(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms.

I. Ueber die Befruchtung und erste Theilung des Ascariseies.

Von

R. v. Erlanger.

Hierzu Tafel XV, XVI, XVII.

Methoden der Untersuchung.

Das Material zur vorliegenden Untersuchung verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Schlachthauschierarztes Müller in Mannheim, welchem ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Die sehr reichlich vorhandenen Würmer wurden in den noch warmen Gedärmen von Mannheim nach Heidelberg transportirt und waren sämmtlich noch mehrere Stunden nach ihrer Ankunft vollständig lebensfrisch. Die zur Untersuchung benutzten Exemplare wurden sofort nach Eröffnung des Darmstückes aufgeschnitten und die Uteri in toto conservirt, oder auf dem Objektträger zerzupft und fixirt.

Als Conservierungsmittel benutzte ich: ein Gemisch von 20 Theilen Eisessig auf 80 Theile 95% Alkohol, Pereny'sche Flüssigkeit, Pikrinessigsäure, ein Gemisch von 5 Theilen officineller Salpetersäure auf 95% Alkohol. Die besten Resultate ergab das Eisessigalkoholgemisch, weil es am raschesten durch die dicken und sehr resistenten Eihüllen durchdringt und gleichzeitig stark aufhellend wirkt. Versuche, die ich an anderen Objekten anstellte, welche im Gegensatz zum Ascarisei, dem Eindringen der Conservierungsflüssigkeit keine Hindernisse entgegensetzen, haben mir gezeigt, dass mit Essigsäure versetzter Alkohol überhaupt ein sehr geeignetes Fixierungsmittel ist. Dasselbe bietet beim Ascarisei noch weitere Vorzüge, da, wenn man die Ei-

röhren einfach darin aufhebt, die einzelnen Eier sich sehr leicht isoliren lassen, was viel schwieriger geht, wenn man das Gemisch durch reinen Alkohol ersetzt hat. Der Eisessig scheint die schrumpfende Wirkung des Alkohols aufzuheben, wie ich das schon bei den Tardigradeneiern feststellen konnte. Ferner kann man die mit Alkoholeisessig conservirten Eier sofort mit Anilinfarben, welche in verdünntem Glycerin gelöst wurden, färben und durch allmähliche Concentration des Glycerins aufhellen, so dass sich das lästige Auswaschen mit Wasser oder verdünntem Alkohol ganz umgehen lässt. Endlich ist diese Fixierungsmethode, meiner Erfahrung nach, für darauffolgendes Schneiden und Einbetten die geeignetste.

Um möglichst rasch und sicher vorzugehen, wurden die Würmer in physiologischer auf 37° Celsius erwärmter Kochsalzlösung geöffnet und die Geschlechtsorgane mit dem Darm zusammen herausgeschnitten und conservirt. Von dem Stadium ab, wo zwei gleich grosse Pronuclei vorhanden sind, liefern alle auf dem gleichen Entwicklungsstadium befindlichen Eier übereinstimmende Bilder, nicht so während der Richtungskörperbildung. Diese Variabilität in der Gestalt der Richtungsspindeln lässt sich nicht aus dem zu langsamen Eindringen der Reagentien erklären, denn die Eihüllen sind jetzt noch gar nicht oder lange nicht so stark entwickelt wie später. Auch lässt sich mit den verschiedensten Conservirungsflüssigkeiten keine Uebereinstimmung erzielen, nach Carnoy (6) nicht einmal mit heissen. Ich vermag über letzteren Punkt keine Auskunft zu geben, da ich selbst nur kalte Reagentien gebraucht habe, glaube aber, aus dem bereits angeführten Grunde, dass die Variabilität der Bilder auf den betreffenden Stadien nicht dem Einflusse der Reagentien zugeschrieben werden darf, sondern wenn die Variabilität wirklich pathologischer Natur ist, den Schädlichkeiten, welchen die Würmer ausgesetzt sind, wenn das sie umgebende Medium, d. h. der Darminhalt, nach dem Tode des Wirthes physikalische und chemische Veränderungen erfährt.

Die Ascariseier lassen sich anstandslos in Serienschnitte von 5—3 μ zerlegen, falls man nur mit der Entwässerung und Einbettung sorgfältig verfährt. Ich ersetze zunächst das Conservirungsgemisch (Alkohol-Eisessig) durch 95% Alkohol, welcher solange erneuert wird, bis der Essigsäuregeruch geschwunden ist, sodann durch absoluten Alkohol, welcher zwei- bis dreimal zu

erneuern ist. Das Chloroform wird allmählich dem absoluten Alkohol zugesetzt, bis die Volumina von Alkohol und Chloroform gleich sind, darauf wird das Gemisch portionenweise abgegossen und durch reines Chloroform ersetzt. Die Einbettung geschieht in Glasdosendeckeln, welche zuerst sorgfältig gereinigt und dann inwendig mit Glycerin abgerieben wurden. In diese Glasschale kommt ein Stückchen Uterus oder eine Portion des Eiröhreninhaltes mit soviel Chloroform und geschabtem Paraffin, dass das Object bei der Verdunstung des Chloroforms niemals unbedeckt bleibt. Es empfiehlt sich bei der Einbettung die Temperatur sehr allmählich steigen zu lassen, weshalb ich die Schale zunächst aussen auf den Wärmeschränk stelle, bis das Paraffin geschmolzen ist und dann in Zwischenräumen von etwa einer Stunde durch die drei Abtheilungen des Wärmeschranks wandern lasse, bis dieselbe in der untersten angelangt ist, wo sie so lange bleibt, bis alles Chloroform verdampft ist. Ich benutze Paraffin, dessen Schmelzpunkt bei 54° Celsius liegt, wobei der Wärmeschränk entsprechend auf 54° regulirt ist. Alle Schnitte wurden einfach mit Wasser aufgeklebt, wobei ich gewöhnliches Leitungswasser verwendete. Die Objectträger waren vorher sorgfältig mit Alkohol gereinigt, die zu beklebende Fläche mit einem feuchten Lappen abgerieben und dann ein Wassertropfen mit dem Pinsel darauf ausgebreitet worden. Sollte der Wassertropfen beim Auflegen der Schnitte austrocknen, so kann man mit dem Pinsel nachhelfen. Die beschickten Objectträger bringe ich aussen auf den Wärmeschränk zwischen beide Glasdosendeckel, so dass sie einerseits vom Staube, anderseits von der Berührung mit der Metallwand des Wärmeschranks geschützt sind und lasse sie dort liegen, bis alles Wasser verdampft ist. Die Schnitte sind dann vollkommen gestreckt und haften so fest, dass sich alle möglichen Manipulationen damit vornehmen lassen. Das Paraffin wird mit Xylol oder Terpentinöl entfernt, und es ist nicht nöthig, den Objectträger vorher bis zum Schmelzen des Paraffins zu erwärmen. Anderseits kann ich nicht finden, dass dieses nachträgliche Erwärmen der Schnitte erhebliche Schrumpfungen hervorbrächte, wie dies von M. Heidenhain behauptet wird.

Messungen zeigen, dass die Ascariseier durch das Einbetten nicht unbeträchtlich an Volumen abnehmen, also bei der Einbettung schrumpfen. Ist aber die Conservirung eine gute und

die Einbettung eine sorgfältige gewesen, so erfolgt die Schrumpfung ganz gleichmässig, d. h. die Umrisse der geschnittenen Eier bleiben rund, die Contour glatt und die Structuren erleiden keine Veränderungen. Auch ist die bei diesem Objecte durch die Einbettung bewirkte Schrumpfung nicht erheblicher als bei andern Zellen, welche keine Hüllen besitzen und auf welche die Conservierungsflüssigkeit direct einwirken kann. Derartige Objecte: Hodenzellen, Epithelzellen etc. nehmen durch Einbettung ebenfalls beträchtlich an Volumen ab. Ich glaube daher behaupten zu können, dass die Ascariseier durch die Einbettung in Bezug auf ihre feinere Structur keine irgendwie erhebliche Veränderungen erleiden. Schnittpräparate zeigen ganz dieselben Structuren, welche man an ganzen fixirten, gefärbten und aufgehellten Eiern erkennen kann, nur viel deutlicher.

Als Färbemittel für ganze Eier benutzte ich ein Gemisch von gleichen Theilen Jodgrün und Bismarckbraun und ein anderes von 2 Theilen Jodgrün auf einen Theil Säurefuchsin in 10% Glycerin gelöst. Die Jodgrün-Säurefuchsinlösung gibt, abgesehen von der Photographie, bessere Resultate als die Mischung von Jodgrün-Bismarckbraun; die Centralkörper treten bei dieser Behandlung besonders deutlich hervor.

Die Schnitte wurden ohne vorausgeschickte Stückfärbung mit dem M. Heidenhain'schen oder dem Benda'schen Eisenalaun-hämatoxylin, oder mit Kernschwarz und Thionin, oder mit angesäuertem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbt. Die Eisenhämatoxylinfärbung wurde jedesmal mit einer Vor- und Nachfärbung von Säurefuchsinpikrinsäure combinirt¹⁾. Das Heidenhain'sche Verfahren färbt das Chromatin und die Centralkörper intensiv schwarz, das Benda'sche gibt einen mehr bläulichen Ton. Während das Eisenhämatoxylin die Centralkörper durch und durch färbt und sie daher sehr deutlich macht, färben Kernschwarz und angesäuertes Delafield'sches Hämatoxylin lange nicht so intensiv, gestatten aber den feinern Bau der Centrosomen zu erkennen. Dasselbe kann man auch durch starkes Ausziehen des Eisenhämatoxylins erreichen, doch ist es schwer, den richtigen Grad der Färbung zu treffen.

1) Vor- und Nachfärbung mit Bordeauxrot wurden ebenfalls angewendet, gaben jedoch keine besseren Resultate, die Grösse der Centralkörper unterschied sich bei diesem Verfahren nicht von denjenigen der Centralkörper nach Vorfärbung mit Säurefuchsin.

Alle Stadien wurden zuerst an ganzen gefärbten und in verdünntem Glycerin aufgehellten Eiern untersucht, welche durch Verschieben des Deckglases gerollt und in die gewünschte Lage gebracht wurden. Zu diesem Zwecke empfiehlt es sich, dünne Glasfäden unter das Deckglas zu bringen, um das Quetschen der Eier zu verhindern und die Ecken des Deckglases mit Wachsfüsschen zu versehen. Auf diese Weise kann man es so einrichten, dass das Deckglas den Eiern unmittelbar aufliegt, ohne dieselben zu quetschen, sodass jede Bewegung des Deckglases eine Lageveränderung der einzelnen Eier veranlasst. Sodann wurden Uterusstückchen, deren Inhalt vorher in toto geprüft worden war, in der bereits geschilderten Weise eingebettet, geschnitten und gefärbt. Bekanntlich sind in der Regel alle Eier desselben Abschnittes der Geschlechtsröhren annähernd auf dem gleichen Stadium der Entwicklung, daher genügt es einem Stückchen Uterus eine Probe zu entnehmen und daraus ein Totopräparat anzufertigen, um das Stadium zu bestimmen und man kann den Rest einbetten, schneiden und färben und sicher sein, dasselbe Stadium jetzt auf Schnitten vor sich zu haben. Die Totopräparate sind anfangs leichter zu verstehen als die Schnitte, welche dagegen feinere Details weit deutlicher zeigen und viel sicherere Schlüsse gestatten. Die Combination beider Methoden verschafft, glaube ich, einen bessern Einblick in die Verhältnisse des Ascariseies, als die Untersuchung in toto bisher gestattet hatte.

Im Innern der Weibchen befanden sich nur solche Eier, welche es höchstens bis zur Bildung der 1. Furchungsspindel gebracht hatten. Um ältere Stadien zu erhalten, brachte ich Stücke herauspräparirter Uteri in Urschälchen, welche ich in der feuchten Kammer stehen liess und in gewissen Abständen conservirte. Alle Eier, welche bis zur Herausnahme des Uterus schon auf dem Stadium der zwei Pronuclei standen, entwickelten sich normal weiter, sodass ich mir Material von Furchungsstadien in beliebiger Menge verschaffen konnte. Die Präparation wurde in derselben Weise für diese Stadien wie für die früheren vorgenommen.

Photographische Methoden.

Zur Aufnahme beiliegender Photogramme bediente ich mich des Zeiss'schen Stativs für Mikrophotographie und der grossen horizontalen Camera von Verick, welche ganz aus Metall und sehr solid gearbeitet ist. Diese Camera besitzt eine Einrichtung,

welche durch Einschaltung eines Prismas erlaubt, in dem eingeschalteten Mikroskop das Präparat direkt zu beobachten; schaltet man das Prisma aus, so projiziert sich das Bild auf die matte Scheibe oder auf die Platte. Man kann sich das Object auf dem Arbeitstisch einstellen und dann das Mikroskop ohne Weiteres in die Camera einsetzen, und es genügen ganz geringfügige Drehungen der Mikrometerschraube, um das Bild auf der matten Scheibe einzustellen. Sämmtliche Photogramme wurden mit der homogenen Oelimmersion apochrom. 2 mm Brennweite und den Projectionsocularen 2 und 4 angefertigt.

Bekanntlich nimmt das Ascarisei bei der Bildung der Eihüllen beträchtlich an Grösse ab, der Durchmesser des eigentlichen Keimes ist nach der Bildung der Richtungskörper nur etwa halb so gross als auf dem Stadium, wo das Spermatozoon eindringt. Daher verwendete ich das schwächere Projectionsocular (2) zur Aufnahme der frühen, das stärkere (4) zur Aufnahme der Stadien nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers. Bei constanter Länge der Camera beträgt die Vergrösserung für Obj. 2 mm Oc. 2 700, für Oc. 4 1400. Als Lichtquelle benutzte ich einen Zirkonecylinder, welcher durch Leuchtgas und Sauerstoff zum Glühen gebracht wurde. Dieses Licht wurde vermittelt eines Systems von 2 grossen planconvexen Linsen gesammelt.

Die Expositionszeit variirt nach der Beschaffenheit des Präparats, der Platte und der Weite der Blende, wenn man die Stärke der Lichtquelle als constant betrachtet. Ich verwende den photographischen Condensor von Zeiss mit der zugehörigen Irisblende, welche durch zwei Schrauben sehr genau centriert werden kann. Den Condensor schraube ich soweit gegen das Präparat hinauf, bis das auf die matte Scheibe entworfene Bild die grösste Helligkeit zeigt. Bei weit offener Blende und gewöhnlichen nicht orthochromatischen Platten genügt dann bei Obj. 2 mm, Projoc. 2 eine Expositionszeit von 15 Secunden, bei Projoc. 4 30 Sec. Bei orthochromatischen Platten geht durch Einschaltung des Lichtfilters ein guter Theil des Lichtes verloren, sodass ich die Expositionszeit auf das Doppelte verlängern musste¹⁾.

1) Diese Angaben beziehen sich auf Platten von Schleussner in Frankfurt a. M. In der letzten Zeit bediene ich mich ausschliesslich der Platten der Berliner Actiengesellschaft, die weniger lichtempfind-

Intensiv gefärbte Präparate, wie diejenigen, welche dieser Untersuchung zu Grunde liegen, lassen sich sehr gut bei weit offener Blende photographiren, dagegen ist eine enge Blende bei schwach gefärbten oder ungefärbten Objecten vortheilhafter, man muss aber dann entsprechend länger exponiren, bei Projoc. 4 etwa $1\frac{1}{2}$ Minuten.

Selbstverständlich lassen sich keine unabänderlichen Regeln für die Expositionszeit angeben, auch wenn man die Lichtquelle als constant betrachtet, da die Dicke des Objectes, die Intensität der Färbung, die verschiedenen Färbungen etc., die Expositionszeit innerhalb gewisser Grenzen schwanken lassen und dieselbe in der Praxis nur durch Versuche festgestellt werden kann.

Specieller Theil.

Spermatozoen und Ovocyte erster Ordnung.

Bekanntlich dringt das Spermatozoon in das Ei von *Ascaris Megalocephala* ein, wenn dieses noch keine Richtungskörper gebildet hat, also nach der heute vorherrschenden Nomenclatur auf dem Stadium der Ovocyte erster Ordnung sich befindet. Um den Befruchtungsvorgang richtig beurtheilen zu können, muss man daher eine Vorstellung von dem Bau des Spermatozoons und der Ovocyte erster Ordnung haben.

Während in der Mehrzahl der Fälle die Samenkörper in den Geschlechtswegen der Männchen den höchsten Grad ihrer Differenzirung erreichen, ist dies bei *Ascaris megalocephala* nicht der Fall, da hier die Samenzellen auf dem Stadium der Spermatide durch die Begattung in die Geschlechtsleiter des Weibchens eingeführt werden und dort angelangt ihre Verwandlung in die ausgebildeten Spermatozoen durchmachen. Aus der zweimal wiederholten Zweitheilung einer Spermatocyte erster Ordnung entstehen vier Spermatiden, welche einige Zeit noch durch einen Träger verbunden bleiben, welcher annähernd die Gestalt eines Ordenskreuzes hat (Cytophor van Beneden). Dieser Träger entsteht meiner Ansicht nach aus den extracellulären Resten der Verbindungsfasern, d. h. aus Resten der Spindeln der beiden sogenannten Reifungstheilungen und bleibt, nachdem die Spermatiden

lich sind aber weit härtere Bilder liefern Diese Platten muss man durchschnittlich zweimal solange exponiren als die Schlussnerplatten.

frei geworden sind, im Vas deferens des Männchens liegen. Die Spermatiden sind kugelig, besitzen einen central gelegenen, homogenen Kern, welcher etwas länglich ist und die Zusammensetzung aus zwei Chromosomen auf meinen Präparaten nicht erkennen liess, obgleich ich fast ausschliesslich die Varietas bivalens untersuchte. Das Cytoplasma der Spermatide enthält zahlreiche, rundliche, ziemlich ansehnliche Körner, welche jedenfalls Deutoplasma sind und gewissermassen ein Homologon der Dotterkugeln des Eies bilden; thatsächlich wurden derartige Einlagerungen in den männlichen Geschlechtszellen öfters als Dotterkörner bezeichnet. Diese Deutoplasmakörner scheinen vorzugsweise in den Knotenpunkten des cytoplasmatischen Wabenwerkes zu liegen und zeigen öfters eine concentrische Lagerung um den Kern. Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, das Centrosoma der Spermatide zu finden; zu diesem Zwecke müsste man das Schicksal der Centralkörper während und nach der letzten Reifungstheilung continuirlich verfolgen, was ich später auszuführen gedenke. Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon findet im Uterus des Weibchens statt, wie A. Schneider (116), Nussbaum (96) und van Beneden (5) gezeigt haben. Hier trifft man zunächst zahlreiche Samenkörper an, welche noch ganz das Aussehen der Spermatide haben; aus ihrem Cytoplasma, nicht aus dem Kern, wie Auerbach behauptet, wächst ein Fortsatz aus, welcher ein deutlich wabiges Gefüge besitzt und von einer Alveolarschicht umgeben ist. Dieser Fortsatz wird immer grösser, wächst zu einer Länge aus, welche dem Durchmesser der sphärischen Spermatide etwa gleichkommt, und wird dann allmählich breiter, so dass der Querdurchmesser des Fortsatzes schliesslich annähernd ebensogross ist wie derjenige des rundlichen Theiles, welcher den Kern umgibt (Taf. XV, Fig. 1, 2 u. 3). Die Spermatide nimmt also zuerst den „type campanuliforme“ (van Beneden) an (Taf. XV, Fig. 2), schliesslich den „type conoïde“ (Taf. XV, Fig. 3) an. Dabei wird der ursprüngliche Zellkörper der Spermatide gegen den Fortsatz durch eine bogenförmige stärker färbbare Linie abgesetzt, in deren Mitte man bei günstigen Exemplaren ein rundliches, ebenfalls durch gewisse Methoden stark färbbares Körperchen bemerkt, dessen spätere Rolle und Schicksal beweisen, dass es einem Centralkörper oder Centrosoma entspricht (Fig. 2). In Fig. 3 ist das Centrosoma nach hinten etwas verlagert. Der innere, stärker lichtbrechende Theil

des kegelförmigen Fortsatzes, also der ganze Fortsatz mit Ausschluss der ihn umgebenden Alveolarschicht, wurde von van Beneden als Glanzkörper (*corps réfringent*) bezeichnet. Der Glanzkörper zeigt sehr eigenthümliche Färbungsverhältnisse, indem er durch Jodgrün und Methylgrün sich intensiv blau tingirt, während der Kern stark dunkelgrün bleibt. Theoretische Gründe und Vergleiche mit der Umwandlung der Spermatiden anderer Formen in Spermatozoen, auf welche ich an anderer Stelle zurückzukommen beabsichtige, veranlassen mich, den Glanzkörper als einen ächten Nebenkern, d. h. als einen Rest der Spindel der letzten Reifungstheilung aufzufassen. Das Auswachsen des Fortsatzes, welcher den Glanzkörper enthält, erinnert so lebhaft an die Bildung des Schwanzes der Spermatozoen anderer Formen (speziell bei den Nematoden an die Bildung des Schwanzes der Samenkörper der Oxyuriden), dass ich kein Bedenken trage, den ganzen Fortsatz als einen rudimentären Schwanz zu betrachten. Höchst wahrscheinlich dürfte der Glanzkörper selbst dem Axenfaden gleichgesetzt werden, die bogenförmige Linie, welche den vorderen runden Theil des Spermatozoons, also den Kopftheil von dem Schwanze scheidet, dem Mittelstück entsprechen, welches das Centrosoma führt. Der rundliche Kopftheil unterscheidet sich also von dem Kopfe der meisten Spermatozoen anderer Formen dadurch, dass die protoplasmatische Hülle um den Kern, wie bei vielen andern Nematoden, ausserordentlich stark ausgebildet und der Kern verhältnissmässig klein und abgerundet ist, statt relativ sehr ansehnlich und in die Länge gestreckt zu sein.

Die von der Rachis abgelösten Eier oder richtiger Oocyten 1. Ordnung (Taf. XV, Fig. 4) sind annähernd kugelförmig, mit central gelegenen Kern- oder Keimbläschen. Der Kern ist bläschenförmig, im Leben prall und abgerundet, im Präparat meistens etwas geschrumpft, wodurch die Oberfläche gewöhnlich nicht ganz glatt erscheint. Das achromatische Gerüstwerk des Keimbläschens, oder das Liningerüst, zeigt einen ausgesprochenen wabigen Bau und das Chromatin ist in Gestalt zweier prismatischer, langgestreckter Elemente oder Chromosomen vorhanden, welche je aus vier miteinander verbundenen Fäden zusammengesetzt sind, sodass jedes Element einer sogenannten Vierergruppe entspricht. Die einzelnen Fäden bestehen aus hintereinander gereihten Alveolen einer weniger färbbaren Sub-

stanz, welche sich dem Linin wesentlich gleich verhält und das Chromatin ist in den Alveolenknoten in Gestalt von Körnern eingelagert. Das Cytoplasma enthält zahlreiche Vacuolen, welche Dotterkugeln entsprechen, deren Inhalt durch die fixirenden Reagentien ausgezogen wird, ausserdem in vielen Fällen die von van Beneden genauer beschriebenen Krystalle. Diese deutoplasmatischen Einschlüsse sind wesentlich auf die Peripherie des Zelleibes beschränkt, während der centrale Theil, d. h. die Umgebung des Keimbläschens aus einem viel homogenen Protoplasma besteht, dessen Gefüge ein fein wabiges ist (Taf. XV, Fig. 4). Zwischen den Vacuolen erstrecken sich Protoplasmazüge, welche zusammen ein sehr grobes Netzwerk darstellen, stets aber lassen sich diese Züge in eine Anzahl hinter- und nebeneinander gereihter Alveolen auflösen, deren Durchmesser derjenigen der Alveolen des centralen homogenen Protoplasmas gleichkommt. Demnach kann in der Ovocyte erster Ordnung zunächst eine sehr grobschaumige Structur nachgewiesen werden, welche durch die deutoplasmatischen Einschlüsse bedingt wird und analogen, bei pflanzlichen Zellen sehr verbreiteten, bei thierischen Zellen selteneren Verhältnissen (*Actinospharium*) entspricht, weiter eine viel feinere Schaumstructur, die, meiner Ansicht nach, in allen thierischen und pflanzlichen Zellen nachweisbar sein dürfte.

Auf diesem Stadium erfolgt die Befruchtung oder richtiger Besamung durch die in den Uterus eingedrungenen Spermatozoen (Fig. 7). Bemerkenswerth ist, dass das Uterusepithel eine Art von Rinne bildet, in welcher die Spermatozoen besonders stark angehäuft sind und von der aus sie sich zwischen die Ovocyten und die übrigen Epithelzellen vertheilen. Polyspermie habe ich an meinen Präparaten nur äusserst selten beobachtet.

Bildung der Richtungskörper.

Während das Spermatozoon in einer bogenförmigen Linie sich nach dem Einmittelpunkt begibt, bildet sich das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel um und rückt nach der Eioberfläche hin (Taf. XV, Fig. 5, 6, 7). Ich habe diesem Vorgang verhältnissmässig wenig Aufmerksamkeit geschenkt und mich wesentlich auf das Studium der Centrosomen an den Enden der Richtungsspindeln beschränkt. Beide Richtungskörper zeigen eine sehr grosse Variabilität in ihrer Lagerung und Gestalt. Man

findet nebeneinander in demselben Präparat zweipolige, tonnenförmige Spindeln, wie sie Boveri zeichnet (Fig. 11), sehr selten zweipolige, an den Enden spitz zulaufende, wie sie Carnoy abbildet, sehr häufig dreipolige (*corps ypsiliforme* van Beneden), nicht selten vierpolige, d. h. solche, wo zwei gewöhnliche zweipolige Spindeln parallel nebeneinander gelagert sind. An den spitz zulaufenden Polen bemerkt man gewöhnlich ein kleines rundes Körperchen, welches durch Stellung, Aussehen und färbereiches Verhalten einem Centrosom entsprechen dürfte, bei spitzpoligen einfachen Spindeln an jedem Pole eines, also im Ganzen zwei, bei den dreipoligen im Ganzen drei, bei den vierpoligen vier. An den abgestumpften Polen der tonnenförmigen Spindeln liegen an jedem Pol mehrere kleinere derartige Körperchen, welche geradlinig und parallel zur Aequatorialplatte nebeneinander angeordnet und durch einen deutlichen Zwischenraum von den Enden der sogenannten Spindelfasern getrennt sind. Diese Gebilde halte ich für abgeplattete, in seitlicher Ansicht stäbchenförmige, in polarer Ansicht scheibenförmig abgeplattete Centralkörper. Die Richtungsspindeln zeigen ein ausgeprägtes, netzigwabiges Gefüge, wie schon aus den Arbeiten van Beneden's und Boveri's hervorgeht. Bei der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers konnte ich ein sehr deutliches Zwischenkörperchen (Zellplatte) bemerken. Was die Lage der Richtungsspindeln anbelangt, so stehen sie sehr häufig tangential, d. h. senkrecht zum Eiradius, oder schräg.

Bildung der sogen. Vorkerne.

Schon auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt zeigt das Spermatozoon gewisse Veränderungen, welche schliesslich zu seinem Zerfall führen. Zunächst muss ich bemerken, dass ich auf meinen Präparaten in der grossen Mehrheit der Fälle nur das Eindringen von kegelförmigen Samenkörpern beobachten konnte. Kurz nach dem Eindringen verkürzt sich der Glanzkörper zu einem rundlichen Gebilde (Taf. XV, Fig. 5, 6, 9), die Alveolarschicht des Schwanzfortsatzes wird aufgelöst, der kugelförmige Glanzkörper liegt nun unmittelbar im Eiplasma, wo er gewöhnlich aufgelöst oder seltener aus dem Ei ausgestossen wird, um schliesslich zwischen Ei und Eimembran zu liegen. Beim Anfang der Umwandlung und Auflösung des Glanzkörpers ist die ihn umgebende Alveolarschicht sehr deutlich (Taf. XV, Fig. 9).

Erst wenn das Eicentrum erreicht ist, zerfällt auch der Kopftheil des Spermatozoons (Fig. 8), zeitlich nach der Bildung des ersten und vor der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. Die protoplasmatische Hülle, welche den Kern umgibt, wird aufgelöst, der Kern selbst zeigt eine deutliche Zusammensetzung aus zwei chromatischen Elementen und schwillt allmählich zu einem bläschenförmigen Gebilde, dem sogenannten männlichen Vorkern (*Pronucleus masculinus*) an. Ich habe schon betont, dass in der Ovocyte erster Ordnung das feinwabige Protoplasma vorzugsweise um den Eimittelpunkt angesammelt ist, während die deutoplasmatischen Einlagerungen auf die Peripherie beschränkt sind; auch jetzt begegnen wir denselben Verhältnissen und der Spermakern liegt nun in dieser centralen Anhäufung, während die zweite Richtungsspindel sich an der Eioberfläche befindet. Das Aussehen des centralen Theiles des Eies ist aber jetzt ein ganz anderes, als es bei der Ovocyte erster Ordnung der Fall war, weil zahlreiche, sich intensiv färbende Körner darin eingelagert sind, welche sich auf die Körner in den Knotenpunkten der Alveolen des Spermatozoenkopftheiles zurückführen lassen. Die protoplasmatische Hülle des Spermakerns schiebt nämlich zuerst pseudopodienartige Fortsätze aus, welche dem Kopftheile das Aussehen einer Amöbe verleihen und wird dann aufgelöst, wobei die Körner sich im centralen Eiplasma zerstreuen und um den Spermakern einen dunkeln Hof bilden (Taf. XV, Fig. 10, 11, 12), welchen ich als Detrituszone bezeichne. Zunächst liegt aber der Spermakern nicht ganz frei in der Detrituszone, sondern steckt noch zur Hälfte in einem Rest des Kopftheiles, welcher durch das Mittelstück zusammengehalten wird (Fig. 8), wogegen der Centralkörper sich sehr bald vom Mittelstück ablöst und an günstigen Präparaten in einiger Entfernung vom Spermakern, innerhalb der Detrituszone, nachweisbar ist, da er sich von den Körnern durch seine Grösse und sein Verhalten gegen Farbstoffe unterscheidet (Fig. 8). Erst allmählich arbeitet sich der Spermakern aus dem Reste des Kopftheiles und dem Mittelstück heraus, der in Gestalt eines vertieften Napfes oder Calotte längere Zeit, öfters noch eine Weile nach der Conjugation der sogenannten Vorkerne, bestehen bleibt. Während dieser Zeit schwillt der Spermakern immer mehr an und rückt aus der Detrituszone heraus, nach der Peripherie zu (Fig. 13) und zwar in der Richtung des jetzt aus der inneren Hälfte der zweiten Richtungsspindel hervorgegangenen

weiblichen Pronucleus. Auch der Centrankörper verlässt gewöhnlich die Detrituszone (Fig. 13) und liegt frei in dem Eiplasma, darf daher, da er von keiner Schicht besonders structurirten Protoplasmas umgeben ist, als ein nacktes Centrosoma bezeichnet werden. Auch der weibliche Pronucleus entsteht von vornherein als ein einheitliches kleines Bläschen, welches immer mehr anschwillt (Taf. XV, Fig. 12) und von der Eioberfläche nach dem Eicentrum zu wandert. In einigen wenigen Fällen konnte ich in der Nähe des sich anlegenden weiblichen Vorkernes ein kleines, rundliches, nach gewissen Methoden stark färbbares Körperchen beobachten, welches ich als das Centrosoma des inneren Poles der zweiten Richtungsspindel auffasse, das höchst wahrscheinlich durch Condensation und Abrundung aus dem ursprünglich scheibenförmigen Centrankörper der zweiten Richtungsspindel (am innern Pole) hervorgegangen ist.

Conjugation der Vorkerne.

Bald erreichen die Vorkerne ihre definitive Grösse, wobei ihr Durchmesser etwa einem Drittel des Eidurchmessers gleichkommt. Unterdessen ist der weibliche Pronucleus annähernd um die Hälfte des Eiradius nach dem Eimittelpunkte zu, der männliche annähernd um die gleiche Länge in der Richtung zum weiblichen Pronucleus hin von dem Eimittelpunkt weggerückt. Bei dieser Wanderung der Vorkerne liegen ihre Mittelpunkte nicht auf demselben Eiradius, sodass die Pronuclei gewöhnlich, beide gleich weit von der Eioberfläche und dem Eimittelpunkte, aufeinanderstossen (Taf. XV, Fig. 15, 16, 17). Natürlich kommen gewisse Schwankungen in den Lagerungsverhältnissen vor, wodurch bald der eine, bald der andere Kern dem Eicentrum oder der Eiperipherie näher ist (Taf. XV, Fig. 14 u. 18). Dagegen befinden sich beide Kerne stets annähernd auf demselben Stadium der Entwicklung. Bei ihrem Wachsthum lockert sich das Chromatin, welches zuerst zwei homogene Klumpen (Taf. XV, Fig. 12) bildete, immer mehr auf, wobei das achromatische Gerüstwerk wieder deutlich wird und, wenn sie ihre definitive Grösse erlangt haben, ist das Kerninnere von einem gleichmässig wabigen Gerüstwerk von Linin erfüllt, in dessen Knotenpunkten die Chromatinkörner eingelagert sind (Taf. XV, Fig. 14). Jeder Kern zeigt ausserdem einen, nicht sehr ansehnlichen Nucleolus. Allmählich sammelt sich in der centralen Gegend der Kerne immer

mehr Flüssigkeit an, welche Linin und eingelagertes Chromatin nach der Peripherie hin verdrängt (Fig. 17). Hier ordnet sich ein Theil des Linins zu fortlaufenden Strängen an, die aus hintereinander gereihten Alveolen bestehen, in welchen die Chromatinkörner eingelagert sind, d. h. die Kerne befinden sich jetzt auf dem Stadium des lockeren Knäuels (Fig. 15). Es ist mir nicht möglich gewesen mit Sicherheit zu entscheiden, ob jeder Vorkern einen oder zwei Fäden enthält, doch habe ich eher den

Textfig. 1.

Polare Ansicht der conjugirten Pronuclei.

Eindruck gewonnen, dass zuerst nur ein Chromatinfaden vorhanden ist. Nun tritt eine Verkürzung des Kernfadens ein (Fig. 18) und dabei zeigt sich, dass derselbe, statt wie früher aus einer einfachen Reihe von Alveolen zu bestehen, jetzt zwei nebeneinander gelagerte Reihen aufweist, wodurch die Theilung des Kernfadens vorbereitet wird.

Auf meinen Präparaten berühren sich die fertigen Vorkerne gewöhnlich in einem Punkte (Fig. 17), manchmal platten sie einander gegenseitig etwas ab (Fig. 18), sie sind selten durch einen deutlichen Zwischenraum voneinander geschieden, noch seltener verschmelzen sie miteinander, doch habe ich in einigen Fällen an ganzen Eiern und an Schnitten eine Verschmelzung mit Sicherheit nachweisen können.

Man kann auf dem Stadium der conjugirten Pronuclei, der Bequemlichkeit halber, drei Hauptaxen an dem kugeligen Ei unterscheiden, nach welchen sich die Theilung und Einstellung der Centralkörper der ersten Richtungsspindel beurtheilen lassen. Ich nenne die Ebene, welche durch den Eimittelpunkt und durch die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt ist, die Aequatorialebene und jeden dazu parallel geführten Schnitt einen Quer-

schnitt. Die durch den Eimittelpunkt und den Berührungspunkt der einander tangirenden Vorkerne gelegte Ebene wäre ein medianer Sagittalschnitt und steht senkrecht auf der Aequatorialebene; jeder parallel zu der Sagittalebene geführte Schnitt ist ein Sagittalschnitt. Endlich bezeichne ich als Frontalebene diejenige, welche senkrecht zur Aequatorialebene durch die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt wird; jeder zu dieser Ebene parallel geführte Schnitt ist ein Frontalschnitt.

Textfig. 2.
Seitliche Ansicht der conjugirten Pronuclei.

Kehren wir zu dem vom Spermatozoon eingeführten, zuletzt nackt im Eiplasma gelegenen Centrosoma zurück, so finden wir, dass er meist ungetheilt die Detrituszone verlassen hat. Ausnahmsweise kann aber die Theilung innerhalb der Detrituszone stattfinden. Etwas häufiger theilt sich das Centrosoma ausserhalb der Detrituszone, ohne besondere Beziehungen zu den Vorkernen aufzuweisen. Das gewöhnliche Verhalten ist folgendes: das ungetheilte Centrosoma befindet sich zwischen den sich einander nähernden Vorkernen und kommt, wenn dieselben aufeinanderstossen, in den nach der Eiperipherie gewendeten Zwischenraum zwischen den Pronuclei zu liegen, wozu Fig. 15, Taf. XV

als Illustration dienen mag (obgleich man hier nur das eine, aus der Theilung des Spermatocentrosomas, Tochtercentrosomas sieht). Bemerkenswerth ist dabei erstens, dass das Centrosoma in der Aequatorialebene liegt, zweitens, dass es regelmässig in der Zeit, welche zwischen seinem Freiwerden und seiner Einstellung verflossen ist, an Grösse beträchtlich abgenommen hat. Der Centalkörper liegt ferner in einer Anhäufung von feinwabigem Protoplasma, welcher keine regelmässige Begrenzung aufweist, sondern

Textfig. 3.

Frontale Ansicht der conjugirten Pronuclei.

unmerklich in das übrige feinwabige Protoplasma übergeht, das sich zwischen die Deutoplasmavacuolen vertheilt. Zunächst zeigt das Protoplasma in der Umgebung des Centralkörpers keine besondere Anordnung in Bezug auf den Centralkörper selbst, zuweilen aber lässt sich vor der jetzt zu besprechenden Theilung des Centrosomas, eine Gruppierung der Alveolen zu concentrischen Kugelschalen um dasselbe beobachten, niemals aber eine radiäre (Strahlung). Nun wird das Centrosoma länglich, dann hantelförmig, und schliesslich theilt es sich, wobei der Griff der Hantel zu einem langen Faden ausgezogen wird, welcher schliesslich in der Mitte einreisst. Ich kann mit Bestimmtheit behaupten, dass

die Fadenhälften sich nicht in einzelne Fasern auflösen, sondern dass jede Hälfte in das zugehörige Tochtercentrosoma eingezogen wird, sodass die Theilung des Centrosomas in ganz auffallender Weise an einen Modus der direkten oder amitotischen Kerntheilung erinnert, welcher beispielsweise bei den Protozoen öfters beobachtet worden ist. War das feinwabige Protoplasma um den ungetheilten Centralkörper schon in Gestalt concentrischer Kugelschalen angeordnet, also eine sogenannte Sphäre oder ein kugelförmiges Centroplasma vorhanden, so theilt sich dieses mit dem Centrosoma selbst, gewöhnlich aber tritt erst nach der Theilung des Centrosomas um jedes Tochtercentrosoma ein Centroplasma auf (Taf. XV, Fig. 16 u. 19). Die Theilung des Centralkörpers zeigt, bezüglich der Ebene, in welcher sie sich abspielt, eine sehr grosse Variabilität: die Tochtercentrosomen können zunächst in der Aequatorialebene liegen, oder ihre Verbindungslinie steht schräg zu derselben (Taf. XV, Fig. 19), endlich findet die Theilung des Centrosomas öfters in einer Frontalebene statt (Fig. 16) (Schema I, Textfig. 1).

Bildung der ersten Furchungsspindel.

Früher oder später erfolgt ein Vorgang, welchen ich als die Einstellung der Centrosomen bezeichnen möchte, und der darin besteht, dass die Verbindungslinie der Centralkörper sich senkrecht auf die Aequatorialebene und eine Gerade einstellt, welche von dem Eimittelpunkt senkrecht zur Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte gezogen wird (vergl. Schemata 1, 2, 3).

