, Sui mutamenti che subiscono i mitocondri ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di coniglia in diversi periodi di inanizzazione, in: *Arch. Zellforsch.*, Vol. 5, p. 173—181, tab. 13.
- RŮŽIČKA, 1909, Über Erbsubstanz und Vererbungsmechanik, in: *Ztschr. allg. Physiol.*, Vol. 10, Sammelref. 1—55.
- , 1910, Das Chromatin und Plastin in ihren Beziehungen zur Regsamkeit des Stoffwechsels, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 49—72.
- SAMSSONOW, 1910, Über die Beziehungen der Filarmasse FLEMMING's zu den Fäden und Körnern ALTMANN's usw., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 75, p. 635—641, tab. 25.
- SCHAXEL, 1909, Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildung bei den Ascidien. Ein Beitrag zur Frage der Chromidiens bei Metazoen, in: *Arch. Zellforsch.*, Vol. 4, p. 265—308, tab. 19—21, 1 Textfig.
- , 1910, Die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca PÉR. et LÈSS. Untersuchungen über die morphologischen Beziehungen der Kernsubstanzen untereinander und zum Cytoplasma, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 1, p. 167—212, tab. 10—13, 2 Textfigg.
- , 1911, Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 76, p. 543—607, tab. 19—23, 8 Textfigg.
- , 1911, Die Bedeutung des Chromatins nach Untersuchungen an Meta-

zoenzellen. Vortrag geh. auf dem 8. internat. Zool.-Kongreß in Graz am 17. August 1910.

STECHE, 1907, Die Genitalanlagen der Rhyzophysalien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 86, p. 134—171, tab. 9—11, 3 Textfigg.

—, 1908, Die Entwickelung der Genitaltrauben bei *Physalia*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 32, p. 638—641.

STEVENS, 1910, Further studies on reproduction in *Sagitta*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 21, p. 279—319.

TSCHASCHIN, 1910, Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vögelembryonen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 597—607, 8 Textfigg. und p. 621—631.

WEISMANN, 1883, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena, 295 pp., 24 Taf.

Erklärung der Abbildungen.

Da die Reproduktion auf lithographischem Wege die Abbildungen im Vergleich zu den Originalen stets einigermaßen schematisiert erscheinen läßt, wurden diese Figuren durch mechanisches Verfahren (Lichtdruck) wiedergegeben. Den Lithographien gegenüber sind sie infolge ihrer Einfarbigkeit weniger instruktiv. Das Chromatin ist schwarz gehalten; im übrigen suchte ich mit Nuancen auszukommen.

Gezeichnet wurde mit Hilfe ZEISS'scher Instrumente (Optik, Zeichenapparat, Zeichentisch) auf der Höhe des Objekttisches. Die Figuren sind in der Originalgröße reproduziert.

Im Folgenden gelten die Abkürzungen:

Ap = Homogene Apochromat-Immersion, n. A. 1,3, 2 mm,

Ob = Objektiv,

Oc = Okular,

Co = Kompensationsokular.

Tafel 31.

Fig. 1—12. *Aequorea discus*. Fig. 13—18. *Forskalia contorta*.

Fig. 1. Ap. Co 18. Oogonie zwischen Zellen des subumbrellaren Ectoderms des Ovarialstreifens.

Fig. 2. Ap, Co 18. Oogonienmitose.

Fig. 3. Ap, Co 18. Junge Oocyte mit fädigem Chromatin.

Fig. 4. Ap, Co 18. Lockerung der Chromatinfäden und Auftreten des Nucleolus.

Fig. 5. Ap, Co 18. Weitere Lockerung der Chromatinfäden. Beginn der Emission.

Fig. 6. Ap, Co 18. Fadenlagerung des Chromatins noch erkennbar, Chromatinemission.

Fig. 7. Ap, Co 18. Flockig-fädige Lagerung des Caryochromatins. Der Nucleolus rückt in die Kernmitte. Die Oocyte nähert sich im Ovar der Entodermseite.

Fig. 8. Ap, Co 18. Weitgehendste Verteilung des Caryochromatins. Späte Emission. Ausbreitung des Chromatins im Zelleib.

Fig. 9. Ap, Co 18. Ende der Emission. Das Caryochromatin kehrt unter der Kernoberfläche zu fädiger Lagerung zurück. Nucleolus mit chromatinfreiem Hof im Kerninnern. Die Oocyte liegt der Entodermseite des Ovars an. Chromasie des Zelleibes.

Fig. 10. Ap, Oc 4. Reconstruction der Chromosomen unter der Oberfläche des Keimbläschens. Vacuolisierung des Nucleolus.

Fig. 11. Ap, Oc 4. Ausschnitt aus der nahezu reifen Oocyte. Das Keimbläschen ist an die Zelloberfläche getreten und seine Auflösung wird durch Fältelung seiner Membran eingeleitet. Die Chromosomen liegen nahe der Außenseite (in dem 4 μ dicken Schnitt nur teilweise enthalten). Der Nucleolus ist von großen Vacuolen aufgetrieben.

Fig. 12. Ap, Co 18. Ausschnitt aus dem reifen Eileib. Dem achromatischen Cytoplasma sind chromatische Condensa und spärlicher Dotter eingelagert.

Fig. 13. Ap, Co 18. Mitose und Ruhestadien von Oogonien aus der weiblichen Geschlechtsknospe.

Fig. 14. Ap, Co 18. Chromatinfäden nach der Teilung. Erscheinen des Nucleolus. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 15. Ap, Co 18. Junge Oocyten, Tochterzellen derselben Oogonie. Beginn der Lockerung der Chromatinfäden. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 16. Ap, Co 18. Das Chromatin verläßt die Fadenlagerung, um sich im Nucleolus anzusammeln. (Ansicht senkrecht zur teilenden Ebene).

Fig. 17. Ap, Co 18. Etwas späteres Stadium als Fig. 16. Chromatinanreicherung im Nucleolus. (Ansicht parallel zur teilenden Ebene).

Fig. 18. Ap, Co 18. Beginn der Emission bei noch rundem Kern von glatter Oberfläche.

Tafel 32.

Fig. 19—25. *Forskalia contorta*.

Fig. 19—21. Ap, Co 12. Drei Emissionsstadien. Alles Chromatin im Nucleolus, von dem es in zentrifugalen Bahnen zur Membran strömt. Zwischen den Stauungskuppen bildet der Kern allmählich wieder verstreichende Ausbuchtungen.

Fig. 22. Ap, Co 12. Stadium nach der Emmission. Der Chromatingehalt des Nucleolus geht zurück. Im Kernraum zeigen sich erste Spuren fädiger Chromatinansammlungen. Der Kern erhält wieder eine nahezu glatte Oberfläche. Chromasie des Zelleibes.

Fig. 23. Ap. Co 12. Keimbläschen mit entchromatisiertem Nucleolus und sich rekonstruierenden Chromosomen (nur in An- und Ausschnitten von 4 μ Dicke), deren axiale dichteste Substanz allmählich in die den Kernraum erfüllenden feinsten Partikel übergeht.

Fig. 24. Ap, Co 12. Eileibreifung: locker verteiltes Chromatin und erste Dotterspuren.

Fig. 25. Ap, Co 12. Späteres Stadium der Eileibreifung: Chromatincondensa und größere Dotterschollen außer den kleinen Dotterspuren.