Hat die Theilung der Centralkörper in einer Frontalebene stattgefunden, so ist die spätere Spindelaxe schon eingestellt, fand dagegen die Theilung in der Aequatorialebene oder schräg zu derselben statt, so dreht sich die Verbindungslinie der Centrosomen allmählich, bis sie sich in der richtigen Lage befindet. Wie schon das ungetheilte Centrosoma nach aussen (peripherwärts) von den conjugirten Vorkernen lag, so liegen auch die Tochtercentrosomen in der Nähe der Eioberfläche und die Vorkerne zwischen ihnen und dem Eimittelpunkt (Taf. XV, Fig. 15 u. 16) (Schemata 2 u. 3). Während die Tochtercentrosomen durch den Faden miteinander verbunden sind, kann unter Umständen um jedes ein kugeliges Centroplasma entstehen, in der Regel aber treten sogenannte Sphären erst nach der Rückbildung des

Fadens auf, es ist aber noch immer keine Spur einer radiären Anordnung des Centroplasmas zu erkennen. Die Strahlenbildung erfolgt erst nach der Einstellung der Centralkörper, ist zunächst auf die kugeligen Centroplasmen beschränkt (Taf. XVI, Fig. 1), breitet sich aber allmählich immer mehr aus, sodass schliesslich die beiden Centrosomen durch ein System von Alveolenzügen miteinander verbunden werden, welches man als eine junge Centralspindel bezeichnen kann. In der jungen Centralspindel verlaufen die sogenannten Spindelfasern ununterbrochen von einem Pol zum anderen, aber so, dass die peripheren stark bogenförmig gekrümmt sind, wobei natürlich die Convexität von der Spindelaxe abgewendet ist. In vielen Fällen entspricht die Spindelaxe selbst keiner Geraden, sondern einem Bogen, dessen Convexität nach der Eioberfläche zu gerichtet wird. Die junge Spindel ist zunächst durchaus extranucleär, d. h. sie liegt ganz ausserhalb der Vorkerne, welche noch immer eine deutliche Membran oder Aussenschicht zeigen. Hierauf erfolgt ein Auseinanderweichen der Spindelpole und eine Wanderung der Centrosomen nach der Eiaxe zu, welche senkrecht zur Äquatorialebene durch den Mittelpunkt des Eies geführt wird und der Axe der fertigen ersten Furchungsspindel entspricht (Schema 2). Wie in Schema 2 angedeutet ist, vollzieht sich das Auseinanderweichen der Centrosomen (resp. der Spindelpole) nicht in einer Geraden, sondern in einer bogenförmigen Linie, sodass die Spindelaxe, welche, wie schon erwähnt wurde, der Eiaxe parallel ist, sich dieser immer mehr nähert. Natürlich sind auch gewisse Schwankungen der Spindelaxe während ihrer Wanderung nach dem Eicentrum zu beobachten, doch vollzieht sich der Vorgang an den von mir beobachteten Eiern im grossen Ganzen regelmässig in der erwähnten Weise. In dem Maasse wie die Centrosomen einanderrücken, nimmt ihre Grösse immer mehr zu (vgl. Taf. XV, Fig. 16 und Taf. XVI, Fig. 2, 3, 4) und die von den Centralkörpern ausgehende Polstrahlung wird immer mächtiger. Während zunächst nur extranucleäre Spindelfasern vorhanden waren, sieht man sehr bald innerhalb der Pronuclei (Taf. XVI, Fig. 2) sogenannte Fasern oder Alveolenzüge auftreten, die offenbar aus dem Theile des achromatischen Gerüstwerkes des Kernes stammen, welcher nicht zur Bildung des Kernfadens verbraucht worden ist. Es lässt sich nämlich feststellen, dass die sogenannten Fasern,

welche zu den Chromosomen laufen, bogenförmig und ohne Unterbrechung von einem Centrosoma zum andern ziehen, ohne in der Nähe der Kernschleifen eine Knickung zu zeigen, ferner dass die Kernmembranen noch vollständig erhalten sind. Bald darauf werden die Vorkernmembranen an den Spindelpolen undeutlich (Taf. XVI, Fig. 3) und schliesslich verschwinden die Kernmembranen ganz (Taf. XVI, Fig. 5). Hand in Hand mit diesen Vorgängen hat der Kernfaden jedes Pronucleus gewisse Veränderungen durchgemacht; zunächst kann man erkennen, dass in jedem Vorkern zwei getrennte längsgespaltene Fäden vorhanden sind, die ursprünglich mit ihrer Längsaxe parallel zur Spindelaxe liegen (Taf. XVI, Fig. 3), allmählich aber sich senkrecht zu derselben einstellen (Taf. XVI, Fig. 4—9), mit anderen Worten, es bildet sich die Aequatorialplatte der 1. Furchungsspindel.

Während die Spindelpole auseinanderweichen, die Aequatorialplatte sich bildet und die ganze Spindel der Eiachse sich nähert, verändert sich die Gestalt der achromatischen Spindel dadurch, dass die Fasern, die ursprünglich bogenförmig von einem Pol zum andern verliefen, im Aequator der Spindel eine Knickung erfahren (Taf. XVI, Fig. 5 u. 6), welche immer deutlicher hervortritt (Taf. XVI, Fig. 9). Die Knickung beschränkt sich aber auf diejenigen Alveolenzüge oder Fasern, welche von den Centralkörpern nach den Chromosomen ziehen, während die übrigen ununterbrochen, gerade (die axialen) oder bogenförmig (die peripheren), von einem Pole zum andern verlaufen (Taf. XVI, Fig. 5, 6 u. 9). Die Chromosomen selbst zeigen eine ziemliche Variabilität in ihrem Verhalten, da die Längsspaltung zuweilen schon vor der Vollendung der Aequatorialplatte soweit gediehen sein kann, dass die beiden Tochterchromosomen nur noch an den Enden zusammenhängen (heterotypischer Modus). In den meisten Fällen tritt die Längsspaltung nur dadurch hervor, dass die Tochterfäden durch eine einfache Wabenlage achromatischer Substanz voneinander getrennt sind (*lamme intermédiaire* van Beneden). Die polare Ansicht auf die fertige Aequatorialplatte zeigt, dass sie aus vier Chromosomen besteht (Taf. II, Fig. 13), welche öfters zu je zweien zwei getrennte Gruppen bilden (Taf. XVI, Fig. 12).

Von dem Eindringen des Spermatozoons ab, bis zum Moment, wo die beiden Vorkerne gebildet sind, nimmt das Volumen

des Eies beträchtlich ab und zwar so, dass der Eiradius auf dem Stadium der conjugirten Pronuclei etwa nur halb so gross ist, als auf dem Stadium, wo der Samenkörper in das Ei eindrang. Bei dieser Zusammenziehung wird sehr viel Flüssigkeit nach aussen abgegeben, welche wahrscheinlich zur Bildung der perivitellinen Hülle verwendet wird, die Zahl und Grösse der Vacuolen (deutoplasmatische Einschlüsse) verringert sich immer mehr, wobei die Protoplasmastructur eine immer gleichmässige, feinwabige wird. Während noch auf dem Stadium der Bildung des 2. Richtungskörpers die Peripherie des Eies von grossen Vacuolen durchsetzt wird (Taf. XV, Fig. 11) und somit ein grobschaumiges Ectoplasma von einem feinwabigen Entoplasma unterschieden werden konnte, tritt dieser Contrast auf dem Stadium der conjugirten Vorkerne (Taf. XV, Fig. 14) lange nicht so deutlich hervor. Die Grundstruktur des Protoplasmas ist aber stets eine feinwabige, auf allen Stadien ist eine Alveolarschicht nachweisbar. Es bleiben immer noch einige Vacuolen erhalten, welche um die Spindel einen Mantel bilden können, während die periphersten Theile des Eies und die Umgebung der Centrosomen einen gleichmässig feinwabigen Bau zeigen (Taf. XVI, Fig. 8). Bald nach der Theilung des Spermocentrums wachsen die Centralkörper (Tochtercentrosomen) und gleichzeitig ordnet sich um jedes das feinwabige Protoplasma zu concentrischen Kugelschalen an, später macht sich eine radiäre Anordnung der Alveolen bemerklich, welche schliesslich zur Spindelbildung führt. Die Centralkörper selbst erreichen das Maximum ihrer Grösse schon auf dem Stadium, wo Fasern oder Alveolenzüge innerhalb der Pronuclei auftreten (Taf. XVI, Fig. 2¹) u. 3). Das Centrosoma zeigt dann einen feineren Bau (Textfig. 4); um eine centrale, ziemlich kleine, stark färbbare Alveole sind mehrere grössere weniger färbbare Alveolen radiär angeordnet. Das centrale Bläschen entspricht dem Centralkorn, (Centriole) Boveri's, die peripheren Alveolen zusammen vielleicht dem Centrosomamantel Häcker's. Jedes Centroplasma (Sphäre) ist deutlich feinwabig gebaut, an Schnitten, welche mit E. A. H. gefärbt sind, kann meistens ein helles Höfchen um den Centralkörper nicht wahrgenommen werden (zone médullaire van Be-

1) In Fig. 2 ist der Centralkörper nicht in seiner ganzen Ausdehnung durch den Schnitt getroffen worden.

neden, heller Hof Boveri), wohl aber an ganzen mit Anilinfarben behandelten Eiern (Taf. XVII, Fig. 1 obere Zelle), dagegen tritt eine Anordnung der Alveolen zu concentrischen Kreisen und zu radiären Zügen hervor (Textfig. 4). Die radiären Züge durchsetzen einerseits das gesammte Centroplasma (Sphäre), bis zu dem Centralkörper selbst, anderseits erstrecken sie sich noch verschieden weit in das, seiner Anordnung nach, undifferenzirte Protoplasma, zwischen die Vacuolen hinein. Auch die sogenannten Spindelfasern entsprechen meiner Ansicht nach Alveolenzügen, da zwischen den Strahlen deutliche (schon von van Beneden beschriebene) Querverbindungen (Alveolenkanten) bestehen und die Spindelfasern peripherwärts allmählich in die sogenannten Strahlen der Polsonne übergehen. Die Polstrahlen selbst lösen sich an ihren Enden ohne scharfe Grenzen in die Alveolen des undifferenzirten Protoplasmas auf. Auf einem Querschnitt durch den Aequator der fertigen Spindel (Fig. 12 u. 13) ist nichts von Querschnitten durch sogenannte Spindelfasern zu sehen, hingegen tritt der feinwabige Bau der achromatischen Spindel sehr deutlich hervor. Zuweilen ist der Querschnitt der Spindel durch einen Mantel deutoplasmatischer Vacuolen schärfer markirt.

Textfig. 4.
Feine Structur des Centrosomas und Asters.

Erste Theilung.

Bis zum Stadium der fertigen Spindel nimmt die Strahlung stetig zu, ohne dass eine Verkleinerung der Centroplasmen und der Centralkörper zu bemerken wäre, es können dann die Strahlen beider Polsonnen sich über den Aequator des Eies hinaus erstrecken und einander gegenseitig kreuzen. Dabei ist das Ei immer noch sphärisch, es hat keine Längsstreckung der Eiaxe stattgefunden. Die Theilung der Aequatorialplatte, oder das Auseinanderweichen nach den Polen der bereits längsgespaltenen Chromosomen, ist von der Streckung der Eiaxe und der Spindel

unabhängig, da dieser Prozess sich zuweilen schon abgespielt hat, ehe das Ei seine kuglige Gestalt aufgegeben hat (Taf. XVI, Fig. 10); anderseits kann das Ei schon ellipsoïdisch sein, ehe die Tochterplatten nach den Polen rücken (Taf. XVI, Fig. 8). Stets ist die Längsstreckung des Eies von einer Rückbildung der Polstrahlung und einer Verkleinerung, beziehungsweise Formveränderung der Centrosomen begleitet (Taf. XVI, Fig. 8 u. 9). Die Gestaltveränderung der Centrosomen besteht darin, dass sie sich senkrecht zu der Eiaxe abflachen, wobei sie linsenförmig oder scheibenförmig werden können. Zuweilen ist dieser Formwechsel schon an den Centrosomen der fertigen Spindel, vor der Theilung der Aequatorialplatte zu constatiren und führt manchmal zu einer Theilung des Centralkörpers selbst, gewöhnlich betrifft dies nur den Centralkörper des einen Spindelpols. Häufiger macht sich die Abflachung des einen oder beider Centralkörper bemerkbar, wenn das Ei schon ellipsoïdisch geworden ist und die Aequatorialplatte sich getheilt hat. Oefters wird auch die Gestalt des Centroplasmas affizirt, welches dann nicht kugelförmig bleibt, sondern sich ebenfalls senkrecht zur Eiaxe abflacht. Meistens bleibt die Theilung des abgeflachten Centralkörpers aus, er verkleinert sich allmählich und wird wieder rundlich. In der grossen Mehrzahl der Fälle ist neben jedem ruhenden Tochterkern ein einziges, viel kleineres, rundes Centrosoma zu finden (Taf. XVII, Fig. 4), welches von einem sphärischen Centroplasma ohne Spur einer Strahlung umgeben ist. Zwischen den auseinanderweichenden Tochterkernplatten treten die sogenannten Verbindungsfasern auf (Taf. XVI, Fig. 10 u. 14, Taf. XVII, Fig. 1). Diese zeigen sehr deutlich eine Zusammensetzung aus hintereinandergereihten Alveolen, d. h. einen wabigen Bau. Die Gestalt des Verbindungsfasersystems als ganzes ist zuerst eine tonnenförmige (Taf. XVI, Fig. 14), wird aber, wenn die Zelltheilung eintritt, und die erste Furche den Aequator des Eies gürtelförmig einschnürt, eine cylindrische (Taf. XVI, Fig. 15, Taf. XVII, Fig. 1). Es macht mir den Eindruck, als ob die Alveolen der sogenannten Verbindungsfasern etwas grösser wären als diejenigen der Spindelfasern zwischen den Tochterplatten und den Centralkörpern, ausserdem scheinen sie sich etwas anders in ihren färberischen Eigenschaften zu verhalten, weshalb ich zu der Annahme neige, dass sie vorzugsweise aus dem achromatischen Gerüstwerke des Kernes her-

vorgehen. Da aber die fertige Spindel nachweislich zum Theil aus protoplasmatischem Material, zum Theil aus Kerngerüstsubstanz gebildet wird, halte ich die sogenannten Verbindungsfasern nicht für eine Neubildung, sondern glaube, dass sie in ihrer Gesamtheit der äquatorialen Gegend der Spindel, auf dem Stadium der ungetheilten Äquatorialplatte entspricht, welche zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten wieder deutlicher hervortritt. Auf ihrer Wanderung nach den Polen stossen die Tochterplatten schliesslich auf das Centroplasma der Tochterzelle (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3) und bilden sich dann zu den Tochterkernen um, welche niemals rund werden, sondern immer länglich und meistens wurstförmig bleiben. Die Tochterzellen, d. h. die beiden ersten Furchungszellen runden sich zunächst bei der Theilung ab (Taf. XVI, Fig. 15, Taf. XVII, Fig. 1), doch stossen sie stets mit einer relativ breiten Fläche aneinander, sodass das System der Verbindungsfasern niemals, wie bei anderen Objekten, durch die Theilungsfurche zu zwei mit den Spitzen aufeinander stossenden Kegeln eingeschnürt wird, daher tritt nur ein sehr kleiner Zwischenkörper (Zellplatte) auf. In dem Maasse, wie die Tochterkerne den Bau ruhender Kerne annehmen, flachen sich die beiden ersten Furchungszellen gegeneinander ab (Taf. XVII, Fig. 2, 3 u. 4) und die sogenannten Verbindungsfasern verschwinden, indem die Alveolen ihre regelmässige Anordnung zu Längszügen aufgeben. Die Abplattung der Furchungszellen wird von einigen interessanten Erscheinungen begleitet: Zunächst nähern sich die Kerne einander (Taf. XVII, Fig. 4) und man sieht zwischen den beiden Zellen die Zellplatte Carnoy's auftreten, welche weiter nichts ist als die Alveolarschichten der beiden Zellen, welche in der Berührungsfläche aufeinandergepresst sind und in seitlicher Ansicht als eine doppelte quergestreifte Platte imponiren. Sehr bald aber weichen die Alveolarschichten in der mittleren Gegend auseinander, es entsteht zwischen ihnen und zwischen den Blastomeren ein Hohlraum, welcher eine linsenförmige Gestalt annimmt und dem „corps lenticulaire“ von Beneden's entspricht. In diesem Hohlraum liegt dann der Zwischenkörper (Taf. XVII, Fig. 4), wie schon von Herla angegeben worden ist.

Im Laufe der Zelltheilung verschwindet allmählich die strahlige Anordnung der Alveolen; während auf dem Stadium der fer-

tigen Spindel und bei dem noch sphärischen Ei die sogenannten Strahlen (Taf. XVII, Fig. 9) gerade verliefen, erscheinen sie, sobald die Furche aufgetreten ist, leicht bogenförmig gekrümmt (Taf. XVII, Fig. 1 u. 3), wobei die Convexität des Bogens der Eiperipherie zugewendet wird. Wenn die gegenseitige Abplattung der Blastomeren vollzogen ist, sind die Strahlen gänzlich verschwunden, die Tochterzellen und ihre Kerne befinden sich in vollständiger Ruhe.

Zweite Theilung.

Das Stadium der Ruhe währt bei den zwei ersten Furchungszellen nicht lange, bald schicken sich dieselben zu der zweiten Theilung an, wobei die grössere der kleineren etwas voraneilt. Jede Blastomere rundet sich wieder ab, doch bleibt der linsenförmige Hohlraum noch sehr lange erhalten (Taf. XVII, Fig. 7). Die Theilung wird durch diejenige des Centralkörpers eingeleitet, welche gerade so wie die des Spermatocentrums verläuft. Wenn auch das Centroplasma während der Ruhe in seinem Umfange sehr reduziert wird, erhält sich dasselbe doch bis zur Theilung des Centralkörpers, um welchen es noch eine concentrische Anordnung zeigt, während die radiäre schon längst verschwunden ist. Wiederum streckt sich das Centrosom, wird hantelförmig, die Tochtercentrosomen rücken auseinander, bleiben vorerst durch einen Faden verbunden, dann reisst der Faden in der Mitte ein und jede Hälfte wird in das zugehörige Tochtercentrosom eingezogen. Das stark reduzierte Centroplasma theilt sich mit dem Centrosom und man findet um jedes Tochtercentrosom, nach der Rückbildung des Fadens, ein rundliches Centroplasma mit concentrischer Anordnung, ohne Spur von sogenannten Strahlen; darauf tritt in jedem Centroplasma die Strahlung auf, welche schliesslich zur Bildung einer extranucleären Centralspindel führt (Taf. XVII, Fig. 5 u. 6, obere Zelle). Die Chromosomenstrahlung (Zug- und Mantelfasern der Autoren) entsteht erst später und wie bei der ersten Furchungsspindel zum Theil aus protoplasmatischen, zum Theil aus dem achromatischen Material des Kernes, da innerhalb des noch mit einer deutlichen Aussenschicht oder Membran versehenen Kernes sogenannte Fasern beobachtet werden können. Wiederum liegen der oder die Centralkörper und die junge extranucleare Centralspindel peripher-

wärts von dem wurstförmigen Kern (Taf. XVII, Fig. 6) und wandern bei dem Auseinanderweichen der Spindelpole in Bogenlinien nach der Zellaxe hin (Taf. XVII, Fig. 6, 7 u. 8). Wie bei der ersten Furchungsspindel zeigen die peripheren Fasern der Centralspindel und die sogenannten Fasern, welche zu den Chromosomen ziehen, einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf (Taf. XVII, Fig. 6 u. 8), bis die Aequatorialplatte fertig ist und die Spindelaxe senkrecht auf ihr steht, worauf dann die Chromosomenstrahlen im Aequator geknickt sind (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10), doch tritt diese Erscheinung bei der zweiten Theilung weniger deutlich hervor als bei der ersten. Während die Axen der jungen Centralspindeln der beiden ersten Blastomeren zuerst parallel liegen, drehen sich die beiden Zellen allmählich so gegeneinander, dass die Axen der fertigen Spindeln aufeinander senkrecht stehen (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10). Die ungetheilten Aequatorialplatten beider Spindeln zeigen öfters ganz deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Gruppen je zweier Chromosomen, diejenige der grösseren ausserdem den Zerfall der mittleren Theile der Schleifen in rundliche Körner (Taf. XVII, Fig. 10). Die Abplattung der Centrosomen tritt schon auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte und viel deutlicher als bei der ersten Furchungsspindel hervor (Taf. XVII, Fig. 9 u. 10), doch runden sich die Centralkörper sehr bald wieder ab (Taf. XVII, Fig. 9, obere Zelle), wenn die Längsstreckung der Zelle erfolgt; es macht mir den Eindruck, als ob die Abplattung des Centralkörpers in dem Maasse zunimmt, wie der Centralkörper selbst, oder der Spindelpol sich der Eioberfläche nähert; vergrössert sich nachträglich dieser Abstand durch die Formveränderung der Zelle, so kehrt der Centralkörper zu einer annähernd kugligen Gestalt zurück.

Vergleichender Theil.

Protoplasma.

Nussbaum (96) schildert die Zellsubstanz des *Ascaris*-eies als „netz- oder filigranartig angeordnetes Protoplasma mit seinen feinen eingelagerten Körnchen, daneben noch helle glänzende Kugeln und an der Peripherie des Dotters glänzende farblose Krystalle.“ Er beschreibt in Uebereinstimmung mit A. Schneider (116), wie die glänzenden Kugeln und die Krystalle

durch Einwirkung verschiedener Reagentien aufgelöst werden, und macht keinen Unterschied zwischen der Substanz der Spindel und Asteren und dem Protoplasma, worunter er die Zellsubstanz mit Anschluss des Deutoplasmas (glänzende Kugeln und Krystalle) versteht.

Die Identität der Spindel und Asterensubstanz mit der Substanz der ruhenden Zelle wird von van Beneden (und Neyt) (7) betont: „il est facile de voir que fibrilles achromatiques sont moniliformes, qu'elles sont formées de microsomes réunis entre eux par des interfils. On peut voir aussi çà et là que les microsomes de fibrilles voisines sont réunis entre eux transversalement de telle sorte que les fibrilles ne sont très probablement que des parties plus apparentes à cause d'une plus grande épaisseur du treillis protoplasmique.“

Noch schärfer vertritt Carnoy (35) dieselbe Ansicht: „Le protoplasme est formé d'un réticulum et d'un enchylème. On doit se garder de confondre ses trabécules avec les cordons protoplasmiques déliés. Les trabécules du protoplasme sont toujours simples, les cordons au contraire sont formés d'un nombre plus ou moins considérable de couches de mailles repoussées ou ratatinées. Il forme un tout continu qui se transforme totalement ou partiellement en asters ordinaires et en asters de divers ordres pendant la cinèse, pour repasser ensuite à l'état de réticulum au repos. En outre on peut y rencontrer des enclaves: les vacuoles et les plaques vitellines.“

In dem ersten Theile seiner Zellstudien nahm Boveri (16) denselben Standpunkt wie seine Vorgänger ein, und unterschied in der Zellsubstanz ein Proto- und ein Deutoplasma. Der netzige Bau der Richtungsspindel wird sehr zutreffend von ihm geschildert: „unterzieht man die zwischen beiden Polplatten sich erstreckende Faserung einer sehr sorgfältigen Prüfung, so macht es den Eindruck, als wären dieselben nur bis zu fast völligem Parallelismus gestreckte Abschnitte eines Gerüstes. Wenn man ein Gummnetz mit engen Maschenräumen mit zwei entgegengesetzten Seiten an Stäbchen befestigen und diese dann voneinander entfernen würde, so müsste in der Ebene ein Bild entstehen, wie ich körperlich die Structur auffasse. Dass das Ganze ein zusammenhängendes Gerüstwerk ist, dafür sprechen besonders die Ansichten vom Pol, welche die optischen Schnitte der Spindel-

fasern zugleich als Componenten eines transversalen, freilich viel undeutlicheren Streifensystems erkennen lassen.“ In der vorläufigen Mittheilung über die Befruchtung des Ascariseies erklärt sich Boveri die Bildung der Archoplasmakugeln, so, dass die Centrosomen das Protoplasma des Eies zu Kugeln um sich zusammenziehen. In dem zweiten Theile der Zellstudien dagegen (17), welcher die Befruchtung und ersten Theilungen des Ascariseies behandelt, entwickelt Boveri eine ganz andere Ansicht von dem Bau der Zellsubstanz, welche wesentlich von allem dem abweicht, was von anderen Forschern bis dahin angegeben worden war. „Die Constitution der Zellsubstanz des Ascariseies ist eine sehr complicirte. Die Zellsubstanz wird aus einer homogenen Grundsubstanz gebildet, in der sich ein feinfädiges, bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet. Zwischen diesem Fadenwerk sind in die Grundmasse grössere und kleinere Dotterkörper, sehr kleine regellos zerstreute Körnchen und eine spezifische, je nach dem Entwicklungszustand des Eies körnige oder fädige Substanz eingelagert. Die übrigen Bestandtheile der Zelle nehmen, wie es scheint, an dem Theilungsvorgang keinen activen Antheil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen vertheilt. Ich schliesse dies daraus, dass ich den verschiedenartigen Habitus, welchen die mit Reagentien behandelte Zellsubstanz darbieten kann, in allen Entwicklungsstadien des Eies und der beiden ersten Furchungskugeln in gleicher Weise nachweisen konnte.“ Früher nannte Boveri jene spezifische active Substanz im Anschluss an Kupffer und im Gegensatz zu dem Paraplasma oder Deutoplasma Protoplasma im engeren Sinne, jetzt will er den Ausdruck Protoplasma nicht mehr beibehalten, weil nach Flemming derselbe ein zu verschwommener ist, sodann weil die spezifische Substanz oder Archoplasma, wie er sie nennt, nicht identisch mit Kupffer's Protoplasma sein soll, „denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig vom Archoplasma ein Reticulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich vom Archoplasma nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet.“ Das Boveri'sche Archoplasma ist also nicht identisch mit dem Protoplasma Kupffer's, dem Mitom Flemming's, dem Spongio-

plasma Leydig's. „Es ist möglich, sagt er weiter, dass diese Benennungen den Zellbestandtheil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen, allein, wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Theile von ganz verschiedenem Werth.“ Boveri gibt an, dass es ihm gelungen ist, im Ascarisei durch Einwirkung von Pikrinessigsäure alle anderen Zellsubstanzen zu zerstören, respective verquellen zu lassen, sodass schliesslich nichts anderes übrig oder sichtbar bleibt als das Archoplasma, welches durch die Pikrinessigsäure in seinen feinsten Feinheiten conservirt bleibt.“

Was ist nun dieses Archoplasma? ¹⁾ Boveri selbst gibt uns darüber in folgenden Worten Auskunft. „Uebrigens ist ja eine Phase in den gesetzmässig kreisenden Zuständen des Archoplasmas nichts anderes als die achromatische Kernspindel mit den beiden Polsonnen, deren Realität im lebenden Zustand Niemand bezweifelt.“ Also ist auf dem Stadium der ausgebildeten Spindel das Archoplasma Boveri's leicht erkennbar und wäre es auch nach Einwirkung irgend eines derjenigen Mittel, welche man zur Conservirung von Geweben und Zellen gebraucht; es ist durchaus nicht nöthig, gerade Pikrinessigsäure zu gebrauchen. Uebrigens gibt es Boveri schon in der bereits citirten Arbeit zu: „geht man also darauf aus, an anderen Zellen die gleiche Isolation des Archoplasmas zu erzeugen, so wird wohl eine sehr concentrirte Essigsäure die meisten Aussichten auf Erfolg bieten.“ Viel schwieriger ist es, das Archoplasma auf anderen Entwicklungsstadien der Eizelle nachzuweisen. „Vor der Ausbildung der zweiten Perivitellinschicht war an keinem meiner Eier jene oben beschriebene Verquellung der Zellsubstanz, welcher das Archoplasma allein Widerstand leistet, eingetreten und somit an diesen Präparaten kein direkter Anhaltspunkt gegeben, um diese Substanz von den anderen Zellbestandtheilen unterscheiden zu können. Erst nach der Ausscheidung der zweiten Perivitellinhülle, also zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungkörpers kann die Reaction eintreten. Auf diesem Stadium nun finden wir das Archoplasma als einen dichten kugeligen Hof um das im Cen-

1) Richtiger Archiplasma, wie wiederholt hervorgehoben worden ist. Will man das Wort von Archōn ableiten, so müsste es Archontoplasma, aber das Plasma einer Archonten, auf Deutsch etwa das Plasma eines Bürgermeisters heissen.

trum des Eies gelegene Spermatozoon. Es stellt sich an den beweisenden Präparaten als eine beträchtliche Ansammlung einer gleichmässig körnigen Substanz dar, die nach aussen ziemlich scharf abgegrenzt ist, während die übrige Zellsubstanz vollkommen homogen erscheint.“ Boveri bemerkt weiter, dass van Beneden und Carnoy ähnliches nach Präparaten, welche mit anderen Fixierungsmitteln dargestellt worden waren, abgebildet haben und fährt also weiter: „und nachdem wir einmal wissen, dass er (der kugelige Hof) einer spezifischen Substanz der Zelle seine Existenz verdankt, lässt sich deren Vorhandensein auch in jenen früheren Stadien der Eireifung, wo die Pikrinessigsäure eine Isolirung noch nicht bewirkt, mit Sicherheit constatiren. Schon während der Bildung des ersten Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach aussen sich allmählich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft, noch früher dagegen lässt sich seine Existenz nicht nachweisen, wodurch dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind eben so wenig charakteristisch, dass dieselbe unter den anderen Structuren der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann“¹⁾.

An der Hand der eben mitgetheilten Citate lässt sich, glaube ich, erklären, wie Boveri zu der Annahme seines Archoplasmas geführt worden ist. Zunächst ist ihm die wirkliche feinere Protoplasmastructur entgangen, obgleich er die Structur der Richtungsspindeln erkannt hatte. Er hat die groben Netze oder das Balkenwerk zwischen den grossen Vacuolen der Eier, welche noch keine Perivitellinhüllen gebildet haben, nicht in ein feineres Netzwerk oder in Alveolen aufzulösen vermocht. Das Protoplasma des Ascariseies bis zur Bildung des zweiten Richtungskörpers ist ein äusserst grobschaumige, d. h. enthält sehr zahlreiche und grosse Vacuolen und erinnert also in seinem Bau an denjenigen vieler pflanzlichen Zellen und mancher Protozoen, wie Actinosphaerium etc. Daher bleiben zwischen den Flüssigkeitsvacuolen spärliche Züge von wabigem Protoplasma übrig, welche den „cordons protoplasmiques déliés“ Carnoy's ent-

1) Ich habe mir erlaubt, einige Stellen des Citats durch gesperrten Druck hervorzuheben

sprechen und nur bei schwacher Vergrößerung oder oberflächlicher Betrachtung als feinste Protoplasmastructur imponiren können. Sehr bald, bei der Bildung der perivitellinen Hüllen, verliert das Ei immer mehr an Volumen und an flüssigem Inhalt, bis der Durchmesser etwa halb so gross wird, als er früher war. Dem entsprechend haben die Zahl und die Grösse der Vacuolen in der Zellsubstanz abgenommen und ist das grobe Netzwerk wesentlich auf die Peripherie beschränkt, wo immer noch grössere Vacuolen nebeneinander liegen. Der centrale Theil des Eies sieht bei schwächerer Vergrößerung homogen oder gleichmässig gekörnelt aus, bis man diese körnige Structur mit starker Vergrößerung in eine gleichmässig wabige auflöst. Es lässt sich einerseits leicht nachweisen, dass, wie dies schon Carnoy angegeben hat, das Balkenwerk zwischen den Vacuolen aus mehreren Lagen von Maschen oder Alveolen besteht, ferner wie dieses feinere Netz- oder Wabenwerk continuirlich in dasjenige übergeht, welches die vacuolenfreien Theile des Eies einnimmt, anderseits, dass nach der Bildung der Perivitellinhüllen die netz-wabige Spindel und Polsonnensubstanz continuirlich in das Wabenwerk der Zellsubstanz übergeht und auch stellenweise zwischen benachbarten Vacuolen ein Balkenwerk bildet, wie ein solches weit ausgeprägter vor der Bildung der Perivitellinhüllen vorhanden war. Es hat also Boveri die wirkliche feine Protoplasmastructur vor der Bildung der Perivitellinhüllen nicht erkannt und nur die grobe Netzstruktur dieser Stadien gesehen, später entspricht sein feinkörniges Archoplasma dem eigentlichen feinen schaumigwabigen Protoplasma, aus welchem durch Anordnung der Alveolen Polsonnen und Spindel hervorgehen werden.

Schneider und Nussbaum zeigten, dass die Spermatozoen von *Ascaris* nicht unwesentlich in ihrem Bau von dem Verhalten der meisten Samenfäden abweichen. Der Schwanztheil ist hier sehr kurz und breit und wirkt keineswegs als Geissel, dagegen umgibt den Kern eine beträchtliche protoplasmatische Hülle, deren Structur im beschreibenden Theile ausführlich erörtert wurde. Bei den Spermatozoen anderer Organismen hat der Kern weitaus den grössten Antheil an der Bildung des Kopfes, so dass er nur von einer sehr dünnen Protoplasmaschicht umgeben ist, deren Existenz sogar in vielen Fällen direkt in Abrede

gestellt wird¹⁾. Wir haben gesehen, dass der Schwanztheil, wenn er in das Ei eindringt, sehr bald auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt sich zurückbildet, indem die Avelolarschicht resorbiert wird und der Glanzkörper sich zu einer Kugel umformt, welche von der Eisubstanz entweder aufgelöst oder ausgestossen wird. Das Protoplasma des Kopftheiles verhält sich etwas anders, indem es gewöhnlich vollständig erhalten bleibt, bis der Samenkörper den Eimittelpunkt erreicht hat, sodann unregelmässige Fortsätze nach allen Richtungen treibt und schliesslich in eine grosse Anzahl von Körnern zerfällt, welche in Grösse und Aussehen den stark verdickten Knotenpunkten der Alveolen entsprechen, die in dem protoplasmatischen Theile des Spermatozoonkopfes mit Leichtigkeit nachgewiesen werden können. Diese Körner, welche sich durch Grösse und Aussehen ganz wesentlich von den Knotenpunkten der Alveolen des Eiprotoplasmas unterscheiden, bilden längere Zeit um den Spermatozoonkern eine Lage, welche ich als die Detrituszone bezeichnet habe und die sich gewöhnlich als eine kugelige oder ellipsoidische Anhäufung zeigt. Diese Anhäufung hat Boveri als das erste Auftreten der ungetheilten Archoplasmakugel aufgefasst. Er glaubt, dass das Spermatozoon resp. das Centrosom auf das Archoplasma des Ascariseies eine Anziehung ausübt, und dass diese Verhältnisse an die Strahlung erinnern, welche der Spermakopf in anderen Eiern um sich erzeugt, und ferner auch zeigen zu können, dass zwischen beiden Erscheinungen eine fundamentale Uebereinstimmung besteht. Er stützt sich hauptsächlich darauf, dass in gewissen Fällen das Spermatozoon im Ei stark excentrisch liegt, gleichwohl aber den Mittelpunkt der Archoplasmakugel einnimmt. Diese Erscheinung erklärt sich aber ganz ungezwungen so, dass das Protoplasma des Kopftheiles schon auf dem Wege nach dem Eicentrum hin zerfallen kann. In dem ersten Theile seiner Zellstudien, wo von Archoplasma nicht die Rede ist, hatte Boveri, wie er im zweiten Theile erklärt, die Identität der körnigen Substanz des Hofes und des Spermatozoon mit dem Archoplasma und die Continuität zwischen beiden nicht erkannt, es scheint ihm aber schwer ge-

1) Mit Auerbach (1) bin ich der Ansicht, dass der Kern des Spermatozoons stets von einem, wenn auch in den meisten Fällen verschwindend dünnen Protoplasmamantel umgeben sein dürfte, welcher oft auf eine Alveolarschicht reducirt ist.

worden zu sein, diese Continuität zu beweisen. „Während das Archoplasma bis zu dem genannten Zeitpunkte ein gleichmässig dichtes Gefüge besitzt und einen relativ compacten Körper darstellt, der in den bisher besprochenen Eiern auch in der Folge unverändert fortbesteht, breitet es sich in der grossen Mehrzahl meiner Präparate zur Zeit der Entstehung von Ei und Sperma-kern in dem ganzen Eikörper aus. Diese Expansion des Archoplasmas ist eine derartige, dass man dasselbe an jenen Präparaten, in denen auch die anderen Zellstrukturen sich erhalten haben, gar nicht mehr nachweisen kann¹⁾. Es macht mir den Eindruck, als bewege sich die körnige Substanz bei dieser Wanderung gegen die Peripherie an dem Gerüstwerk der Zelle entlang, wenigstens erscheint dieses Gerüst, welches vorher aus feinen homogenen Fädchen bestand, jetzt viel dickbalkiger und granuliert und in jenen Eiern, in denen das Reticulum zerstört ist, zeigen die körnigen Züge, welche das Archoplasma repräsentieren, einen entsprechend netzartigen Verlauf. Von langer Dauer ist dieser Zustand (der Ausbreitung) nicht; schon wenn die beiden (Vor) Kerne nur wenig an Grösse zugenommen haben, sehen wir die körnige Substanz wieder in Contraction gegen die Eimitte hin begriffen.“ In Wirklichkeit wird das Protoplasma des Kopftheiles allmählich von dem Eiprotoplasma aufgelöst, resorbiert und verschwindet vollständig; niemals habe ich ein Präparat gesehen, wo die Detrituszone bis zur vollen Ausbildung der Geschlechtskerne unverändert fortbesteht, wie dies nach Boveri in gewissen Fällen stattfinden soll. Herla (66) spricht sich ganz entschieden gegen Boveri aus: „Or à ce moment²⁾ il y a longtemps qu'il ne persiste plus aucun reste de la masse granuleuse qui entourait le spermatozoïde, lorsque celui-ci siégait au centre de l'oeuf. Dans les préparations qui me montrent dans tous les oeufs cette masse bien distincte, puis à un stade ultérieur des sphères nettement colorées, j'ai pu constater que toujours entre ces deux apparitions il existe un moment de l'évolution de l'oeuf, pendant lequel le vitellus est beaucoup plus clair, plus homogène. A ce moment il n'y a plus de trace de la masse granuleuse centrale et il ne se montre encore aucun vestige des sphères attractives. . . .

1) Von mir hervorgehoben.

2) Auftreten der Sphären.

D'après nos observations nous ne constatons jamais la persistance de la masse protoplasmique entourant le spermatozoïde jusqu'à l'apparition des sphères. Ce fait tient il à différence des méthodes de préparation? C'est possible mais nous ne pouvons admettre avec Boveri que cette masse granuleuse centrale, qui apparaît très-nettement dans nos préparations, change complètement d'aspect pour devenir indistincte et subsiste cependant dans l'oeuf. Nous n'avons jamais constaté, en effet, après sa disparition, que le vitellus eût changé d'aspect, ce qui expliquerait la dissémination de la masse dans tout le corps cellulaire. Nous croyons que les sphères qui apparaissent dans la suite se constituent d'une substance qui n'a aucun rapport direct avec la masse qui entoure le spermatozoïde."

Meine Erfahrungen bestätigen vollkommen Herla's Ansicht. Das Centrosom, welches sich zunächst im Mittelstück des unversehrten Spermatozoons befindet, liegt nach Zerfall des Samenkörperchens einige Zeit in dem halbmondförmigen Mittelstücke, welches in der Nähe des Kerns von der Detrituszone umgeben bleibt. Bald wird die Detrituszone resorbiert, es entwickelt sich der männliche Pronucleus aus dem Spermakern, das Centrosom entfernt sich von dem Reste des Mittelstücks, liegt frei im Protoplasma, ohne von irgend welcher besonders differencirten protoplasmatischen Hülle umgeben zu sein und kann deshalb als ein nacktes Centrosom bezeichnet werden. Während die Vorkerne sich aneinanderlagern, seltener schon vorher, theilt sich das Centrosom, dessen Hälften längere Zeit durch einen Faden verbunden bleiben, jedoch bilden sich die sogenannten Sphären oder Archoplasmakugeln erst dann, wenn der Verbindungsfaden verschwunden ist und die Centrosomen anwachsen und auseinanderrücken. Auf diese Weise erklären sich die Angaben von van Beneden (7) und Herla, welche behaupten, dass von vornherein zwei Sphären auftreten. Niemals konnte ich wie Boveri eine einzige Archoplasmakugel finden. Wenn eine solche scheinbar das noch einheitliche Centrosom umgibt, so lässt sich leicht feststellen, dass die groben Körner, welche die mehr oder minder kugelige Anhäufung bilden, nicht den Knotenpunkten der Cytoplasma-alveolen, sondern den viel gröbern Körnern der Knotenpunkte des Protoplasmas des Spermatozoons entsprechen, dessen Alveolenkanten resorbiert worden sind. Es kann also von einer Continuität

der Archoplasmakugel im Sinne Boveri's nicht die Rede sein, ebensowenig von einem Stadium der Ausbreitung des Archoplasmas, das zwischen zwei Stadien der Zusammenziehung zu einer Kugel eingeschaltet wäre.

In seiner letzten mit Siedlecki gemeinschaftlich herausgegebenen Arbeit (82 b) tritt Kostanecki wieder für die Identität des Gebildes, welches ich als Detrituszone beschrieben habe, mit demjenigen Protoplasma ein, welches das ungetheilte, zwischen den sogenannten Vorkernen gelagerte, Centrosoma umgibt, und glaubt, dass ich mich in dieser Auffassung Boveri gegen van Beneden und Herla angeschlossen hätte. Wenn auch meine vorläufige Mittheilung (41) dieses Missverständniss von Seiten Kostanecki's veranlasst haben dürfte, so geht aus meiner zusammenfassenden Uebersicht (45) (vergl. p. 10 Zeile 7—13 von oben) mit Bestimmtheit hervor, dass ich in Bezug auf diesen, gewiss nicht unwichtigen Punkt, ganz auf der Seite van Beneden's stehe, wie ich seither schon genauer auseinandergesetzt habe (46).

In dem Aufsatze über den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies dehnt Boveri (14) auf Grund der damals über Befruchtung vorhandenen Litteratur den Archoplasma-begriff auf andere Objekte, z. B. auf das Echinodermenei aus, dagegen hat er dies in dem letzten Theil seiner Zellstudien, wo er die Befruchtung verschiedener wirbelloser Thiere behandelt, unterlassen, sei es, dass er mittlerweile zu anderen Anschauungen gelangt war, sei es, dass er dem Titel jener Arbeit gemäss seine Aufmerksamkeit vorwiegend dem Chromatin zugewendet und die Erscheinungen, welche sich an der achromatischen Substanz des Eies abspielen, nur nebenbei behandelt hat. Auch in dem Referate über Befruchtung macht er von seiner Archoplasmatheorie keinen weiteren Gebrauch.

Mittlerweile hat der Ausdruck Archoplasma (nach dem Princip, dass, wo die Begriffe fehlen, zur rechten Zeit ein Wort sich einzustellen pflegt), grossen Anklang gefunden. Wo in der Zellsubstanz gewisse Regionen durch Aussehen oder Färbung besonders hervortraten, wurde sofort angenommen, dass an diesen Stellen eine besondere von dem Cytoplasma morphologisch und physiologisch verschiedene Substanz vorhanden sein müsse, welche dann ohne Bedenken mit dem Namen Archoplasma belegt wurde,

ganz gleichgültig, ob sie nachweislich mit derjenigen der Spindel und der Polsonnen identisch war oder nicht. So z. B. sind Anhäufungen von Körnern um das ruhende Centrosom der Spermatoocyten der verschiedensten Thiere als Archoplasma bezeichnet worden, obgleich diese Granula schon im lebenden Zustand ein durchaus anderes Aussehen haben, als das Cytoplasma, oder die Substanz der Spindel und der Polsonnen, obwohl die Spindel und die Polsonnen keineswegs aus der Umbildung dieser Granula hervorgehen, die während der ganzen Kern- und Zelltheilung deutlich erhalten bleiben; ja noch mehr: es wird die Existenz eines Archoplasmas auch für solche Fälle postulirt, wo gar nichts von einer besonderen radiären Structur nachgewiesen werden kann, wie z. B. in den reifen Samenfäden, wo das Archoplasma im Mittelstück gewissermaassen in einem hochcomprimirten Zustand das Centrosom umgeben, beim Freiwerden des Centrosoms nach Eindringen des Spermatozoons in das Ei wie eine Bombe auseinanderplatzen und sich in dem Cytoplasma des Eies ausbreiten soll. Diese Ansicht, welche so viel ich weiss zuerst von Fick (48) ausgesprochen wurde, ist seither wesentlich von Kostanecki¹⁾ (82) erweitert worden, welcher das System der centrirten

1) Die zwei letzten Arbeiten Kostanecki's (82 a u. b) sind mir durch die Freundlichkeit des Verfassers erst vor Kurzem zugegangen, nachdem ich mit der Abfassung meiner Abhandlung nahezu fertig war; deshalb habe ich dieselben nicht so ausführlich berücksichtigen können, wie ich gewünscht hätte. Ich brauche kaum zu betonen, dass meine Untersuchungen über das Ascarisei ganz unabhängig von denen Kostanecki's entstanden sind. Während Kostanecki seinen ersten Vortrag über diesen Gegenstand am 4. März in Krakau hielt, setzte ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen am 6. März in einer Versammlung des naturhistorischen Vereins in Heidelberg auseinander, worauf ich die Hauptresultate ganz kurz in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlichte (44). Einen ausführlicheren Bericht gab ich auf der Versammlung der Zoologischen Gesellschaft in Bonn, welcher in den Verhandlungen dieser Gesellschaft publicirt ist. Kostanecki's Vortrag in Krakau, sowie sein zweiter, auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft gehalten, sind, soviel ich weiss, nicht publicirt worden, sodass ich nicht feststellen kann, in wie fern meine Auseinandersetzungen (44 u. 45), welche Kostanecki in seiner Arbeit berücksichtigt hat, auf seine Auffassung eingewirkt haben. Bei dieser Unabhängigkeit in der Entstehung unserer Untersuchungen und wenn man ferner bedenkt, dass wir von diametral entgegengesetzten theo-

Fäden, die (nach M. Heidenhain) sämtliche Erscheinungen der Mitose bedingen, im Mittelstück des Spermatozoons als vorhanden annimmt; im Eiplasma angelangt soll sich das vorher comprimirt System ausbreiten, wobei die Enden der Fasern auf Kosten des Eiprotoplasmas anwachsen und allmählich die ganze Eizelle unter ihre Botmässigkeit bringen. Wie ich schon im beschreibenden Theile dieser Arbeit auseinandergesetzt habe, sprechen die Thatsachen ganz gegen die Anschauung von Kostanecki, die übrigens eine Consequenz seiner Auffassung der Structur des Protoplasmas und der Spindel ist, auf welche ich später zurückkommen muss.

Anderseits wurde auch verschiedentlich gegen die Archoplasmatheorie protestirt und hervorgehoben, dass die ältere Ansicht, nach welcher die Spindel aus der Umordnung der kleinsten morphologischen Bestandtheile der Zell- oder Kernsubstanz hervorgeht, vollkommen ausreicht, um die Erscheinungen der indirecten Kern- und Zelltheilung zu erklären, oder wenigstens sich mit den Thatsachen besser vereinigen lässt als die Boveri'sche. In diesem Sinne sprach sich Bütschli (31) in seinen Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma aus (p. 168) und versuchte auf Grund von Untersuchungen, welche er über die Structur der sich theilenden Echinodermeneier und anderer Objekte anstellte, nachzuweisen, dass die Asteren der karyokinetischen Spindel durch Umlagerung des schaumig gebauten Protoplasmas entstehen. Später zeigte er, dass man ähnliche Bildungen auf künstliche Weise in einer Gelatinegallerte erzeugen kann (32).

In der letzten Zeit haben namentlich: Eismond (40), M. Heidenhain (59, 60), Reinke (104), Wilson (128) zahlreiche und berechtigte Einwände gegen die Boveri'sche Archoplasmatheorie erhoben, wobei betont werden muss, dass keiner dieser Autoren ganz auf dem Bütschli'schen Standpunkt steht und den wabigen Bau des Protoplasmas anerkennt,

retischen Anschauungen ausgegangen und bezüglich der Auffassung der Structur des Protoplasmas und der Mechanik der Theilung bei einem und demselben Objekt zu vollständig widersprechenden Ansichten gelangt sind, dürften zahlreiche Uebereinstimmungen bezüglich der (*sit venia verbo*) gröberen Verhältnisse um so erfreulicher sein.

dass Eismond am wenigsten von Bütschli abweicht, während M. Heidenhain der Flemming'schen Filartheorie, Wilson der Netzlehre huldigt, Reinke endlich alle die zur Zeit vorhandenen Haupttheorien über die Structur des Protoplasmas zu vereinigen bestrebt ist. Boveri sah sich nun in dem allgemeinen Theil seines Aufsatzes „über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Echinodermeneies etc.“ veranlasst, auf die von M. Heidenhain gegen seine Archoplasmatheorie erhobenen Einwände zu antworten und nebenbei seine Ansichten über den jetzigen Stand der Frage von der Structur des Protoplasmas auseinanderzusetzen. Zunächst definiert er das Archoplasma als „eine spezifische Substanz der Zelle, welche sich zu gewissen Zeiten als Astrosphäre um die Centrosomen arrangirt.“

Boveri (19) glaubt für das Ascarisei den Nachweis geführt zu haben, „dass die radialen Fäden, die man längst von sich theilenden Zellen kannte, auch während der Zellruhe, freilich in anderer Form, fortbestehen, nämlich in Gestalt einer körnigen Substanz, die sich unter Umständen in der ganzen Zelle verbreiten kann“. In einer Anmerkung gibt er zu, dass die einzelnen Körner, welche das Archoplasma zusammensetzen, vielleicht durch Fädchen dauernd miteinander in Verbindung stehen, zu sehen wäre davon jedoch nichts. Während M. Heidenhain die Substanz der Spindel und der Polsonnen mit dem Mitom der ruhenden Zelle identificirt und betont, dass nicht die Substanz, sondern die Anordnung eine spezifische ist, bestreitet Boveri dies für das Ascarisei ganz entschieden. Er glaubt Schritt für Schritt den Nachweis geführt zu haben, dass die radiären Systeme sich aus den nicht radiär gebauten Körnerkugeln entwickeln und wieder in solche zurückkehren. Meine eigenen Erfahrungen widersprechen Punkt für Punkt den Behauptungen Boveri's; wie ich es schon ausführlich bei Besprechung seiner Ascarisarbeiten auseinandergesetzt habe. Es lässt sich nachweisen, dass das Cytoplasma des Ascariseies auf allen Stadien ein schaumig-wabiges ist, dessen gröbere Structur allein in Folge der Einlagerung einer wechselnden Anzahl von sehr verschiedenen grossen Vacuolen und sonstigen deutoplasmatischen Einschlüssen variirt, dass die karyokinetische Figur mit den Polsonnen aus einer Umordnung der Alveolen des

Cyto- und Caryoplasmas entsteht, dass die sogenannten Sphären- oder Archoplasmakugeln niemals aus getrennten Körnchen bestehen, mit einem Worte, dass es keine spezifische Substanz gibt, aus welcher die achromatische Figur entsteht und die ganze Archoplasma-Theorie dem Thatachenbestand nicht entspricht. Es liegen liegen gar keine Gründe vor, um, wie Boveri es jetzt thut zu behaupten, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind als in dem Ei und in den Furchungszellen von *Ascaris*, ich kann auch nicht glauben, dass *Noctiluca* sich unter den Protozoen durch den Besitz eines Archoplasmas auszeichnet, oder dass im *Myzostomaei* die strahlige Astrosphäre der Theilungsfigur in ein körniges Archoplasma übergeht, welches erst für die nächste Theilung wieder fädige Structur gewinnt. Nach Boveri sind *Noctiluca* und das *Myzostomaei* ausser dem *Ascarisei* die beiden einzigen bis jetzt bekannten Fälle, „wo zunächst im Umkreis des Centrosoms eine dichte körnige Kugel besteht, die sich allmählich in das Strahlensystem umwandelt, sondern die Regel ist, dass sich um das Centrosom direkt strahlige Figuren bilden, zuerst verschwommen und beschränkt, dann immer weiter sich ausbreitend und deutlich fädig“. Ich könnte als weitere Beispiele die Spermatoocyten verschiedener Thiere anführen, wo die Verhältnisse bei oberflächlicher Betrachtung ganz ähnlich erscheinen, aber auch hier lässt sich der Nachweis führen, dass die Substanz der Kugel keine spezifische ist, sondern aus der Umlagerung der Alveolen des Protoplasmas, in welchem während der Zellruhe gröbere Körner eingelagert sind, hervorgeht und dass die achromatische Figur keineswegs aus den Kugeln oder den Körnern entsteht, sondern aus der von den aneinanderweichenden Centrosomen auf das Protoplasma ausgeübten Anziehung resultirt. Die Annahme, dass es sich in den meisten Fällen „um eine spezifische dichtere Substanz handelt, die überall in der Zelle vertheilt und für gewöhnlich mit unseren Hilfsmitteln vielleicht gar nicht nachweisbar ist, vor Beginn der Zelltheilung aber um die Centrosomen sich sammelt und dabei zu radialen Fäden ansammelt“, scheint mir ebenso überflüssig und den Thatachen nicht entsprechend, als die Annahme eines präexistirenden centrirten Radiensystems, die von M. Heidenhain gemacht wird und gegen welche Boveri so heftig ankämpft. Boveri gibt jetzt

der Vorstellung den Vorzug, „dass die Radien ganz neue Organisationen sind, die aus dem Substanzengemenge des Protoplasma gleichsam auskrystallisiren“ und möchte die Substanz der Radien mit einem besonderen Namen belegen.

Sollte diese Substanz auch Archoplasma sein, oder eine ganz neue Art von Plasma? Dann wäre vielleicht der Ausdruck Actinoplasma angebracht und für manchen Cytologen durch Einführung eines neuen Namens der Ursprung der Radien in befriedigender Weise festgestellt. „Die geringste Wahrscheinlichkeit“ kann Boveri „nach eigenen Erfahrungen der Meinung derjenigen Autoren zuerkennen, die die Astrosphären lediglich als modificirte Bereiche der allgemeinen dichteren Zellstructur ansehen, der Art, dass bei der Ausbildung der Strahlen einfach schon vorhandene Fadenstücke oder Netzabschnitte oder Wabenwände sich in radialer Richtung strecken und vielleicht auf Kosten anderer verstärken sollen.“ Für das Ascarisei muss Boveri dies sogar direkt bestreiten; denn hier lässt sich das gewöhnliche Fadenwerk der Zellsubstanz neben den strahligen und körnigen Archoplasmakugeln als etwas ganz unabhängiges erkennen und auch unter Umständen vernichten, ohne dass jene anderen Structuren darunter leiden.“ Ich glaube schon genügend nachgewiesen zu haben, auf welche Weise Boveri zu dieser sonderbaren, den Erfahrungen seiner Vorgänger diametral widersprechenden Vorstellung gelangt ist. Aber auch für die andern ihm bekannten Objekte will er die Bilder der Strahlenentstehung und der fertigen Astrosphären mit der Anschauung, dass dieselben aus der Umordnung eines netzigen oder wabigen Protoplasmas hervorgehen, nicht in Einklang bringen, und muss überdies gestehen, dass er nirgends in der Litteratur einen Beweis für die Identität beider Structuren oder gar für eine Herausbildung der einen aus der anderen erkennen kann. „Eine gewisse strahlige oder streifige Anordnung, wie sie Bütschli an seinen Schäumen oder wie bereits Carnoy durch Dehnung von Zellen hervorrufen konnte, mag wohl, sagt Boveri, an dem Gerüst- oder Wabenwerk des Protoplasma gelegentlich und vielleicht auch gerade während der mitotischen Prozesse zu Stande kommen, ordnen sich ja in Eizellen die Dotterhörner zu radialen Reihen an; aber die Asteren mit ihren starken isolirbaren, vielfach frei endigenden Fäden müssen seiner Meinung nach

etwas ganz anderes sein.“ Boveri scheint nicht zu berücksichtigen, dass van Beneden und Carnoy für dasselbe Objekt, das Ascarisei, gerade die Ansicht vertreten haben, welche er so heftig bekämpft, und dass Bütschli sich mit den Asteren des Echinodermeneies beschäftigt und darin einen netzig-wabigen Bau gefunden hat, wobei das Netz- oder Wabenwerk der Spindel und Asteren unmerklich in dasjenige des übrigen Protoplasmas übergeht. Nirgends findet man frei endigende Fäden, wie Boveri angibt und es ist mir auch nicht bekannt, dass ausser Boveri jemand die Fibrillen- oder Alveolenzüge der Asteren isolirt hätte ¹⁾. Wenn auch eine Isolirung derselben an conservirten Objecten denkbar wäre, am lebenden Ei oder in einer lebenden Zelle würde sie niemals gelingen. Zum Schluss kommt Boveri auf die Frage von der Structur des Protoplasmas zu sprechen und bemerkt, „dass die Kenntniss der allgemeinen Protoplasmastructur sich in einem Zustand von Unsicherheit, um nicht zu sagen Versumpfung, befindet, wie er kaum grösser zu denken ist.“ Dieses sehr absprechende Urtheil, welches alle Versuche das Problem zu lösen „en bloc“ verdammt, basirt nicht auf eigenen Untersuchungen, sondern auf dem letzten Referat Flemming's (51), in welchem eine grosse Anzahl von Arbeiten ganz kurz besprochen werden, ohne dass deren Ergebnisse miteinander verglichen und kritisirt würden. Boveri selbst bringt gar keine Gründe für oder gegen die jetzt vorherrschenden Haupttheorien vor und begnügt sich gegen die M. Heidenhain'sche Theorie zu polemisiren, auf welche ich bei der Besprechung des Mechanismus der Zelltheilung zurückzukommen beabsichtige.

1) Fol (53) spricht von isolirbaren Fibrillen der Asteren; gibt jedoch nicht an, dass er sie thatsächlich isolirt hat. Boveri (17) behauptet, in den Hodenzellen von *Astacus* einzelne Spindelfasern durch Zerzupfung der conservirten Zellen isolirt zu haben und zwar so, dass er ein Chromosom mit der dazu gehörigen Faser des Halbkugels erhielt, woraus er den Schluss zieht, dass es bei dem betreffenden Object keine von Pol zu Pol durchgehende Fasern gäbe, sondern jede Faser an dem Chromosom ihr Ende findet. Da ich die Hodenzellen von *Astacus* nicht selbst untersucht habe, kann ich mir kein Urtheil über diese Angabe erlauben, doch möchte ich einstweilen bemerken, dass man an conservirtem Material Dinge isoliren kann, welche am lebenden Zustande gewiss nicht isolirbar sind.

In seiner letzten (mit *Siedlecki* herausgegebenen) Arbeit (82b) hat sich *Kostanecki* bezüglich der Archoplasmafrage ganz meinen Ausführungen angeschlossen, wenn man von unseren durchaus entgegengesetzten Anschauungen über die Structur des Protoplasmas absieht.

Fasse ich nun ganz kurz die Resultate meiner eigenen Untersuchungen zusammen, so ergibt sich zunächst, dass man auf allen Stadien des *Ascariseies* einen netzig d. h. wabigen Bau der Zellsubstanz constatiren kann, wie *van Beneden* und *Carnoy* schon festgestellt hatten, und dass die Umordnung der Maschenräume oder der Alveolen vollständig genügt, um alle die verschiedenen Bilder, welche man bei der Kern- oder Zelltheilung erhält, zu erklären. Dass die Structur des *Ascariseies* eine wabige und keine netzige ist, lässt sich natürlich nicht direkt nachweisen, wohl aber aus einem Vergleich mit der Structur anderer Zellen sowie der künstlichen Schäume schliessen.

Bekanntlich existiren hentzutage vier Haupttheorien in Bezug auf die Structur des Protoplasmas: die Filar-, die Reticular-, die Granular- und die Alveolartheorie, welche alle das gemeinsam haben, dass nach ihnen dem Protoplasma bei den verschiedensten pflanzlichen und thierischen Objecten dieselbe Grundstructur zukommt, welche natürlich nach den verschiedenen Theorien eine verschiedene ist. Neben den vier schon angeführten Haupttheorien gibt es noch andere, welche mehr oder weniger starke Modificationen dieser Hauptrichtungen oder Uebergänge von der einen zu der anderen vorstellen, ausserdem sind gewisse Forscher bestrebt, alle die verschiedensten und einander zum Theil widersprechenden Ansichten miteinander zu vereinigen und sie behaupten, dass die sichtbare Structur des Protoplasmas eine äusserst verschiedene, wechselnde und complicirte ist und dass diejenigen, welche einer der vier Haupttheorien huldigen, viel zu exclusiv vorgehen und in ganz einseitiger Weise nur einen besondern Theil der vorhandenen Structuren anerkennen wollen. Ehe ich diese verschiedenen Ansichten bespreche, wird es nöthig sein, genauer festzustellen, was man unter dem Ausdruck Protoplasma zu verstehen hat. Ohne auf die historische Entwicklung dieses Ausdruckes eingehen zu wollen, kann man sagen, dass in den meisten Fällen unter Protoplasma die Grundsubstanz der Zelle, d. h. mit Ausschluss des sogenannten Deutoplasmas, Fremd-

körper, Nahrungskörper, Stoffwechselprodukte, Reservestoffe, insofern dieselben erkennbar sind, versteht, während andere auch die Kernsubstanz mit Ausschluss des Chromatins ebenfalls als Protoplasma bezeichnen. Ich habe stets den Ausdruck Protoplasma so gebraucht, dass damit die Zellsubstanz mit Ausschluss des Kernes gemeint war. Es lässt sich übrigens jede Zweideutigkeit leicht vermeiden, wenn man von Cytoplasma und Karyoplasma spricht. Selbstverständlich wird unter Structur des Protoplasmas oder Cytoplasmas die Structur der Zelle, unter Structur des Karyoplasmas die Kernstructur gemeint. Es ist eine Spitzfindigkeit zu sagen, das Protoplasma ebensowenig wabig gebaut ist, als das Wachs einer Bienenwabe, denn nicht das Wachs wäre wabig gebaut sondern die Wabe. Natürlich ist hier nicht von der chemischen Structur, der Structur des Molecüls die Rede, sondern von dem morphologischen Gefüge der Zelle und des Kernes.

Beginnen wir mit der Granulattheorie, so lässt sich gar nicht leugnen, dass ausser den verdickten Alveolenknoten, welche öfters als Körnchen imponiren, wohl in jedem Protoplasma noch zahlreiche andere Körner vorkommen, dasselbe gilt natürlich auch für den Kern, wo gewöhnlich Chromatinkörner in den Maschen resp. Alveolen der achromatischen Gerüstsubstanz eingelagert sind. In vielen Fällen kann man jedoch nachweisen und dies gilt speciell für Drüsenzellen, dass die Altmann'sche Granula Stoffwechselprodukte sind, welche zeitweise auftreten, um zu gewissen Zeiten wieder zu verschwinden; zuweilen aber haben die Granula eine gewisse Selbständigkeit, indem sie sich durch Theilung fortpflanzen und entsprechen dann wahrscheinlich sogenannten Bacteroidien. Grössere, sich selbständig durch Theilung fortpflanzende Körperchen, wie Chlorophyllkörner, Leucoplasten etc. wird man schwerlich als Granula bezeichnen können, da in denselben ein feinerer Bau constatirt werden kann. Diese That-sachen genügen aber keineswegs, um mit Altmann die Zelle als eine Art von Zooglea aufzufassen, in welcher die Granula als selbständige Organismen zu Colonien vereint, in einer structurlosen Grundmasse eingelagert wären. Es dürfte sich wohl neben den Granulis in jeder Zelle eine feinere wabige Structur nachweisen lassen, und in diesen Alveolen wären die Granula eingelagert. Wenn auch jetzt noch von manchen den

Granulis der Werth von Bioblasten zugeschrieben wird und nicht bestritten werden darf, dass in vielen Fällen den Körnern eine physiologisch wichtige Rolle zukommt, so ist doch die Zahl derjenigen Forscher, welche das Protoplasma und den Kern aus Körnchen bestehen lassen, keine sehr grosse.

Sehr grossen Anklang dagegen, namentlich bei den Fachhistologen, hat diejenige Anschauung gefunden, welche das Protoplasma aus zahlreichen, in eine homogene Grundsubstanz eingebetteten Fäden bestehen lässt. Diese Ansicht ist auf das Vorhandensein centrirter Fäden in der Spindelfigur gestützt, wo eine fädige Structur am leichtesten nachzuweisen ist. Bei ruhenden Zellen dagegen ist es viel schwieriger, derartige Mitome zu beobachten, und wo dieselben vorhanden zu sein scheinen, lassen sie sich zuweilen auf Aneinanderreihung gröberer Körnchen zurückführen. In den allermeisten Fällen dagegen und speciell was die achromatische Figur anbelangt, lässt sich bei günstigen Objecten zeigen, dass die Spindel- und Polfasern aus hintereinandergereihten Alveolen bestehen, deren fortlaufende Kanten als Fäden imponiren, während die Querverbindungen oder quer gestellten Alveolenkanten weniger deutlich hervortreten. Bütschli hat dies schon für die Asteren der sich furchenden Echinodermeneier wahrscheinlich gemacht und andere Forscher haben sich seitdem seinen Anschauungen angeschlossen, wie Eismond, welcher Furchungszellen von Amphibieneiern studirt hat¹⁾. Es lässt sich an diesen Objecten nachweisen, wie das ruhende Cytoplasma ein gleichmässig wabiges Gefüge besitzt und die Spindelfigur allmählich aus der Umordnung der Cyto- oder Karyoplasma-Alveolen zu Längsreihen entsteht. Ganz dasselbe zeigt das Ascarisei. Ich habe zum Vergleiche und zur Controlle eine Reihe von anderen Objecten in derselben Hinsicht geprüft, so z. B. die Zellen der Cephalopodenkeimscheibe, Tardigradeneier, Hodenzellen von Blatta und die Epithelzellen der Kiemenplatten von Salamanderlarven, sowie auch botanische Objecte, namentlich Pollenmutterzellen, und stets gefunden, dass das ruhende Cytoplasma

1) In ähnlichem Sinne lassen sich die Angaben von van Beneden (7) und Schewiakoff (115) über quere Verbindungen zwischen den Spindelfasern verwerthen. Letztthin hat Schaudinn (114) den wabigen Bau der Asteren bei sich theilenden Heliozoen geschildert.

wabig gebaut ist und dass die Spindelfigur aus der Umlagerung von Cyto- oder Karyoplasma-Alveolen hervorgeht. In allerletzter Zeit hat M. Heidenhain (60, 61) die fädige Structur des ruhenden und des sich theilenden Zelleibs zur Grundlage einer Theorie der Zelltheilung gemacht. Der Grundgedanke dabei, nämlich der, dass die die Zelltheilung bewirkenden Kräfte in der Spannung elastischer Fäden, welche mit Muskelfibrillen bezüglich ihres Baues und ihrer Wirkung zu vergleichen wären, ist keineswegs neu, sondern zuerst von van Beneden entwickelt und später von ihm selbst, Boveri und anderen ausgearbeitet worden, aber Heidenhain geht insofern viel weiter ab als sein Vorgänger, als er derartige centrirte und gespannte Fäden schon während der Zellruhe als bestehend annimmt, während man dieselben bisher erst während der Zelltheilung sich ausbilden liess. Heidenhain ist zu dieser Anschauung hauptsächlich auf Grund seiner Untersuchung an ruhenden Leucocyten gelangt. Bei diesem Objecte lässt sich wirklich unschwer an abgetödteten ruhenden Leucocyten eine Strahlung um das Centrosom oder Microcentrum nachweisen, was von zahlreichen anderen Beobachtern bestätigt worden ist. Ich habe nun dasselbe Object auf die Structur des Protoplasmas hin untersucht und gefunden, dass auch hier das Cytoplasma einen exquisit wabigen Bau zeigt und dass ferner die Strahlung um das Centrosom ebenfalls auf Aneinanderordnung von Alveolen zurückzuführen ist. Diese Thatsachen liessen sich an Schnitten durch gehärtete und gefärbte Zellen mit Hilfe der von M. Heidenhain verwendeten und anderen Methoden constatiren. Weiter schien es wünschenswerth, die Leucocyten im Leben zu untersuchen, was schon wiederholt geschehen war und es stellte sich heraus, dass die lebenden in lebhafter Bewegung begriffenen weissen Blutkörperchen des Salamanders einen deutlich wabigen Bau ihrer Zellsubstanz zeigen. Ich konnte sogar Photogramme solcher lebender Zellen anfertigen, welche den wabigen Bau illustriren. Dasselbe zeigen ganze abgetödtete ungefärbte und gefärbte Leucocyten. Heidenhain (59) selbst hat nichts von einer derartigen Structur gesehen oder beschrieben, und seine Figur 11 macht mehr den Eindruck, als ob es sich um eine Interferenz verschiedener Strahlen resp. Wabenzüge als um die Wiedergabe einer netzig-wabigen Structur handle, obgleich er die Figur nach der einzigen Zelle entworfen

hat, an welcher er eine Querverbindung zwischen den Microsomen der centropipherwärts verlaufenden Fibrillen gesehen haben will. Uebrigens hält er die betreffende Zelle nicht für ganz normal.

Das oben Mitgetheilte soll an dieser Stelle nicht als Argument gegen Heidenhain's cellulärmechanische Theorie angeführt werden, auf welche ich später zurückkommen will, da es für seine Folgerungen unwesentlich ist, ob die Zellfäden aus einandergereihten Alveolen oder Körnchen zusammengesetzt sind oder nicht, sondern nur um zu beweisen, dass die Leucocyten, welche er als Prototypen der Metazoenzelle betrachtet, hinsichtlich ihrer Protoplasmastructur sich nicht wesentlich von Ei, Hoden oder Epithelzellen unterscheiden. Ich habe bereits an anderem Orte (45) hervorgehoben, dass die Fachhistiologen, welche der Metazoenzelle einen fädigen Bau zuschreiben, jetzt meistens zugeben, dass das Protoplasma der Protozoen ein wabiges Gefüge zeigt. Zweck vorliegender Untersuchung war namentlich der, zu beweisen, dass ein derartiger Gegensatz zwischen der Protozoen und Metazoenzelle nicht besteht und deshalb erschien es auch wünschenswerth, das Protoplasma einer Amöbe mit dem eines Leucocyten zu vergleichen, namentlich da beide Objekte in gewissen Hinsichten, besonders was ihre Bewegungsercheinungen anbelangt, grosse Uebereinstimmungen zeigen. Es stellte sich heraus, dass das Protoplasma der *Amoeba proteus* einerseits und des Salamanderleucocyten anderseits den gleichen Bau besitzt. Bekanntlich hat schon Stricker eine Photographie eines lebenden Leucocyten (123) veröffentlicht und den netzigen Bau des Protoplasmas bei diesem Objekte betont.

Der Stricker'sche Leucocyt dürfte aber meiner Ansicht nach zu denjenigen weissen Blutkörperchen gehören, welche auch Heidenhain nach Präparaten abgebildet hat und die mit einer grossen Anzahl gröberer, lebhaft sich färbender Körnchen vollgepropt sind, währenddem ich hauptsächlich solche Leucocyten untersucht und photographirt habe, welche keine derartigen Einschlüsse zeigten. Die wirkliche Protoplasmastructur, d. h. der Alveolendurchmesser des anscheinend homogenen Protoplasmas der Salamanderleucocyten ist beträchtlich kleiner als derjenige der Körner oder Tröpfchen, welche der von Stricker abgebildete Leucocyt enthält. Die in lebhafter Bewegung begriffenen Leucocyten des Salamanders bilden breite, sehr flache, platten-

förmige Pseudopodien, welche ganz an die Pseudopodien der von F. E. Schultze unter dem Namen *Placopus* (117) beschriebenen Amöbe erinnern. Derartige Pseudopodien zeigen im Leben sehr deutlich eine wabige Structur und der Durchmesser der einzelnen Alveolen ist hier beträchtlich grösser, als bei ruhenden Leucocyten, wahrscheinlich weil in diesem Falle eine Vergrößerung in der Fläche der einzelnen Alveolen durch die Abplattung des Pseudopodiums erfolgt. An abgerundeten Leucocyten ist eine sogenannte Alveolarschicht deutlich ausgebildet und ebenso ist der Kern von einer einfachen Schicht radiär angeordneter Alveolen umgeben.

Auch Schäfer (112) beschreibt ein netzförmiges Gefüge des Protoplasmas bei (vermitteltst eines Dampfstrahls) abgetödteten Leucocyten des Tritons, behauptet aber, dass die Pseudopodien nur aus ganz homogenem Plasma (*Hyaloplasma*) bestehen. Die in letzter Zeit wiederholt untersuchten Echinodermeneier zeigen ebenfalls ein deutlich wabig gebautes Cytoplasma und ich konnte bereits vor mehreren Jahren ein Photogramm des zweigetheilten lebenden Eies von *Spharechinus granularis* anfertigen, auf welchem das wabige Gefüge sowie die Alveolarschicht erkennbar sind. Bütschli (31) war schon durch das Studium desselben, aber conservirten und geschnittenen Objectes zu dem gleichen Schluss gelangt und hatte auseinandergesetzt, wie die strahlige Erscheinung der sogenannten Asteren oder Sonnen um die Pole der Kernspindel nur auf der Anordnung der Alveolen des Plasmagerüstes beruht. E. B. Wilson (129), welcher in letzter Zeit die Befruchtung und ersten Theilungen des Seeigeleies eingehend studirt hat, ist zu dem Schluss gelangt, dass das gesammte System der Asterenradialen und Spindelfasern aus der Umordnung eines präexistirenden Netzwerkes, welches durch das Cytoplasma sowohl wie auch durch den Kern sich erstreckt, resultirt.“ Gleichzeitig bemerkt er, dass dem Ausdruck *Archoplasma* keine Bedeutung, ausser einer rein topographischen, zukommt, dass dasselbe ein Theil des allgemeinen Geflechtes (*thread-work*) ist, welches sich zeitweilig zu Polsonnen und Spindelfasern differenzirt und daher die Bezeichnung *Archoplasma* am besten ganz vermieden werden sollte. Versuche über künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur führten Bütschli zu dem Schlusse, dass dieselbe aus einer Umlagerung der

Alveolen eines Wabenwerkes entsteht. Die damals von mir zum Vergleich mit den künstlichen Spindeln angefertigten Präparate von Loliokoimscheiben und weitere Untersuchungen an den Keimscheiben von *Sepia* erlauben mir Bütschli's Ansichten zu bestätigen. Man erhält hier wesentlich dieselben Bilder wie bei den Furchungszellen der Echinodermen-eier. Dasselbe gilt von den Tardigradeneiern, welche im Leben und an conservirtem Material untersucht wurden.

Es erschien mir wünschenswerth, die Structur der ruhenden und sich theilenden Zellen auch an anderen Objekten als Eiern kennen zu lernen und benutzte ich zunächst die männlichen Geschlechtszellen von *Blatta*, welche schon wiederholt der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen sind. Auch hier liess sich ein wabiges Gefüge des Cytoplasmas und der karyokinetischen Spindel nachweisen. Das gleiche Ergebniss lieferte das Studium ruhender und sich theilender Pollenmutterzellen von *Larix Europaea* und *Veltheimia capensis*. Während im allgemeinen die Sexualzellen für derartige Untersuchungen am geeignetsten sein dürften, gibt es auch somatische Zellen, welche den wabigen Bau sowohl während der Ruhe als auch während der Theilung sehr deutlich zeigen. Ausser den schon erwähnten Leucocyten des Salamanders untersuchte ich auch die Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve, welche schon im Leben einen deutlich wabigen Bau zeigen und habe an anderem Orte eine kurze Mittheilung darüber veröffentlicht (47). Uebrigens hat schon Henneguy (65) den wabigen Bau der Alveolarschicht der Epithelzellen der Salamanderlarve erkannt und abgebildet und neuerdings gelangte F. E. Schultze, welcher speciell die sogenannten Intercellularbrücken bei demselben Objekte untersuchte, zu einer mit der von mir hier auseinandergesetzten im wesentlichen übereinstimmenden Ansicht¹⁾. Ein weiteres für die Untersuchung im Leben sehr geeignetes Objekt sind die Epithelzellen der Kiemenplättchen von *Gammarus pulex*, deren Structur bereits von Bütschli (31) beschrieben und abgebildet worden ist. Vor nicht sehr langer Zeit beschrieb Lenhossék (84) ein wabiges, um den Kern zu concentrischen Kugelschalen angeordnetes Protoplasma bei den Zellen des Spinalganglions des Frosches, nach-

1) Verh. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1896.

dem Bütschli (31) ein derartiges wabiges Gefüge für die Ganglienzellen des Regenwurmes und des Kalbes nachgewiesen hatte. Diese Angaben veranlassten mich die Zellen der Spinalganglien des Kaninchens zu untersuchen, welche nach Flemming's Angaben ein wesentlich fädiges Protoplasma besitzen sollen, aber auch hier erscheint mir die Grundstructur des Cytoplasmas als eine wabige und lassen sich die von Flemming abgebildeten Fäden entweder auf fortlaufende Alveolenwände oder auf hintereinandergereihte gröbere Körnchen oder Granula zurückführen.

Da im Allgemeinen das wabige Gefüge des Protoplasmas für die Einzelligen im Gegensatz zu den Vielzelligen zugegeben wird, erscheint es überflüssig auch dafür Beispiele anzuführen, jedoch will ich nicht unerwähnt lassen, dass ein Vergleich der Protoplasmastructur eines einzelligen Thieres wie einer Amöbe oder eines Infusoriums mit derjenigen der weiter oben erwähnten Metazoenzelle die grössten Uebereinstimmungen ergibt. Diese Uebereinstimmung tritt am besten auf Photogrammen hervor und wie man auch die so erhaltene Structur deuten will, so muss doch zugegeben werden, dass zwischen dem Protoplasma der Einzelligen und der Vielzelligen kein derartiger Gegensatz bezüglich der feineren Structur herrscht, wie diejenigen Histologen behaupten, welche bei den Einzelligen einen netzigen resp. wabigen Bau des Protoplasmas zugeben, dagegen im Protoplasma der Vielzelligen nur ein fädiges Gefüge gelten lassen wollen.

Auf die Theorie von dem netzförmigen Bau des Protoplasmas brauche ich hier nicht näher einzugehen, da die Wabentheorie, welche aus ihr hervorgegangen ist, von ihr hauptsächlich nur in der Auffassung des mikroskopischen Bildes differirt, wie ich dies schon bei Besprechung der Angaben van Beneden's über die Protoplasmastructur des Ascariseies angedeutet habe. Auch auf die sich vielfach widersprechenden Ansichten über die physiologische Rolle der Gerüstsubstanz und des Enchylemas will ich hier nicht besprechen, da ich mich wesentlich auf die morphologische Seite des Problems beschränken möchte. Dagegen muss ich hier noch einer neueren Modification der Filartheorie gedenken, welche von Reinke (107) herrührt und vielfach, besonders von seitens Waldeyer's¹⁾ und Kosta-

1) Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle in Deutsche mediz. Wochenschr. 1895. Nr. 43. p. 1—56, 4 Fig.

necki's (82a u. b) grossen Anklang gefunden hat. Es handelt sich um den sogenannten pseudowabigen Bau des Protoplasmas, welcher dadurch verursacht werden soll, dass zwischen den einzelnen Fäden, dem Mitom Flemming's, grössere und kleinere Körner und Vacuolen eingelagert sind, die das Bild eines Schaumes vortäuschen. Nun hat Bütschli niemals das Vorhandensein von besonderen Körnern oder von Vacuolen geläugnet, welche letztere, wenn sie relativ bedeutendere Grösse erlangen und zahlreich vorhanden sind, das Protoplasma zu einem äusserst grobschaumigen machen können. Gerade von solchen gröberen Schäumen sprechen nun in der Regel die Gegner der Wabentheorie und übersehen selbst die wirkliche feinere wabige Grundstructur, welche neben und unabhängig von der grobschäumigen zu constatiren ist, wie Bütschli vielfach hervorgehoben hat. Diese feinste Grundstructur wird dann gewöhnlich und meistens bei ganz ungenügender Vergrösserung durch eine schematische Punktirung wiedergegeben und zwar an solchen Stellen, wo die betreffenden Untersucher keine gröberen Körner oder Vacuolen, oder bei dem besten Willen keine Fäden nachweisen können. Es lässt sich natürlich nicht aus derartigen Abbildungen entnehmen, ob die einzelnen Punkte den Knotenpunkten des Netz- resp. Wabenwerkes, oder den einzelnen Alveolen selbst entsprechen. Dies gilt ganz besonders für die Abbildungen Kostanecki's, welcher neben den gröberen Pseudowaben und in deren Wände feinere Pseudowaben erkennt, in welchen endlich die Fibrillen verlaufen, „wie an Schnitten mit aller Sicherheit festzustellen ist“. Nach Kostanecki soll das Verhalten der Deutoplasmamassen während des Ablaufs der Mitose, namentlich die verschiedenen Verschiebungen, welche sie erfahren, beim Ascarisei gegen die Annahme von wirklichen Waben (Alveolen Verf.) sprechen, denn, wenn die Deutoplasmamassen in wirklichen geschlossenen Waben lägen, könnten sie diese Umlagerungen nicht erfahren. Dieser Einwand, eigentlich der einzige, den K. gegen die Wabentheorie erhebt, zeigt, wie wenig er sie begriffen hat, denn abgesehen von Ausnahmefällen, in welchen das Gerüstwerk mehr oder weniger erstarrt, ist dasselbe flüssig und nur etwas zähflüssiger, als der flüssige Inhalt der einzelnen Alveolen, sodass gerade solche Umlagerung durch die Schaumtheorie viel leichter zu erklären sind, als durch die Annahme fester elastischer Fäden, zwischen welche

die zähflüssigeren Deutoplasamassen sich durchzwängen müssten. Da nun von Kostanecki kein weiterer Einwand gegen die Wabentheorie vorgebracht wird, anderseits auch die Einwände gegen die Filartheorie nicht berücksichtigt, geschweige denn widerlegt werden, will ich an dieser Stelle nur auf das früher in vorliegender Abhandlung und in bereits publicirten Aufsätzen Auseinandergesetzte verweisen, umsomehr als ich bei der Besprechung der Zelltheilungsmechanik zu zeigen hoffe, dass die Filartheorie mit den thatsächlichen Verhältnissen unvereinbar ist.

Der Kern.