Tafel 33.

Fig. 26—33. *Agalma rubra*.

Fig. 26. Ap, Oc 4. Frühes Emissionsstadium. Geringe Lappung des Kernes.

Fig. 27. Ap, Oc 4. Mittleres Emissionsstadium.

Fig. 28. Ap, Oc 4. Ende der Emission. Im Nucleolus erscheinen chromatinfreie Gebiete. Die radiäre Anordnung des abströmenden Chromatins verwischt sich.

Fig. 29. Ap, Oc 4. Weitere Entchromatisierung des Nucleolus. Im Kern erscheint das Chromatin wieder in fädiger Lagerung. Chromasie des Zelleibes mit „Chromidialnetzen“. Die Einbuchtungen der Oberfläche röhren von dem anliegenden medusoiden Gonophor her.

Fig. 30. Ap, Oc 2. In dem Ausschnitt des Zelleibes beginnende Dotterbildung.

Fig. 30—32. Ap, Oc 2. Keimbläschen mit Nucleolus in Vacuolisierung und sich rekonstruierenden Chromosomen.

Fig. 33. Ap, Oc 4. Ausschnitt aus dem Zelleib des reifen Eies. Die großen gegeneinander abgeplatteten Dotterschollen sind durch cytoplasmatische Wände, denen chromatische Kondensa eingelagert sind, voneinander getrennt.



Fig. 1.

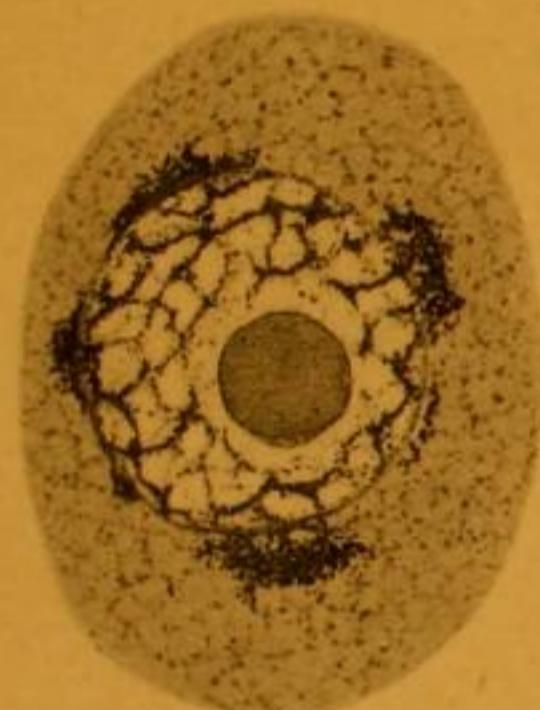


Fig. 2.

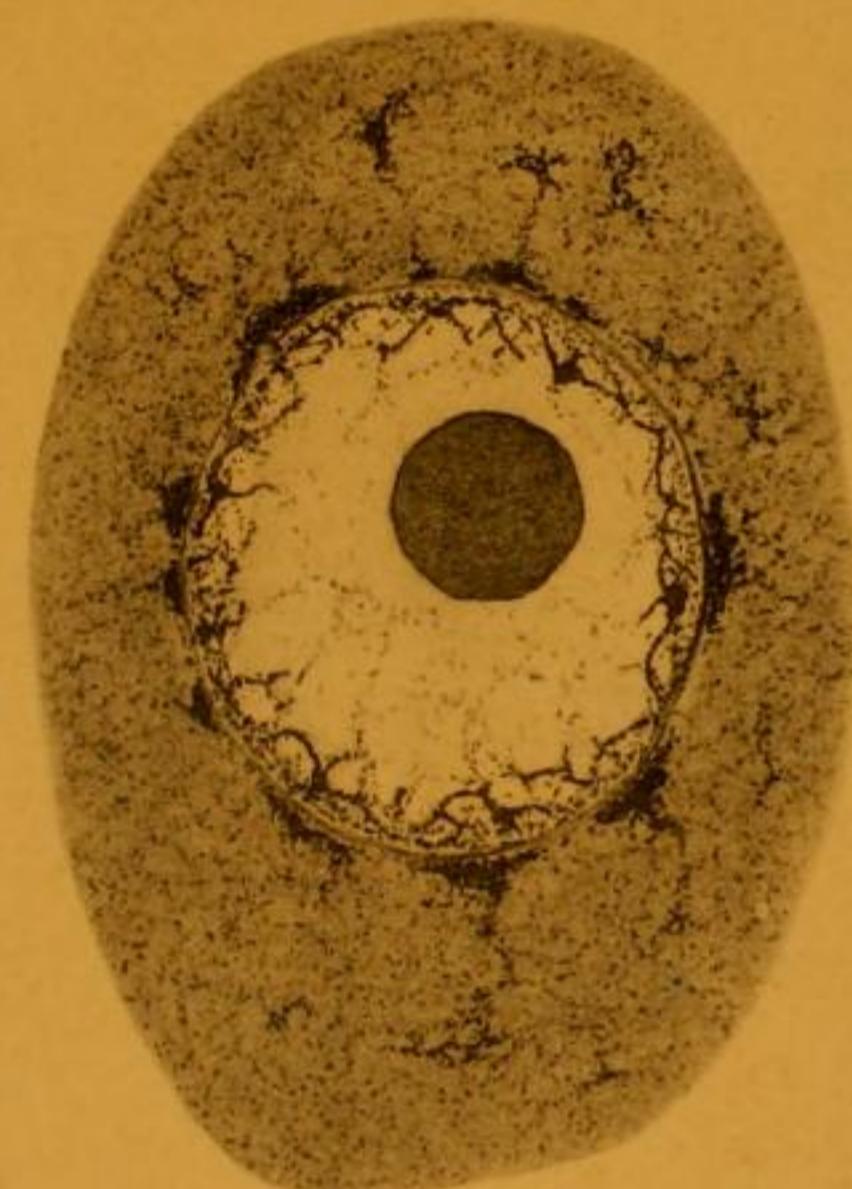


Fig. 3.



Fig. 4.

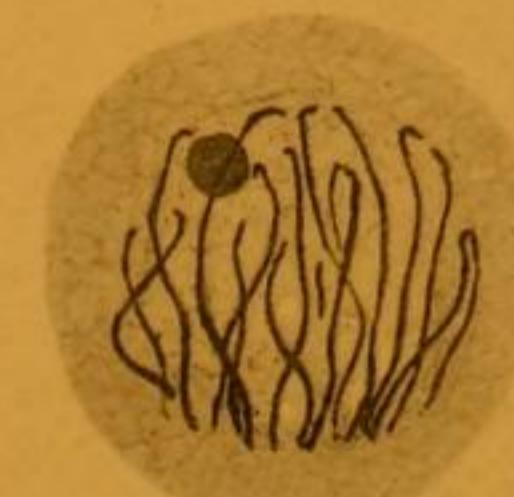


Fig. 5.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

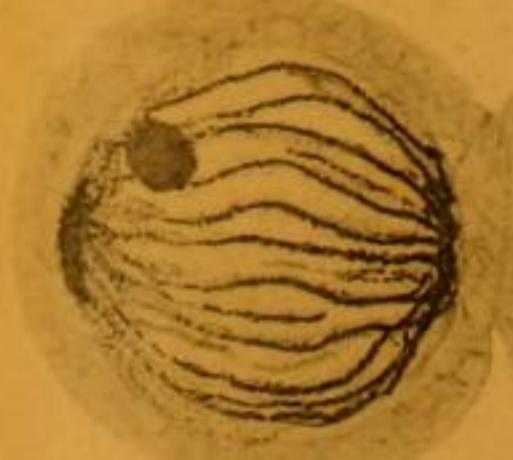


Fig. 6.