Unter den Einwänden, welche gegen die Wabentheorie erhoben worden sind, wird folgender von O. Hertwig (70) gemacht: „dass für den Bau der Kernsubstanz, die ohne Zweifel dem Protoplasma in ihrer Organisation verwandt ist, die Wabentheorie nicht zutrifft. Denn während des Kerntheilungsprocesses treten mit grösster Deutlichkeit fädige Anordnungen in Form der Spindelfasern und Nucleinfäden hervor, deren Existenz wohl von Niemand in Zweifel gezogen werden kann.“

Was zunächst den wabigen Bau des Kernes anbelangt, so hat Bütschli denselben ausser bei vielen Protozoen, bei einigen Vielzelligen abgebildet, z. B. in den Epidermiszellen des Regenwurms und den rothen Blutkörperchen des Frosches¹⁾. In letzter Zeit hat Braus (24) die wabige Structur der Kerne der Tritonblastula betont und Wilson (129) schreibt dem ruhenden Kerne des Echinodermeneies und der Furchungszellen ein Netz oder Wabenwerk von Linin zu, welches sich wesentlich gleich verhält, wie das protoplasmatische Netz oder Wabenwerk des Zellkörpers. Eigene Untersuchungen an Echinodermeneiern haben mich zu der Ansicht geführt, dass auf gewissen Stadien der Kern von einem Wabenwerke von Linin gleichmässig durchsetzt

1) Der wabige Bau des Kernes ist bei Protozoen schon wiederholt beobachtet und abgebildet worden: bei Rhizopoden, Dinoflagellaten und Infusorien von Bütschli, bei Diatomeen und Dinoflagellaten von Lauterborn, Euglypha Schewiakoff, Amöben und sonstigen Rhizopoden Schaudinn. Bei Euglypha, wo die Kernmembran während des ganzen Verlaufs der Theilung erhalten bleibt, geht die Spindel unzweifelhaft aus der Umordnung der Alveolen der achromatischen Kernsubstanz hervor und hat Schewiakoff (115) auf die Querverbindungen zwischen den sog. Spindelfasern aufmerksam gemacht.

wird, wobei das Chromatin in Gestalt von Körnern den einzelnen Alveolen eingelagert ist und zwar so, dass die Chromatinkörner sich gewöhnlich in den Knotenpunkten befinden. Ganz das gleiche gilt für die Kerne des Eies und der Furchungszellen von *Ascaris* auf gewissen Stadien. Der gleichmässig wabige Bau des Liningerüstes lässt sich bei den Epidermiszellen der Salamanderlarve im Leben nachweisen und photographiren. Der Durchmesser der einzelnen Alveolen des Kerngerüstes scheint mir vielfach ein grösserer zu sein als derjenige der Alveolen des zugehörigen Cytoplasmas. Meistens aber zeigen nur kleinere Theile des Kernes die eben erwähnten Lininwaben, während der Rest aus grösseren anscheinend leeren Zwischenräumen besteht, welche höchst wahrscheinlich in lebendem Zustande mit Flüssigkeit angefüllt waren. Beim *Ascarisei* konnte ich alle Uebergänge zwischen diesen beiden Zuständen des Kernes beobachten und zwar zeigen die beiden Vorkerne, wenn sie beide dieselbe Grösse erlangt haben und sich einander nähern, meist ein gleichmässiges Wabenwerk. Allmählich, wenn die Vorkerne sich aneinanderlegen, treten immer grössere Vacuolen in denselben auf und es gibt ein Stadium, wo die Vorkerne ganz mit Flüssigkeit erfüllt zu sein scheinen und das Chromatin in Gestalt eines langen dünnen Fadens der Kernmembran oder Aussenschicht unmittelbar anliegt. Gleichzeitig scheint weitaus die grösste Menge des Linins zur Bildung des Kernfadens verwendet zu werden, worin es deutlich nachweisbar ist. Der Kernfaden besteht nämlich aus hintereinandergereihten Lininalveolen, in denen die jetzt viel ansehnlicheren Chromatinkörnchen eingelagert sind. Die Eisenalaunhämatoxylin-Methode ist zur Darstellung dieser Verhältnisse nicht geeignet, weil dabei die Chromosomen überfärbt werden, dagegen tritt die eben erwähnte Structur bei Färbung mit Anilinfarbstoffen sogar an ganzen Präparaten deutlich hervor. Dasselbe konnte ich an dem Kernfaden und an den Chromosomen der Epithelzellen der Salamanderlarve beobachten. Ein Theil des Linins muss aber noch ausserhalb des Kernfadens vorhanden bleiben, da während der Spindelbildung die beiden Vorkerne, sowie später die Kerne der Furchungszellen bei noch vollständig erhaltener Membran von den Spindelfasern durchsetzt werden. Dabei zeigt der intranucleäre Theil der Spindel genau dieselben Structurverhältnisse wie die ausserhalb der Vorkerne oder des

Kernes gelegenen Theile. Weitaus der grösste Theil der Spindel geht demnach aus Kernsubstanz hervor und ist nach Auflösung der Kernmembran nicht mehr von dem Material zu unterscheiden, welches vom Cytoplasma zum Spindelaufbau geliefert wurde. Es sind zahlreiche andere Fälle bekannt, wo weitaus der grösste Theil der Spindel von der Kernsubstanz gebildet wird, die Echinodermeneier liefern dafür ein Beispiel, wie von Wilson hervorgehoben wird, und ich kann auf Grund eigener an demselben Objekte angestellter Untersuchungen diese Anschauung gegenüber Kostanecki (83) bestätigen, welcher die Spindel hier der Hauptsache nach aus dem Cytoplasma hervorgehen lässt, denn es scheint mir beim Furchungskern des Seeigeleies eine extranucleäre Centralspindel gar nicht ausgebildet zu sein. Auf meinen Präparaten der Seeigeleier verhalten sich die Dinge wesentlich so, wie sie Braus für die Zellen der einschichtigen Tritonblastula schildert, mit dem Unterschiede, dass beim Triton die Centrosomen von vorherein an den entgegengesetzten Polen des Kernes liegen und die Spindelfasern im Inneren des Kernes bei noch unversehrter Membran entstehen. Beim Furchungskerne des Seeigeleies dagegen theilt sich das vom Spermatozoon gelieferte Centrosom und die Tochtercentrosomen rücken je an einen Kernpol, wo die Kernmembran zuerst aufgelöst wird, nichts desto weniger ist Wilson zu dem Schlusse gelangt, dass die Spindelfasern, welche den Kern durchsetzen, nicht von den Polen aus hineinwachsen, wie früher vielfach angegeben wurde und speciell Henneguy (65) für die Forellenkeimscheibe beschreibt, sondern aus dem präexistirenden Kernreticulum sich heraus differenzieren. Dieser Modus der Spindelbildung muss sehr verbreitet sein und erklärt, warum früher meistens angenommen wurde, dass die karyokinetische Spindel ganz aus dem Kern entstände, ja Oscar Hertwig (68) vertritt noch jetzt den Standpunkt, dass die ganze Spindel mit Ausnahme der Polstrahlung aus dem Liningerrüst hervorgeht¹⁾. Wir haben gesehen, dass beim Ascarisei ein Theil der Spindel unzweifelhaft aus dem Cytoplasma, ein anderer aus dem Karyoplasma hervorgeht, und es ist auch für andere Fälle,

1) Auch Flemming 1892 (Ergebnisse d. Anat. u. Phys. herausgegeben von Merkel und Bonnet) leitet den allergrössten Theil der achromatischen Spindel, d. h. die ganze Spindel mit Ausnahme der Enden, vom Karyoplasma ab.

wo eine Centralspindel im Sinne Hermann's (67) vorhanden ist, sehr wahrscheinlich, dass die Centralspindel die Polstrahlung und ein Theil der sogenannten Mantelfasern aus dem Cytoplasma, der Rest der Mantelfasern aus dem Karyoplasma gebildet werden. Daraus kann man schliessen, dass der Hertwig'sche Einwand gegen die Wabentheorie keine Berechtigung hat, denn wenn aus dem wabigen Cytoplasma sogenannte Spindelfasern gebildet werden, anderseits in dem Karyoplasma, welches ebenfalls wabig sein kann, Spindelfasern hervorgehen, so darf man wohl annehmen, dass in beiden Fällen die Fasern aus der Umordnung der Alveolen zu Längsreihen entstehen.

Spindel.

Bekanntlich weichen die Ansichten über die Herkunft und Zusammensetzung der karyokinetischen Spindel sehr auseinander; einige Forscher lassen die gesammte Spindel aus dem Kern hervorgehen, wie vielfach früher angenommen wurde und in letzter Zeit von Carnoy, Bolles Lee (12) und Anderen behauptet wird, nach Rabl und Oscar Hertwig stammen nur die Polstrahlen aus dem Cytoplasma, während alle übrigen Fasern aus Kernmaterial gebildet werden sollen. Dieser Anschauung steht eine andere gegenüber, welche die gesammte Spindel und Polstrahlungen aus dem Cytoplasma entstehen lässt (Fol, Guignard u. a.). Henneguy (65) schliesst sich dieser Ansicht an und begründet sie durch seine Beobachtungen an den sich theilenden Zellen der Forellenkeimscheibe. Van Beneden und Boveri¹⁾, welche sich die fertige Spindel aus zwei mit der Basis aneinanderstossenden Kegeln bestehend denken, die aus dem Cytoplasma hervorgehen, fassen die sogenannten Verbindungsfasern als Lininfäden auf und schreiben denselben demnach einen karyoplasmatischen Ursprung zu. Seit Hermann's Arbeit über die Entstehung der Spindel (67) hat sich die Zahl derjenigen, welche für den cytoplasmatischen Ursprung der Spindel eintreten, beträchtlich vermehrt. Hermann selbst leitet die sogenannte Centralspindel, d. h. das System derjenigen Fasern,

1) Neuerdings (19) verwahrt sich Boveri dagegen, dass er zu denjenigen gerechnet würde, welche ganz allgemein die Spindel (bei den Metazoen) ausschliesslich aus dem Cytoplasma entstehen lassen, obgleich er dies für das Ascarisei angegeben hat. (Furchungsspindel.)

welche ununterbrochen von einem Centrosom zum andern ziehen, sowie einen Theil derjenigen Fasern, welche von den Centrosomen nach den Chromosomen ziehen, vom Cytoplasma ab und lässt diese Fasern mit der achromatischen Substanz des Kernes in continuirliche Verbindung treten.

Es lässt sich nun gar nicht bestreiten, dass in vielen Fällen die ganze Spindel aus dem Kern hervorgeht, da nämlich, wo die Kernmembran während der ganzen Theilung deutlich erhalten bleibt, so z. B. bei den Micronucleis der Infusorien, den Kernen vieler Protozoen, dem Keimbläschen von *Phyllirhoe*, von *Ophryotrocha* (88), oder man müsste annehmen, dass Cytoplasma durch die Kernmembran in den Kern eindringt. Diese Annahme ist zwar schon mehrfach gemacht worden, aber ohne dass Thatsachen zu ihren Gunsten sprächen. Wo die Kernmembran während der Theilung bestehen bleibt und eine Polstrahlung entwickelt ist, liegt dieselbe ausserhalb der Kernmembran im Cytoplasma mit Ausnahme von den Hodenzellen von *Ascaris megalocephala univalens*. Hier bildet sich nach Brauer bei noch erhaltener Kernmembran im Innern des Kernes eine kleine Spindel, welche eine deutliche Polstrahlung zeigt. Anderseits ist es nicht weniger klar, dass in vielen Fällen die junge Spindel im Cytoplasma bei noch vollständig erhaltener Kernmembran gebildet wird, also ganz unabhängig vom Kern, so zeichnet Rawitz (105) in den Spermatocyten des Salamanders junge Spindeln ab, deren Länge dem Längsdurchmesser des noch vollständig intacten Kernes gleichkommt und dasselbe konnte ich bei den Spermatocyten erster Ordnung von *Blatta Germ.* (42) beobachten. Kleinere junge Spindeln beschreibt auch J. S. Moore bei den Spermatocyten der Elasmobranchier. Als weitere Beispiele kann ich die junge Spindel zwischen den beiden Pronuclei und ausserhalb des Kernes der Furchungszellen von *Ascaris megalocephala* anführen. Ganz dasselbe wurde bei anderen Eiern beobachtet, wo die Vorkerne gleich gross sind und nicht miteinander verschmelzen, wie bei *Chaetopterus pergamentaceus* nach Mead (88) und *Physa fontinalis* nach Kostanecki und Wierzejski (82); gerade so verhält sich auch das Tardigradenei. Ebenso sind diejenigen Strahlen, welche von den Spindelpolen in den Zellkörper und zum Kerne hin ausstrahlen, cytoplasmatischen Ursprungs, was besonders deutlich beim *Ascarisei* zu constatiren war. Daraus

ergibt sich, dass zwar die Spindel in gewissen Fällen ganz aus Kernsubstanz bestehen kann, in den meisten Fällen aber gemischten Ursprungs ist. Dass sie jedoch jemals ganz aus Cytoplasma hervorgehen sollte, erscheint mir sehr unwahrscheinlich und ich wüsste nicht, wie man dies nachweisen könnte, da in den Fällen, wo die junge Spindel ausserhalb des Kernes auftritt, die Kernmembran früher oder später aufgelöst wird und dann nicht mehr mit Sicherheit entschieden werden kann, was Karyo- und was Cytoplasma ist. Zwar schildert Henneguy die Spindelbildung bei den Zellen der Foröllenkeimscheibe derart, dass die Spindelfasern von den Centrosomen resp. den Attractions-sphären, welche an den Kernpolen gelegen sind, in den Kern hineinwachsen, dessen Membran an den Polen sich aufgelöst hat, doch erscheint es mir wahrscheinlicher, dass der Process bei diesem Objecte wie beim Seeigellei nach Wilson's Beschreibung und meinen eigenen Beobachtungen verläuft, nämlich so, dass die im Kern gelegenen Fasern durch Aneinanderreihung von Linialveolen zu Längszügen entstehen, welche continuirlich in ähnliche cytoplasmatische Alveolenzüge übergehen. Die Darstellung Platner's (98) von der Genese der ersten Richtungsspindel des *Aulostomoeies* dürfte in ähnlichem Sinne zu verwerthen sein, ebenso die Bildung der Furchungsspindeln bei *Ophryotrocha* nach Korschelt (80). Sollten die Strahlen wirklich von den Sphären in den Kern hineinwachsen, so müssten sie im *Ascaris* durch die nirgends aufgelöste Kernmembran durchwachsen, was mir höchst unwahrscheinlich vorkommt. Ein derartiger gemischter Ursprung der Spindelfigur, welcher theils aus dem Protoplasma, theils aus der Kernsubstanz hervorgehen kann, ist schon früher von Platner angegeben worden und wird auch von Boveri (19) anerkannt, jedoch aus anderen Gründen als diejenigen, welche ich dafür angeführt habe. Platner lässt die ganze Spindel mit Ausnahme der Verbindungsfasern aus dem Protoplasma hervorgehen, Boveri stützt sich darauf, dass die Richtungsspindel bei *Ascaris* ganz aus dem Kern, die Furchungsspindel ganz aus dem Protoplasma resp. aus dem im Protoplasma zerstreuten Achroplasma entsteht, während hier meiner Ansicht nach auch die Verbindungsfasern aus Kernmaterial der „*lame intermédiaire*“ hervorgehen¹⁾.

1) Bütschli (32) ist auf Grund seiner Versuche über die

Betrachten wir nun den Bau der karyokinetischen Spindel, so ist zunächst hervorzuheben, dass van Beneden (7) die erste Furchungsspindel des *Ascariseies* als aus zwei mit der Basis aneinanderstossende Kegel aufgefasst hat, indem die Strahlen jedes Kegels das Centrosom zur Spitze, die Kernplatte oder Aequatorialplatte zur Basis haben. Boveri hat sich hierin van Beneden angeschlossen. Später haben van Beneden und Neyt durchgehende Fasern gefunden, was seitdem von v. B.'s Schüler Herla bestätigt worden ist. Wie aus dem beschreibenden Theil dieser Arbeit zu entnehmen ist, sprechen meine Befunde durchaus nicht für die Zusammensetzung der Spindel aus zwei getrennten Kegeln, sondern wir haben zunächst einerseits eine extranucleäre junge Spindel mit durchgehenden Fasern, anderseits bogenförmig von einem Centrosom zum andern durch den Kern (oder die Vorkerne) verlaufende Fasern. Wenn einmal die Kernmembran verschwunden und die Spindel auf dem Stadium der Aequatorialplatte angelangt ist, so sind die beiden früher unterscheidbaren Strahlensysteme nicht mehr auseinanderzuhalten¹⁾.

Seit Hermann's Untersuchungen über die Spindelbildung in den Hodenzellen des Salamanders pflegt man zweierlei Arten von Spindelfasern zu unterscheiden: 1. die sogenannten Centralspindelfasern, 2. die Mantel- oder Zugfasern. Die Centralspindelfasern sind solche, die ununterbrochen von einem Centrosom zum anderen ziehen und werden öfters auch Stützfaser genannt, die Mantel- oder Zugfasern sollen von dem Centrosom ausgehen und an einem Chromosom sich ansetzen. Nach Hermann's Beschreibung entsteht die Centralspindel ausserhalb des Kernes im Cytoplasma und unmittelbar nach der Theilung der Centrosomen zwischen denselben. Schon vor Hermann hatte van Beneden

künstliche Erzeugung der karyokinetischen Figur gleichfalls zu der Ansicht gelangt, dass die Spindel sowohl aus der achromatischen Gerüstsubstanz des Kernes, wie aus dem Protoplasma hervorgehen kann.

1) Es beruht daher auf einem Missverständniss, wenn Kostanecki (82 b) mir gegenüber hervorgeht, dass es in der 1. Furchungsspindel des *Ascariseies* auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte von Pol zu Pol durchgehende Fasern gäbe, dies habe ich niemals geleugnet, im Gegentheil, sondern nur betonen wollen, dass ich die Unterscheidung zwischen Zug- und Stützfaser und Mantel- und Centralspindelfasern für eine ganz künstliche halte.

solche junge Spindeln ausserhalb des Kernes zwischen dem getheilten Centrosom beim *Ascarisei* abgebildet, während *Boveri* keine derartige Verbindung zwischen den Centralkörpern zeichnet. Sind nun die beiden erwähnten Faserarten wirklich von einander verschieden und bilden sie beide unerlässliche Bestandtheile der Spindel? Ich glaube dies verneinen zu dürfen und schliesse mich darin *Boveri* gegen *Heidenhain* an, dass die Centralspindel, wenigstens der Anlage nach, nicht überall vorhanden ist. Zunächst muss ich bemerken, dass es thatsächlich junge Spindeln gibt, welche unmittelbar nach der Theilung des Centrosoms zwischen den Centrosomen auftreten, so z. B. in gewissen Generationen der Spermatocyten des Salamanders nach *Hermann* (67), *Rawitz* (05) und *Meves* (90), in den Spermatocyten erster Ordnung der Selachier nach *Moore* (94), in den Spermatocyten der Insekten, wie ich z. B. bei den Spermatocyten von *Blatta* beobachten konnte. Dagegen kann die junge Spindel auch erst dann entstehen, wenn die Tochtercentrosomen bereits beträchtlich auseinandergewichen sind, wie bei der Furchungsspindel des *Ascariseies* nach meiner Beschreibung, wo sie erst dann auftritt, wenn der ziemlich lange Verbindungsfaden zwischen den Centrosomen aufgelöst ist; ebenso bei den Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve. Weiter schwankt der Moment des Auftretens bei verschiedenen Zellgenerationen, wie bei *Ascaris*, wo die junge Spindel auf dem Zweizellenstadium zwischen den getheilten Centrosomhälften früher auftritt, als bei der ersten Furchungsspindel. Endlich kann eine sogenannte Centralspindel ganz fehlen, es treten nur Fasern zwischen den Centrosomen und den Chromosomen auf, während die Centrosomen erst dann durch direkte von einem zum anderen Centralkörper ziehende Fasern verbunden werden, wenn die Centrosomen an die beiden einander entgegengesetzten Kernpole angelangt sind. So tritt nach *Drüner* (93) die Centralspindel bei gewissen Spermatocyten des Salamanders erst dann auf, wenn die Centrosomen ziemlich weit auseinandergerückt sind und es fehlt eine Centrodese zwischen ihnen (d. h. ein die Centralkörper verbindender Faden) und nach *Moore's* Abbildungen fehlt die sog. junge Centralspindel ganz bei der Theilung der Spermatogonien und der Spermatocyten zweiter Ordnung der Selachier. Aehnliches hat *Braus* für die älteren Zellen der mehrschichtigen Tritonblastula angegeben. Die Thatsache, dass

eine sogenannte Centralspindel fehlen kann, spricht sehr gegen die Annahme, dass in manchen Spindeln zweierlei verschiedene Fasern: Centralspindelfasern und Stützfasern vorhanden sind, dazu kommt noch, dass auf dem Stadium der fertig ausgebildeten Spindel, d. h. auf dem Stadium der Aequatorialplatte in vielen Fällen kein Unterschied zwischen Stütz- und Zugfasern mehr gemacht werden kann. Dies ist nur dann möglich, wenn die Chromosomen in einem Kranz um den axialen Theil der Spindel gruppiert sind, oder mit anderen Worten, wenn die Aequatorialplatte von der Spindelaxe durchbohrt wird. Braus hebt für die Spindel der Zellen der mehrschichtigen Tritonblastula hervor, dass an ihr keine Sonderung zwischen Centralspindel und Spindelmantel zu erkennen ist. Als eine dritte Art von Spindelfasern sind die sogenannten Verbindungsfasern beschrieben worden, das sind diejenigen Fasern, welche beim Auseinanderweichen der Tochterkernplatten die Tochterchromosomen der einen mit denen der anderen Tochterplatte verbinden. Die Verbindungsfasern werden gewöhnlich von Kernmaterial abgeleitet und van Beneden lässt sie aus der sogenannten lame intermédiaire entstehen, d. h. aus derjenigen weniger färbbaren Substanz, welche die durch Spaltung des Mutterchromosoms hervorgegangenen zwei Tochterchromosomen verbindet. Es ist nun gar nicht unwahrscheinlich, dass diese Verbindungsfasern aus einem Theil der Lininwaben, welchen die Chromatinkörner des ruhenden Kernes eingelagert sind, hervorgehen, zumal sie öfters stärker färbbar sind und vielleicht eine geringe Menge Chromatin führen. Ihre Herkunft aus Linin genügt aber sicherlich nicht, um die Verbindungsfasern in einen Gegensatz mit den andern Spindelfasern zu bringen, da, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, ein grosser Theil der Spindel bei *Ascaris* aus Linin hervorgeht. Weiter zeigen die Verbindungsfasern einen ausgeprägt wabigen Bau, welcher bei *Ascaris* deshalb besonders deutlich auftritt, weil die Verbindungsfasern lange Zeit parallel bleiben, daher sind auch die Querverbindungen so scharf zu sehen, dass sie Herla aufgefallen sind.

Endlich wären noch die Zugbänder zu erwähnen, d. h. besonders starke „Zugfasern“, welche von dem Centrosom zu einem Chromosom ziehen und an dem Schleifenwinkel des V-förmig gebogenen Chromosoms inseriren. Bei *Ascaris* habe ich keine

derartigen Bildungen finden können und habe sie an vielen anderen Objekten vergeblich gesucht, bis ich die Epithelzellen von *Salamandra* untersuchte. Hier konnte ich, wie Reinke (106) und Drüner (39) für Bindegewebszellen und Hodenzellen desselben Thieres und Braus für die Zellen der Tritonblastula beschrieben hatten, besonders starke Fasern von dem Centrosomen nach den Schleifenwinkeln ziehen sehen. Genauere Untersuchung dieser sogenannten Zugbänder ergab, dass sie ebenfalls aus hintereinandergereihten Alveolen bestehen, welche nach dem Chromosom zu an Durchmesser zunehmen.

Polsonnen und Sphären.

An beiden Polen der karyokinetischen Spindel treten gewöhnlich Bildungen auf, welche als Polsonnen oder Astrosphären bezeichnet werden. Die Polsonne wird von einer Anzahl von Radian oder Alveolenzügen gebildet, welche von dem Centralkörper oder seiner Umgebung ausstrahlen und sich allmählich im Protoplasma verlieren. Der Uebergang zwischen den eigentlichen Polstrahlen und den Spindelfasern ist ein ganz allmählicher, namentlich in den Fällen, wo dieselben sowohl als die Spindelfasern ausgesprochen bogenförmig verlaufen. Während diejenigen Fasern, welche unmittelbar ausserhalb der Kernplatte liegen, noch continuirlich von einem Pol zum anderen zu verfolgen sind, hört der Zusammenhang in dem Aequator der Zelle für die darauffolgenden (mehr peripher liegenden) Strahlen auf, die Fasern werden allmählich kürzer und schliesslich sind dieselben nicht mehr von den Strahlen der eigentlichen Polsonnen, welche in keinerlei Connex mit den Chromosomen stehen, zu unterscheiden. Ich habe gezeigt, dass wenn man von denjenigen Autoren absieht, welche in den Strahlen der Polsonnen und den Spindelfasern eine besondere Substanz erblicken, fast allgemein zugegeben wird, dass die Astrosphären aus dem Cytoplasma hervorgehen. Eine weitere Ausnahme würde natürlich die Spindel der Hodenzellen von *Ascaris meg. univalens* nach Brauer bilden, wo die Anlage der ganzen karyokinetischen Figur mitsammt derjenigen der zuerst schwach ausgebildeten Astrosphären aus dem Kern hervorgeht.

Schon von den ersten Beobachtern der karyokinetischen Figur wurde im Centrum des Asters oder der Astrosphäre ein heller Centralhof beschrieben, welcher an lebenden Eiern deut-

lich zu erkennen ist, da er von Körnern frei ist und von dem aus die eigentlichen Strahlen des Asters in das körnerführende Protoplasma ausstrahlen. Dieser Centralhof entspricht meinen Erfahrungen nach dem, was van Beneden (7) als Sphäre, ich selbst als Centroplasma bezeichnet habe. Der centralste, auf Präparaten sich schwächer färbende Theil des hellen Centralhofes ist später von van Beneden als Markschicht, „zone médullaire“, bezeichnet worden und wird neuerdings im Anschluss an Boveri fast allgemein „heller Hof“ genannt. Um jede Verwechslung zwischen dem hellen Centralhof (Centroplasma) der früheren Beobachter und dem hellen Hof (Markzone) der späteren Autoren zu vermeiden, will ich die Bezeichnung „helles Höfchen“ für die Markzone gebrauchen. Häcker (58) hat auf die Unbeständigkeit in Vorkommen und Ausbildung des hellen Höfchens hingewiesen, welches übrigens nur am conservirten Objekt beobachtet worden ist und daran die Ansicht geknüpft, dass es ein Kunstprodukt, d. h. ein Produkt der Conservierungsmethode sei. Ich selbst habe das Fehlen des hellen Höfchens in vielen Fällen constatiren können, aber wo ich es gesehen habe, zeigte es eine deutliche wabige Structur, wobei die Alveolen zu concentrischen Kreisen um das Centrosoma angeordnet waren und öfters auch radiär von demselben ausstrahlten. Das Wabenwerk des hellen Höfchens war stets feiner als dasjenige des übrigen Centroplasmas und färbte sich stets schwächer. Auf dieser Verfeinerung in der Structur und der schwächeren Färbbarkeit des Plasmas in der unmittelbaren Umgebung des intensiv gefärbten Centrankörpers beruht eben das Auftreten des hellen Höfchens auf Präparaten. Ein ganz structurloses helles Höfchen, oder mit anderen Worten ein leerer Raum um das Centrosoma, ist mir bis jetzt nicht zu Gesicht gekommen und würde ich eine derartige Bildung anstandslos mit Häcker als ein Schrumpfungsprodukt betrachten. Es scheint mir ganz leicht möglich, dass gewisse Reagentien eine Schrumpfung des Centroplasmas oder des Centrankörpers, oder beider veranlassen, sodass um das Centrosom ein leerer Raum entsteht, wie ein solcher häufig um den Kern conservirter Zellen auftritt. Dagegen kann ich das helle Höfchen im Allgemeinen, d. h. da wo es eine feinere Structur zeigt, nicht als ein Kunstprodukt auffassen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Umgebung des Diffusionsvorgänge veranlassenden Centrosoms

zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Entfernungen vom Centralkörper Differenzen in der Dichtigkeit aufweist, welche Unterschiede in der Feinheit der Structur und in der Färbbarkeit des Centroplasmas bedingen. Für diese Auffassung sprechen die Beobachtungen an lebenden Eiern, wo das allmähliche Entstehen, Anwachsen und Verschwinden des Centroplasmas verfolgt werden kann und die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur (Bütschli 32). Ich glaube daher, dass in den allermeisten Fällen das helle Höfchen wirklich vorgebildet ist. Wenn auch das helle Höfchen an dünnen und sehr intensiv gefärbten Schnitten beobachtet werden kann, so tritt es noch deutlicher an ganzen, gewöhnlich schwächer gefärbten Zellen und Eiern auf, da hier der Centralkörper und die Peripherie des Centroplasmas intensiver gefärbt sind als die unmittelbare Umgebung des Centrosomas, dasselbe gilt für nicht sehr stark gefärbte Schnitte, und daraus erklärt sich auch, dass das helle Höfchen zuweilen [beispw. von Brauer (21, 22)] zum Centrosoma gerechnet wird.

Van Beneden unterscheidet ausser dem hellen Höfchen (zone médullaire) in der Sphäre noch eine periphere oder Rindenzone (zone corticale). Während nach diesem Forscher die Medullarzone nur von spärlichen und schwach hervortretenden Radien durchsetzt wird, bildet ein Kreis von gröberen Körnchen die Grenze zwischen ihr und der Corticalzone, welche sehr deutliche, radiär verlaufende Fasern durchziehen. Das helle Höfchen und die Rindenzone bilden znsammen eine Kugel, welche das Centrum der Astrosphäre einnimmt und Attractionssphäre oder kurzweg Sphäre genannt wird und meiner Ansicht nach dem hellen Centralhof oder Centroplasma entspricht. Es fragt sich nun, ob in dem Complex der Astrosphäre stets ein Centroplasma, welches, wenn es kuglig ist, Sphäre genannt werden mag, und in dem Centroplasma eine Rindenschicht nachzuweisen ist. Das Vorkommen einer Corticalschicht setzt zwei Bedingungen voraus: erstens, dass eine sogenannte Sphäre oder Attractionssphäre, zweitens, dass ein helles Höfchen (Medullarzone) vorhanden ist. Wir haben gesehen, dass das helle Höfchen fehlen kann und dann kann nur von einer Sphäre überhaupt die Rede sein. Van Beneden bezeichnete damit den centralen Theil der Polsonne oder Astrosphäre, welcher sich auf seinen

Präparaten durch besondere Färbung und Structur abhob. Boveri erklärt dagegen die Attractionssphäre kurzweg für ein Kunstprodukt, d. h. als den dichtesten centralen Theil der Astrosphäre, welcher in seiner radialen Structur stark verdorben ist und sich als ein grösserer oder kleinerer mehr oder weniger scharf begrenzter kugliger Fleck darstellt. Ich stimme nun mit Boveri überein, wenn er behauptet, dass man gewöhnlich keine scharfe Grenze zwischen Sphäre und Astrosphäre ziehen kann, muss aber betonen, dass der centrale Theil der Astrosphäre auch da, wo die Polstrahlung sehr deutlich und mächtig entwickelt ist, in seiner Structur sich doch von dem peripheren unterscheidet, insofern hier die Alveolenzüge nicht nur radial gegen das Centrosom, sondern auch zu concentrirten Kreisen oder richtiger Kugelschalen um den Centralkörper angeordnet sind. Diese concentrische Anordnung der Alveolenlagen, welche meiner Ansicht nach den „Microsomenstraten“ der Autoren entsprechen dürfte, ist keineswegs Kunstprodukt und etwa mit den Frommanschen Linien¹⁾ zu vergleichen, wie Boveri angibt, sondern tritt an den verschiedensten Objecten und bei den verschiedensten Fixirungen sehr deutlich auf. Sie beruhen wahrscheinlich darauf, dass die aufgequollenen Centrosomen zeitweise einen gleichmässigen Druck auf das sie umgebende Plasma ausüben. Ganz ähnliche Erscheinungen können um die Kerne der Spermatoocyten erster Ordnung von *Blatta* beobachtet werden, während der Zeit, wo sie bedeutend anwachsen, um schliesslich durch Theilung die Spermatoocyten zweiter Ordnung zu produciren. Die concentrische Anordnung der Alveolenlagen im Centrum der Astrosphäre tritt auch beim *Ascarisei* sehr deutlich hervor, wie ich öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Auch an lebenden Zellen lässt sich der centrale Theil der Astrosphäre, z. B. bei sich furchenden Echinodermeneier oder den Eiern kleiner Nematoden deutlich als ein heller rundlicher Fleck unterscheiden und entspricht dem hellen Hof oder dem Centralhof der älteren Beobachter, welche lebende Zellen oder Eier studirten, oder dieselben einfach mit Essigsäure abtödteten, ohne zu färben. Es lässt sich leicht feststellen, dass die Dotterkugeln und die gröberen Granula, welche das übrige Protoplasma durchsetzen, im Centralhof fehlen, während

1) Durch Behandlung mit Silbernitrat an Nervenfasern erzeugte Liniensysteme.

die peripheren Strahlen der Polsonne zwischen die Körner und Dotterkugeln eindringen. Dieser Umstand und die verschiedene Lichtbrechung des Plasmas der Centralhöfe erklärt die Thatsache, dass der centrale Theil der Astrosphäre im Leben wahrgenommen werden kann. Auch an Totopräparaten und Schnitten ist zuweilen das Centroplasma oder die Sphäre sehr scharf gegen den peripheren Theil der Astrosphäre abgesetzt. Allerdings muss ich Boveri wiederum Recht geben, wenn er den Ausdruck Attractions-sphäre in seiner ursprünglichen Bedeutung, d. h. als einen deutlich abgegrenzten mittleren Theil der Astrosphäre, nicht für allgemein anwendbar hält. Ich habe schon an anderem Orte auseinandergesetzt (45), dass der Centralhof öfters gar nicht die Gestalt einer Kugel besitzt, daher der Ausdruck Sphäre in diesen Fällen unpassend ist und dafür den Ausdruck Centroplasma vorgeschlagen¹⁾. Ich würde unbedenklich statt Centroplasma den von Vejdowsky (124) gebrauchten Ausdruck Periplast verwendet haben, wenn es mir nicht sehr wahrscheinlich wäre, dass dieser Forscher zuweilen darunter etwas ganz anderes versteht, nämlich eine Lage von besonders structurirtem Protoplasma, welche den Kern umgibt und meiner Ansicht nach in keinem direkten Zusammenhang mit der Astrosphäre oder besser gesagt mit dem Centrosom steht.

In letzter Zeit wird die Sphäre oder das Centroplasma vielfach als ein wirkliches Zellorgan, als eine dauernd jeder Zelle zukommende Bildung betrachtet, und in der That sind in ruhenden Zellen um den oder die Centralkörper herum Bildungen nachgewiesen worden, welche der Attractions-sphäre, d. h. dem centralen Theil der Astrosphäre entsprechen sollen. Boveri erklärt die allgemeine Verbreitung, welche der Ausdruck Attractions-sphäre oder kurzweg Sphäre gewonnen hat, dadurch, „dass zuerst er, dann van Beneden und Neyt (7) die Mittheilung gemacht hätten, dass nicht nur das Spindelpolkörperchen (Centrosoma) sich während der Zellenruhe erhält und durch Theilung auf die Tochterzellen übergeht, sondern dass auch das, was später als Aster erscheint, schon als körnige Kugel vorhanden ist, um sich gleichfalls durch Theilung in die Anlage des

1) Aus demselben Grunde scheint mir der Ausdruck Mikrosphäre, den Kostanecki neuerdings auf das helle Höfchen anwendet, nicht zweckmässig.

Amphiesters umzubilden. Erst durch diese Entdeckung und dadurch, dass nun van Beneden diese körnigen Kugeln mit seiner *sphères attractives* identificirte, kam die Bezeichnung Attractionssphäre zur Bedeutung. Sie gewann damit gleichzeitig nach van Beneden's eigener Darstellung einen etwas anderen Sinn; denn das Hauptgewicht ruhte nun nicht mehr auf jener angeblichen Differenzirung der ausgebildeten Strahlenfigur, sondern darauf, dass diese Bildung oder ein Theil von ihr in der ruhenden Zelle in anderer Form fortbesteht.“ Ich kann mich nun mit dem ersten Theil dieser Erklärung nicht einverstanden erklären, denn van Beneden's Sphären entsprechen durchaus nicht der oder den Archoplasmakugeln Boveri's. Während Boveri zuerst eine Archoplasmakugel in der Nähe des eingedrungenen und zerfallenen Spermatozoons auftreten lässt, gibt van Beneden in seiner zweiten Arbeit an, dass von vornherein zwei Sphären auftreten auf dem Stadium, wo die Pronuclei einen netzigen Bau zeigen und noch sehr von einander entfernt sind, ferner fasst er die körnige Kugel im Centrum des Eies keineswegs als Sphäre auf, sondern als das zerfallene Protoplasma des Spermatozoons. Auch von einem körnigen Bau der Sphäre ist bei van Beneden und Neyt nicht die Rede. Richtig aber ist die Bemerkung Boveri's, dass das Hauptgewicht auf die Continuität der Sphäre gelegt wird, auch stimme ich ihm bei, wenn er diese Continuität leugnet, weil es nackte Centrosomen gibt, d. h. solche, welche direkt von gewöhnlichem indifferenten Protoplasma umgeben sind. Ein Beispiel dafür liefern ausser dem Aulastomumci nach Platner, welches gewöhnlich angeführt wird, die Epithelzellen der Kiemenplättchen von Salamandra (47) und das Centrosom des umgefurchten Ascariseies nach meinen eigenen Beobachtungen. Wie steht es aber mit den zahlreichen Fällen, wo in der ruhenden Zelle das oder die Centrosomen von einer Hülle von besonders structurirtem Protoplasma umgeben sind, z. B. bei den Spermatoocyten erster Ordnung von Salamandra. Wenn man mit den meisten Autoren annimmt, dass aus der Substanz des sich theilenden Centrosoms und der es umgebenden Hülle die junge Spindel hervorgeht, so würde in gewissen Fällen die Continuität des Centroplasmas zugegeben werden. Ich habe bei den Spermatoocyten von Blatta ganz ähnliche Gebilde, wie sie bei den

entsprechenden Zellen des Salamanderhodens beschrieben werden, beobachtet und glaube, dass die sogenannten Sphären aus einer concentrischen Anordnung des Protoplasmas um das Centrosom resultiren; dazu kommt noch, dass in dieses Centroplasma besondere, ziemlich grosse Granula eingelagert sind, welche zuweilen in ihrer Zahl in bestimmtem Verhältniss zu den Chromosomen stehen, bei gewissen anderen Thieren (Lungenschnecken, Paludina, Proteus) als Archoplasmaschleifen aufgefasst worden sind. Bei der Blatta lässt sich jedoch nachweisen, dass die Spindelanlage nicht aus der Substanz des Centrosoms oder aus dem Verbindungsfaden der Tochtercentrosomen (secundäre Centrosomose von M. Heidenhain) hervorgeht, noch aus den dem Centroplasma eingelagerten Körnern, sondern durch Umlagerung des wabigen Protoplasmas, welches zwischen den auseinanderweichenden Centrosomen zu Alveolenzügen ausgezogen wird. Vor der Spindelbildung verschwindet die concentrische Schichtung des Centroplasmas vollständig, dagegen bleiben die Körner während der ganzen Zelltheilung erhalten, um sich im Laufe der Anaphasen im Zellleib zu gruppiren und während der Telophasen wieder um die Centralkörper zu gruppiren. Also ist auch in solchen Fällen, wo während der Zellruhe ein Centroplasma oder Sphäre existirt, ihr Bestehen kein continuirliches.

Aus dem hier Mitgetheilten darf, glaube ich, der Schluss gezogen werden, dass das Centroplasma kein dauerndes unerlässliches Zellorgan ist, dass aber in vielen Fällen um das Centrosom während der Zellruhe und wenn es an den Spindelpolen gelegen ist, eine Schicht von besonders structurirtem Protoplasma vorhanden sein kann, welches man der Bequemlichkeit halber mit einem besonderen Namen bezeichnen mag. Ich betone ganz besonders, dass nur die Structur, nicht aber die Substanz (von Einlagerungen abgesehen) eine specifische ist, und dass die gesamte Astrosphäre inclusive ihrem centralen Theile, der Sphäre, sowie auch die Spindel selbst, aus der Umlagerung der Alveolen des Protoplasmas hervorgehen, welche zeitweise eine besondere Anordnung zu concentrischen Schichten oder radienartigen Zügen zeigt. Auch Kostanecki (82b) ist vor Kurzem zu demselben Schlusse gelangt und stimmt meinen diesbezüglichen Ausführungen (abgesehen von der Auffassung der Protoplasmastructur) zu.

Centrosom.

Wir haben gesehen, dass im Mittelstück des Spermatozoons ein rundliches, stärker lichtbrechendes, mit gewissen Farbstoffen lebhaft sich tingirendes Körperchen befindet, welches man als Centrosom oder Centralkörper bezeichnet. Das Centrosom wird, wenn das Spermatozoon auf dem Wege nach dem Mittelpunkt des Eies oder dort angelangt zerfällt und sein Protoplasma verschwindet, frei, d. h. liegt unmittelbar im gewöhnlichen wabig gebauten Protoplasma des Eies, ohne von besonders structurirtem Protoplasma oder von einer besonderen Substanz umgeben zu sein. Die kugelige Anhäufung von Körnchen, in welcher das Centrosom eine Zeit lang liegen bleibt, ehe es ganz frei wird, ist nichts weiter als das körnige Protoplasma, welches den Kern des Spermatozoons umgab und jetzt nach und nach resorbiert wird und bald vollständig verschwindet. Der Centralkörper wird allmählich kleiner, dann theilt er sich, indem die Tochtercentrosomen, welche anfangs sehr klein sind, zunächst durch einen langen dünnen Faden verbunden bleiben, welcher aus derselben Substanz wie die Centrosomen selbst zu bestehen scheint, darauf verschwindet der Faden, die Centrosomen vergrößern sich bedeutend, lassen das sie umgebende wabige Protoplasma sich radienartig anordnen, indem die einzelnen Alveolen zu Längsreihen sich aufstellen, während dieselben schon viel früher eine concentrische Lagerung um die Centralkörper zeigen. Bald treten die Strahlen, welche von den beiden Centrosomen ausgehen, zwischen denselben in continuirliche Verbindung, man sieht ein System von spindelförmig angeordneten und deutlich gebogenen Alveolenreihen direkt von einem Centralkörper zum andern ziehen, es ist eine extranucleäre sogenannte Centralspindel gebildet worden. Bis zum Stadium der fertigen Aequatorialplatte wachsen die Centrosomen an, worauf sie sich beim Auseinanderweichen der Tochterplatten oder der Reconstruction der Tochterkerne wieder theilen. Die Theilung der Tochterkerne wird wiederum durch die Bildung einer extranucleären Centralspindel eingeleitet und dieselben Erscheinungen wiederholen sich bei jeder neuen Zell- und Kerntheilung in der gleichen Weise.