Fig. 7.

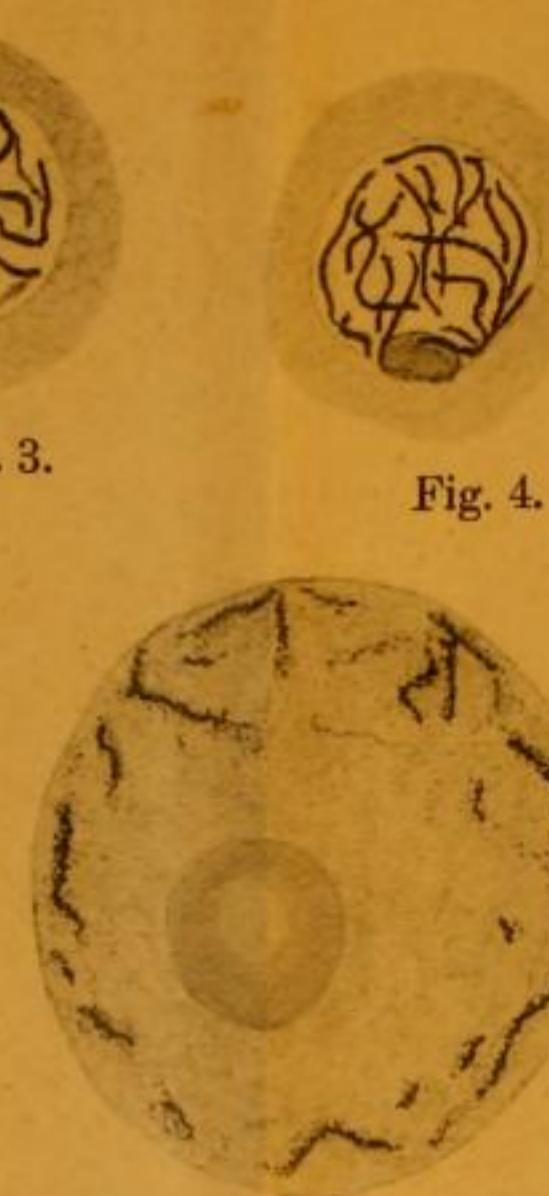


Fig. 8.

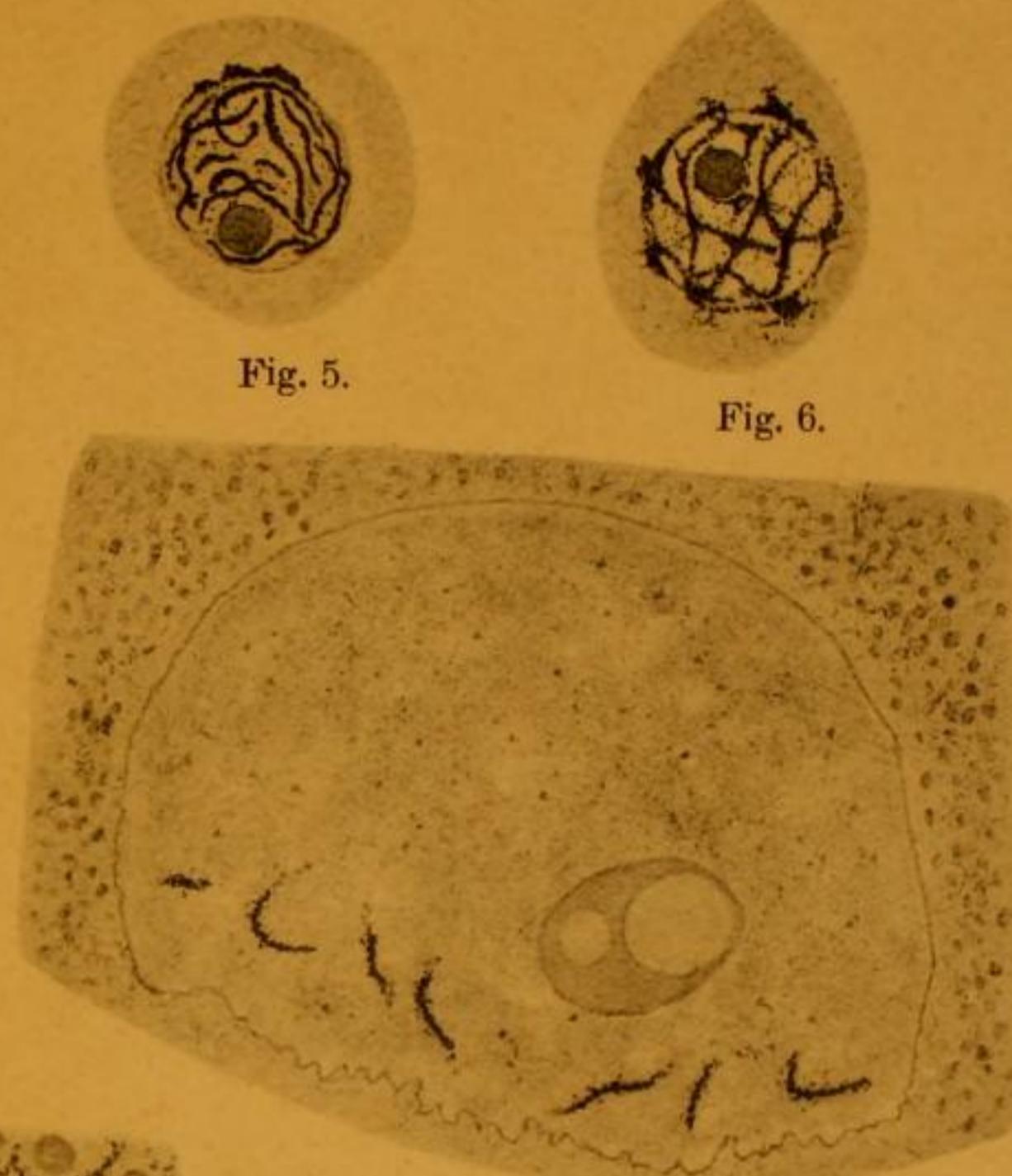


Fig. 9.

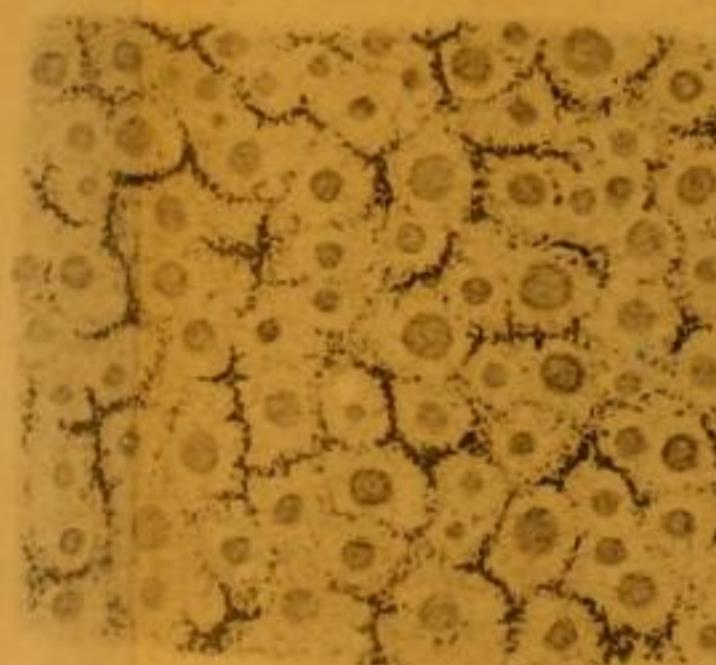


Fig. 10.



Fig. 11.

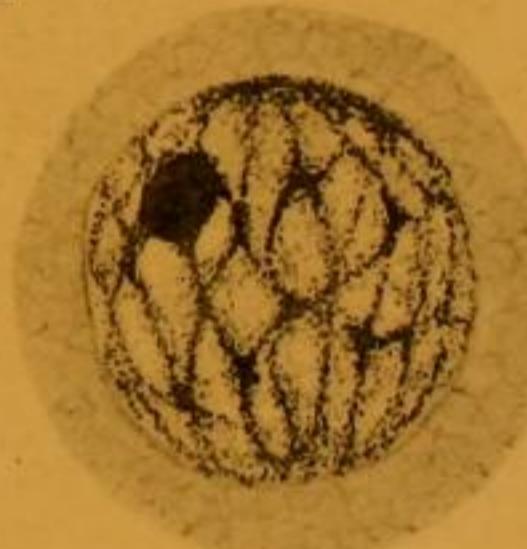


Fig. 12.



Fig. 13.

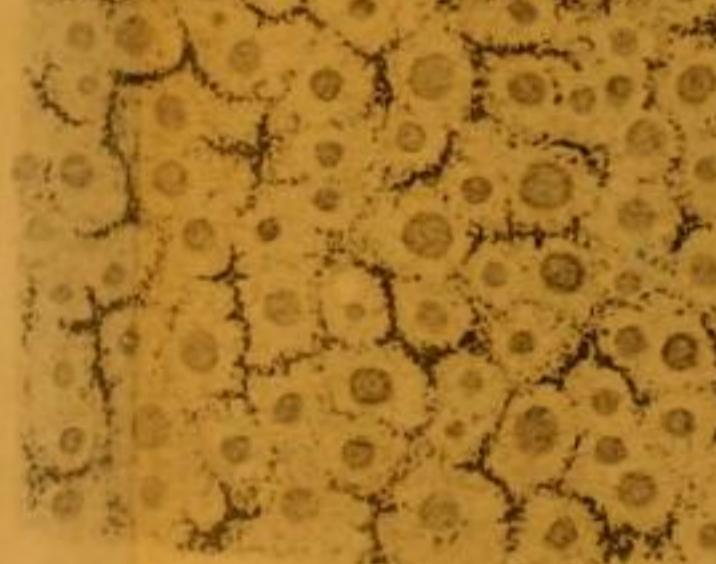


Fig. 14.

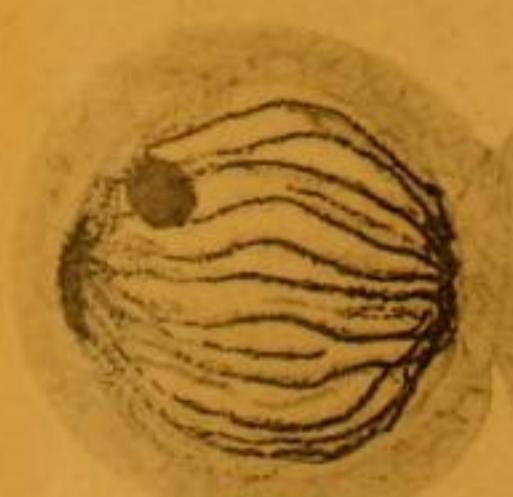


Fig. 15.

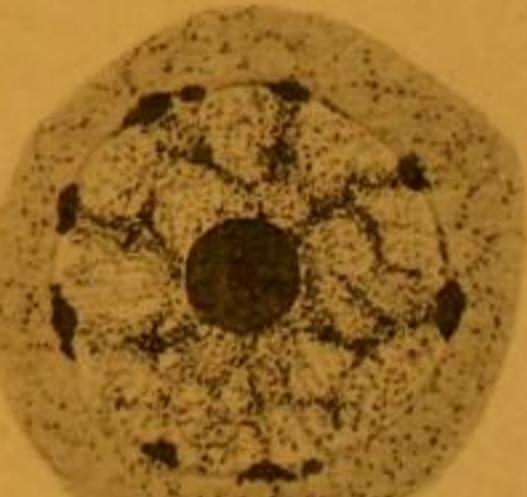


Fig. 16.



Fig. 17.

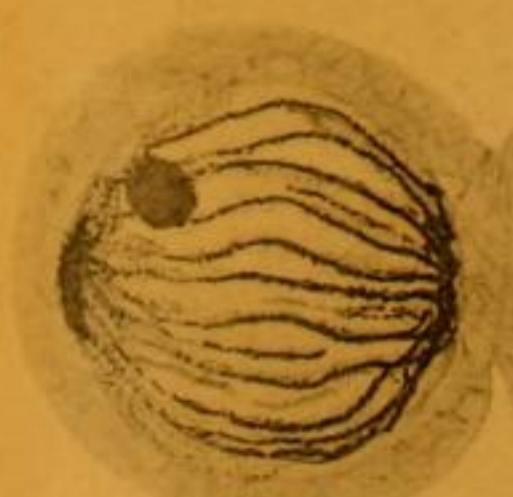


Fig. 18.



Fig. 19.