Während mit gewissen Färbungsmethoden die Centrosomen auf Schnitten als compacte durch und durch homogen gefärbte

rundliche Körper erscheinen, zeigen dieselben auf Totopräparaten, welche nach der für das Ascarisei von van Beneden eingeführten Technik fixirt und gefärbt sowie auf Schnitten, die stark entfärbt oder schwächer gefärbt wurden, eine besondere feine Structur. Schon van Beneden hat hervorgehoben, dass die Centralkörper von *Ascaris* als ein Körnchenhaufen erscheinen. Eine eingehende Untersuchung des Centrosoms an ganzen Eiern bei sehr guter Beleuchtung und starken Systemen, wobei Glycerinpräparate benutzt wurden, zeigte, dass die einzelnen Körner untereinander durch feine Brücken verbunden sind, mit anderen Worten, dass wir es auch hier mit derselben Structur zu thun haben, welche auch das Protoplasma aufweist und welche ich mit Bütschli als eine schaumig-wabige auffasse. Dasselbe lässt sich an feinen Schnitten, welche mit Kernschwarz oder angesäuertem Delafield'schen Hämatoxylin gefärbt worden waren, nachweisen. Die van Beneden'schen Körner entsprechen alsdann den verdickten Alveolenknoten, die Verbindungen den Alveolenkanten. Auf gewissen Stadien der Entwicklung zeigen die Centralkörper eine weitere Eigenthümlichkeit; im Centrum befindet sich eine einzige, etwas grössere rundliche Alveole, um welche herum die übrigen radiär angeordnet sind. Die centrale färbt sich mit E.-A.-H. am stärksten, während die peripheren weniger stark gefärbt sind und bei Doppelfärbung mit E.-A.-H. und Pikrinsäurefuchsin einen intensiv rothen Ton zeigen. Die centrale Alveole entspricht offenbar dem Centralkorne Boveri's, die peripheren Alveolen der Centrosomenhülle, welche Häcker (58) bei *Sida crystallina* um das centrale Bläschen beschreibt. Ganz ähnlich dürfte sich nach Watase (126) das Centrosom an den Polen der Eispindel von *Unio complanata* verhalten (es ist leider nicht angegeben, ob die betreffende Spindel der ersten Richtungs- spindel oder der ersten Furchungsspindel entspricht) ebenso die erste Richtungsspindel? des Eies von *Thysanozoon* nach van der Stricht (121). In beiden Fällen ist ein centraler Kern resp. Bläschen zu unterscheiden und um dasselbe herum eine Hülle, welche nachweislich zum Centralkörper gehört und nicht einer Medullarzone entspricht. Eine ganz ähnliche Zusammensetzung des Centrosoms aus mehreren Bläschen oder Alveolen hatte bereits Bütschli (31) für das Echinodermenei

angegeben. Dasselbe zeigt ein Photogramm (N. VI) in Wilson's Arbeit. Auch Lenhossék hat dieselben Verhältnisse im Centrialkörper der Zellen des Spinalganglion des Frosches gefunden (84), d. h. eine Zusammensetzung aus Körnern, welche miteinander durch schwächer gefärbte Brücken verbunden waren.

Ich kann Bütschli's Angaben für sein Objekt bestätigen und glaube, dass sie eine ganz allgemeine Anwendung auf solche Centrialkörper finden werden, deren Grösse die Ermittlung ihres fernerer Baues gestattet, auch scheinen sie mir ein gewisses Licht auf Heidenhain's Auffassung der Centrialkörper zu werfen. Bekanntlich hat Heidenhain bei den Leukocyten, welche er vorzugsweise untersucht hat, behauptet, dass stets eine grössere Anzahl von Centrosomen zusammen eine Gruppe bilden, welche er als Microcentrum bezeichnet, wobei die einzelnen Körner oder Centrosomen miteinander durch Brücken verbunden sind, die „primäre Centriodesmose“ genannt werden. Boveri hat gegen diese neue Auffassung protestirt und hervorgehoben, dass das Heidenhain'sche Microcentrum oder die Centrialkörnergruppe dem entspricht, was bisher Centrialkörper oder Centrosom genannt wurde. Er bringt gegen den Heidenhain'schen Begriff eines Centrosomas folgende Argumente vor, welche ich kurz besprechen möchte. Zunächst macht er mit Recht geltend, dass die Eisen-hämatoxylinfärbung keine spezifische Färbung für die Centrialkörper ist. Nach meinen eigenen Erfahrungen muss ich hierin Boveri vollständig beipflichten, denn es gibt in der Zelle noch viele andere Dinge, welche sich ebenso intensiv auf diese Weise färben lassen. Weiter macht Boveri darauf aufmerksam, dass das Centrosom vor der Theilung immer in Einzahl an je einem Spindelpole sich befindet und schliesst, dass die einzelnen Körnchen, welche nach Heidenhain das Microcentrum zusammensetzen, der Ausdruck einer feineren Structur des Centrosoms sind. Er schlägt, falls man für die Körner einen besondern Namen haben wolle, den Ausdruck Centriolen vor und betont, dass der Centrialkörper keineswegs „morphologisch nicht mehr zusammengesetzt“ zu sein braucht. Bis dahin bestätigen meine eigenen Erfahrungen Boveri's Kritik in allen Punkten, ja ich kann auf Grund eigener Beobachtungen an dem Centrialkörper der Leukocyten von Salamandra behaupten, dass dieselben ebenfalls eine Zusammensetzung aus mehreren Bläschen oder Alveolen zeigen

und daher in ihrem Bau mit dem des Centrosomas von *Ascaris* im Allgemeinen übereinstimmen. Wenn aber Boveri seine Beschreibung der Centrosomen des Echinodermeneies gegen Heidenhain ins Feld führt, so muss ich bemerken, dass die von ihm als Centralkörper aufgefassten Gebilde keineswegs solchen entsprechen, sondern dem, was frühere Beobachter den hellen Hof nannten, in den letzten Jahren im Anschluss an van Beneden Attractionssphäre oder Sphäre genannt wird. Ich habe bereits erwähnt, wie Bütschli die eigentlichen Centralkörper bei den Seeigeleiern beschrieben hat und habe mich seiner Auffassung angeschlossen, ausserdem haben Kostanecki, Field (49), Hill (74), Reinke (107) und vom Rath die eigentlichen Centrosomen im Centrum der Astrosphäre und ihres centralen Theils der Sphäre gesehen. Die drei ersterwähnten Autoren haben überdies die Centrosomen abgebildet, und wenn auch ihre Figuren bei zu schwacher Vergrösserung gezeichnet sind, um den feinen Bau des Centralkörpers erkennen zu lassen, so genügen sie doch vollständig um zu zeigen, dass die „grosse blasse Kugel“ Boveri's, in der durchaus nicht constant ein schwarzes Gerüstwerk von verschiedener Anordnung und Dichtigkeit nachweisbar ist, kein Centrosom ist. Auch Wilson, welcher in seiner ersten Arbeit die eigentlichen Centrosomen nicht gesehen hatte (128), trug kein Bedenken, die grossen Kugeln mit den Archoplasma-kugeln Boveri's, resp. mit Sphären zu identificiren. In seiner zweiten Arbeit hat Wilson die wirklichen Centralkörper auf gewissen Stadien der Spindelentwicklung gesehen und photographisch reproducirt. Dieser Umstand und ein eingehenderes Studium der Zelltheilung haben ihn bewogen, gegen Boveri's Archoplasmatheorie Stellung zu nehmen. Es war mir lange Zeit unerklärlich, wie Boveri die grossen Kugeln an den Polen der Spindel als Centrosomen auffassen konnte, zumal er das eigentliche Centrosoma „als ein winzig kleines intensiv schwarzes Körnchen in einigem Abstand von dem Chromatinkegel als Centrum der Strahlenfigur“ bei dem eindringenden Spermatozoon in ziemlicher Uebereinstimmung mit den anderen Beobachtern beschrieben hatte. Prof. Boveri hatte die Freundlichkeit, mir ein Photogramm der Furchungsspindel des Echinodermeneies zuzusenden, welche an den Polen je eine wabige dunkelgefärbte Kugel erkennen lässt, die von einem sehr schmalen helleren Hofe

umgeben ist, von welchem die Strahlen der Astrosphäre entspringen. Er deutet die dunkle Kugel als Centrosom. Ich muss gestehen, dass ich auf meinen eigenen Photogrammen desselben Objektes und an den zahlreichen Präparaten, welche ich durchmustert habe, niemals etwas derartiges sehen konnte; diese und auch Wilson's Photogramme zeigen nie einen helleren Hof um den mittleren Theil der Astrosphäre. Die Abbildungen v. Kostanecki's, Hill's und Field's kommen für vorliegende Frage nicht in Betracht, da sie zu schematisch gehalten sind, um über feinere Structuren Aufschluss zu geben. Ehe ich versuche, eine Erklärung für das Zustandekommen des hellen Hofes um den centralen Theil der Astrosphäre auf dem Boveri'schen Präparat zu geben, möchte ich noch folgendes Bedenken geltend machen. Boveri gibt selbst zu, dass er die Abkömmlinge des Spermatocentrosoma von dem Stadium an, wo sie auseinandergerückt waren, nicht mehr nachweisen konnte; wenn sie nun eine Stunde nach der Besamung, als die Strahlung wieder mächtig zu werden beginnt, die enorme Grösse erreichen, welche er ihnen zuschreibt, so müssen die Centrankörper allmählich dazu angewachsen sein und, so rasch auch das Wachstum erfolgt, müssten sie doch auf ihrer Wanderung nach den Kernpolen schon vorher sichtbar werden. Wenn Boveri, um seiner Darstellung mehr Wahrscheinlichkeit zu geben, sich auf die Grössendifferenzen in den verschiedenen Stadien der Centrosomenentwicklung bei *Ascaris* beruft, so will ich gerne zugeben, dass der Radius des Centrankörpers von der Theilung des Centrosoms, ab bis zum Maximum, etwa um das 5—6fache wächst, aber die Zunahme ist niemals eine so enorme, wie sie beim Echinodermenei angenommen werden müsste, wenn das getheilte Spermacentrosom auf die Grösse der erwähnten Kugeln am Spindelpole wachsen müsste. Thatsächlich sind aber die Centrosomen der Echinodermen von dem Eindringen des Spermatozoons ab bis zur Zweitheilung des Eies continuirlich in letzter Zeit beobachtet worden und die Grössenzunahme während der in Frage kommenden Periode ist keine sehr beträchtliche. Ich möchte hierzu noch bemerken, dass Centrosomen des Echinodermeneies bereits 1879 von Fol auf gewissen Stadien beobachtet und abgebildet wurden, so dass Boveri selbst (15) das Vorhandensein solcher kleinen Körperchen im Centrum der Astrosphäre für wahrscheinlich hielt. Aehnliches, wie bereits

Fol, scheint letzthin auch Reinke gesehen zu haben. Kehren wir nun zu dem Photogramm des Boveri'schen Präparates zurück, so können für das Vorhandensein des schmalen helleren Hofes um den centralen Theil der Astrosphäre verschiedene Erklärungen gegeben werden. Zunächst erscheint es mir sehr fraglich, ob diese Bildung auf Boveri's Präparaten des gleichen Stadiums überall vorhanden sind, da von mir und anderen nichts derartiges beobachtet wurde, man könnte daher auf die Vermuthung kommen, dass an dem betreffenden Ei eine Schrumpfung eingetreten wäre, sodass der peripherste Theil der Astrosphäre mit den eigentlichen Polstrahlen von dem centralen Theil getrennt erscheint. Eine derartige Schrumpfung könnte leicht eintreten, da der centrale Theil der Astrosphäre häufig eine Zusammensetzung aus ineinander geschachtelten Kugelschalen von Alveolenlagen zeigt und die Dichtigkeit der einzelnen Schichten eine verschiedene sein kann. Eine weitere Möglichkeit wäre die, dass beim Photographiren nicht ganz scharf auf das Centrum der Astrosphäre eingestellt worden ist. Gewöhnlich ist das Centrum der Astrosphäre intensiver gefärbt als die Peripherie, sodass bei nicht ganz scharfer und zu tiefer Einstellung um den dunkleren Centraltheil ein Hof als optische Erscheinung auftreten kann. Endlich muss ich darauf aufmerksam machen, dass bei der Extraction des E.-A.-H. verschieden dichte Schichten verschieden lang den Farbstoff festhalten. Ich erinnere an die ausserordentliche Variabilität in der Färbung des Centroplasmas, oder der sogenannten Sphären auf den Wilson'schen Mikrophotogrammen. Aehnliche Erfahrungen hat auch Boveri gemacht, wie ganz deutlich aus seiner Beschreibung der vermeintlichen Centrosomen des Seeigeleies hervorgeht.

Im Allgemeinen besitzen die Centralkörper eine rundliche Form, welche mehr oder weniger einer Kugel entspricht, jedoch gibt es auch Abweichungen von dieser typischen Gestalt. Zunächst haben wir gesehen, dass die Centralkörper der Richtungs-spindeln bei *Ascaris* nicht unerheblich von der Kugelgestalt abweichen. Betrachtet man mit Boveri die Tonnenform der Richtungsspindel für *Ascarisei* als die normale, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Centrosomen, welche auf optischen und wirklichen Längsschnitten durch die Richtungsspindel stäbchenförmig erscheinen, eine Abplattung erfahren haben. Polare An-

sichten lehren, dass die Centrosomen die Gestalt eines runden Scheibchens besitzen. Die Scheibchen stehen senkrecht zu der Spindelaxe. Weiterhin ist es sehr wahrscheinlich, dass bei den mehrpoligen Spindeln das Centrosom in mehrere Stücke zerfallen ist, sodass bei dreipoligen Spindeln (figure ypsiliforme) nur das eine, bei vierpoligen beide Centrosomen in zwei Stücke getrennt wurden. Dass auch bei den Richtungsspindeln von *Ascaris* wie bei den weiteren Spindeln typische kuglige Centrosomen vorkommen können, lehren solche Fälle, wo die Spindeln die gewöhnliche zugespitzte Form besitzen, ferner die Experimente von Sala (111) an solchen Eiern, welche der Kälte ausgesetzt worden waren.

Das Vorkommen von platten und stabförmigen Centrosomen bei den Richtungsspindeln von *Ascaris* steht durchaus nicht unvermittelt da. Schon Fol (52) hat bei den Furchungsspindeln der Echinodermeneier abgeplattete stäbchen-, platten-, nöpfchen- und nierenförmige Centrosomen beobachtet, was Reinke (107) neuerdings bestätigt hat¹⁾. Ich selbst habe ganz die nämlichen Bilder in den Blastomeren der Seeigeleier gesehen. Ähnliches hat Mark (87) für das *Limax*ei abgebildet, doch scheint mir hier in manchen Fällen die Unregelmässigkeit in der Gestalt der Centrosomen auf Schrumpfung zurückgeführt werden zu können. Ferner hat Henneguy in den Furchungszellen des Forelleneies abgeplattete Centrosomen beschrieben. Ferner sei an die stäbchenförmigen von K. W. Zimmermann (135) in den Pigmentzellen der Teleostier geschilderten Centrosomen erinnert. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass scheiben- oder plattenförmige Centralkörper an den tonnenförmigen Spindeln mancher pflanzlichen Zellen vorkommen dürften. Endlich muss ich noch anführen, dass ich an der ersten Richtungsspindel des Tardigraden-eies die Umwandlung eines typischen kugeligen Centrosoms in die

1) Ich glaube aus den Abbildungen Fol's entnehmen zu können, dass er einen Theil der Umgebung des Centralkörpers, d. h. die sogenannte Markzone, welche mit dem Centrosoma ihre Gestalt verändert, dazu gerechnet hat, denn auf meinen Präparaten war der eigentliche Centralkörper, welcher die erwähnten Gestaltsveränderungen zeigte viel kleiner. Die Angaben Reinke's entziehen sich vorderhand einer genaueren Beurtheilung, da seiner Mittheilung keine Figuren beigegeben sind.

Scheibenform beobachten konnte. Bei *Macrobiotus macro-nyx* sieht man, wie die sehr ansehnliche Richtungsspindel des noch in der schlauchförmigen Gonade befindlichen Eies kurz vor der Ablage fast ganz durchsetzt und zwar ist die Spindel in der Längsaxe des Eies eingestellt und zeigt an jedem Pol ein typisches kugeliges Centrosom. Bei der Ablage erfolgt eine Verkürzung der Spindel in der Weise, dass sie sich etwa auf $\frac{1}{8}$ ihrer ursprünglichen Länge zusammenzieht, an einem Eipole nahe an der Oberfläche zu liegen kommt und eine garbenförmige Gestalt zeigt (d. h. etwa die Gestalt einer Sanduhr mit etwas concaven Seiten). An den abgeplatteten Enden der Garbe findet man dann die Centrosomen in Gestalt von je einem runden Scheibchen, welche senkrecht auf der Längsaxe der umgewandelten Spindel liegen. Die Centrosomen, welche im Uterusei vollkommen kugelig waren, haben also mit der Spindel ihre Gestalt verändert.

Vor Kurzem haben *Kostanecki* und *Siedlecki* abgeplattete, scheibenförmige Centralkörper an den Polen der Furchungsspindeln von *Ascaris megalocephala* beschrieben, und ich kann ihre diesbezüglichen Beobachtungen mit einigen Beschränkungen bestätigen, wenn ich auch die Thatsache ganz anders beurtheile. Zunächst sehe ich diese Abplattung manchmal auf früheren Stadien als diejenigen, für welche K. die Abplattung beschreibt, nämlich beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, so z. B. schon auf dem Stadium der ungetheilten Aequatorialplatte. Zweitens tritt die Abplattung manchmal an einem Spindelpole ein, am anderen nicht, und dementsprechend finde ich zuweilen an einem Pole der Spindel ein doppeltes Centrosom, am anderen ein einziges. Ferner sind auf dem Zweizellenstadium, bei annähernd der gleichen Ausbildung der zwei Spindeln, die Centralkörper der einen abgeplattet, die der anderen nicht. Ich deute die Abplattung als die Vorbereitung zu einer Theilung des Centrosoms, welche Theilung gewöhnlich bis zur später sich ereignenden Theilung des Tochterkernes ausbleibt, wobei das Centroplasma mit dem Centrosom seine Gestalt entsprechend verändert, um nachher, wenn das Centrosoma wieder rund wird, sich abzurunden und gleichzeitig mit dem Centralkörper an Grösse abzunehmen. Aehnliche Verhältnisse habe ich im Leben an der einen Furchungszelle des Zweizellenstadiums des Eies einer

Rhabditisart beobachtet, wie ich an anderer Stelle mitzutheilen gedenke.

Den letzten Ausführungen Kostanecki's (82a u. b) entgegen muss ich meine Angaben über den feineren Bau der Centrosomen des Echinodermen- und Ascariseies vollständig aufrecht halten. Auf Unterschiede in der Conservirung und Färbungsmethode lassen sich die Widersprüche zwischen Kostanecki und mir nicht zurückführen, denn ich habe bei der Fixirung meistens dieselben Gemische wie K. benutzt und bei der E.-A.-H.-Färbung stets mit Säurefuchsin vor- und nachgefärbt, um eine Protoplasmafärbung zu erzielen. Wenn ich einerseits gern zugeben will, dass die verschiedenen Fixierungsmittel Verschiedenheiten in der Conservirung bedingen können, so ist meine Beurtheilung der Färbungsmittel eine ganz andere als Kostanecki's. Die Eisenalaunbäsmatoxylin-Methode mit vorausgeschickter Bordeauxfärbung halte ich nicht für die allein Centrosomen darstellende Färbungsmethode, und ebensowenig für eine spezifische Centrosomenfärbung, als ich beispielsweise das von Carnoy gepriesene Methylgrün für eine spezifische Kern- resp. Chromatinfärbung erachte. Weiter kann ich nur finden, dass das E.-A.-H. gewisse Dinge, wie die Chromo- und Centrosomenaxe intensiver färbt, nicht aber distincter als manche andere Farben. Im Gegensatz zu K. sehe ich die Oberfläche der Centralkörper niemals ganz glatt und den Körper selbst niemals kugelförmig und dasselbe sehe ich bei den verschiedensten Färbungsmethoden, ohne Färbung und an kleinen Nematodeneiern sogar im Leben. Den Einwand, dass man leicht Theile der vom Centralkörper ausgehenden Strahlen bei ungenügender Extraction des E.-A.-H. zum Centrosoma selbst hinzurechnen kann, muss ich, was meine Untersuchungen betrifft, zurückweisen, da ich den feineren Bau der Centralkörper hauptsächlich mit anderen Färbungsmethoden studirt habe und speciell die E.-A.-H.-Färbung für derartige Zwecke ungeeignet halte. Dagegen muss ich betonen, dass Kostanecki's Figuren bei zu schwacher Vergrößerung entworfen sind, um derartige feine Details, wie die Structur des Protoplasmas und des Centrosomas wiedergeben zu können. Speciell will ich hervorheben, dass gelungene Photographien weit mehr zeigen, als die meisten gewöhnlich sehr schematisch gehaltenen Abbildungen; so lässt sich z. B. an Wilson's Photographien die Netz- resp. Wabenstructur des

Echinodermeneies sehr gut erkennen und auf Photogr. (VI) auch die Zusammensetzung des Centrosomas aus drei Alveolen. Es kommt sehr wesentlich darauf an, recht feine Schnitte, höchstens $2\ \mu$ dick, herzustellen, und es empfiehlt sich ferner, dieselben dann in Wasser oder stark verdünntem Glycerin zu untersuchen, wenn man auch an dicken in Damar oder Canadabalsam eingeschlossenen Schnitten und sogar an Totopräparaten die Details schon beobachten kann, falls man nur genügendes Licht (ich benütze stets künstliches [Auerbrenner]) und sehr starke Vergrößerung (Immersion Apochr. 2 mm und Oc. 8, 12, 18) verwendet.

Ganz ähnlich wie das Centrosoma des Echinodermeneies und des Ascariseies (nach Bütschli's und meinen Beobachtungen) soll sich nach Schaudinn (114) der Centralkörper der Heliozoen, welcher die Rolle eines Centrosomas spielt, bezüglich seines feineren Baues verhalten, ja es ist Schaudinn sogar am lebenden Objekte gelungen, diesen feineren Bau nachzuweisen.

Nachdem ich ganz kurz das Wenige auseinandergesetzt habe, was man bis jetzt von der Form und der feineren Structur des Centrosoms ermittelt hat, fragt es sich, ob wir darunter ein spezifisches Gebilde zu verstehen haben. Bekanntlich ist die spezifische Natur der Centrosomen von verschiedener Seite geleugnet worden, nämlich von Bürger (27), Watase (126), Mitrophanow (93), Eismond (40) und vor Kurzem von E. B. Wilson (129). Nach Watase sind die Centrosomen nichts weiter als gewöhnliche Zellgranula, welche in jedem Protoplasma vorkommen, er sucht nachzuweisen, dass alle Uebergänge von sehr kleinen Centralkörpern an, welche nicht grösser sind als gewöhnliche Granula, bis zu enorm grossen Centrosomen, wie er sie beim Unioei beobachtet hat, das sogenannte Zwischenkörperchen wird in derselben Weise erklärt. Nach einer anderen Auffassung sind die Centralkörper zufällige Einlagerungen verschiedenen Ursprungs, welche in den Sphären vorkommen oder fehlen können (Mitrophanow). Eismond (40) führt die Centrosomen auf besonders verdichtete Parthien des Zellleibes zurück und betrachtet diese Punkte im vollständigen Gegensatz zu der üblichen Anschauung, welche in den Centralkörpern Kraftcentren anerkennt, als die toten Punkte der in Theilung begriffenen Zelle. Wilson, welcher in seiner ersten Arbeit das

Vorhandensein von Centrosomen in dem sich furchenden Echinodermenei in Abrede stellt, fand sie in der zweiten auf gewissen Stadien der Theilung, er nennt sie mit Boveri Centriolen und fragt sich, ob diese Centriolen den morphologischen Werth eines Centrosoms besitzt, d. h. eines permanenten Zellorgans, welches sich durch Theilung fortpflanzt und die dynamischen Centren für die Zelltheilung liefert. Auf Grund seiner Beobachtungen verneint Wilson diese Frage und schliesst, dass die Centriole endogen in der centralen Masse (Centroplasma) gebildet wird, dass ihr keine morphologische Bedeutung zukommt, weil sie nur die Aeusserung einer secundären Differenzirung des Centroplasmas ist, veranlasst durch unbekannte chemische und physikalische Kräfte, welche in diesem Punkte centriren. Er beruft sich dabei auf die Arbeit von Vejdowski über die Entwicklung von *Rhynchelmis*, wo die Verhältnisse ganz analog beschrieben werden, mit dem Unterschied, dass bei *Rhynchelmis* die Centriole (Enkelperiplast) vor der Spaltung des Asters entsteht und dieselbe einleitet, während bei *Toxopneustes* die Centriole erst nach der Astertheilung auftritt. In beiden Fällen besitze der Centralkörper keine dauernde individuelle Existenz, sondern werde de novo aus der Substanz des Centroplasmas gebildet.

Ich habe die Centrosomenfrage bei dem Echinodermenei schon genügend erörtert, um nicht wieder darauf zurückkommen zu müssen, glaube aber, was das *Rhynchelmis* angeht, dass Vejdowsky die eigentlichen Centrosomen nur auf gewissen Stadien gesehen hat und dass seine Periplaste im Allgemeinen dem entsprechen dürften, was ich als Centroplasma bezeichnet habe.

Gegen Watase wäre zu bemerken, dass das Centrosom sich in manchen Punkten von gewöhnlichen Granulis unterscheidet durch seine Structur, sein färberisches Verhalten, die Rolle, welche es bei der Spindelbildung und der Zelltheilung spielt, seinen Lagerungsverhältnissen zum ruhenden Kern, zur Spindel, endlich durch die Art und Weise, wie es sich durch Theilung fortpflanzt. Die Ansicht von Eismond wird dadurch widerlegt, dass Centralkörper in völlig ruhenden Zellen nachgewiesen worden sind und dass es sogenannte nackte Centrosomen giebt, d. h. solche die unmittelbar in gewöhnlichem, nicht strahlig oder zu concentrischen Kugelschalen differenziertem Protoplasma liegen,

ausserdem sind Centralkörper in den Blastomeren der Amphibien von Braus (24) nachgewiesen worden. Zu Denjenigen, welche die spezifische Natur der Centrosomen leugnen, ist von Prenant (99) (65) Henneguy, Wilson (129) und anderen auch Bütschli gestellt worden und zwar auf Grund seiner Versuche über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, bei welchen er Luftblasen in der Gelatine, die durch Zusammenziehung das Auftreten von Spindelfiguren veranlassen, eine ähnliche, jedoch nicht ganz dieselbe Rolle wie Centrosomen in der Zelle spielen lässt. Bütschli hat bei seinen Auseinandersetzungen die spezifische Natur der Centrosomen nirgends geleugnet; dass gerade er die entgegengesetzte Ansicht vertritt, geht deutlich aus dem Vergleich hervor, welchen er zuerst zwischen dem Centrosom und dem Micronucleus der Infusorien gezogen hat, jedoch ebenso bestimmt auch aus dem, was er von den Centrosomen in der Mittheilung über die künstliche karyokinetische Figur sagt.

Eine vermittelnde Stellung zwischen solchen, welche die spezifische Natur der Centrosomen leugnen und denen, welche sie mit van Beneden und Boveri als permanente spezifische Organe der Zelle auffassen, nimmt unter anderen Prenant (99) ein, der zwar bei sich theilenden Zellen oder solchen, die sich noch theilen werden, das Vorhandensein von Centrosomen als besondere Gebilde zugiebt, es aber für andere Zellen, die sich nicht mehr theilen werden, leugnet, und das Centrosom aus einem Ueberschuss von Chromatin, das im Protoplasma vertheilt sei, sich allmählich herausbilden lässt. Eine ähnliche Anschauung vertritt R. Hertwig in seiner Ausführung über die mehr oder weniger vollkommenen Kerntheilungserscheinungen am reifen, aber nicht befruchteten Echinodermenei, er deutet den Centralkörper „als ein Derivat des Kerns, nämlich als die achromatische Kernsubstanz, welche ganz oder zum Theil vom Chromatin sich losgelöst hat und so gewissermassen zu einem chromatinfreien zweiten Kern geworden ist. Auf R. Hertwig's Ansicht gedenke ich bei der Besprechung der Befruchtungsvorgänge wieder zurückzukommen. Gegen Prenant liesse sich anführen, 1. dass Centrosomen in solchen Zellen vorkommen, die aller Wahrscheinlichkeit nach sich nicht mehr theilen, wie bei den Pigmentzellen der Fische [Solger, Zimmermann (135)], Knorpelzellen [Meves (91)] Ganglienzellen [Lenhossék (84), Deh-

ler (37), Lewis (85)], rothen und weissen Blutkörperchen von ausgewachsenen Thieren; 2. das Vorkommen von Centrosomen in solchen Zellen, die sich amitotisch theilen, wie Drüsenzellen [vom Rath (104)], welche wahrscheinlich in Degeneration begriffen sind und über kurz oder lang zu Grunde gehen werden.

Es erübrigt also noch die Auffassung zu besprechen, nach welcher die Centralkörper spezifische und dauernde Zellorgane sind. Diese Theorie ist, nachdem die Centralkörper als Spindelpolkörperchen von van Beneden bei den *Dicymiden* (4) entdeckt worden waren, ziemlich gleichzeitig von ihm und Boveri aufgestellt worden und wurde in ausgiebiger Weise durch die Beobachtungen derjenigen gestützt, welche Centrosomen in den ruhenden Zellen nachzuweisen vermochten. Verschiedene Einwände, welche gegen diese Theorie erhoben worden sind, wurden bereits kritisiert, doch genügt, glaube ich, die Thatsache, dass das Centrosom bei einigen Objekten im Leben beobachtet und während der Kern- und Zelltheilung verfolgt werden kann, um zu beweisen, dass man es nicht mit einem Kunstproducte zu thun hat. Bütschli hat das Centrosom bei einer *Diatomea* im Leben am ruhenden und sich theilenden Kerne nachgewiesen, und Lauterborn (83) hat den Verlauf der Theilungsvorgänge in einem vorläufigen Berichte beschrieben. Vor Kurzem endlich hat Schaudinn (114) bei *Heliozoen* im Leben und an Präparaten beobachtet, wie der Centralkörper im Kern entsteht, aus demselben herausrückt und bei der indirekten Theilung ganz wie das Centrosom der Metazoen sich verhält.

Als wichtige Thatsache verdient hervorgehoben zu werden, dass das Centrosom während der absolute Kern- und Zellruhe hier ein nacktes ist, d. h. weder von einer Strahlung noch von einem besonders structurirten Protoplasma oder Centroplasma umgeben ist. Ferner ist auch für andere Fälle beachtenswerth, dass es zuweilen gar keiner und gewöhnlich keiner besonderen auf die Darstellung der Centrosomen hinzielenden Färbung bedarf, um dieselben bei günstigen Objekten zu veranschaulichen. Es fragt sich aber, wie man ein sogenanntes nacktes Centrosoma als Centralkörper von anderen körnigen Einschlüssen der Zelle oder des Kernes zu unterscheiden vermag, hat man doch in vielen Fällen das Centrosom mit gewöhnlichen Zellgranulis, mit Chromatinbrocken und endlich mit Nucleolen identificirt. Oefters lässt

sich nun der in Ein- oder Mehrzahl vorhandene Nucleolus im Kern nachweisen, während das Centrosom ausserhalb des Kernes im Protoplasma liegt, und im einzigen bis jetzt begründeten Beispiel für die Einlagerung des Centrosoms im Kern [Hodenzone von *Ascaris meg. univ.* nach Brauer (21)] wurde ein Nucleolus neben dem Centrosoma im Kern beobachtet, so dass das Centrosom mit dem Nucleolus nicht identisch ist ¹⁾. Dagegen muss ich zugeben, dass die spezifische Natur eines nackten Centrosomas nur durch die continuirliche Beobachtung seiner Thätigkeit bei der Kern- und Zelltheilung mit Sicherheit begründet werden kann. In Zellen, deren Theilung nicht beobachtet werden kann, dürfte es unmöglich sein, die Existenz eines nackten Centralkörpers zu beweisen, während umgekehrt gerade die besondere Structur des umgebenden Protoplasmas: Archoplasma, Sphäre, Centroplasma, die Diagnose eines Centralkörpers in einer ruhenden Sphäre ermöglicht. Während Niessing (95) in seinen Ausführungen das Vorhandensein eines Centroplasmas oder einer Strahlung zur Sicherstellung der Centralkörpurnatur für unbedingt nöthig hält und über die Existenz von nackten Centrosomen nicht informirt ist oder dieselbe ignorirt, dürfte die letzthin von Boveri gegebene Definition für die bis jetzt bekannten Fälle ausreichen. Sie lautet: „in der entstehenden Zelle in Einzahl zukommendes distinctes dauerndes Zellorgan, das, durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die nächst zu bildenden Zellen liefert.“ Diese Definition ist der Hauptsache nach auf die Rolle des Centralkörpers bei der Zelltheilung und der Art seiner Fortpflanzung aufgebaut, giebt aber keinen Aufschluss über seinen Bau und seine Herkunft.

Es ist schon wiederholt die Frage aufgeworfen worden, ob das Centrosom zum Protoplasma oder zum Kerne gehört. In weitaus den meisten Fällen wird der Centralkörper ausserhalb des Kernes im Cytoplasma gefunden. Berücksichtigt man ferner, dass die Behauptung, der Centralkörper entspreche einem Nucleolus, welcher aus dem Kern ausgestossen werde und dann die Rolle des Centrosoms bei der Theilung übernehme, den Thatsachen nicht entspricht, so bleibt einzig und allein das Beispiel der Hodenzellen von *Ascaris megalocephale univalens* nach Brauer

1) Vergleiche auch Schaudinn loc. cit.

übrig, was noch keineswegs genügen dürfte, um, wie Brauer es thut, die Zugehörigkeit des Centrosoms zum Kern zu behaupten. Angenommen, dass sich noch weitere Beispiele für die Einlagerung des Centrosoms im Kern finden würden, was ich meinerseits gar nicht für unwahrscheinlich halte, so wäre es sehr gut möglich¹⁾, dass der Centralkörper im Laufe der Theilung der Mutterzelle in den Kern der Tochterzellen hineingelangt wäre. Steht man auf dem Standpunkt, dass das Centrosom ein besonderes Zellorgan, ein Ding für sich und etwa mit einem zweiten Kerne zu vergleichen ist, so verliert das Problem, ob es zum Protoplasma oder zum Kern gehöre, sehr an Bedeutung, es ist nur noch eine Localitätsfrage, wie Boveri schon bemerkt hat.

Kommt der Centralkörper nun wirklich allen Zellen sowohl in der Ruhe als während der Theilung zu? Hier muss zunächst ein Unterschied zwischen den einzelligen und den vielzelligen Organismen gemacht werden. Fangen wir mit der Metazoenzelle an, so befestigen die Forschungen der letzten Jahre wirklich die Ansicht, dass dieselbe stets ein Centrosom besitzt. Der oder die Centralkörper sind bei der Theilung der verschiedensten Zellarten nachgewiesen worden, sogar in einigen Fällen von direkter Theilung. Auch in vielen ruhenden Zellen und in solchen, die sich voraussichtlich nicht mehr theilen, hat man Centrosomen aufgefunden. Wie lassen sich nun die zahlreichen Fälle deuten, in welchen es trotz aller Bemühungen noch nicht gelungen ist, Centralkörper zu entdecken? Hier kommen verschiedene Umstände in Betracht, welche die Untersuchung sehr erschweren. Die Centralkörper sind in der Regel recht kleine Gebilde, und es hält schwer, falls sie nicht auf das umgebende Plasma derart einwirken, dass besondere Structuren um sie herum entstehen, ein Centrosom von sonstigen Einschlüssen des Zelleibes oder des Kernes zu unterscheiden. Nichts desto weniger dürfen wir hoffen, dass die Fortschritte in der Technik und die Verbesserungen in den optischen Hilfsmitteln, sowie ein eingehendes Studium des Zell- und Kerngefüges uns über derartige Schwierig-

1) Ein solches Beispiel liefern gewisse Heliozoen nach Schaudinn (114), welcher am lebenden Objekt und an Präparaten festgestellt hat, dass der Centralkörper zuerst im Kern auftritt, dann aus demselben heraus in das Cytoplasma rückt.

keiten weghelfen werden. Ich glaube, dass wir augenblicklich in Bezug auf die Frage, ob jeder Metazoenzelle ein Centrosom zukommt, auf demselben Standpunkt stehen, auf dem die Morphologen vor Jahren in Bezug auf das Vorhandensein eines Kernes in jeder Zelle standen; heutzutage wird es wohl wenige Forscher geben, welche noch an der Existenz kernloser Organismen oder Moneren festhalten.

Was nun die einzelligen Organismen anbelangt, so führt die Frage, ob dieselben, wie auch die Metazoen ein Centrosoma besitzen, zum Problem der Phylogenie des Centralkörpers. Bis vor wenigen Jahren war bei Einzelligen nichts gefunden worden, was man als Centrosom hätte deuten können, jetzt aber liegen schon eine Anzahl Beobachtungen in den verschiedensten Gruppen vor, aus denen wir schliessen dürfen, dass bei einzelligen Thieren und Pflanzen Centralkörper vorkommen können. Zunächst haben R. Hertwig (71) und Brandt (20) in der Mitte des Binnenbläschens oder Kernes der Radiolarien häufig ein helles centrales Korn gefunden, das von einer Strahlensphäre umgeben ist, sich zur Zeit der Fortpflanzung an die Oberfläche des Binnenbläschens begiebt, die Strahlensphäre hinter sich herziehend. Schliesslich soll das Körperchen durch die Kernmembran in das umgebende Protoplasma austreten. Ishikawa (75, 76) beobachtete bei der Conjugation und der Theilung von *Noctiluca* Centrosomen, welche sich gerade so verhalten sollen, wie die entsprechenden Gebilde in der Metazoenzelle. Bütschli und Lauterborn fanden den Centralkörper der Diatomeen. Brauer (23) beschrieb ein Centrosom in den Polplatten des sich in der Cyste theilenden *Actinosphaerium*, Schaudinn (114) hat letzthin bei den Heliozoen nachgewiesen, dass das sogenannte Centralhorn, wie Bütschli (30) vermuthet hatte, die Rolle eines Centrosoms spielt. Ausserdem haben Blochmann (10) und Keuten (79) bei *Euglena viridis* und Balbiani (3) bei *Spirochona gemmipara* im Kern einen Körper nachgewiesen, welcher in gewisser Hinsicht mit einem Nucleolus viel Aehnlichkeit hat, andererseits bei der Theilung eine Rolle spielt, die, wie sie glauben, zu der Ansicht berechtigt, ihn mit dem Centralkörper zu identificiren und als Nucleo-Centrosom zu bezeichnen. Was die Angaben von Rempel über die Centrosomen von *Kentrochona Nebaliae* anbelangt, so haben R. Hertwig (73), Balbiani (3) und ich (45) die Richtigkeit derselben

bezweifelt und wahrscheinlich gemacht, dass die muthmaasslichen Centrosomen Micronucleis entsprechen dürften. Eine vorläufige Mittheilung Doflein's (38) zeigt, wie berechtigt diese Zweifel waren.

Das Vorhandensein bei den Infusorien von zwei morphologisch und functionell so verschiedenen Kernen, wie der Macronucleus und der Micronucleus sind, die interessanten Beziehungen zwischen denselben, sowie ihr Verhalten bei der Theilung haben Bütschli (30) und später R. Hertwig (72) dazu veranlasst, den Micronucleus der Infusorien mit dem Centrosoma der Metazoenzelle zu vergleichen. R. Hertwig machte darauf aufmerksam, dass die von Platner bei den Pulmonaten entdeckten Nebenkernschleifen als Reste der chromatischen Schleifen des Centrosoms zu deuten wären, welches er als Kern mit rückgebildetem Chromatin auffasst. Während Bütschli und R. Hertwig auf manche Uebereinstimmungen zwischen Centrosom und Micronucleus hinweisen, versuchte M. Heidenhain (60) auf Grund von Literaturstudien, ohne genügende Berücksichtigung der über diese Frage von den beiden bereits erwähnten Forschern und Lauterborn (85) geäusserten Meinungen und offenbar auch ohne genügende Kenntnisse der Morphologie der Protozoen das Centrosom direkt von dem Micronucleus der Infusorien abzuleiten, indem er Centralspindel und Centrosomen dem Micronucleus, den Metazoenzellkern dem Macronucleus gleichsetzt. Boveri (19) hat mit Recht gegen Heidenhain hervorgehoben, dass man keinesfalls von den Infusorien, als einer in gewissen Richtungen sehr specialisirten Klasse von Protozoen, ausgehen dürfte; verwerthet aber unbedenklich die sehr mangelhafte Arbeit von Rompel (108) als Stütze für die Ansicht, dass auch bei Infusorien Centrosomen vorhanden wären. R. Hertwig (73) stimmt den Ausführungen Boveri's gegen Heidenhain bei, weist aber die Angaben Rompel's zurück und hält das Vorhandensein von Centalkörpern bei Protozoen für keineswegs erwiesen. Auf Grund der schon besprochenen Arbeiten, welche Centalkörper bei Protozoen beschreiben, von denen beiläufig bemerkt R. Hertwig nur die von Ishikawa berücksichtigt hat, muss das Vorkommen von Centrosomen bei Einzelligen doch zugegeben werden, wobei natürlich die Infusorien mit ihrem Macro- und Micronucleus eine besondere Stellung einnehmen. Gerade die Deutung des Centrosoms, als

eines in Grösse und Chromatingehalt stark reducirten Kernes, weist sicherlich darauf hin, dass seine phylogenetische Entstehung bei den Einzelligen zu suchen ist, wo die Kern- und Zelltheilungsmodi viel mannigfaltiger als bei den Metazoen und nur zum kleinsten Theile erforscht sein dürften. Bei Einzelligen wird sich vielleicht noch feststellen lassen, wie sich Kern und Centrosom aus einer gemeinschaftlichen Anlage differenzirt haben, sei es aus einem einzigen Kerne oder aus zwei gleichgearteten Kernen, welche sich in entgegengesetzter Richtung specialisirt haben, wie Schaudinn und Lauterborn annehmen¹⁾. Der Differenzirungsprocess würde einerseits zu der Bildung des Metazoenkernes und Centrosoms, anderseits in einer anderen Richtung zu dem Macro- und Micronucleus der Infusorien führen. So interessant auch derartige Speculationen sein dürften, so glaube ich doch, dass sie mehr oder weniger verfrüht sind und dass es rathsamer ist, die Vorgänge der Kern- und Zelltheilung bei einzelligen Thieren und Pflanzen weiter zu erforschen, da dieselben schon einiges Licht auf diese Frage geworfen haben. Vor allen Dingen müsste die Natur der Centralspindel bei den Diatomeen (Lauterborn), des Nucleo-Centrosoms der Euglenen (Blochmann und Keuten) und des Nebenkörpers der Paramoeba (Schaudinn) festgestellt werden, da diese Gebilde vorderhand keineswegs mit der Centralspindel und Centrosomen der Metazoen direkt verglichen werden zu können scheinen.