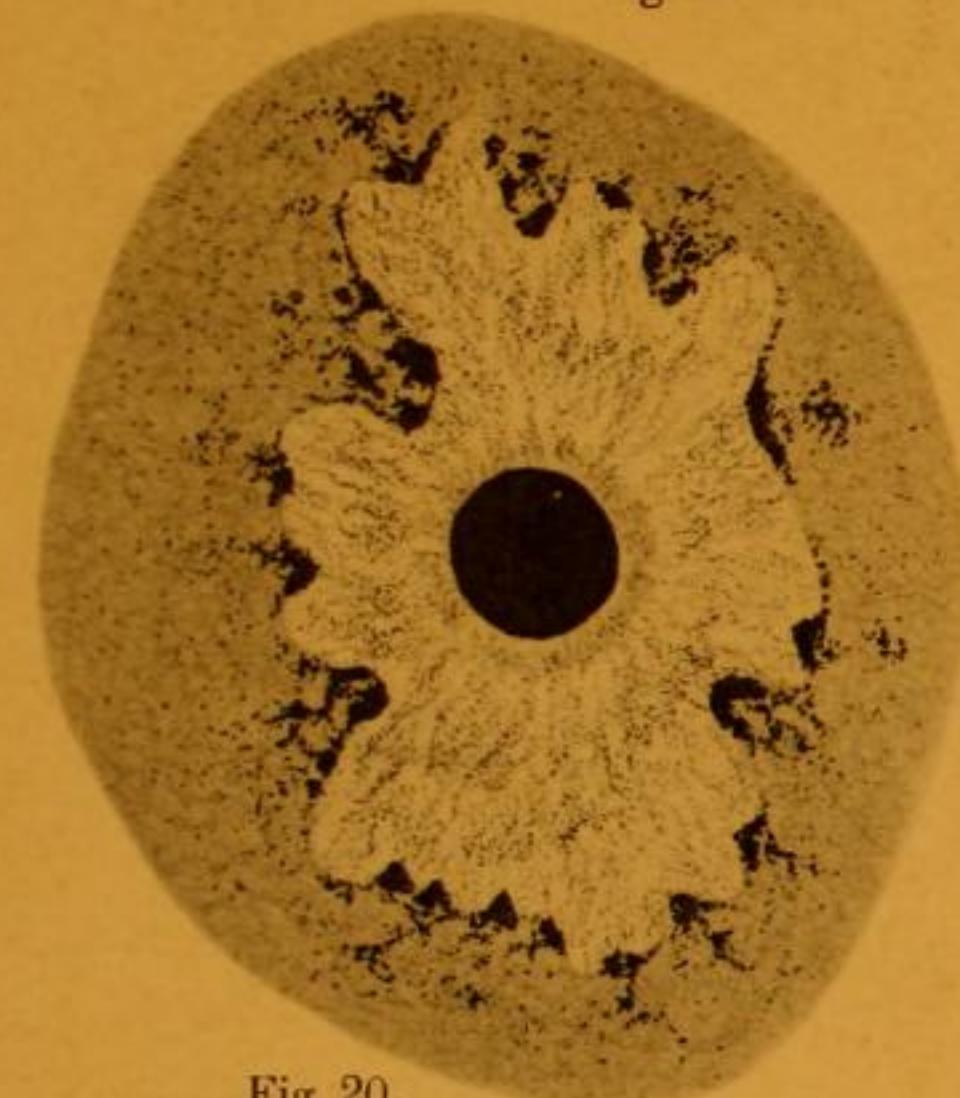


Fig. 20.



Fig. 21.

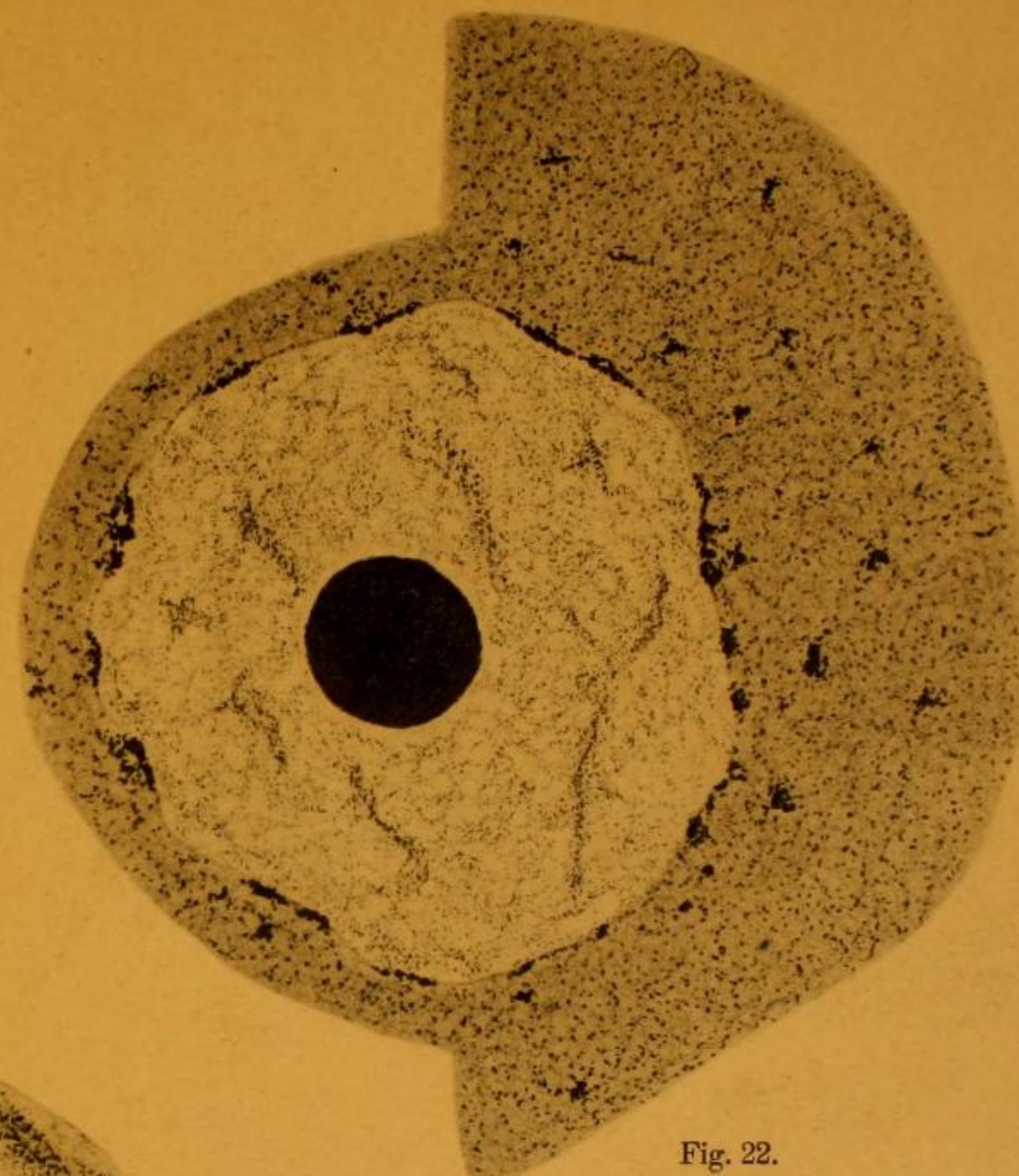


Fig. 22.

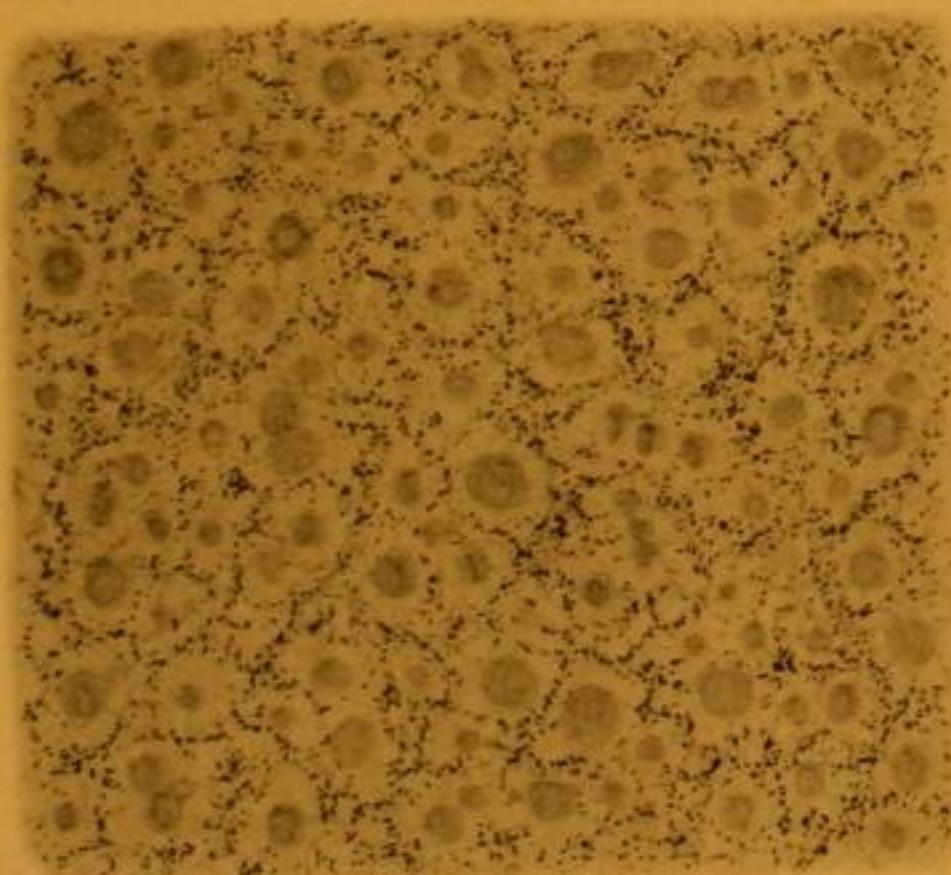


Fig. 24.



Fig. 23.

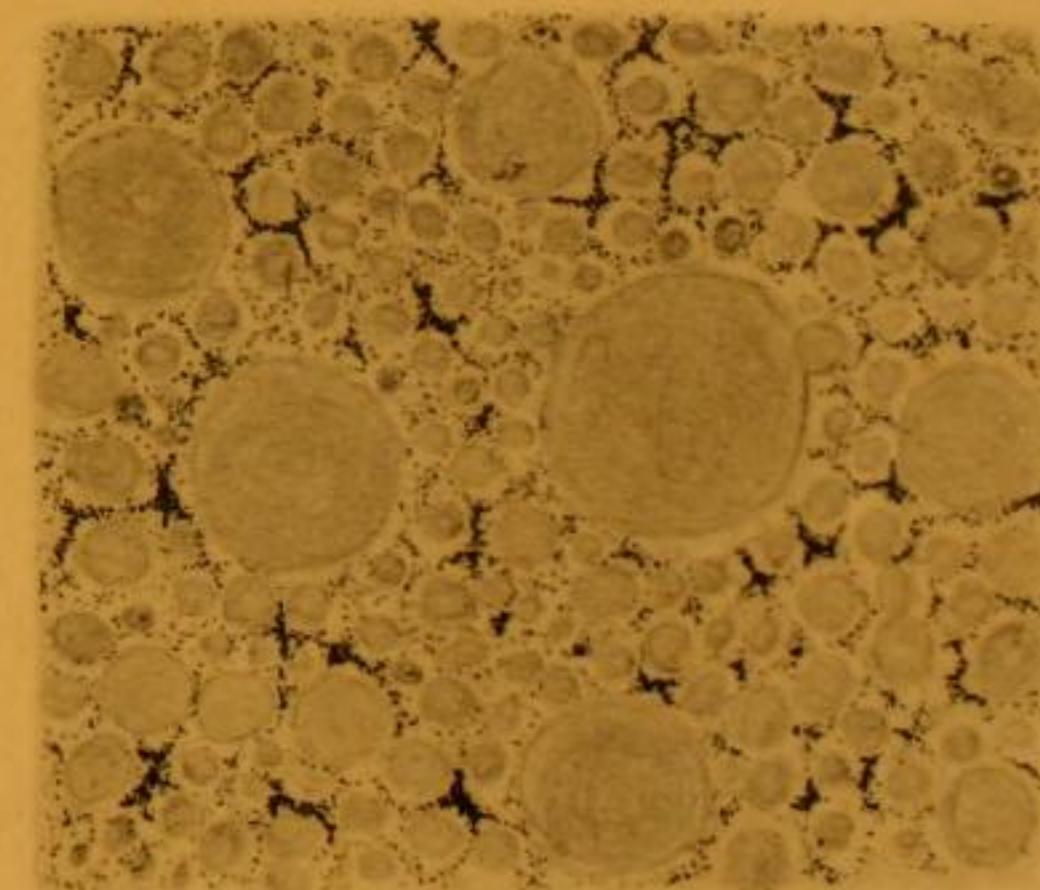


Fig. 25.

Schaxel gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München.

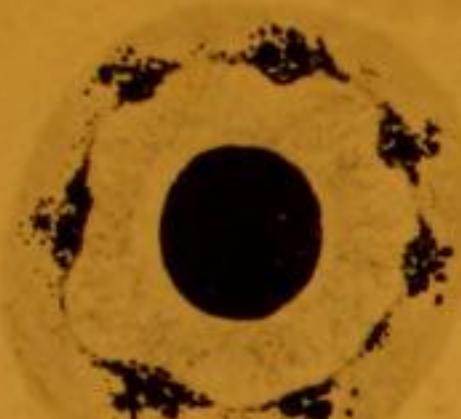


Fig. 26.

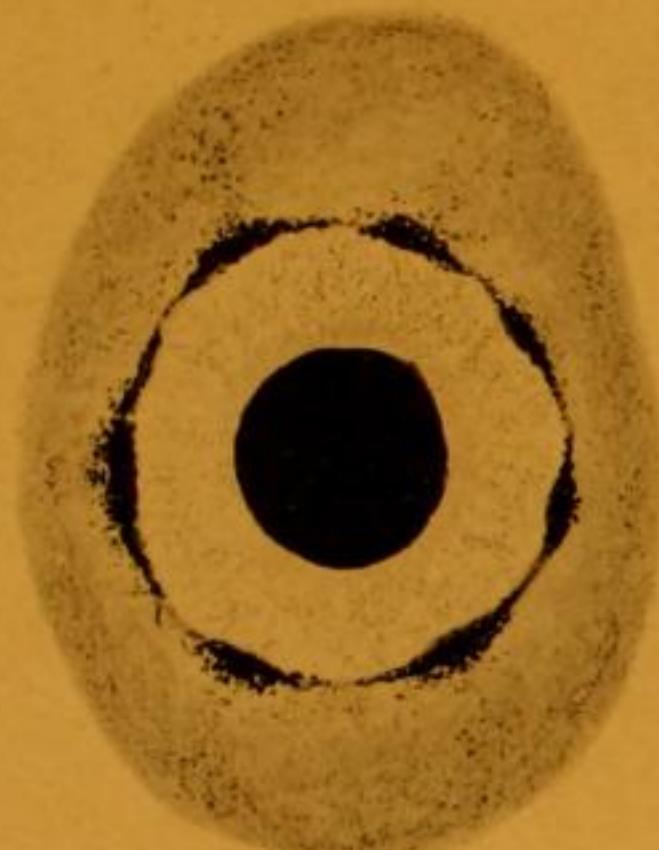


Fig. 27.