Eine ganz entgegengesetzte Hypothese über die Ableitung des Centrosomas wurde gleichzeitig von Julin (78) und Henneguy (64) aufgestellt, welche unabhängig von einander zu dem Resultat gelangten, dass das Chromatin des Metazoenkernes mit dem Micronucleus der Infusorien homolog ist, während die Nucleolen, das Centrosom und der sogenannte Dotterkern dem Macronucleus der Infusorien gleichzusetzen sind. Julin gelangte zu dieser Anschauung durch das Studium der Ovo- und Spermatogenese gewisser Tunicaten, wo seiner Ansicht nach das Centrosom aus dem Nucleolus entsteht, welcher als Nucleolus im Kern, als Cen-

1) Die Entstehung des Macro- und Micronucleus der Infusorien aus dem conjugirten Micronucleis der Paarlinge scheint eher für die Annahme zu sprechen, dass Centralkörper und Zellkern aus einem Kerne stammen.

trosum im Protoplasma liegt; doch scheint mir die Identität des Centrosoms mit dem Nucleolus aus schon früher besprochenen Gründen äusserst unwahrscheinlich. Henneguy dagegen ist offenbar durch die Balbiani'sche Theorie (2), welche in dem sogenannten Dotterkern das veränderte Centrosoma des Eikernes findet, beeinflusst worden; jedoch haben neuere Untersuchungen, namentlich von Mertens und Calkins (33), denen ich auf Grund eigenen Studiums des Dotterkernes im Regenwurmovar beipflichten möchte, gezeigt, dass, ähnlich wie man bei der Spermatogenese recht verschiedene Gebilde „Nebenkern“ genannt hat (42), auch unter der Bezeichnung „Dotterkern“ ganz heterogene Bildungen, welche wohl nur zum Theil oder in einigen Fällen dem Centralkörper und dem Centroplasma entsprechen dürften, zusammengefasst worden sind, sodass vorderhand der Juli n-Henneguy'schen Hypothese ein fester Untergrund zu fehlen scheint.

Bedeutung der Spindel.

Die karyokinetische Spindel wird heutzutage fast allgemein als ein Apparat oder Zellorgan angesehen, welches den Zweck hat, die indirecte Kern- und Zelltheilung zu bewirken. van Beneden (7) war der erste, welcher das Auseinanderweichen der Tochterplatten nach den Polen auf die Contraction der an die Chromosomen sich ansetzenden Spindelfasern zurückführte. Derselbe Forscher glaubte Uebereinstimmungen in dem Bau der Spindelfasern mit Muskelfibrillen zu finden und fasste demgemäss ihre Wirkungsweise analog auf. Boveri (17) schloss sich dieser Anschauung im Allgemeinen an. Auch er lässt die fertige Spindel aus zwei mit der Basis aneinanderstossenden Kegeln bestehen, leugnet die Existenz durchgehender Fasern und glaubt, dass die Verbindungsfasern ganz anderer Natur seien als die Spindelfasern selbst. Jedoch führt er ein neues Moment in die Theilungsmechanik ein, indem er betont, dass es sich beim Auseinanderweichen der Tochterplatten gegen die Pole nicht allein um eine Bewegung der Tochterplatten, sondern um eine Auseinanderbewegung der Pole selbst handelt. Die Bewegung der Pole führt Boveri auf die Contraction der von van Beneden und Neyt (7) entdeckten „cones antipodes“ zurück, die aus Fasern bestehen, welche an der Eimembran inseriren. Boveri geht in dem Vergleich zwischen seinen „Archoplasmafäden“ und

Muskelfibrillen noch viel weiter als v a n B e n e d e n, da er diese Gebilde als „muskuläre Fibrillen“ anspricht, auf welche alle die für Muskeln geltenden Gesetze Anwendung finden können.

Die Ausführungen v a n B e n e d e n's und B o v e r i's haben fast allgemeinen Anklang gefunden und in letzter Zeit hat Strasburger (120), welcher früher nur durchgehende Fasern in der Spindel anerkennen wollte und die Chromosomen an diesen durchgehenden Fasern nach den Polen gleiten liess, sich der Contractions-Theorie angeschlossen.

Drüner (39) dagegen ist zu einer ganz anderen Anschauung über die Rolle der Centralspindel durch Beobachtungen über die Theilung der Spermatocyten des Salamanders gelangt. Er hebt zunächst hervor, dass die Spindel und Polstrahlung beim Ascarisei denselben Bildungen in den Hodenzellen des Salamanders nicht entsprechen. Bei Ascaris soll eine Centralspindel ganz fehlen und die Polstrahlen an der Eimembran inseriren, während bei seinem Objekte Polstrahlen nur ganz schwach entwickelt sind und entschieden nicht an der Zellmembran inseriren. Bei beiden Objekten würden die Chromosomen durch den Zug der Mantelfasern nach den Polen hin bewegt, aber diese Fasern verhielten sich insofern verschieden, als sie bei Ascaris an der ganzen Oberfläche der Schleifen, beim Salamander dagegen nur in der Nähe der Schleifenwinkel inseriren. Der Zug der Polfasern genügt nicht, um beim Salamander wie bei Ascaris die Fixation der Pole gegen den Zug der Mantelfasern und ihre Entfernung von einander zu bewirken, denn beim Salamander inseriren die Polfasern nicht an der Zellmembran, welche hier auch nicht fest ist, wie beim Ascarisei und daher auch nicht als Ansatzpunkt fungiren könnte. Ferner wird beim Salamander die Entfernung zwischen dem Eipole und dem Ansatzpunkte der Polfasern vom Knäuelstadium bis zum Stadium der Aequatorialplatte grösser. Drüner fasst die Centralspindel als einen festen und elastischen Stützapparat auf, welcher die Fähigkeit hat, durch polaren Druck hervorgerufene Biegungen nach Aufhören derselben auszugleichen, wobei der polare Druck von den Polstrahlen ausgeübt werden soll, ferner die Pole gegen den Zug der an den Chromosomen inserirenden Mantelfasern abzuspannen. Braus (24) ist in Bezug auf die Wirkung der Centralspindel, der Pol- und der Mantelfasern zu denselben Schlüssen wie Drüner gelangt, auch Reinke

(106) und Richard Hertwig (73) sehen jetzt in der Centralspindel einen Stützapparat.

Die eben auseinandergesetzten Ansichten haben das Gemeinsame, dass sie die Fasern, welche durch Zug resp. durch Druck wirken sollen, erst entstehen lassen, wenn die Zelle oder der Kern sich zur Theilung anschickt. Schon Rabl (101) lässt die Chromosomen des sich zur Theilung anschickenden Kernes mit dem am Polfeld gelegenen Centrosom durch feine Fasern in Verbindung stehen, obgleich er auf diesem Stadium weder den Centralkörper noch die Fasern thatsächlich beobachtet hat. M. Heidenhain hat zuerst die Theorie aufgestellt, dass schon von Anfang an alle die bei der Theilung wirksamen Fasern in der ruhenden Zelle vorhanden und in gesetzmässiger Weise centriert sind. Er geht bei seinen Betrachtungen von dem Leukocyten aus, in welchem er das Prototyp der Metazoenzelle erblickt. Das Schema der ruhenden Zelle wäre nach Heidenhain folgendes: Die Zelle besitzt eine sphärische Gestalt und wird von einer elastischen Membran umgeben, an welcher sich zahlreiche elastische Fäden ansetzen, die, alle radiär und centripetal verlaufend im Centrum der Zelle am Microcentrum inseriren. Diese Fäden sind alle gleich lang und gleich stark gedehnt. Ursache der Dehnung ist der Turgor der Zelle, infolge dessen die Grenzschicht der Zelle (Membran) einen hohen Grad von Spannung erleidet. Das Microcentrum, welches in sich eine wechselnde Anzahl von Centralkörpern birgt, stellt ein festgefügtes Gebilde dar. Die Fäden zeigen eine Structur, welche derjenigen der Muskelfaser entspricht, d. h. sie bestehen aus einer grösseren Anzahl von Quergliedern, deren Zahl annähernd constant ist. Da alle Zellfäden einerseits an dem Centralkörper, anderseits an der Zellmembran inseriren, wobei sie stark gedehnt werden, so stehen die erwähnten Querglieder centripetalwärts immer enger und erzeugen auf diese Weise concentrische Kreise um das Microcentrum. Auf diese Weise kommt die van Beneden'sche Astrosphäre zu Stande, da erstens die Querscheiben, welche den Microsomen van Beneden's entsprechen, in jedem Faden in einfacher Reihe angeordnet sind, zweitens aber die entsprechenden Querscheiben aller Fäden denselben Abstand vom Microcentrum haben. Die Lücken zwischen den einzelnen Zellfäden oder „Cytomitomen“ werden durch die „paramitomische Substanz“ (=Zellsaft) ausgefüllt und

diese Lückenräume an der Zelloberfläche von einer dichteren Substanz (Grenzschicht der Zelle, Membran) abgeschlossen. Ausser den centrirten Fäden giebt *Heidenhain* auch die Existenz von nicht centrirten, regellos verlaufenden Fäden zu. Der Zellkern, welcher als ein bläschenartiges Gebilde aufgefasst wird, ist nun gewissermaassen in das System der centrirten elastischen Zellfäden eingeschoben, liegt also interfilar und es wird ganz besonders betont, dass gewöhnlich keine der Zellfäden an ihm inseriren. Ferner liegt der Kern immer excentrisch, da das wirkliche Centrum der Zelle vom Microcentrum eingenommen und der Kern durch den Druck der gespannten Zellfäden gezwungen wird, nach der Peripherie auszuweichen. Ist der Durchmesser des Kernes grösser als der Radius der Zelle, so liegt das Microcentrum annähernd im Centrum der Zelle in einer dellenförmigen Einbuchtung des Kernes, da es infolge der Spannung der Zellfäden die Kernoberfläche eindrückt; ist dagegen der Durchmesser des Kernes kleiner als der Radius der Zelle, so befindet sich das Microcentrum in der Nähe des Zellmittelpunktes und der Kernoberfläche, welche aber dann nicht eingebuchtet ist. Die Mittelpunkte der Zelle, des Microcentrums und des Kernes liegen stets auf einer gemeinsamen geraden Linie, welche die Zellachse darstellt und auf welcher die Mittelpunkte des Kernes und des Microcentrums sich verschieben können, je nach dem Verhältniss des Zellradius zum Kerndurchmesser. Die Centrankörper vermehren sich während der Zellruhe durch Knospung und sind miteinander verbunden (=primäre Centrodese). Aus dieser Verbindung geht zur Zeit der Theilung die sekundäre Centrodese (=Centralspindelanlage) durch Theilung des Microcentrums hervor, welche sich senkrecht zur Zellachse vollzieht. Mithin ist die Stellung der Spindel durch die Zellachse bestimmt. *M. Heidenhain's* Theorie, deren Grundsätze ich hier ganz kurz angedeutet habe, ist wohl die consequenteste und umfassendste von allen denen, welche sich auf das Vorhandensein contractiler Fasern stützen und die *Ziegler* (132) als Muskelfadentheorien bezeichnet hat. *Heidenhain* glaubt nun auf Grund seiner Theorie eine Erklärung der Zell- und Kerntheilung geben zu können, soweit wie der jetzige Stand unserer Kenntnisse von den betreffenden Verhältnissen es ermöglicht. Es würde zu weit führen hier alle Einwände aufzuzählen, welche von anderen Vertretern der Muskelfadentheorien gegen

Heidenhain erhoben worden sind, doch müssen einige der wichtigsten erwähnt werden. Zunächst ist hervorzuheben, dass alle Voraussetzungen auf dem Bau der ruhenden Zelle basiren und dass Heidenhain nur wenige oder keine Beobachtungen über sich theilende Zellen beibringt, speziell giebt er, wie Boveri bemerkt, keinen Aufschluss über den Ursprung derjenigen Fasern, welche die Chromosomen nach den Polen zu bewegen. Weiter sind fast alle seine Voraussetzungen Annahmen, für welche Beweise noch erbracht werden müssten, so z. B. hebt Drüner hervor, dass Heidenhain bei seinem Objekte nicht nachgewiesen hat, dass die Zellfäden dauernd und in gleichen Abständen an der Zellmembran inseriren. Wäre der Leukocyt wirklich das Prototyp der Metazoenzelle, so müsste man erwarten, dass für alle Zellen dieselben fundamentalen Gesetze gelten dürften. Dies ist aber keineswegs der Fall. Die meisten ruhenden Zellen, deren Gestalt man wenigstens theoretisch als kugelförmig annehmen kann, zeigen keine centrirtten Zellfäden, und wo Strahlungen um das Centrosom vorhanden sind, diese fehlen bekanntlich bei sogenannten nackten Centrosomen, erreichen nur wenige, wenn überhaupt welche, die Oberfläche. Weiter spricht die Beobachtung lebender und sich theilender Zellen sehr gegen die Existenz eines centrirtten Radiensystems, man denke an die amöboide Bewegung der Lymphocyten und vieler anderer Zellen, an die Strömungen, welche das Cytoplasma während der Zelltheilung fast beständig in Bewegung halten, wie die sich furchenden Nematodeneier zeigen. Auch die Beziehungen zwischen Zellmittelpunkt, Microcentrum und Kern sind durchaus keine constanten und entsprechen in vielen Fällen nicht dem von Heidenhain aufgestellten Gesetze. So zeigt beim Ascarisei das vom Spermatozoon eingeführte Centrosom zunächst keine bestimmte Lagerung zu den Pronucleis, hat es sich nach seiner Theilung senkrecht zur Ebene, welche die beiden Pronuclei verbindet, eingestellt, so befindet es sich zwischen den excentrisch gelegenen Pronucleis und der Zelloberfläche. Auch bei den Furchungszellen liegt das Centrosom zwischen Kern und Zelloberfläche. Weiter ist es verschiedentlich für die Hodenzellen des Salamanders betont worden, dass das oder die Centrosomen zuweilen keine Beziehungen zum Polfelde aufweisen. Die Centralspindel, welche übrigens nicht aus der sekundären Centrodesmose entsteht, kann öfters gänzlich fehlen.

Ich gebe zu, dass es theoretisch denkbar ist, die Zelltheilung durch die Heidenhain'sche Theorie zu erklären und an der Hand seiner Modelle zu demonstrieren, doch lehrt die Erfahrung, dass man öfters auf Grund ganz falscher Voraussetzungen befriedigende Erklärungen für gewisse Thatsachen gegeben hat; ich erinnere z. B. an das Prinzip des horror vacui.

Hier muss noch erwähnt werden, dass in letzter Zeit die weiter oben auseinandergesetzte Heidenhain'sche Theorie der Zelltheilungsmechanik eine Modification erfahren hat, welche von Flemming (50) ausgegangen und jetzt von Kostanecki, welcher ganz auf dem Standpunkte der Filartheorie steht, angenommen worden ist. Während Heidenhain betont oder richtiger gesagt annimmt, dass sämtliche Fasern an der Zellmembran inseriren, soll nach Flemming diese (schwer zu rechtfertigende) Annahme überflüssig sein und es würde genügen zu zeigen, dass die centrirten Fäden allmählich aus dem unregelmässig gelagerten Mitom der Zellperipherie sich heraus differenziren, welches die Insertion der Fäden an der Zelloberfläche ermittelt. Meiner Ansicht nach ist die Modifikation schon ein gewisses Zugeständniss für die Unhaltbarkeit der Heidenhain'schen Anschauungen und ferner spricht sie ganz entschieden gegen den rein fädigen Bau des Protoplasmas, denn soll das periphere nicht centrirte Mitom, dem centralen, centrirten, als Insertionsfläche dienen, so müssen die peripheren Fäden untereinander und mit der Zellmembran in Verbindung stehen, also muss ein netziger Bau des peripherischen Protoplasmas zugegeben werden. Ein noch so unregelmässig aufgewundener Faden kann nur dann einen Widerstand bieten, wenn er als ganzes festgehalten wird oder durch Knoten an etwas befestigt ist.

Aber auch die übrigen Theorien, welche auf der Annahme von contractilen oder elastischen Fäden beruhen, scheinen mir wenig Wahrscheinlichkeit zu bieten, so muss doch bei der von van Beneden und Boveri gegebenen Erklärung des Auseinanderweichens der Tochterplatten angenommen werden, dass die Polfasern einerseits an der Zellmembran, anderseits an dem Centrosom oder zum mindestens an der Sphäre inseriren, die Spindelfasern ihrerseits an der Sphäre resp. Centrosom und an den Chromosomen. Nun ist meines Erachtens erstens nicht richtig, dass die Polstrahlen vorübergehend oder gar dauernd an der

Zelloberfläche inseriren, zweitens sind die Spindelfasern gewiss nicht durch die Aequatorialplatte unterbrochen. Ich glaube auch nachgewiesen zu haben, dass es im *Ascarisei* eine Centralspindel giebt, d. h. solche Fasern, welche ununterbrochen von einem Pol zum anderen ziehen, da man ausserhalb des noch intacten Kernes eine derartige Spindel sehen kann, ferner, dass die von den Centrosomen nach den Chromosomen ziehenden Fasern sehr bald continuirlich von einem Centrosom zum anderen, bogenförmig verlaufend den Kern durchsetzen. Wären diese Fasern sogenannte Zugfasern, d. h. dazu bestimmt, die Chromosomen nach den Polen zu ziehen, so müssten sie gedehnt werden und dann einen geraden Verlauf annehmen. Es bestehen aber die von Drüner aufgezählten Gegensätze in der Zelltheilungsmechanik zwischen dem *Ascarisei* einerseits und den Hodenzellen des Salamanders anderseits durchaus nicht zu Recht. Auch die Polstrahlen bei der *Ascarisspindel* scheinen mir ebensowenig hier als bei anderen Objekten als eine Art von Befestigungsapparat für die Centrosomen resp. Sphären zu wirken. Würden die Polfasern wirklich contrahirt, um das Auseinanderweichen der Sphären zu bewerkstelligen, wie Boveri (17) angiebt, so müssten sie ebenfalls gerade verlaufen. Nun ist aber gerade während der Wanderung der Tochterplatten zu constatiren, dass die sogenannten Polfasern bogenförmig mit nach der Eioberfläche gerichteter Convexität und zum Theile streckenweis parallel der Eioberfläche verlaufen¹⁾. Dieser Umstand scheint mir gleichfalls gegen die Auffassung zu sprechen, welche Drüner über die entsprechenden Fasern bei den Salamanderhodenzellen entwickelt, nämlich gegen ihre stützende Wirkung. Den erwähnten bogenförmigen Verlauf der Polstrahlen habe ich auch bei einer ganzen Reihe von anderen Objekten: Keimscheiben der Cephalopoden, Hodenzellen von *Blatta*, *Tardigradenei* etc. constatiren können. Dass die Fasern der fertigen *Ascarisspindel* ebenfalls nicht als Zugfasern wirken, glaube ich schon oben wahrscheinlich gemacht

1) Letzhin hat Reinke (107) dasselbe an lebenden Seeigeleiern beobachtet. Auch die Eier der kleinen von mir untersuchten Nematoden zeigten dieses Verhalten im Leben sehr deutlich. Die Convexität der Strahlen nach aussen war hier sehr ausgesprochen, doch habe ich die von Reinke bei seinem Objekte beobachtete Umklappung der Strahlen nicht constatiren können.

zu haben, dies gilt aber auch für die anderen Objekte, welche ich untersucht habe. Ueberall hatten die eigentlichen Spindelfasern auf dem Stadium der einfachen Aequatorialplatte (d. h. alle Fasern mit Anschluss der Polstrahlen, von welchen schon die Rede war), ausgenommen bei *Ascaris*, einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf. Dies ist auch bei solchen Objekten der Fall, wo keine extranucleäre Centralspindel auftritt. Bei der fertigen Spindel kann man daher keinen Unterschied zwischen Centralspindel und Mantelfasern resp. Stütz- und Zugfasern machen, eine solche Scheidung ist willkürlich, denn alle Fasern sind auf dem betreffenden Stadium durchgehende, d. h. verlaufen ununterbrochen von einem Pol zum anderen. Nur bei solchen Zellen, wo die ringförmig um die Spindelaxe angeordneten Chromosomen eine von dem axialen Theil der Spindel durchbohrte Aequatorialplatte bilden, lässt sich formell ein solcher Unterschied machen. Die Spindel des *Ascariseies* nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als auf dem Stadium der einfachen Aequatorialplatte die Spindelfasern von den Polen zu der Kernplatte geradlinig verlaufen, also im Aequator einen stumpfen Winkel bilden, wie dies von *van Beneden*, *Boveri* und anderen mehrfach abgebildet worden ist und ich selbst bestätigen kann. Diese Thatsache ist um so auffallender, als sowohl die junge extranucleäre Spindel, wie auch diejenigen Fasern, welche von ihren Polen durch die Vorkerne oder den Blastomerenkern verlaufen, ausgeprägt bogenförmig erscheinen, ich glaube aber dafür folgende Erklärung gefunden zu haben: wo die sog. Fasern der fertigen Spindel einen bogenförmigen Verlauf zeigen, ist der Durchmesser der Aequatorialplatte im Verhältniss zu der Länge der Spindelaxe klein und stehen die Chromosomen schief oder parallel zu der Spindelaxe, bei *Ascaris* dagegen liegen die Chromosomen sämtlich in ihrer ganzen Ausdehnung in einer Ebene und somit senkrecht auf der Spindelaxe. Da nun, wie ich später auseinanderzusetzen gedenke, eine Wechselwirkung zwischen den Chromosomen und Centrosomen stattfindet, werden die Spindelfasern hier seitlich abgelenkt.

Wie steht es aber mit der stützenden Funktion der Centralspindelfasern, für welche *Drüner* zuerst eingetreten ist. Zunächst stimme ich mit *Drüner* ganz darin überein, dass ihr bogenförmiger Verlauf (welcher für Centralspindeln und Spindeln

auf dem Stadium der Aequatorialplatte schon vielfach vor Drüner abgebildet worden ist, z. B. von Flemming, Carnoy, Guignard, Hermann und anderen), gegen die Annahme einer Zugwirkung dieser Fasern spricht. Gegen die stützende Funktion der Centralspindelfasern möchte ich folgende Gründe anführen:

1. Die Centrosomen rücken in vielen Fällen auseinander, ohne dass eine Centralspindel zwischen ihnen bestünde, deshalb muss diese Auseinanderbewegung eine andere Ursache als das Wachsthum der Spindel haben (vergleiche die angeführten Fälle, wo keine Centralspindel gebildet wird).

2. Wenn man den Mantelfasern keine Zugwirkung zuschreibt, können die Wechselbeziehungen zwischen Zug- und Centralspindelfasern, auf welche Drüner seine Ansicht gründet, nicht stattfinden.

3. Die Aenderungen in der Gestalt der Spindel, zunehmende Breite von der Bildung der Kernplatte bis zum ausgebildeten Monasterstadium, vollziehen sich nicht bei allen Zellen, denen eine sog. Centralspindel zukommt, so z. B. nicht bei der von Hermann untersuchten Generation von Salamandraspermatoocyten und den Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve.

4. Die Ei- resp. Zellmembran von Ascaris spielt nicht die Rolle, welche Drüner ihr zuschreibt und die Spindel dieser Objekte weicht in keiner prinzipiellen Weise von derjenigen der Salamanderspermatoocyten ab.

5. Vermögen die Chromosomen in manchen Fällen (z. B. Spermatoocyten I. von Blatta) die sogenannte Centralspindel zu durchsetzen und lässt sich die Existenz oder Nichtexistenz einer ringförmigen Kernplatte nicht aus dem Vorhandensein oder Fehlen einer Centralspindel erklären.

6. Der geschlängelte Verlauf der Fasern lässt sich besser durch die seitlichen Bewegungen und Biegungen, welche die Centralspindel während der Zelltheilung erfährt und welche an lebenden sowie an abgetödteten Zellen beobachtet werden können, erklären, als durch die Annahme, dass die Spindelfasern rascher wachsen, als die Entfernung der Pole von einander.

Die Beobachtung der Centralspindel resp. Spindel im Leben ergibt, dass sie aus einer zähflüssigeren Masse gebildet ist, als das umgebende Protoplasma. Rücken die Centrosomen nahe an

der Kernperipherie auseinander, so ziehen sie die Centralspindel zwischen sich aus, welche dann der Kernoberfläche sich anschmiegt. Die concave Seite liegt dann natürlich nach dem Kerne zu. Schwindet die Kernmembran plötzlich, wie es oft der Fall ist, so ändert sich die Sache sofort, indem jetzt die Spindel in die Kernhöhle hineingeräth und nach den Chromosomen zu convex wird. Krümmungen der Centralspindel, welche sich wieder ausgleichen, können im Leben z. B. an den Eiern kleiner Nematoden wahrgenommen werden. Derartige gekrümmte Spindeln und Centralspindeln sind öfters nach Präparaten abgebildet worden, namentlich von Mark (87), Carnoy (35), Vejdowski (124), Braus (24), Drüner (39).

Die eben auseinandergesetzten Einwände gegen die Annahme, dass die sogenannten Fasern der karyokinetischen Figur durch Zug oder Druck wirken, sprechen meiner Ansicht nach auch gegen die Auffassung der Spindel und Polstrahlung als eines Theilungsapparates, es muss daher eine andere Erklärung für das Zustandekommen dieser Bildung gesucht werden.

Schon 1876 hat Bütschli (29) die Annahme gemacht: „dass die strahlige Anordnung des Plasmas um die Centralhöfe der Ausdruck einer von diesen ausgehenden, physikalisch-chemischen Aenderung des Plasmas sei, wobei eine allmähliche Abnahme dieser Aenderung von den Centralhöfen nach der Peripherie hin statt hat, welche von ersteren aus unterhalten wird.“ Im Anschluss daran versucht er die Zelltheilung auf Grund der Gesetze der Oberflächenspannung zu erklären, indem er betont, dass das Plasma den Grundgesetzen einer flüssigen Masse gehorcht. Auch damals schon macht Bütschli auf ähnliche strahlige Anordnungen des Plasmas um den Kern und um die contractile Vacuole aufmerksam und versucht diese Erscheinung auf Diffusionsvorgänge zurückzuführen. Später (31, 32) wies er darauf hin, dass die Strahlungserscheinungen höchst wahrscheinlich aus einer chemisch-physikalischen Einwirkung des Centrosoms auf das umgebende Plasma resultiren. Meine eigenen Beobachtungen an den Centalkörpern des *Ascariseies* sprechen ganz für Bütschli's Ansicht und es macht bei diesem Objecte ganz den Eindruck, als ob die Entstehung der strahligen Figur um und zwischen den Centrosomen durch das Aufquellen resp.

durch das Anwachsen derselben bedingt wäre¹⁾. Weiter sprechen meine Untersuchungen an anderen Objekten dafür, dass eine sogenannte Centralspindel zwischen den Tochtercentrosomen erst dann entsteht, wenn die Tochtercentrosomen, welche natürlich zunächst kleiner sind als das Muttercentrosom, anfangen sich zu vergrössern und allmählich das Volumen des Centralkörpers, aus dem sie durch Theilung hervorgegangen sind, erreichen. Die Ausbildung der Pol- und sogenannten Mantelstrahlen steht ebenfalls im direkten Verhältniss zu dem Anwachsen der Centralkörper und habe ich stets gefunden, dass die Bildung der Pol- und Mantelstrahlen erst nach dem Anwachsen der Centralkörper erfolgt. Daraus erklärt sich auch, warum die Centrosomen in ihrem Wachsthum den Strahlensystemen vorausseilen, wie man beim *Ascarisei* leicht nachweisen kann.

Während die sogenannte Centralspindel in den Fällen, wo sie ausserhalb des Kernes oder der Kernhöhle beobachtet wird, lediglich aus der Einwirkung der beiden Centrosomen auf das dazwischen liegende Protoplasma entsteht und die Polstrahlen ebenfalls infolge des Einflusses der Centrosomen auf das sie umgebende Plasma gebildet werden, glaube ich die sogenannten Mantelstrahlen, von denen früher die Rede war, auf eine Wechselwirkung zwischen Kern und Chromosomen einerseits und den Centrosomen anderseits zurückführen zu müssen. Dieses Strahlensystem, welches man, wie schon erwähnt wurde, nur dann deutlich unterscheiden kann, wenn eine sogenannte Centralspindel in einer gewissen Entfernung vom Kern oder den Chromosomen vorhanden ist, verläuft von den Centrosomen zu dem Kern oder den Kernschleifen. Wo die Kernmembran deutlich erhalten bleibt oder die Chromosomen sämmtlich in der Kernhöhle vereinigt

1) *Kostanecki* (82 b) bemerkt, dass meine Ansicht, „dass die Differenzirung in der Structur der den oder die Centralkörper umgebenden Zellsubstanz auf die Einwirkung des Centrosomas auf die Zellsubstanz zurückzuführen sei“, ihm eines wirklichen Beweises zu entbehren scheint. Ich will nun gar nicht behaupten, dass ich einen wirklichen Beweis für meine Auffassung erbracht hätte, glaube aber dieselbe durch verschiedene Argumente gestützt zu haben, während *Heidenhain's* Theorie von den stets vorhandenen centrirten Radien, welche *Kostanecki* so energisch verfißt, eine reine Hypothese ist und nicht nur von den Thatsachen nicht gestützt wird, sondern ihnen geradezu widerspricht.

bleiben, ziehen die Mantelfasern bogenförmig und ununterbrochen von den Centrosomen durch die Kernmembran zu den Chromosomen, wie z. B. beim *Ascarisei*. Wo dagegen, wie bei den Epithelzellen der Salamanderlarve die einzelnen Chromosomen nach Schwund der Kernmembran unregelmässig um die junge Centralspindel zerstreut sind, treten sogenannte Zugbänder auf, d. h. besonders deutliche Wabenzüge von den Centrosomen zu den Scheiteln der V-förmig gebogenen Chromosomen. Während beim *Ascarisei* und in den Fällen, wo die Chromosomen in der Kernhöhle eine einheitliche Gruppe bilden, die sogenannten Zugfasern continuirlich und im Bogen verlaufen, verlaufen hier die sogenannten Zugbänder ganz gerade und lassen sich nicht weiter als zum Scheitel der einzelnen Kernschleifen verfolgen; die Centralspindel dagegen ist stets deutlich nach beiden Seiten convex. Auch die sogenannten Verbindungsfasern, d. h. solche, welche zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten auftreten, dürften auf Wechselwirkungen zwischen den Chromosomen der beiden Platten zurückzuführen sein. Die Annahme, dass der Kern und die Chromosomen auf das sie umgebende Protoplasma derart einwirken können, dass darin Strahlen auftreten, ist keineswegs neu. Für den Kern liegen bereits zahlreiche Beobachtungen vor, während, soviel ich weiss, bis jetzt nur Häcker (57) und Ziegler (132) auf die Möglichkeit einer Wechselwirkung zwischen Chromo- und Centrosomen hingewiesen haben.

In seinem Aufsatz „Ueber den heutigen Stand der Centrosomafrage“, worin er sich im Wesentlichen den Anschauungen Bütschli's anschliesst, bemerkt Häcker (58) sehr zutreffend, dass, wenn unsere Kenntniss der Kerntheilungserscheinungen zuerst von Bildern, wie z. B. den Hermann'schen, ausgegangen wäre, man wohl zunächst beim Anblick der Spindelfasern zur Vorstellung von Kraftlinien gekommen sein würde. Die Versuche, welche angestellt worden sind, um die karyokinetische Figur künstlich zu reproduciren, scheinen mir ganz zu Gunsten dieser Vorstellung zu sprechen. Schon Strasburger (1875), Fol, Henneguy und andere haben auf die auffallende Uebereinstimmung zwischen den Bildern hingewiesen, die man dadurch erhält, dass man Eisenfeilspäne auf eine Platte streut, unterhalb welcher ein Magnet aufgestellt ist und denjenigen, welche sich theilende Zellen bieten. Letztthin hat Ziegler (132) diese magnetischen

Kraftlinienbilder im Hinblick auf ihre Aehnlichkeit mit Kern und Zelltheilungsbildern studirt und sehr interessante Schlüsse daraus gezogen: 1. Dass die Spindeln nicht präformirte Gebilde, sondern unter der Wirkung der Centren entstehende Structuren sind. 2. Dass die sogenannten Mantel- und Zugfasern infolge dynamischer Wirkungen und wahrscheinlich chemischer Wechselwirkungen zwischen den Chromo- und Centrosomen entstehen. 3. Dass die Fasern der sogenannten Centralspindel von den anderen Fasern nicht wesentlich verschieden sind. Alle diese Schlüsse werden, glaube ich, durch die Beobachtung der wirklichen Kern- und Zelltheilungsfiguren bestätigt, wie ich schon auseinanderzusetzen habe und sich von selbst aus der Bütschli'schen Auffassung der karyokinetischen Figur ergibt. Aehnliche Kraftlinienfiguren, wie man sie auf magnetischem Wege erzielt, lassen sich noch auf ganz andere Weise herstellen. Vermittelt der statischen Elektrizität erzeugte Gallardo (54, 55) zwischen und um zwei in einem Glastrog angebrachten Metallkugeln das körperliche Bild einer Spindel nebst Asteren, indem er das Gefäss mit Terpentinöl füllte und in der Flüssigkeit Krystalle von schwefelsaurem Chinin einstreute, welche bei Drehung der elektrischen Maschine sich nach den Kraftlinien des Kraftfeldes einstellten. Indem man in einem grossen Wassergefäss das Wasser durch zwei am Boden liegende Schläuche ableitet, deren Oeffnungen nicht weit von einander entfernt sind, erhält man Strömungen, welche wie die magnetischen Kraftlinien verlaufen (Ziegler 132). Besonderes Interesse beansprucht ein von Bütschli gemachter Versuch, weil die künstliche karyokinetische Figur in einem Medium entsteht, welches seiner Structur nach mit dem Protoplasma grosse Uebereinstimmung zeigt. Bütschli (32) beobachtete zwischen zwei annähernd gleich grossen Luftblasen in einer durch 1,3 % Chromsäure geronnenen Gelatinegallerte eine tonnen- bis spindelförmige Figur, welche eine auffallende Aehnlichkeit mit der karyokinetischen Figur aufwies. Jede der beiden Luftblasen liegt in einem hellen Hofe eingeschlossen, welcher ohne scharfe Grenzen in die Strahlensonne übergeht. Aus dem Vergleich dieser künstlichen Figur mit der karyokinetischen und der Art ihrer Entstehung zieht Bütschli den Schluss, dass die Centrosomen nicht die Rolle von Stützorganen für die angeblich contractilen Fibrillen der Sonnen spielen, sondern als die eigentlichen Verursacher der

Sonnen aufzufassen sei. Die Centrosomen nehmen bei der Asterbildung an Volum zu, indem sie aus dem umgebenden Plasma Flüssigkeit aufnehmen, wobei ein Theil der Flüssigkeit chemisch gebunden wird, sodass das Volumen des Centralkörpers weniger zunimmt, als das Volum der dem umgebenden Plasma entzogenen Flüssigkeit beträgt. Unter diesen Umständen wird zwar das Centrosom selbst sein Volumen vergrössern, das umgebende Plasma dagegen beträchtlich an Volum abnehmen, sodass das Centrosom den Mittelpunkt einer sich zusammenziehenden, verkleinernden Plasmaphasie bildet, die auf das übrige radiär gerichtete Zugkräfte ausübt und daher eine Strahlung hervorruft, welche jener um die Luftblase entspricht¹⁾.

Das Studium der ersten Theilungen des *Ascariseies* bestätigt durchaus die Consequenzen, welche Bütschli aus der Beobachtung der künstlich erzeugten Spindelfigur gezogen hat und glaube ich nicht nochmals auf die Uebereinstimmungen zurückkommen zu brauchen.

Es zeigt sich also, dass die Bemühungen die Structur des Protoplasma und die karyokinetische Spindel auf künstlichem Wege zu erzeugen, durchaus keine blosser Spielerei, sondern im Gegentheil sehr geeignet sind, eine Vorstellung von denjenigen Kräften, welche bei der Kern- und Zelltheilung wirken, zu erhalten. Dass solche Forscher, welche die Lebensvorgänge in der Zelle und den Organismen überhaupt für die Aeusserungen einer ganz besondern mystischen Lebenskraft halten, jeden Versuch einer physikalisch-chemischen Erklärung derselben zurückweisen, kann uns nicht befremden. Daher rühren auch die zahlreichen Einwände, welche gegen die Wabentheorie erhoben worden sind. Gewiss darf man aus den Uebereinstimmungen in der sichtbaren Structur nicht auf die Identität der chemischen Constitution schliessen, ebensowenig darauf, dass die wirksamen Kräfte in allen Fällen, wo die Kraftlinienfigur entsteht, dieselben wären. Seltsam aber ist es, dass Delage, welcher ein ganz neues System geschaffen zu haben glaubt, weil er die biologischen Erscheinungen auf physikalisch-chemische Processe zurückgeführt haben möchte,

1) Während die hier erwähnten Versuche alle auf centripetal wirkende Kräfte beruhen, ist die entgegengesetzte Kraft von Henking (Arch. f. mikr. Anat. 41. 1893) gebraucht worden, doch scheint er keine wirklichen Spindeln erzielt zu haben.

jeden Versuch, praktisch an die Lösung des Problems heranzutreten, verwirft und die künstlich erzeugten Structuren mit den natürlichen zu vergleichen für ebenso unmöglich hält, als beispielsweise in den Sternbildern des Thierkreises die Zeichen oder Figuren aufzufinden, nach welchen sie benannt wurden.

Reifung.

Heutzutage werden wohl ganz allgemein die Richtungskörper als wirkliche Zellen aufgefasst, nachdem O. Hertwig, Giard, Bütschli, Mark und andere sich in diesem Sinne ausgesprochen haben, und ihre Bildung darf wohl, trotz der gegen-theiligen Auffassung von van Beneden und Carnoy, als eine typische indirekte Theilung angesehen werden. Nichtsdestoweniger weichen die Richtungsspindeln des *Ascariseies* in ihrer Gestalt nicht unwesentlich von den gewöhnlichen Spindeln ab, auch wenn man mit Boveri nur die tonnenförmigen in den Polen abgeplatteten Spindeln als normal auffasst. Indessen sind derartige tonnenförmige Richtungsspindeln bei anderen Objekten beobachtet worden, so z. B. von Bütschli (29) bei *Limnaeus auricularis* und *Cucullanus elegans*, von Boveri für die zweite Richtungsspindel von *Sagitta bipunctata* (38). Ich selbst habe feststellen können, wie die erste Richtungsspindel eines *Tardigraden*, welche anfangs die typische Spindelform zeigt, sich allmählich bedeutend verkürzt, an die Eioberfläche rückt und eine garbenförmige Gestalt annimmt. Auch bei pflanzlichen Objekten sind tonnenförmige Spindeln mit abgeplatteten Polen beobachtet worden (Strassburger 1880, *Monotropa hypopitys*). An den Polen derartiger Spindeln sieht man in seitlicher Ansicht eine Reihe von stärker färbbaren Körnchen, welche zusammen ein Stäbchen bilden, das senkrecht auf der Spindelaxe steht. Gerade bei *Ascaris* ist diese Bildung von Boveri (16) und letztlich auch von Sala (111) beobachtet worden. Boveri hält die Körnchen für die verdickten Enden der Spindelfasern, Sala glaubt, dass sie von dem Nucleolus des Keimbläschens stammen und vermuthet (da er nicht abgeneigt ist, die Centrosomen vom Nucleolus abzuleiten), dass die fraglichen Körper den Centrosomen der Richtungsspindel entsprechen dürften. Ich selbst sah die betreffenden Körnchen, welche bei seitlicher Lage der Spindel ein Stäbchen, bei polarer Ansicht ein Scheibchen bilden, stets

deutlich von den Spindelfaserenden getrennt und betrachte sie als ein modificirtes Centrosom. Hierfür spricht eine Beobachtung, welche ich am Tardigradenei gemacht habe, wonach, wie schon erwähnt wurde, die erste Richtungsspindel anfänglich fast die ganze Längsaxe des Eies einnimmt, die typische Spindel-form zeigt und mit deutlichen kugeligen Centrosomen versehen ist. Darauf verkürzt sich die Richtungsspindel zu der Garbe und sieht man dann an deren Polen die scheibenförmigen Gebilde, welche höchst wahrscheinlich aus den typischen Centrosomen durch Abplattung hervorgegangen sind¹⁾. Ein weiterer Grund, welcher für das Vorhandensein von Centrosomen an den Polen der Richtungsspindel von *Ascaris* spricht, ist das Verhalten der Körperchen, welche man an den Polen derjenigen Richtungsspindeln findet, welche nicht die bei diesem Objekt für typisch geltende tonnenförmige Gestalt zeigen. So wurden vierpolige Spindeln und an jedem Pol ein Centrosom von Häcker (57) beschrieben, auch vom Rath soll nach Häcker's Angaben die Darstellung derselben Verhältnisse gelungen sein und ich habe öfters dieselben Bilder erhalten. Sala (111) hat durch Einwirkung von Kälte dreipolige Spindeln hervorgebracht, welche dann an jedem Pol eines oder mehrere derartige Körperchen zeigt, ein Verhalten, welches auf meinen Präparaten sehr deutlich zu beobachten ist. Ferner hat Sala an sogenannten Fächerkernen ein einheitliches sphärisches Centrosom gesehen, sodass gar nicht daran zu zweifeln ist, dass auch das Centrosom wie die Spindel infolge der Kältewirkung in seiner Gestalt grosse Veränderungen erfährt. Ich selbst habe in vereinzelt Fällen beim *Ascarisei* spitzpolige zweipolige Spindeln beobachten können, wie sie Carnoy (34) abgebildet hat, wobei allerdings die Polstrahlung eine äusserst schwache war, und dann fand sich an jedem Pol je ein kleines rundliches Gebilde, welches ganz wie ein gewöhnliches Centrosoma sich verhielt.