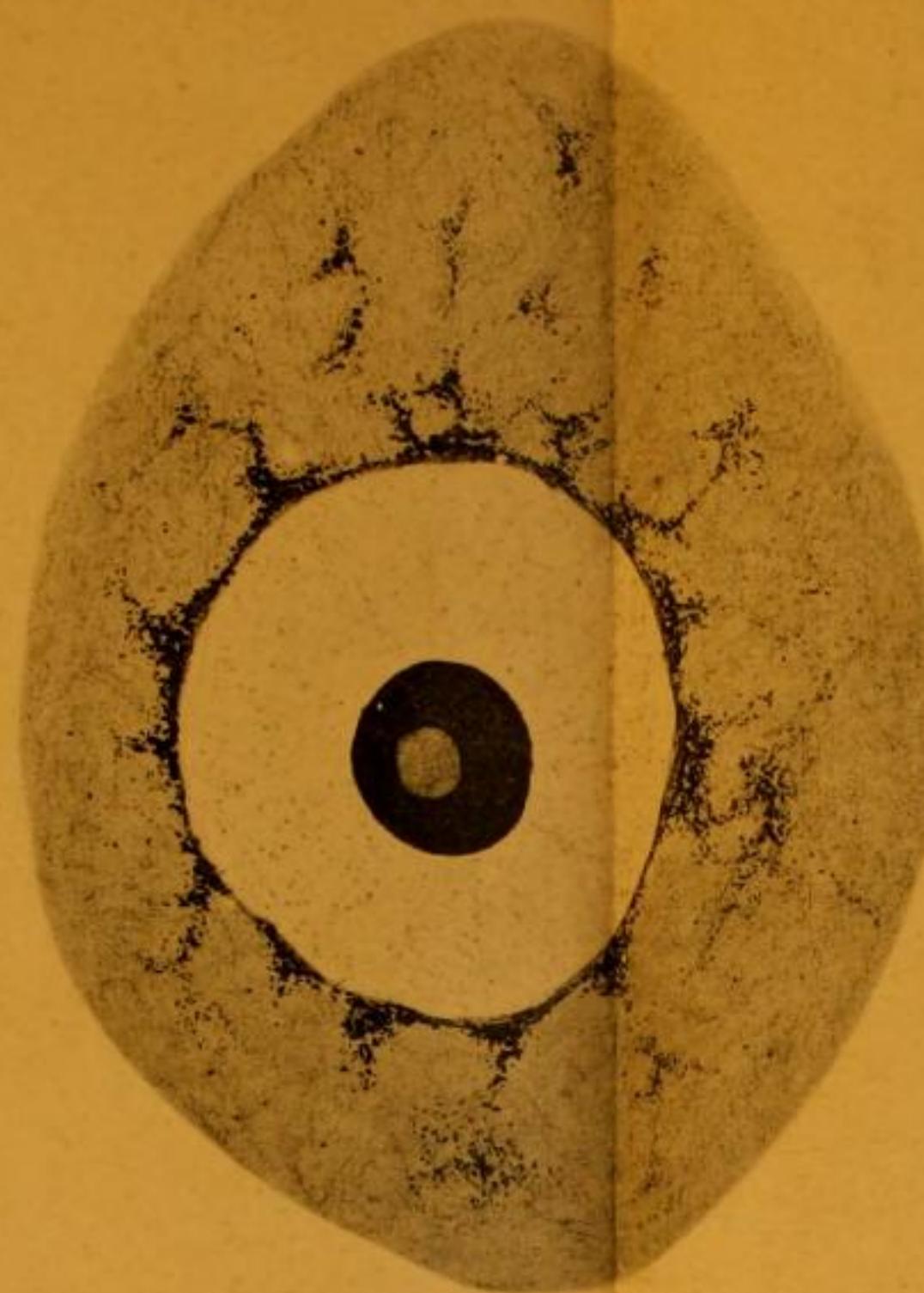


Fig. 28.

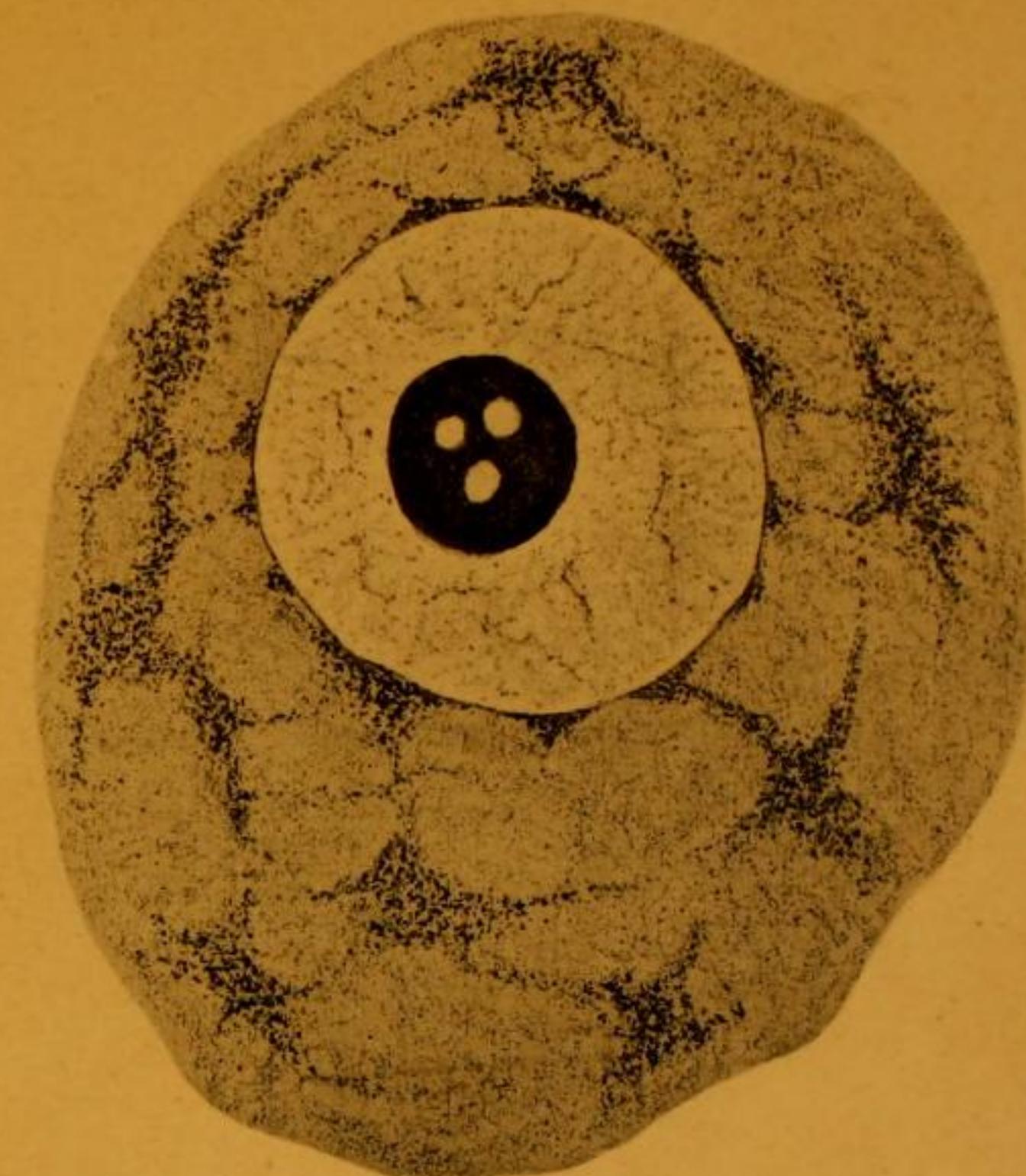


Fig. 29.

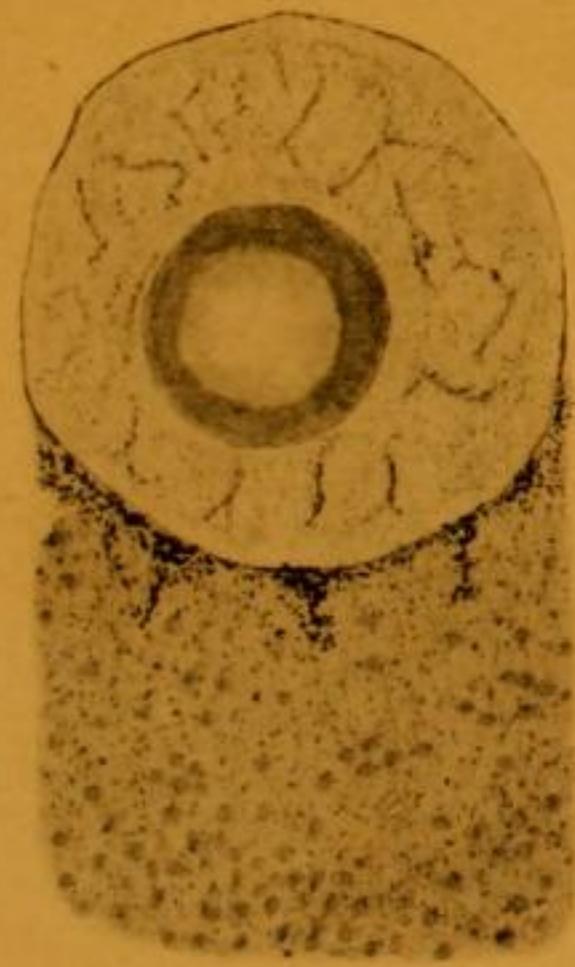


Fig. 30.

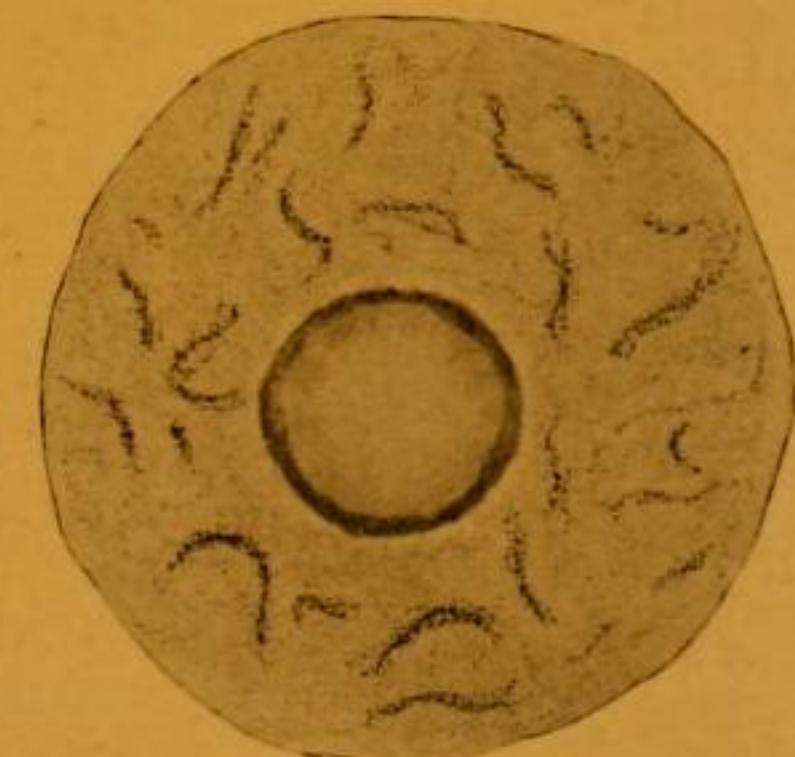


Fig. 31.



Fig. 32.

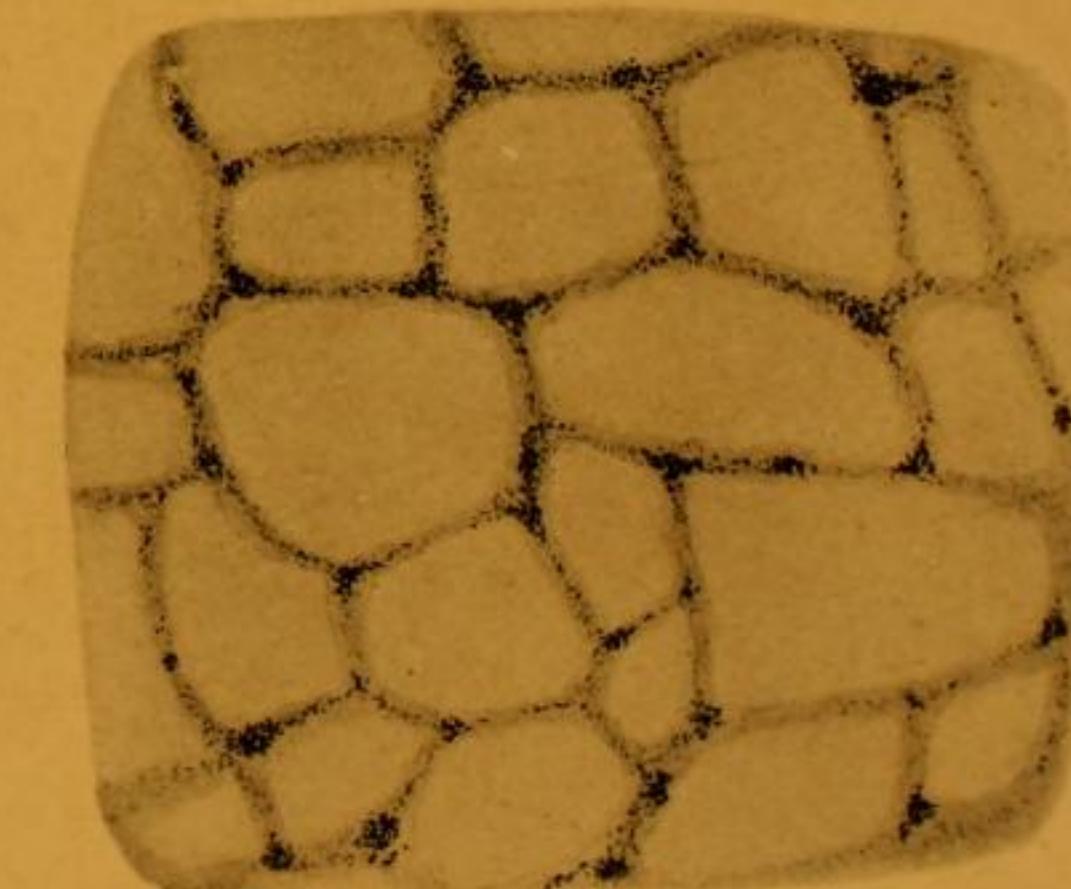


Fig. 33.