Während man früher ganz allgemein annahm, dass die Richtungsspindeln keine Centrosomen besitzen, was nach Boveri

1) Eine im Verhältniss fast ebenso bedeutende Verkürzung der ersten Richtungsspindel ist von Bütschli (29) bei *Cucullianus* beschrieben worden. Bei *Lymnaeus aur.* hat Bütschli bereits das plattenförmig veränderte Centrosom am inneren Pol der zu einem Tönnchen verkürzten ersten Richtungsspindel abgebildet.

für die Nematoden noch jetzt behauptet wird, haben sich in letzter Zeit die Angaben über das Vorkommen von Centrosomen bei Richtungsspindeln gehäuft. Sie sind bei *Aulastoma* von Platner, bei Copepoden (vom Rath), bei Tardigraden (Verfasser), Echinodermen (Mathews), Turbellarien (van der Stricht), Myzostoma (Wheeler), Anneliden (Mead), Pulmonaten und Gastropoden (Kostanecki u. Wierzejski) beobachtet worden und dürften meiner Ansicht nach in allen Fällen vorhanden sein, wo die Richtungsspindel nicht ausschliesslich aus Kernmaterial besteht und namentlich da, wo Polstrahlung vorhanden ist. Nach dem Auseinandergesetzten scheint mir der Schluss erlaubt, dass sie auch bei Nematoden nicht fehlen, wenn ihnen auch nicht die typische Kugelform zukommt.

Die Zellennatur der Richtungskörperchen geht daraus hervor, dass sie die beiden erforderlichen Bestandtheile, Kern und Protoplasma, zeigen und dass sie sich theilen. Gewöhnlich theilt sich nur der erste Richtungskörper, seltener nur der zweite. Ich habe bei *Macrobiotus macronyx* die Theilung beider Richtungskörper beobachten können und hielt dies für einen ganz isolirten Fall, bis ich durch das Studium der einschlägigen Literatur ermittelte, dass die Theilung beider Richtungskörper von Trinchese und Giard bei Nudibranchiern, von Henneguy bei *Asellus* und *Oniscus* constatirt worden ist. Der erste Richtungskörper von *Macrobiotus macronyx* theilt sich karyokinetisch, wobei die Spindel deutlich hervortritt, der zweite Richtungskörper scheint sich direkt zu theilen. Dasselbe hat bereits Garnault¹⁾ an den Eiern von Landpulmonaten beobachtet. Hier theilen sich nicht nur zuweilen der erste und zweite Richtungskörper indirekt, sondern es wird höchst wahrscheinlich noch ein dritter Richtungskörper ausgestossen, welcher sich ebenfalls theilt. Im Ganzen finden sich also zuweilen sechs Richtungskörper.

Aus dem Vorhandensein der Centrosomen an den Richtungsspindeln ergibt sich von selbst, dass das Keimbläschen mit einem Centrankörper versehen sein muss und thatsächlich ist ein Centrosom am Keimbläschen des Eies von *Aulastoma gulo* von Platner beobachtet worden und am Keimbläschen des

1) Sur les phénomènes de la fécondation chez *Helix aspersa* et l'*Arion empiricorum*. Zool. Anz. 1891. N. 9 u. 10.

Cyclaseies hat *Stauffacher* (119) zwei gefunden. Sehr wahrscheinlich werden weitere derartige Vorkommnisse mit der Zeit noch bei anderen Objecten beobachtet werden. Es bleibt noch zu erörtern, was aus dem Centrosom des inneren Poles der zweiten Richtungsspindel wird. Bekanntlich wurde an diesem öfters eine Strahlung, welche eine Zeit lang noch bestehen bleibt, sowie ein Centrosom beobachtet. Nach dem, was bis jetzt darüber bekannt ist, zu urtheilen, halte ich es für wahrscheinlich, dass dieses Centrosom sich allmählich rückbildet oder in den sich reconstituirenden Eikern (weiblicher Pronucleus) aufgenommen wird. Dafür, dass das Centrosom des reifen Eikerns nicht ganz verloren geht, sondern unter Umständen wieder auftreten kann, sprechen folgende Thatsachen: 1. die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, bei denen in einem Fall [*Artemia salina* *Brauer* (22)] Centrosomen an der ersten Furchungsspindel nachgewiesen wurden, 2. die Erfahrungen am reifen, aber nicht befruchteten Seeigeli [R. Hertwig (73)]. R. Hertwig hat nämlich bei reifen und unbefruchteten Seeigeliern, welche längere Zeit in Seewasser gehalten oder mit Strychnin behandelt worden waren, beobachtet, dass der Kern sich zur Theilung anschickt und Veränderungen erleidet, welche als eine mehr oder weniger pathologische Theilung aufzufassen sind, dabei treten Strahlungen auf, die zur Bildung von wirklichen Spindeln führen können. Zwar hat R. Hertwig keine Centrosomen beobachten können und kommt zu dem Schluss, dass sie dem reifen Eikern ganz abgehen, doch glaube ich, dass bei der Schwierigkeit, welche die Darstellung der Centrosomen beim befruchteten und sich theilenden Seeigeli bieten, das Vorhandensein der Centrosomen im Mittelpunkt der Strahlung oder an den Polen der Spindel des reifen Eikerns nicht ohne weiteres geleugnet werden kann, vielmehr bin ich der Ansicht, dass auch hier Centralkörper, wenn auch in sehr reducirter Grösse oder in modificirter Form vorhanden sein müssen. Die merkwürdigen, von R. Hertwig beschriebenen Vorgänge sind ja als ein Anfang von parthenogenetischer Entwicklung aufzufassen, auch soll bei Seesternen nach *Greeff* Parthenogenese vorkommen, welche zur Bildung von normalen Larven führt. Sollte man dann wirklich annehmen müssen, dass sämtliche Zelltheilungen, aus denen der *Pluteus* hervorgeht, ohne Centrosomen vollzogen werden?

Es ist bekanntlich für viele parthenogenetisch sich entwickelnde Eier festgestellt worden, dass dieselben nur einen einzigen Richtungskörper bilden und Boveri hat darauf die Hypothese aufgestellt, dass bei der parthenogenetischen Entwicklung der zweite Richtungskörper, wenn er gebildet wird, nicht ausgestossen wird, sondern mit dem reifen Eikern wieder verschmilzt. Auf diese Weise liesse sich erklären, wie das Centrosom der ersten Furchungsspindel eines parthenogenetischen Eies von demjenigen des Eikernes herrührt und seine Theilungskraft beibehält. Experimentelle Versuche von O. Hertwig an Seesterneiern (69) und die Beobachtungen Brauer's (22) am parthenogenetisch sich entwickelnden Ei von *Artemia salina* haben Boveri's Annahme bis zu einem gewissen Grade gestützt, d. h. das Zurückhalten und Verschmelzen des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern des reifen Eies wahrscheinlich gemacht. Doch genügen diese Beobachtungen keineswegs, um die Angaben zu entkräften, nach welchen zuweilen parthenogenetisch sich entwickelnde Eier wirklich zwei Richtungskörper bilden, wie bei *Liparis dispar* nach Platner und den unbefruchteten Eiern der Biene nach Blochmann. Sollte man mit Brauer dagegen einwenden, dass es nicht bewiesen ist, dass solche Eier von *Liparis* sich weiter zu einem normalen Embryo entwickeln, so muss daran erinnert werden, dass Zelinka bei parthenogenetischen Räderthiereiern zuweilen zwei Richtungskörper beobachtet hat. In keinem Fall genügt die Annahme, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden, oder dass der zweite mit dem Eikern verschmilzt, um zu erklären, dass das Centrosom des Keimbläschens nicht zu Grunde geht, denn es sind Fälle bekannt, wo das befruchtete Ei nur einen Richtungskörper bildet und das Centrosom doch vom Spermatozoon geliefert wird [Sobotta, Maus (118)].

Befruchtung.

Eine ganze Reihe von Untersuchungen haben ergeben, dass kein direkter Zusammenhang zwischen der Bildung der Richtungskörper und dem Eindringen des Samenfadens besteht. Bei Echinodermen werden in der Regel die Richtungskörper vor der Besamung gebildet [O. Hertwig (69), Fol (52) u. a.], doch wissen wir durch Fol, dass der Samenfaden auch eindringen kann, ehe

die erste Richtungsspindel angelegt ist und dass derartige Eier dennoch sich normal entwickeln. Anderseits sind auch zahlreiche Fälle bekannt, wo das Spermatozoon schon eingedrungen ist, ehe das Keimbläschen sich zur Spindel umbildet, so z. B. bei den Nematoden. Hier lässt sich auch feststellen, dass bei ausbleibender Besamung keine Richtungskörper gebildet werden. Bütschli (1876) konnte dies experimentell feststellen, indem er unreife Weibchen einer *Rabditis*-art isolirt züchtete; die Uteri waren dann ganz mit Eiern angefüllt, deren Keimbläschen unverändert blieb. Diese Erfahrung ist neuerdings durch Ziegler (1933) bestätigt worden und ich konnte dasselbe konstatiren. Bei *Ascaris megalocephala* trifft das gleiche zu, denn es finden sich gelegentlich ausgewachsene nicht befruchtete Weibchen, deren Uteri mit Eiern angefüllt sind, welche alle auf dem Stadium der Oocyten erster Ordnung stehen. Es sind aber Uebergänge zwischen den beiden extremen Fällen, welche einerseits von Echinodermen, anderseits von Nematoden geliefert werden, vorhanden. Ein sehr verbreiteter Fall ist der, dass die erste Richtungsspindel schon angelegt ist, ehe der Samenfaden eindringt, dafür bieten die von mir untersuchten Tardigraden ein gutes Beispiel. Ein gewisser Zusammenhang besteht aber insofern öfters zwischen beiden Vorgängen, als die Umwandlung des eingedrungenen Spermakopfes zum männlichen Vorkern erst dann erfolgt, wenn der weibliche Vorkern aus der inneren Hälfte der zweiten Richtungsspindel sich bildet.

Die Art und Weise, in welcher das Spermatozoon ins Ei eindringt, ist eine sehr variable, auch wenn man vom Vorhandensein einer Micropyle oder der Bildung eines Empfängnisshügels absieht. Bekanntlich wird der Schwanz oder die Geissel des Samenfadens öfters nicht in das Ei aufgenommen, während in vielen anderen Fällen der ganze Samenfaden eindringt. Wenn man nun annimmt, dass bei *Ascaris meg.* der kegelförmige Ansatz oder „corps réfringent“ plus der ihn umgebenden Alveolarschicht dem Schwanze des Samenfadens entspricht, so ergibt sich, dass bei einem und demselben Thiere das ganze Spermatozoon oder nur der Kopf plus Mittelstück eindringen kann. Bekanntlich sagt van Beneden, dass öfters nur das vordere rundliche Ende des Samenkörpers eindringt, ja in vielen Fällen wird der Schwanztheil gar nicht ausgebildet und der Samenkörper,

welcher das Ei befruchtet, entspricht vollkommen in Gestalt und Aussehen den rundlichen Spermatiden, welche man in den Geschlechtswegen des Männchens findet. Ich glaube nicht, dass dieser Variabilität in der Gestalt der Samenkörper von *Ascaris meg.* eine principielle Bedeutung zukommt, denn schon Schneider und Nussbaum haben gezeigt, dass die Umwandlung der Spermatide in das kegelförmige Spermatozoon in den Geschlechtsorganen des Weibchens vor sich geht. Van Beneden hat beobachtet, wie der kegelförmige Fortsatz, welcher den Schwanz vorstellt, allmählich aus dem Protoplasma der Spermatide hervorst wächst, das Gebilde mit der Zeit die Gestalt einer Tischglocke annimmt (type campanuliforme) und schliesslich den kegelförmigen Typus darstellt. Ich kann van Beneden's Darstellung bestätigen und will noch bemerken, dass die Umbildung der Spermatide in das Spermatozoon hier wie im Allgemeinen einer Metamorphose entspricht, denn es handelt sich um eine Umwandlung, nicht um eine Wachstumserscheinung. In dem Maasse, wie der Anhang auswächst, nimmt die Menge des den Kern umgebenden Protoplasmas ab, der Kopftheil wird immer kleiner. Diese Ansicht wird durch die Untersuchung der Samenkörper von *Rhabditis teres* begründet. Hier sind die Samenkörper im Receptaculum seminis des Weibchens im Ruhezustand sphärisch, der Kern liegt an der Peripherie umgeben von einer kugelförmigen Ansammlung gröberer Körner, der Rest der Samenkörper ist glashell. Meistens sind aber die Samenkörper in lebhafter Bewegung begriffen, wobei sie sich in die Länge strecken und eine kegelförmige Gestalt annehmen. Sie entsprechen dann ganz in ihrem Aussehen den Spermatozoen des kegelförmigen Typus von *Ascaris meg.*: der Kern liegt nun am vorderen breiteren Ende des Kegels, umgeben von den Körnern, welche eine nach hinten abgeplattete Kugel bilden. Tödtet man solche Spermatozoen ab, so runden sie sich sofort zu einer Kugel ab. Vergleicht man nun die Spermatozoen des Receptaculums mit denen des äusseren Endes des Geschlechtsganges beim Männchen, so besteht der Unterschied allein in der Lagerung des Kernes und der umgebenden Körner. Beim Männchen ist der Kern central gelagert und die Körner durchsetzen gleichmässig den ganzen Zellleib, beim Weibchen liegt der Kern an der Peripherie der Kugel, umgeben von einem kugelförmigen Körnerhaufen, dessen Durchmesser

kleiner ist als die Hälfte des Radius des kugelförmigen Samenkörpers. Aus diesem Vergleich zwischen den Spermatozoen von *Rhabditis* und *Ascaris* glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass in beiden Fällen der kegelförmige Typus nur aus der Umlagerung der in der runden Spermatocyte vorhandenen Bestandtheile entsteht.

Wie man auch die Entstehung und die morphologische Bedeutung des Spermatozoenschwanzes auffasst, so spielt er sicherlich bei der Befruchtung keine Rolle, er wird entweder resorbirt und assimiliert oder aus dem Ei ausgestossen, oder überhaupt nicht in dasselbe aufgenommen. Aehnlich steht es mit dem Protoplasma, welches den Spermatozoonkern umgibt. Gewöhnlich ist das Quantum des den Spermatozoonkern umgebenden Protoplasmas so minimal, dass das Vorhandensein einer solchen protoplasmatischen Hülle von einigen sogar ganz in Abrede gestellt wird, wie ich glaube, mit Unrecht. Bei *Ascaris* dagegen wird der Kern von einer beträchtlichen Menge von wabigem Protoplasma umhüllt, welches entweder auf dem Wege nach dem Eimittelpunkt zu zerfallen anfängt, oder wenn der Samenkörper dort angelangt ist, aufgelöst wird und den Kern längere Zeit mit einer kugelförmigen oder ellipsoiden Anhäufung gröberer Körner umgiebt. Diese Körner entsprechen denen des Sperma vorderendes, d. h. den enorm verdickten Knotenpunkten der protoplasmatischen Alveolen, welche im nicht eingedrungenen Spermatozoon den Kern umgaben. Der Körnerhaufen im Eicentrum hat einen weit grösseren Durchmesser als derjenige des Spermakopfendes, was darauf beruht, dass die Körner im Eiprotoplasma anschwellen und weniger dicht aneinandergelagert sind. Die Detrituszone, wie ich den Körnerhaufen im Eicentrum nenne, wird, wie *van Beneden* beschrieben hat, allmählich resorbirt und aufgelöst und ist, wenn die beiden Vorkerne ungefähr dieselbe Grösse und denselben Bau zeigen und sich einander nähern, verschwunden.

Verfolgen wir die Umwandlung des Spermakernes zum männlichen Pronucleus, so finden wir, dass derselbe nach Zerfall des Samenkörpers oder Fadens frei im Protoplasma des Eies liegt und einen homogenen, sich intensiv färbenden Körper darstellt. Aus demselben entsteht nun der männliche Pronucleus entweder dadurch, dass der homogene Körper zu einem sich allmählich vergrössernden Bläschen anschwillt, oder in Stücke zerfällt, die

einzelnen zu kleinen Bläschen aufquellen, welche schliesslich zusammenfliessen und einen einheitlichen bläschenförmigen Kern bilden. Beide Modalitäten kommen bei Nematoden vor, die erste bei *Ascaris meg.*, die zweite bei *Cucullanus elegans* [Bütschli (29)]. In gleicher Weise reconstruirt sich der weibliche Vorkern aus der inneren Kernplatte der zweiten Richtungsspindel entweder dadurch, dass die ganze Tochterplatte (oder Tochterchromosomencomplex) zu einem einheitlichen Bläschen anschwillt, oder indem jede Kernschleife, oder mehrere zusammen, eine grössere Anzahl von kleineren Bläschen bilden, welche zu einem einheitlichen weiblichen Pronucleus confluiren. Daraus erklärt sich das lappige Aussehen vieler Vorkerne. In ganz ähnlicher Weise entstehen auch die Tochterkerne vieler Furchungs-, Hoden- und Gewebszellen.

Sehr verschieden ist die Art und Weise, in welcher die beiden Pronuclei sich einander nähern, bald ist es der männliche, welcher gegen den weiblichen rückt, bald umgekehrt, manchmal kommen beide in dem Mittelpunkt des Eies zusammen. Eigenthümlich ist das Verhalten des Spermakerns bei *Ascaris meg.* Wir haben gesehen, dass hier das Spermatozoon sich, nachdem es eingedrungen ist, nach dem Eimittelpunkte begiebt und unterwegs schon theilweise zerfällt. Auf dieser Wanderung verwandelt sich der spitzkugelförmige Glanzkörper (*corps réfringent*) in eine Kugel, wobei die ihn umgebende Alveolarschicht allmählich resorbirt wird, sodass das Kügelchen frei im Eiprotoplasma zu liegen kommt, wo es entweder, nach den Beobachtungen Nussbaum's und der Mehrzahl meiner eigenen Präparate resorbirt wird, oder nach van Beneden's Angaben aus dem Ei ausgestossen wird und schliesslich in den perivitellinen Raum gelangt. In dieser Weise ist das Spermatozoon, bis es an den Eimittelpunkt angelangt, auf Kopf und Mittelstück reduzirt. Es bleibt nun längere Zeit im Eimittelpunkte liegen, wo das Protoplasma des Kopftheiles in der bereits geschilderten Weise zerfällt und die Detrituszone bildet, welche allmählich vom Eiplasma resorbirt wird. Unterdessen hat sich der Spermakern in den männlichen Pronucleus verwandelt, welcher, sobald der weibliche Pronucleus gebildet ist, sich gegen denselben zu bewegt. Auch der weibliche Pronucleus rückt von der Oberfläche in die Tiefe, dem männlichen Vorkern entgegen und beide treffen dann schliesslich etwa in der Mitte eines Eiradius, also in

halber Entfernung von der Oberfläche zum Eimittelpunkt zusammen, beide Vorkerne sind dann gleich gross und weisen annähernd denselben Bau auf. Bei anderen genauer daraufhin untersuchten Nematoden bleibt das Spermatozoon resp. der Spermakern nicht in der Mitte des Eies liegen, so verhält sich z. B. der Samenkern resp. der männliche Pronucleus von *Strongylus tetracanthus* nach O. Meyer ganz anders (92), auch bei den kleinen Rhabditisarten, welche Bütschli (28, 29) und später Ziegler (133) untersucht haben, ist nichts derartiges zu bemerken. Ich habe bei *Rhabditis teres* und *Pellio* sowie bei *Diplogaster longicauda* den Verlauf der Befruchtung öfters an lebenden Objekten verfolgt und gefunden, dass der männliche Vorkern längere Zeit an einem Pol des länglichen Eies verbleibt, während die Richtungskörper am entgegengesetzten ausgestossen werden und der weibliche Vorkern gebildet wird. Sind die beiden Vorkerne bei *Rhabditis* ausgebildet, so bewegen sie sich in sehr variabler Weise aufeinander zu und kommen bald in der Nähe des einen Eipoles, bald in der Nähe des anderen, zusammen. Dagegen scheint bei einigen von Carnoy (35) untersuchten Nematodenarten: *Spiroptera strumosa*, *Ascaris lumbricoides*, den Nematoden aus *Coronilla robusta*, sowie bei *Oxyuris ambigua* nach Loewenthal (86) das Spermatozoon sich ähnlich zu verhalten, wie das von *Ascaris meg.*

Auch das Grössenverhältniss der beiden Pronuclei zu einander ist je nach dem Objekt ein ausserordentlich verschiedenes; so ist bei den Seeigeln der weibliche Pronucleus bedeutend grösser als der männliche, während sich bei *Rhynchelmis* nach Vejdowsky (124) das umgekehrte findet. Im Allgemeinen scheinen beide Pronuclei dieselbe Grösse zu besitzen, was auch bei Echinodermen vorkommen kann, z. B. bei *Asterias* nach Mathews (128), doch sind hierfür Beispiele aus den verschiedensten Klassen so zahlreich, dass ich sie nicht alle aufzählen kann. Bei den Nematoden dürften, soweit bis jetzt bekannt ist, die Pronuclei fast immer annähernd gleich gross sein, doch will ich hier erwähnen, dass bei den von mir untersuchten Rhabditisarten der männliche durchweg etwas grösser als der weibliche war. Bemerkenswerth ist nun, dass eine Verschmelzung der Pronuclei vor der Bildung der ersten Furchungsspindel nur bei solchen Eiern unzweifelhaft festgestellt worden ist, wo die beiden Pronuclei von sehr ungleicher

Grösse sind; meiner Ansicht nach dürfte die Verschmelzung gerade diesem Umstande zugeschrieben werden. Daraus nun, dass eine solche Verschmelzung der Pronuclei vor der Bildung der Furchungsspindel nur vereinzelt vorkommt, darf wohl der Schluss gezogen werden, dass die Verschmelzung kein Erforderniss für die Befruchtung ist. Für *Ascaris meg.*, drei *Rhabditis*-arten, *Diplogaster longicauda* und *Macrobiotus macronyx* kann ich auf Grund eigener Beobachtungen die Verschmelzung der Pronuclei (als Regel) ganz entschieden in Abrede stellen und stimme also, in Bezug auf diesen Punkt, mit van Beneden durchaus überein. Dasselbe geht übrigens für die Nematoden schon aus den älteren Abbildungen Bütschli's (28) und Auerbach's¹⁾ mit Sicherheit hervor und hat van Beneden (5) später diese Thatsache O. Hertwig gegenüber betont. Bei *Ascaris meg.* haben alle späteren Untersucher mit Ausnahme von O. Zacharias (130, 131) van Beneden's Angaben bestätigt. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, dass keine Durchdringung der Substanzen beider Pronuclei überhaupt erfolgt, denn schliesslich verschwinden die Membranen oder Kernaussenschichten der beiden Vorkerne und es geht eine einheitliche erste Furchungsspindel zum grossen Theil aus dem Kernmaterial beider Pronuclei hervor. Der wesentliche Unterschied zwischen dem *Ascarisei* und dem *Seeigelei* besteht eben nur darin, dass bei dem *Seeigelei* der Spermakern frühzeitig, ohne zu einem typischen männlichen Pronucleus anzuschwellen, mit dem weiblichen Pronucleus verschmilzt, während beim *Ascarisei* der Spermakern sich zu einem wirklichen männlichen Vorkern umbildet, welcher annähernd dieselbe Grösse und Structur wie der weibliche zeigt und während der Spindelbildung längere Zeit neben dem weiblichen Vorkern bestehen bleibt.

Während die fertige erste Furchungsspindel stets zum Theil aus der achromatischen Substanz beider Vorderkerne gebildet wird und nach Schwund der Vorkernmembranen sich nicht mehr bestimmen lässt, welcher Theil der sogenannten Mantelfasern männlicher, welcher weiblicher Herkunft ist, kann man öfters in ihrer Aequatorialplatte die männlichen von den weiblichen Chromosomen unterscheiden. Van Beneden (7) und Boveri (17)

1) Organologische Studien. II. Heft. Breslau 1874.

haben dies beim *Ascarisei*, *Boveri*, *Rückert*, *Häcker* bei anderen Objecten nachgewiesen. Aber auch in den Furchungszellen treten wieder zwei getrennte Chromosomengruppen auf, so dass die Vermuthung nahe liegt, dass das väterliche und mütterliche Chromatin längere Zeit, d. h. während mehrerer Zellgenerationen, welche sämmtlich durch Theilung der befruchteten Eizelle entstanden sind, getrennt bleibt. Diese zwei Chromatengruppen der Kernplatten sind nicht nur bei *Ascaris meg.*, wo ich sie selbst an Furchungszellen beobachtet habe, sondern auch bei anderen Objecten, von den schon genannten Autoren konstatiert worden. Während diese Thatsache für die erste Furchungsspindel darauf zurückgeführt werden könnte, dass die beiden Vorkerne noch lange nach der ersten Anlage der gemeinsamen Spindel getrennt erhalten bleiben und auch die zugehörigen Schleifen längere Zeit getrennt bleiben, kann dieselbe Erklärung nicht auf die späteren Furchungsspindeln angewendet werden. Weiter kommen hier die Beobachtungen von *Herla* (16) und *R. Zoja* (136) über die Kreuzung zwischen der Varietät *bivalens* und *univalens* von *Ascaris meg.* in Betracht. Es wurde nämlich festgestellt, dass Eier von *biv.* durch Spermatozoen von *univalens* befruchtet wurden und dass die Aequatorialplatten der ersten Furchungsspindel und späterer Furchungsspindeln stets nur 3 Kernschleifen enthielten. *Zoja* sah ausserdem, dass eine der drei Schleifen und zwar in der ersten Furchungsspindel die vom Spermakern gelieferte beträchtlich kürzer und dünner als die zwei anderen weiblichen war. Aus allen diesen Beobachtungen geht mit Bestimmtheit hervor, dass bei den betreffenden Objecten in der ersten Furchungsspindel keine Vermengung der chromatischen Bestandtheile der Vorkerne erfolgt. Diesbezügliche Beobachtungen an *Ascaris meg.* haben *Boveri* dazu veranlasst, die von *Rabl* begründete Hypothese der Individualität der Chromosomen zu formuliren. Wenn auch die erwähnten Thatsachen eine derartige Annahme rechtfertigen, so lässt sich aber, wie *van Beneden* schon betont hat, die Individualität der Chromosomen nicht continuirlich verfolgen, weil zwischen den einzelnen Zelltheilungen des Furchungsprozesses immer Ruhestadien des Kernes eingeschoben sind, während welcher die Furchungskerne das typische Gerüstwerk des ruhenden Kernes zeigen, in welchem einzelne chromatische Elemente nicht mehr unterschieden werden können. Berücksichtigt

man die Art und Weise, wie Kerne verschiedenster Art nach der Theilung sich reconstruiren, nämlich dadurch, dass die einzelnen oder mehrere Chromosomen zusammen rundliche oder mehr oder weniger in die Länge gestreckte Bläschen oder Schläuche bilden, welche sich untereinander vereinigen, so ist es begreiflich, dass, besonders wenn eine neue Theilung bald eintritt, die einzelnen Componenten des reconstruirten Kernes ihre Individualität wahren, während im Gegentheil in anderen Fällen, wo die Theilung erst auf ein längeres Ruhestadium folgt, eine vollständige Verschmelzung und Vermengung der Substanzen der einzelnen Bläschen stattfinden kann.

In den letzten zwei Jahren ist die Frage von dem Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung wieder in den Vordergrund getreten. Vejdowsky (125) gebührt das Verdienst, zuerst gegen die allgemeine Gültigkeit der Fol'schen Centrosomenquadrille aufgetreten zu sein, er betont, dass ein solcher Vorgang gar nicht mit den von ihm an den *Rhynchelmis*-eiern beobachteten Thatsachen in Uebereinstimmung gebracht werden könne. Ebenso wenig lassen sich die letzten Mittheilungen Fol's mit seinen früheren Angaben über dasselbe Objekt und mit den Beobachtungen O. Hertwig's und Boveri's (18) vereinigen. Es sind nun eine ganze Reihe von neuen Arbeiten erschienen, welche sich mit dem Vorkommen und der Rolle der Centralkörper während der Befruchtung befassen. Wilson und Mathews (128, 129), Boveri (19), Kostanecki (81, 82), Hill (74), Field (49) und Reinke (107) haben speciell Fol's Objekt die Echinodermeneier einer Prüfung unterzogen. Alle bis auf Kostanecki und Reinke stellen das Vorkommen einer Centrosomenquadrille entschieden in Abrede und Kostanecki ist neuerdings mit Wierzejski durch Untersuchung der Eier eines Süßwasserpulmonaten *Physa fontinalis* zu dem gleichen Schlusse gelangt. Reinke giebt die Möglichkeit des von Fol beschriebenen Prozesses zu, hat aber selbst keine einzige Beobachtung gemacht, welche in diesem Sinne verwerthet werden könnte. Ich selbst habe die Befruchtung an den Eiern von *Echinus microtuberculatus* studirt und habe mich überzeugen können, dass das Centrosom ausschliesslich vom Spermatozoon geliefert wird. Das gleiche lehren die Arbeiten von O. Meyer (92) an Nematodeneiern (*Strongylus tetracanthus*), Mead (88) (Anneliden), Hill (Ascidien) (74), Fick (48) (Axo-

lotl), Sobotta (118) Maus. Eigene Untersuchungen an *Ascaris megalocephala*, *Rhabditis teres*, *dolichura* und *Pellio*, *Diplogaster longicauda* und *Macrobio-*
tus macronyx führten mich zu demselben Ergebniss¹⁾. Eine Reihe von theils älteren, theils neueren Untersuchungen, bei welchen meistens nur die Strahlung um den Centralkörper, nicht das Centrosom selbst beobachtet wurde, bestätigen die Angaben der bereits aufgezählten Forscher, so die Untersuchungen von O. Hertwig, Fol und Boveri an sehr verschiedenen Objekten, Coelenteraten, Echinodermen, Würmern, Mollusken, Vajdowsky (124) Anneliden, Korschelt (80) desgleichen, Mark (87) und Platner (97) Pulmonaten, Henking (62) Insekten, Rückert (109) Copepoden, Böhm (11) Forelle.

Ausser von Fol ist eine Centrosomenquadrille von Conklin (36) bei einem Prosobranchier (*Crepidula*) und in etwas abweichender Form von Guignard bei den Liliaceen beschrieben worden. Conklin's Angaben dürften, wie bereits Kostanecki und Wierzejski (82) auseinandergesetzt haben, eine ganz andere Deutung erfahren als diejenige, welche er selbst gegeben hat; das gleiche gilt von denen Blanc's (9) über die Forelle und van der Stricht's (122) über *Amphioxus* und lassen sich die Abbildungen

1) Bei *Rhabditis dolichura*, einer hermaphroditischen kleinen Nematodenart und bei *Rhabditis pellio*, welche im Regenwurm parasitirt, beobachtete ich wiederholt am lebenden Ei den Vorgang der Befruchtung. Die beiden Richtungskörper werden nach der Besamung unter sehr ausgesprochenen Strömungen des Eiplasmas ausgestossen und zwar am inneren (dem *Receptaculum seminis* zugewendeten) Eipol. Am entgegengesetzten Eipol bildet sich der männliche Pronucleus, in dessen Nähe, wenn der weibliche Vorkern ausgebildet ist und allmählich dem Eicentrum sich nähert, ein deutliches Centrosoma auftritt, dieses entwickelt bald eine Strahlung, theilt sich unter Bildung einer rein protoplasmatischen Spindel, ehe die beiden Pronuclei sich aneinandergelagert haben. Während der Aneinanderlagerung der Vorkerne, die sich bald gegenseitig abplatteten, rückt die Spindel seitlich zwischen dieselben und stellt sich senkrecht zu der Ebene ein, welche durch die Vorkernmittelpunkte gelegt ist. Die erste Furchungsspindel bildet sich wie bei *Ascaris meg.*, ehe die Vorkernmembranen aufgelöst sind. Erst wenn die Furchungsspindel anfängt sich zu strecken, verschwinden die Membranen zuerst an den Polen und schliesslich ganz. Dasselbe konnte ich an abgetödteten und gefärbten Eiern von *Diplogaster* und *Rhabditis teres* nachweisen und auch die Centrosomen deutlich machen.

ungezwungen mit dem in Einklang bringen, was beispielsweise an den Eiern von *Physa* festgestellt wurde. Es dürfte nämlich die frühzeitige Theilung des Spermacentrosoms, welches auch sehr weit vom Spermakern oder dem sich entwickelnden männlichen Pronucleus fortrücken kann, zu Verwechslungen geführt haben. Wie verschieden sich das Spermatocentrum in Bezug auf sein Freiwerden (welches durch den Zerfall des Spermatozoons bedingt wird) seine Lagerungsbeziehungen zum männlichen Vorkern, seine Theilung und die Bildung der jungen Furchungsspindel bei einem und demselben Objekt unter Umständen verhält, zeigen die bereits citirten Arbeiten von Meyer (92) und Kostanecki und Wierzejski (82). Dieselbe Variabilität konnte ich an den Eiern der kleinen Nematoden konstatiren, wo das Centrosom gewöhnlich erst nach der Auseinanderlagerung der Pronuclei eine Strahlung entwickelt und sich theilt, ausnahmsweise aber dies während der Bildung des weiblichen Vorkernes thut. Auch bei *Ascaris meg.* konnte ich derartige, wenn auch weniger ausgeprägte Schwankungen beobachten, allerdings nur an Präparaten, während diese Eigenthümlichkeiten an den Eiern kleiner Nematoden am lebenden Objekt festgestellt werden konnten. In gleicher Weise dürften die ganz vereinzelt stehenden Angaben Wheeler's über die Befruchtung von *Myzostoma* (127) zu deuten sein, wo das Centrosom resp. die Centrosomen der Furchungsspindel vom Eikern stammen sollen. Wahrscheinlich wird hier das Centrosom sehr bald nach dem Eindringen des Spermazoons frei, rückt vom Spermakern weit fort, theilt sich und tritt dann nahe an den weiblichen Vorkern heran, während der männliche weit abliegt. Vielleicht wird es noch gelingen, durch lückenlose Beobachtungen des Befruchtungsvorganges am *Myzostomaei* eine Uebereinstimmung zu erzielen. Was Guignard's Resultate bei höheren Pflanzen anbelangt, so müssen dieselben um so skeptischer beurtheilt werden, als es bis jetzt Niemandem gelungen ist, auch nur Centrosomen überhaupt in den Zellen höherer Pflanzen mit Sicherheit nachzuweisen. Aus dem Auseinandergesetzten ist man, soweit unsere jetzigen Erfahrungen reichen, berechtigt den Schluss zu ziehen, dass zwar beiden Vorkernen ein Centrosom zukommt, jedoch die Pole der ersten Furchungsspindel ausschliesslich von dem Spermatocentrosom geliefert werden.

Dasselbe Resultat liefern die experimentellen Untersuchungen, welche über Befruchtung angestellt worden sind. Versuche der Gebrüder Hertwig haben gezeigt (68), dass durch Einwirkung gewisser Gifte, von Kälte und Hitze, die Vereinigung der Pronuclei bei Seeigeleiern verhindert werden kann und dass jeder der beiden sich unabhängig zur Theilung anschickt. Boveri (15) hat mitgetheilt, dass er durch Schädigung der Spermatozoen bewirkt hat, dass die Verschmelzung der Pronuclei ebenfalls (bei Seeigeleiern) nicht stattfand, dabei blieb der Spermakern an der Peripherie des Eies liegen, während das Centrosom bis zum weiblichen Vorkern eindrang, sich theilte und die Theilung des weiblichen Pronucleus bewirkte, welcher sich dann wie ein Furchungskern verhielt. Derartige Eier furchten sich eine Zeit lang normal, wobei der Samenkern unverändert in einer der Furchungszellen nachzuweisen war, schliesslich aber mit dem Kern der Furchungszelle verschmolz. Ferner hat Boveri (15) gezeigt, dass ein Samenfad, welcher in ein kernloses Eistück eindringt, dasselbe befruchtet und sich furchen lässt, indem der Spermakern sich zu einer Spindel umbildet. Wenn auch diese Furchung nicht zur Entwicklung einer Larve (mit rein väterlichem Charakter) führen sollte, wie Boveri behauptet hat und neuerdings bestritten worden ist, so kann doch eine Blastula aus dem Eistück entstehen, wie Morgan und letztlich Ziegler (134) bestätigt haben. Umgekehrt kann der weibliche Eikern für sich allein Theilungserscheinungen zeigen. Ich erinnere an die schon besprochenen Versuche von R. Hertwig an reifen, nicht befruchteten Seeigeleiern. Neuerdings hat Ziegler (134) normal befruchtete Echinodermeneier in zwei Stücke zerlegt, von denen das eine den männlichen, das andere den weiblichen Vorkern enthielt. Das männliche Stück theilt und furcht sich in eine grössere Anzahl von Zellen, während das weibliche Stück sich nicht theilt. Der weibliche Pronucleus verschwindet und es bilden sich eine oder wahrscheinlich zwei Attractionssphären, nach einiger Zeit verschwinden die Strahlungen und der Kern kehrt zur Ruhe zurück. Diese Erscheinungen wiederholen sich mehrmals, bis das ganze Eistück schliesslich zerfällt. Sowohl die Beobachtung des normalen Furchungsprozesses, als auch der experimentell beeinflusste Vorgang berechtigen zu dem Schluss, dass sowohl das Spermatozoon, wie die reife Eizelle einen

Centralkörper besitzen ¹⁾, dass aber bei der Befruchtung oder Bildung einer den beiden Pronucleis gemeinsamen ersten Furchungsspindel die Centrosomen von dem Samenkörper geliefert werden.

Fragt man sich, worauf der Prozess der Befruchtung beruht, so muss erstens hervorgehoben werden, dass bei Metazoen zwei völlig gleichwerthige Zellen miteinander verschmelzen, wovon jede einen Zelleib, einen Kern und ein Centrosom enthält. Die Unterschiede zwischen dem Ei und dem Spermatozoon bestehen darin, dass das Ei verhältnissmässig grösser ist und eine Menge von Nahrungsmaterial Deutoplasma besitzt, während der Samenkörper viel kleiner ist, wenig Protoplasma und noch weniger Deutoplasma enthält und das Chromatin seines Kernes ausserordentlich condensirt ist. Dieser Contrast zwischen Ei und Spermatozoon lässt sich auf verschiedenen Wegen erklären. Zunächst zeigt die Entwicklungsgeschichte, d. h. die Ovo- und Spermatogenese wie die Grössenunterschiede zu Stande gekommen sind. Die Spermatogonie macht gewöhnlich ein Stadium der Ruhe durch, wächst aber nicht sehr beträchtlich heran, bis sie als sog. Spermatocyte I. Ordnung sich zweimal hintereinander ohne eingeschobenes Ruhestadium theilt und auf diese Weise vier gleich grosse Spermatozoen liefert, welche sich zu vier Spermatozoen umwandeln. Die Ovogonie dagegen wächst sehr beträchtlich an zur Ovocyte I. Ordnung, entwickelt eine grosse Menge von Deutoplasma und erst kurz vor oder nach der Besamung theilt sie sich zweimal hintereinander ohne Ruhepause, wodurch einerseits das reife Ei, anderseits die Richtungskörper entstehen. Während das reife Ei von dem Ovocyten I. Ordnung sich kaum in der Grösse unterscheidet, sind die Richtungskörper beträchtlich kleiner. Weiter zeigt das vergleichende Studium die Befruchtungserscheinungen bei den Einzelligen, dass zunächst ganz gleichgeartete und äquivalente Zellen mit einander verschmelzen,

1) Vom Rath (104) und Kostanecki (81) haben bei der Copulation der sog. Vorkerne des Seeigeleies auf der dem Spermacentrum entgegengesetzten Seite des weiblichen Vorkerns zwei centrosomenartige Körperchen beobachtet, welche zuweilen durch einen Faden zusammenhängen. Sie deuten diese Körperchen, wie mir scheint, auf ganz plausible Weise, als das getheilte Centrosom des proximalen Endes der zweiten Richtungsspindel oder als Centrosomen des fertigen Eikernes (weiblichen Pronucleus).

allmählich macht sich ein Unterschied in der Grösse und in der Beweglichkeit geltend, indem die befruchtende Zelle immer kleiner, compendiöser gebaut und beweglicher ist, während die zu befruchtende stetig grösser, unbeweglicher wird und Nahrungsmaterial in sich anhäuft. Beide Wege führen zu dem gleichen Schluss, nämlich, dass es zwei gleichwerthige vollkommene Zellen sind, welche entweder ganz miteinander verschmelzen oder gewisse Substanzen miteinander austauschen. Dasselbe gilt von den Kernen der beiden miteinander conjugirenden oder copulirenden Zellen, welche entweder ausgetauscht werden oder früher oder später zu der Bildung der ersten Furchungsspindel sich vereinigen. Fasst man einerseits die Spermatozoen, anderseits das reife Ei und die Richtungskörper als wirkliche Zellen auf, so ist gar kein Grund vorhanden, die sogenannten Vorkerne als Halbkerne zu betrachten, diese Auffassung ist auf rein speculativem Wege grossgezogen worden und dadurch entstanden, dass man die Zellnatur der Richtungskörper verkannt und die Sexualzellen in einen vollständigen Gegensatz zu den somatischen hat bringen wollen. Auch die zahlreichen, die so viel discutirte Reductionsfrage behandelnden Untersuchungen, welche übrigens keineswegs zu übereinstimmenden Resultaten geführt haben, dürften nicht dazu genügen, die Halbkernnatur der sogenannten Vorkerne zu begründen. Ganz abgesehen davon, dass man sich noch keineswegs darüber klar ist, ob und wann eine wirkliche Reduction des Chromatins eintritt, sprechen zahlreiche Thatsachen gegen das Schema, welches für die Oogenese und Spermatogenese die Grundlage der Reductionstheorie bildet. So ist es z. B. nicht genügend festgestellt, dass überall nur 2 Generationen von Spermatozyten vorkommen, bei manchen Objecten werden deren 3 (vom Rath, Salamander¹⁾, Auerbach (1), Paludina beschrieben, bei anderen nur eine (Field, Echinodermen, J. S. Moore, Mammalia) beschrieben, auch sind Fälle bekannt geworden, wo die beiden letzten Theilungen nicht unmittelbar aufeinander folgen, sondern durch ein typisches Ruhestadium des Kernes voneinander getrennt werden (Moore, Elasmobranchier). Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Zahl der

1) Letztthin giebt Meves (Arch. f. mikr. Anat. V. 48. 1896, Hft. 1) an, dass bei Salamandra in Uebereinstimmung mit den meisten Objecten nur zwei Generationen von Spermatozyten vorkommen.

Chromosomen schon vor den letzten zwei Theilungen reduziert ist. Ebenso weicht die Richtungskörperbildung von dem Schema ab. Einerseits werden bei befruchtungsfähigen und bedürftigen Eiern manchmal zwei, manchmal nur ein Richtungskörperchen gebildet (Sobotta Maus) anderseits können eventuell auch drei gebildet werden (Garnault, loc. cit.). Sehr verschieden können sich die Richtungskörper befruchteter Eier bezüglich ihrer Theilung verhalten, da, wie schon auseinander gesetzt wurde, das erste, das zweite und vielleicht auch ein drittes sich und zwar karyokinetisch theilen können, sodass keine Uebereinstimmung in der Zahl der aus einer Spermatocyte I. Ordnung gebildeten Spermatozoen einerseits und aus einer Ovogonie I. Ordnung anderseits hervorgegangenen Richtungskörper plus reifes Ei zu herrschen braucht.

Es wird vielfach darüber gestritten, was eigentlich das wesentliche bei der Befruchtung ist und wann das besamte Ei als befruchtet betrachtet werden kann. Von Einigen wird die Vereinigung der Kernsubstanzen, von Anderen die Substitution des Spermacentrums an Stelle des Ovocentrums, von Dritten die Einführung eines neuen Archoplasmas, welches das abgenutzte des Eies ersetzen soll, als das ausschlaggebende betrachtet. Unsere jetzigen Kenntnisse über das Wesen der Befruchtung dürften meiner Ansicht nach nicht ausreichen, um diese Frage so kategorisch zu beantworten. Wenn auch bei manchen Einzelligen und allen Metazoen die Befruchtung durch Verschmelzung zweier gleichwerthigen Zellen zu einer einzigen erfolgt, so genügt doch bei vielen Einzelligen ein Austausch gewisser Substanzen, speziell der Kerne, ohne dass die Paarlinge dauernd zu einem Individuum sich vereinigten. Höchst wahrscheinlich aber lässt sich der Modus der Befruchtung, welcher auf blossen Austausch von Substanzen ohne Verschmelzung der Paarlinge zu einer Zelle beruht, von dem verbreiteteren Vorgang ableiten, wo zwei gleichwerthige Zellen zu einer verschmelzen und müsste man demnach derartige typische Fälle bei Einzelligen als Ausgangspunkt für die Beantwortung der Frage nach dem Wesen der Befruchtung benutzen, doch besitzen wir gerade darüber sehr spärliche Kenntnisse, meistens ist nur der allgemeine Verlauf der Verschmelzung bekannt und da, wo einiges über die feineren Vorgänge ermittelt worden ist, sind die Angaben zu lückenhaft, um daraus weitgehende Schlüsse ziehen zu können.

Was nun die Frage anbelangt, wann nach Eindringen des Spermatozoons die eigentliche Befruchtung stattfindet, so scheint sie mir dahin beantwortet werden zu können, dass die Befruchtung dann stattgefunden hat, wenn das Spermatozoon und das reife Ei ihre Individualität aufgegeben haben und zusammen eine einzige Zelle bilden. Bei dem Seeigeelei ist dieser Zustand schon erreicht, wenn der Kern des Samenfadens mit demjenigen des reifen Eies verschmilzt, während wir in den meisten Fällen zwei annähernd gleich grosse und gleichgebaute Vorkerne aneinandergelagert finden; somit hätten wir eine Zelle mit zwei gleichwerthigen Kernen und einen Gegensatz zwischen dem Seeigeelei einerseits und beispielsweise dem Ascarisei anderseits. Auch dieser Gegensatz lässt sich aufheben, wenn man die Befruchtung erst dann als stattgefunden betrachtet, wenn die erste Furchungsspindel fertiggestellt ist; wir haben dann eine einzige Zelle vor uns mit einer Spindel, welche die für die Art charakteristische Anzahl von Chromosomen in der ungetheilten Aequatorialplatte enthält.

Die ersten Theilungen.

Wir haben gesehen, dass das durch den Zerfall des Spermatozoon freigewordene Centrosoma zunächst einige Zeit in der Detrituszone liegen bleibt, sodann, wenn diese resorbirt ist, im gewöhnlichen wabigen Eiprotoplasma zu liegen kommt und sich in der Nähe der aneinandergelagerten Kerne theilt, während es sich zuweilen noch in der Detrituszone theilen kann. Diese Variabilität in dem Moment der Theilung des Centralkörpers ist nicht befremdend, da vielfach festgestellt worden ist, dass das Centrosom schon im eingedrungenen Spermatozoon getheilt ist und bei einem und demselben Objekt bezüglich der Theilung sich sehr verschieden verhalten kann (*Physa*, *Echinodermeneier*). Zunächst zeigt das ungetheilte Centrosom bei *Ascaris* keine Beziehungen weder zu dem einen, noch zu dem anderen Vorkern. Die Theilung erfolgt in der schon für zahlreiche andere Objekte festgestellten Weise, indem das Centrosom erst sich abplattet und eine etwa linsenförmige Gestalt annimmt, dann hantelförmig wird und schliesslich die Tochterkugeln auseinanderrücken, wobei sie längere Zeit durch einen ziemlich langen Faden verbunden bleiben, welcher in der Mitte einreisst, worauf die beiden

Fadenhälften je in das zugehörige Tochtercentrosom eingezogen werden. Der Theilungsmodus erinnert somit lebhaft an den verbreitetsten Typus der direkten Kerntheilung. Zunächst ist keine Modifikation in der Structur des die beiden Centrosomen umgebenden Eiplasmas zu bemerken, ebensowenig wie vorher bei dem ungetheilten Centralkörper; erst wenn die fadenförmige Verbindung zurückgebildet ist und die Tochtercentrosomen durch Zurückziehung je einer Hälfte des Verbindungsfadens grösser geworden sind und allmählich anwachsen, tritt um jedes Centrosom ein Centroplasma auf. Dasselbe verdient in vorliegendem Falle den Namen Sphäre vollkommen, da es kugelig ist und zunächst keine Strahlen zeigt, dagegen zeigen die es zusammensetzenden Alveolen eine ausgeprägte Anordnung zu concentrischen Kugelschalen. Ferner sind weder die beiden Centrosomen, noch die beiden Centroplasmen durch Alveolenzüge miteinander verbunden, es ist noch keine sogenannte Centralspindel angelegt. Die beiden kugeligen Centroplasmen oder Sphären sind dicht aneinandergelagert und berühren sich in einem Punkte. Die beiden Pronuclei haben sich gewöhnlich schon vorher einander genähert, berühren sich jedoch nicht und zeigt die Verbindungslinie der beiden Centrosomen gewöhnlich noch keine Beziehung zu derjenigen der Mittelpunkte beider Pronuclei. Allmählich rücken beide Centrosomen mit ihren Sphären zwischen die Pronuclei hinein und stellt sich schliesslich ihre Verbindungslinie senkrecht auf die Ebene ein, welche durch den Eimittelpunkt und die Mittelpunkte der beiden Vorkerne gelegt ist. Jedoch kann diese Einstellung der späteren Spindelaxe schon bedeutend früher erfolgen, da ich auch Fälle beobachten konnte, in welchen die noch sehr kleinen, durch den Faden miteinander verbundenen Centrosomen bereits die geschilderten Lagerungsbeziehungen zu den Pronucleis zeigten. Ist die Einstellung erfolgt, so schwellen die Centralkörper noch bedeutender an und es bilden sich zwischen beiden Alveolenzüge aus, welche erst radiär von je einem Centrosom ausgehen, sehr bald aber ununterbrochen die Pole miteinander verbinden und dadurch, dass sie stark nach aussen gebogen sind, eine kurze sogenannte Centralspindel erzeugen. Die beigegebenen Schemata erläutern das Wachsthum der Spindel und zeigen, wie sie, erstens durch das Auseinanderweichen der Centralkörper wächst und zweitens dadurch, dass die Centralkörper im Bogen

von der Peripherie nach dem Centrum des Eies rücken, mit ihrer Axe sich immer mehr der Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte nähert, bis sie schliesslich senkrecht darauf zu stehen kommt. Mittlerweile sind auch die sogenannten Mantel- oder Zugfasern in der bereits genauer erörterten Weise gebildet worden. Schliesslich rückt die ganze Figur nach Auflösung der Vorkerne nach dem Eimittelpunkt zu, den sie gewöhnlich annähernd mit dem Mittelpunkt ihrer Kernplatte einnimmt.

Es besteht demnach, wie van Beneden und Neyt (7) angegeben haben, ein gesetzmässiges Verhältniss zwischen den Verbindungslinien der Centrosomen beziehungsweise den Spindelpolen und der Verbindungslinie der Vorkernmittelpunkte. Abgesehen von den Stadien, welche der Spindelanlage vorausgehen, konnte ich nur wenige Ausnahmen von der Regel beobachten, übrigens in verschwindender Anzahl, sodass ich in Bezug auf diesen Punkt in vollständigem Gegensatz zu Boveri stehe, welcher das Vorhandensein derartiger Beziehungen geradezu leugnet (17). Diesen Gegensatz könnte ich mir nur so erklären, dass eine sehr grosse Variabilität in den ersten Entwicklungsvorgängen des *Ascariscies* herrscht, doch scheint mir diese Annahme aus mehreren Gründen unwahrscheinlich. Zunächst untersuchte ich die Eier einer grösseren Anzahl von Individuen, welche in Abständen von mehreren Wochen conservirt wurden, und bei allen fand ich die gleichen Verhältnisse. Zweitens stimmen meine Befunde mit denen van Beneden's im grossen Ganzen überein. Drittens konnte ich dieselbe Gesetzmässigkeit bei den Eiern der kleinen Nematoden, welche ich im Leben und abgetödtet beobachtete, constatiren. Das geschilderte Verhältniss zwischen Spindel und Vorkernaxe dürfte übrigens auch bei allen Eiern, bei welchen die Pronuclei annähernd gleich gross sind, bestehen, wenigstens geht dies aus den Abbildungen einer ganzen Anzahl neuerer Arbeiten hervor: Mathews (*Asterias*), Mead (*Chaetopterus*), Kostanecki und Wierzejski (*Physa*), Hill (*Tunicaten*), vander Stricht (*Amphioxus*), Sobotta (*Maus*). Auch eine Anzahl älterer Arbeiten zeigen das gleiche: Bütschli (29) *Nepheleis*, Mark Limax, Boveri (18) *Pterotrachea*, Phillirhoe, *Cionia*. Wenn auch bei diesen Objekten die Einstellung der Spindel nicht so früh zu erfolgen scheint, wie bei *Ascaris*, so dürfte sie doch regelmässig auftreten, ehe die Vorkerne ihre

Individualität aufgeben, ferner scheint mir die Lagerung der Spindel zwischen den Pronucleis und so, dass jedes Centrosom von beiden Vorkernen gleich weit entfernt ist, eine gleichmässige Einwirkung der Centralkörper auf die Substanz der Pronuclei zu ermöglichen oder vielmehr eine nothwendige Voraussetzung des Zustandekommens der fertigen Furchungsspindel zu bilden.

In anderer Beziehung weichen meine Befunde nicht unerheblich von denen van Beneden's ab. Zunächst habe ich zwei Centrosomen mit zugehörigen Centroplasmen viel später als van Beneden und Neyt auftreten sehen, erst wenn die Vorkerne ganz ausgebildet und aneinander gerückt sind, ferner haben die beiden belgischen Forscher die extranucleäre Centralspindel beim ungetheilten Ei nicht beobachtet. Von dem Vorkommen der Cercles polaires und subéquatoriaux habe ich mich nicht überzeugen können. Wo dieselben auf den Photogrammen v. B. u. N. zu sehen sind, finde ich sie nur schwach und meistens asymmetrisch angedeutet, sodass man vermuthen könnte, dass sie durch Schrumpfung hervorgerufen wären. Bei anderen Eiern und Zellen, welche ich im Leben oder auf Präparaten während der Theilung studirt habe, war nichts zu sehen, was für das Vorhandensein derartiger Bildungen spräche, die doch sehr verbreitet sein müssten, falls ihnen die Bedeutung zukäme, welche ihnen von van Beneden zugesprochen wird. Speziell die Eier kleiner Nematoden, welche bezüglich der Befruchtung prinzipiell dem Ascarisei entsprechen und bei welchen man den Verlauf der Befruchtung und der ersten Theilungen bequem am lebenden Objekt verfolgen kann, zeigten wohl lebhaft amöboïde Veränderung der Oberflächencontour, doch keine Einschnürungen, welche den Cercles subéquatoriaux oder polaires entsprächen. Ich habe schon früher hervorgehoben, wie viele Gründe gegen die Muskelfibrillen-Theorie sprechen und fällt die Bedeutung der Polar- und Subäquatorialkreise mit der Annahme, dass die contractilen Strahlen an der Eioberfläche inseriren. Auch in einem weiteren Punkte stimme ich mit Boveri überein, bei der fertigen ersten Furchungsspindel (und weiteren Fsp.) finde ich, dass die Centralkörper stets auf einer durch die Mitte der Äquatorialplatte geführten senkrechten Axe liegen.

Was den Modus der Kernplatte anbelangt, so habe ich sowohl den typischen wie den heterotypischen beobachtet, glaube aber

mit Boveri, dass es sich beim *Ascarisei* nur um unwesentliche Variationen handelt, welche hier weit weniger von einander abweichen, wie bei den Hodenzellen des Salamanders, für welche diese Bezeichnungen von Flemming eingeführt worden sind.

Bezüglich des Ursprungs der sogenannten Verbindungsfasern bin ich zu der jetzt vorherrschenden Ansicht gelangt, dass sie aus Kernsubstanz, spezieller aus dem Linin entstehen. Dafür spricht der etwas ansehnlichere Durchmesser der sie bildenden Alveolenzüge und ihre grössere Färbbarkeit im Verhältniss zu dem des Cytoplasmas. Ihre Entstehung führe ich auf die gegenseitige Einwirkung der auseinanderweichenden Chromosomen auf das zwischenliegende wabige Linin zurück, welches zu Längszügen sich anordnet. Dementsprechend bestünde die *Lame intermédiaire* van Beneden's, welche sehr deutlich auf meinen Präparaten auftritt, aus einer einfachen Alveolenlage und ebenfalls aus Linin. Somit ist kein Gegensatz zwischen den Verbindungsfasern und den Spindelfasern vorhanden, welche ja theilweise auch aus Lininwabenzügen entstehen. Die sogenannte Zellplatte des *Ascariden*eies entspricht den aneinandergelagerten Alveolarschichten der gegenseitig sich abplattenden Furchungszellen, wie bereits Bütschli (31) vermuthet hat. Auf diese Art lässt sich die Entstehung und Spaltung dieser sogenannten Zellplatte, welche keineswegs mit der Bildung, welche gewöhnlich in derselben Weise bezeichnet wird, verwechselt werden darf, leicht erklären. Einen Zwischenkörper oder „*plaque fusorielle*“, welcher gewöhnlich als das Homologen der Pflanzenzellplatte aufgefasst wird, habe ich beim *Ascarisei* jetzt auch finden können und zwar ungefähr so, wie Herla (66) ihn beschrieben und abgebildet hat, nämlich als ein kleines linsenförmiges Gebilde in dem Hohlraum, welcher zwischen den zwei ersten Furchungszellen entsteht und von van Beneden als „*corps lenticulaire*“ bezeichnet wurde, und auch auf früheren Stadien an der Stelle, wo das System der Verbindungsfasern eingeschnürt ist. Ueber die Bildung des Zwischenkörpers kann ich leider nichts Näheres mittheilen. Dass die Bildung eines Hohlraumes zwischen den Tochterzellen die Existenz eines „Zwischenkörpers“ nicht ausschliesst, wie ich früher glaubte, haben mich die Epithelzellen der Salamanderlarve gelehrt ¹⁾.

1) K o s t a n e c k i (82 b) hebt meinen früheren Angaben gegen-

Bei der Zelltheilung habe ich den linsenförmigen Körper (*corps lenticulaire* van Beneden's) gesehen, dessen Bildung Herla (66) ausführlicher dargestellt hat. Der linsenförmige Körper entspricht keineswegs einem Zwischenkörper und ist auch nicht, wie Herla vermuthet, ein wichtiges besonderes Gebilde, sondern ein Hohlraum, welcher sehr häufig zwischen zwei aus einer Theilung hervorgegangenen Tochterzellen, die einander gegenseitig stark abplatten, entsteht und wurde schon öfters bei anderen Objekten beobachtet und richtig aufgefasst. Auch bei den Eiern kleiner Nematoden konnte ich am lebenden Objekt zuweilen das Auftreten eines derartigen Hohlraumes zwischen den beiden ersten Furchungszellen feststellen.

Wenn auch Furchungszellen, Sexualzellen und somatische Zellen verschieden lang bei und nach ihrer Theilung durch die sogenannten Verbindungsfasern miteinander in Zusammenhang stehen, geht doch diese Verbindung schliesslich zurück und liegen keine Gründe vor, um mit Sedgwick anzunehmen, dass alle Zellen eines Organismus von vornherein miteinander zusammenhängen. Im Gegentheil sprechen die Thatsachen entschieden gegen eine derartige Annahme, da man sich überzeugen kann, wie bei Theilung die Tochterzellen gegen die Theilungsaxe eine Drehung ausführen, wobei die etwa vorhandene Zellbrücke in zwei getrennte Stücke zerlegt wird. Auch die Beobachtung der Furchung im Leben zeigt, wie die einzelnen Furchungszellen die mannigfaltigsten Verlagerungen erfahren und gegenseitig aneinander hingleiten, was bei einer dauernden Verbindung unmöglich wäre. Damit soll ein Zusammenhang der einzelnen Zellen auf späteren Stadien oder in Geweben durchaus nicht in Abrede gestellt, wohl aber hervorgehoben werden, dass derselbe nichts primäres ist, sondern secundär und unabhängig von der karyokinetischen Spindel erfolgt.

Die Theilung der zwei ersten Furchungszellen des *Ascaris*-

über hervor, dass beim *Ascaris* ein Zwischenkörper vorkommt, nimmt aber auf Herla's diesbezügliche Angaben keine Rücksicht. Es ist mir jetzt gelungen einen Zwischenkörper in den Verbindungsfasern nachzuweisen, jedoch finde ich ihn auch stets in dem linsenförmigen Hohlraum, wie Herla beschreibt, also zu einer Zeit, wo nach Kostanecki der Zwischenkörper verschwunden ist.

eies vollzieht sich, abgesehen von dem Umstand, dass hier im Gegensatz zu dem befruchteten Ei nur ein Kern in jeder Zelle vorhanden ist, prinzipiell in übereinstimmender Weise mit der ersten Theilung. Das Centrosom der Tochterkerne theilt sich ausnahmsweise schon bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten der Eizelle, gewöhnlich aber erst, wenn die Furchungskerne gebildet sind und sich zur zweiten Theilung anschicken. Auch hier tritt die Centralspindel erst auf, wenn die Tochtercentrosomen auseinanderweichen und anwachsen.

Heidelberg, den 8. Januar 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

1. Spermatozoen aus dem Uterus, Schnitt. Alkohol, Eisessig, Säurefuchsin. E.-A.-H. nach Heidenhain. Vergr. 750. Imm. Ap. 2 mm Zeiss. Proj. Oc. 2.
2. Dasselbe.
3. Spermatozoon. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 1500. Proj. Oc. 4.
4. Ovocyte erster Ordnung. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 750.
5. Eindringen des Spermatozoons. Umwandlung des Glanzkörpers. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Toto. Vergr. 750.
6. Dasselbe.
7. Dasselbe.
8. Zerfall des Spermatozoons, Centrosoma frei. Schnitt, Alkohol, Eisessig, Säurefuchsin. E.-A.-H. nach Heidenhain. Vergr. 750.
9. Fingedrungenes Spermatozoon mit abgerundetem Glanzkörper. Alkohol, Eisessig. Vesuvin, Jodgrün, verdünntes Glycerin. Tot. Vergr. 1500.
10. Zerfall des Spermatozoons. Detrituszone, links Centrosom. Schnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
11. Bildung des zweiten Richtungskörpers, zweite Richtungsspindel. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
12. Dasselbe, zweiter Richtungskörper abgeschnürt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Benda. Vergr. 1500.
13. Männlicher Pronucleus. Centrosom. Detrituszone. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.

14. Aneinanderlagerung der Pronuclei. Querschnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
15. Ein Centrosoma kurz nach der Theilung zwischen den Pronucleis. Querschnitt.
16. Theilung des Centrosomas, die Verbindungslinie ist schon eingestellt. Frontalschnitt. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
17. Das Chromatin der Pronuclei concentrirt sich an der Peripherie. Alkohol, Eisessig. Säurefuchsin. E.-A.-H. Heidenhain. Vergr. 1500.
18. Schleifen gebildet. Frontalschnitt.
19. Theilung des Centrosomas. Bildung der Centrop lasmen. Sagittalschnitt.

Tafel XVI.

Sämmtliche Figuren mit Ausnahme von 11 nach Schnitten. Conservirung in Alkohol, Eisessig. Färbung Säurefuchsin. E.-A.-H. nach Heidenhain oder Benda. Vergr. 1500. Proj. Oc. 4.

- Fig. 1. Centrosomen eingestellt. Centrop lasmen gebildet.
 Fig. 2. Bildung der Spindelfasern innerhalb der Pronuclei.
 Fig. 3. Kernmembranen, an den Polen aufgelöst.
 Fig. 4. Kernmembranen, fast ganz aufgelöst. Streckung der Spindel.
 Fig. 5. Kernmembranen, ganz aufgelöst.
 Fig. 6. Die Spindelpole sind noch weiter auseinandergewichen, excentrische Lage der Spindel, nur eine Gruppe der Chromosomen getroffen.
 Fig. 7. Die Aequatorialplatte ist fast fertig.
 Fig. 8. Fertige Spindel, das Ei ist schon länglich geworden. Polstrahlen schon theilweise rückgebildet.
 Fig. 9. Fertige Spindel, das Ei ist noch rund. Maximum der Strahlung.
 Fig. 10. Die Tochterplatten weichen auseinander, jedoch ist das Ei noch nicht in die Länge gestreckt.
 Fig. 11. Fertige Spindel. Totopräparat. Vesuvin, Jodgrün. Verd. Glycerin. Nur ein Centralkörper scharf eingestellt.
 Fig. 12. Querschnitt durch die ungetheilte Aequatorialplatte, welche deutlich aus zwei Schleifengruppen zusammengesetzt ist.
 Fig. 13. Dasselbe. Zusammensetzung der Aequatorialplatte aus zwei Gruppen nicht deutlich.
 Fig. 14. Auseinanderweichen der Tochterplatten, das Ei ist länglich, sog. Verbindungsfasern wabig.
 Fig. 15. Zelltheilung.

Tafel XVII.

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 1 nach Schnitten. Conservirung: Alkohol, Eisessig. Färbung: Säurefuchsin E.-A.-H nach Heidenhain oder Benda. Vergr. 1500.

- Fig. 1. Zelltheilung. Toto. Färbung: Vesuvin, Jodgrün. Nur ein Centrosom scharf eingestellt, helles Höfchen.

- Fig. 2. Tochterkerne, fast fertig.
 Fig. 3. Reconstruction der Tochterkerne.
 Fig. 4. Abplattung der beiden Furchungszellen, Auftreten des linsenförmigen Hohlraumes zwischen ihnen. Zwischenkörper.
 Fig. 5. Die zwei ersten Blastomeren schicken sich zur Theilung an, extranucleäre „Centralspindel“.
 Fig. 6. Dasselbe, in der grösseren Blastomere ist die Kernmembran aufgelöst.
 Fig. 7. Dasselbe, linsenförmiger Hohlraum.
 Fig. 8. Spindel, fast fertig.
 Fig. 9. Die untere Spindel fertig, in der oberen Auseinanderweichen der Tochterplatten.
 Fig. 10. Die eine Spindel im Querschnitt.

Literatur-Verzeichniss.

1. Auerbach, L., Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. In *Jenaischer Zeitschr. f. Naturw.* XXX. IV. N. F. XXIII., p. 405—554, 2 Taf.
2. Balbiani, E. G., Centrosome et Dotterkern. In *Journ. de l'anat. et de la physiol.* T. 29, 1893, p. 145—179, 2 pl.
3. Derselbe, Sur la structure et la division du noyau chez la *Spirochona gemmipara*. In *Ann. de Microgr.* VII. 1895, p. 264, 1 Taf.
4. Van Beneden, E., Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles 1876.
5. Derselbe, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. In *Archives de Biologie* 1883. IV.
6. Van Beneden, E., et Julin, Ch., La spermatogénèse chez l'*Ascaride mégalocéphale*. *Bull. Acad. roy. des Sciences des Lettres et des Beaux Arts de Belgique.* 5. 3. année, 3. serie VII. 1884.
7. Van Beneden, E., et Neyt, Nouvelles recherches sur la féc. et la div. mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*. *Bull. de l'Acad. royale de Belgique.* III. u. XIV. 1887.
8. Bergh, R. S., Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe etc. Wiesbaden (Bergmann) 1894.
9. Blanc, H., Etude sur la fécondation de l'oeuf de la truite. In *Ber. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B.* Bd. 8, 1894, p. 163—189. Taf. VI.
10. Blochmann, F., Ueber die Kerntheilung bei *Euglena*. In *Biolog. Centralbl.* Bd. 14, 1894, p. 194—197, 9 Fig.
11. Boehm, A. A., Die Befruchtung des Forellen-Eies. In *Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys.* München Bd. 7, 1891, p. 63—73, 13 Fig.
12. Bolles Lee A., Sur le Nebenkern et la formation du fuseau dans

- les spermatocytes des *Helix*. In *La Cellule* XI, 1896, p. 225—260. 1 Taf.
13. Boveri, Th., Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. II, Heft 3. 1886.
 14. Derselbe, Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung des Eies. Sitz-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. München. III. Bd. Heft 3. 1887.
 15. Derselbe, Ueber partielle Befruchtung. Ibid. IV. 1888.
Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ibid. V. 1889.
Zellenstudien. 1, 2, 3.
 16. Derselbe, Die Bildung der Richtungskörper bei *Asc. meg.* u. *Asc. lumbric.* 1887. 4 Taf., p. 1—93.
 17. Derselbe, Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris meg.* 5 Taf. 1888. 1—198.
 18. Derselbe, Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper u. bei der Befruchtung. 1890. p. 1—84. 3 Taf.
 19. Derselbe, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. In Verhandl. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. 29, 1895, p. 1—75, 1 Fig.
 20. Brandt, Neue Radiolarienstudien. Mitth. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte. Januar 1890.
 21. Brauer, A., Die Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. In Arch. mikr. Anat. Bd. 42, 1893. p. 153—213, 2 Taf.
 22. Derselbe, Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Ibid. Bd. 43, 1894, p. 162 bis 223, 4 Taf.
 23. Derselbe, Ueber die Encystirung von *Actinosphaerium eichhorni*. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 48, 1894, p. 189—221, 2 Taf.
 24. Braus, H., Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies etc. In Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22, 1895, p. 443—511, 5 Taf.
 25. Bruyne, C. de, La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctif. In Bull. Acad. Sc. de Belgique. T. 30, 1895, p. 251—254, 1 Taf.
 26. Bürger, O., Ueber Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. In Anat. Anz. Jahrg. 6, 1891, p. 484—489; 7 Fig.
 27. Derselbe, Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper? Anat. Anz. XIII. 1892.
 28. Bütschli, O., Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nov. Acta Cs. Leop. C. Bd. 36. 5. 1873.
 29. Derselbe, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenb. naturf. Gesellschaft. 1876. X.
 30. Derselbe, Ueber die sogenannten Centralkörper der Zellen und ihre Bedeutung. In Verhandl. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg 1891, p. 535—538.

31. Derselbe, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig (Engelmann) 1892.
32. Derselbe, Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. In Verh. Med. Naturh. Ver. Heidelberg. N. F. V. Bd. 1892, p. 28—41, 2 Fig.
33. Calkins, G. N., Observations on the Yolk-nucleus in the egg of Lumbricus. Transactions New-York Acad. of Science. 1895. Juni.
34. Carnoy, J. B., La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris meg. La Cellule. II. 1886.
35. Derselbe, La segmentation chez les Nématode. La Cellule. III. 1886, p. 1—76, 4 Taf.
36. Conklin, E. G., The fertilisation of the ovum. In Biol. Lect. Marine Biol. Labor. Wood's Holl Boston, 1894. (Mir nur im Referat zugänglich.)
37. Dehler, A., Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 46. 1895. p. 414—431, 1 Taf.
38. Doflein, F., Ueber die Kerntheilung bei Kentrochona nebaliae. In Zool. Anzeiger 1896, N. 510, p. 362.
39. Drüner, L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. In Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. N. F. Bd. 22, 1895. p. 271—344, 4 Taf.
40. Eismond, J., Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphären und der Centrosomen. In Anat. Anz. Bd. 10, 1895, p. 229—239, 261—272, 6 Abb.
41. Erlanger, R. v., Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. In Biol. Centralbl. Bd. 15, 1895, p. 772—777. (Z. C.-Bl. II, p. 705.)
42. Derselbe, Ueber den sog. Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. In Zool. Anz. Bd. 19, 1896, p. 65—69.
43. Derselbe, Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 47, 1896, p. 1—13 u. 155—158, 1 Taf.
44. Derselbe, Zur Befruchtung des Ascariseies nebst Bemerkungen über die Structur des Protoplasmas und des Centrosomes. In Zool. Anz. Bd. 19, 1896, p. 136—139, 1 Fig.
45. Derselbe, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. Zool. Centralbl. III. 1896. N. 8 u. 9.
46. Derselbe, Ueber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von Ascaris meg. nebst allgemeinen Betrachtungen über den Bau des Protoplasmas, der Spindel und des Centrosomes. In Verh. der deutsch. Zoolog. Ges. 1896.
47. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve und ihre Theilung. In Zool. Anz. 1896. N. 513.
48. Fick, R., Ueber Reifung und Befruchtung des Axolotleies. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56, 1893, p. 529—614, 4 Taf.

49. Field, G. W., On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. In Journ. Morph. 1895, Bd. XI, p. 235—270, 2 Taf.
50. Flemming, W., Zur Mechanik der Zelltheilung. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 46, 1895, p. 696—701, 3 Holzschn.
51. Derselbe, Zelle. In Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Merkel und Bonnet). Bericht bis August 1895, p. 355—457.
52. Fol, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mem. d. l. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. XXVI. 1879.
53. Derselbe, Die Centrenquadrille. In Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891, p. 266—274, 10 Abb.
54. Gallardo, A., Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. In Anales del Museo Nacional de Buenos Aires V. 1896, p. 11—22.
55. Derselbe, La Carioquinesis. In Anales de la Sociedad Científica Argentina. XLII. 1896, p. 5—37.
56. Guignard, L., Nouvelles études sur la fécondation. In Ann. sc. nat. Botan. T. 14, 1891.
57. Häcker, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen. Nach Beobachtungen am Ei von *Sida crystallina*. Anhang zu: Das Keimbläschen, II. Theil. In Arch. f. Mikr. Anat. 1893, Bd. 42.
58. Derselbe, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. In Verh. deutsch. Zool. Ges. 1894, p. 11—25, 10 Fig.
59. Heidenhain, M., Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig 1892, p. 109—166, 3 Taf.
60. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 43, 1894, p. 423—758, 7 Taf.
61. Derselbe, Cytomechanische Studien. In Arch. f. Entwmech. Bd. I, 1895, p. 473—577, 1 Taf., 17 Textfig.
62. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Eiern der Insekten. III. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 54, 1892, p. 1—274, 12 Taf., 12 Holzschn.
63. Henneguy, L. F., Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. In Journ. Anat. et Physiol. T. 27, 1891, p. 397—423, 1 Taf.
64. Derselbe, Le Corps Vitellin de Balbiani dans l'oeuf des Vertébrés. Ibid. T. 29, 1893, p. 1—39, 1 Taf.
65. Derselbe, Leçons sur la cellule. Paris 1896.
66. Herla, V., Etudes des variations de la mitose chez l'*Ascaride Mégalocéphale*. In Arch. Biol. T. 13, 1895, p. 423—520, 6 Taf.
67. Hermann, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 37, 1891, p. 569—586, 1 Taf., 2 Holzschnitte.
68. Hertwig, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
69. Hertwig, O., Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.

70. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Jena (G. Fischer) 1892.
71. Hertwig, R., Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876.
72. Derselbe, Ueber Befruchtung und Conjugation. In Verh. deutsch. Zool. Ges. Berlin 1892, p. 95—113.
73. Derselbe, Ueber Centrosoma und Centralspindel. In Sitzber. Ges. Morph. und Phys. München 1895, Heft 1, p. 41—59.
74. Hill, M. D., Notes on the Fecundation of the Egg of *Sphaerechinus granularis* and on the maturation and Fertilisation of the Egg of *Phallusia mammillata*. In Quart. Journ. Micr. Sc. 1895, Bd. 38, p. 315—330, 1 Taf.
75. Ishikawa, C., Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. In Zool. Anzeiger 1891, p. 12.
76. Derselbe, Studies on Reproductive Elements. II. *Noctiluca miliaris* Sur., its Division and Spore formation. In Journ. College of Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. VI. 1894, p. 297—334, 4 Taf.
77. Julin, J., Structure et développement des glandes sexuelles, ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styelopsis grossularia*. In Bull. sc. d. l. France et d. l. Belgique Bd. 24, 1893, p. 93—154.
78. Derselbe, Le corps Vitellin de Balbiani et les éléments des cellules des Métazoaires qui correspondent au Macronucléus des Infusoires ciliés. Ibid. 1893, p. 295—345.
79. Keuten, J., Die Kerntheilung von *Euglena viridis* Ehr. In Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895, Bd. 60, p. 215—235, 1 Taf.
80. Korschelt, E., Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895, p. 543—688, 7 Taf.
81. Kostanecki, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermen-eiern. Krakau 1895, p. 1—13. 1 Taf., polnische Abhandlung.
82. Kostanecki, K. v., u. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 47, 1896, p. 309—386, 3 Taf.
- 82a. Kostanecki, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigellei. In Anat. Hefte 1896, p. 217—237, 2 Taf., p. 181—273 u. 2 Taf.
- 82b. Kostanecki, K. u. Siedelecki, Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma. In Arch. f. Mikr. Anat. 48. 1896. p.
83. Lauterborn, R., Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. In Verh. d. Naturh. Med. Ver. in Heidelberg 1893, 26 p., 1 Taf.
84. Lenhossék, M. v., Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches. In Arch. Mikr. Anat. 1895, Bd. 46. p. 345—368, 2 Taf.
85. Lewis, M., Centrosome and Sphere in certain of the Nerve Cells of an Invertebrate. In Anat. Anz. XII. 1896. N. 12—13.
86. Loewenthal, N., Die Befruchtung, Reifung und Theilung des Eies von *Oxyuris Ambigua*. In Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 1890. Bd. VII, Heft 9. p. 1—91. Separat. 4 Taf.
87. Mark, E. L., Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax*

- campestris Binney. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College. VI, 12, p. 173—625, 5 Taf.
88. Mead, A. D., Some Observations on Maturation and Fecundation in *Chaetopterus pergamentaceus* Cuv. In Journ. Morph. V. 10, 1895, p. 313—317, 1 Taf.
89. Mertens, H., Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'Ovule des Mammifères et des Oiseaux. In Arch. Biol. Bd. 13, 1893, p. 389—422, Taf. XIV.
90. Meves, F., Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 44, 1895, p. 119—184, 5 Taf.
91. Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeines der Achillessehne des Frosches (*Rana temporaria*) und über ihre Centralkörper. Ibid. 1895, Bd. 45, p. 133—144, 1 Taf.
92. Meyer, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodenciern. In Jen. Zeitschr. f. Naturw. p. 391—410, 2 Taf.
93. Mitrophanow, Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. In Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 11, Fasc. 7, 1894, p. 333—359, 1 Taf.
94. Moore, J. E. S., On the structural Changes in the reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranches. In Quart. Journ. Micr. Sc. V. 38, 1895, p. 275—313, 4 Taf.
95. Niessing, G., Zellenstudien I. In Arch. f. Mikr. Anat. V. 46, 1895, p. 147—168, 1 Taf.
96. Nussbaum, M., Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 23, 1884, p.
97. Platner, Ueber die Befruchtung von *Arion empiricorum*. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 27, 1896, p. 32—72, 2 Taf.
98. Derselbe, Die Bildung der ersten Richtungsspindel im Ei von *Aulastomum gulo*. Ibid. Bd. 33, 1889, p. 204—215, 1 Taf.
99. Prenant, Sur le corpuscule central. In Bull. Soc. sc. Nancy, 1894. Mir nur aus dem Flemming'schen Referat 1895 bekannt.
100. Rabl, C., Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch X, 1885, p. 274 bis 331, 7 Taf., 5 Holzschn.
101. Derselbe. Anat. Anz. IV, 1889, p. 21—30, 2 Textfig.
102. Vom Rath, O., Zur Kenntniss der Spermatogenese von *Gryllo-tolpa vulgaris*. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 40, 1892, p. 109—132, Taf. V.
103. Derselbe, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. Ibid. Bd. 46, 1895. p. 168—238, 3 Taf.
104. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach. im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895, LX.
105. Rawitz, B., Untersuchungen über Zelltheilung. I. Das Verhalten der Attractionssphäre bei der Einleitung der Theilung der Spermatocyten von *Salamandra maculosa*. Arch. f. Mikr. Anat. 1896. Bd. 47.

106. Reinke, F., Zellstudien. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 43, 1893, p. 377—423, 3 Taf., Bd. 44, 1894, p. 259—284, 1 Taf.
107. Derselbe, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. In Sitzber. Akad. d. Wiss. Berl. 1895, 20. Juni, p. 625—637.
108. Rompel, J., Kentrochona nebaliae etc. In Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 58, 1894, p. 618—635, Taf. 39.
109. Rückert, J., Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. In Anat. Anz. Bd. 10 Nr. 22, 1895. p. 708—725.
110. Derselbe, Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies. Arch. f. Mikr. Anat. 1895, XLV.
111. Sala L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 44, 1895, p. 422—498, Taf. 25—29.
112. Schäfer, E. A., On the structure of amoeboid protoplasm etc. In Proceedings Roy. Soc. 1891. V, 49, p. 193—198.
113. Schaudinn, F., Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin. Jahrg. 1896, 13 Jan., p. 1029—1036, 10 Fig.
114. Derselbe, Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. In Verh. d. deutsch. Zoolog. Ges. 1896, p. 113—136.
115. Schewiakoff, W., Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. In Morph. Jahrb. Bd. 13, 1888, p. 193—258, 2 Taf., 3 Holzschn.
116. Schneider, A., Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.
117. Schulze, F. E., Rhizopodenstudien. IV. Arch. f. Mikr. Anat. 1875, Bd. 11.
118. Sobotta, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 45, 1893, p. 15—92, 5 Taf.
119. Stauffacher, H., Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. 1893, Bd. 28, p. 196—246, 5 Taf.
120. Strasburger, E., Karyokinetische Probleme. In Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 28, 1895, p. 151—204, 2 Taf.
121. Van der Stricht, O., Origine des parties constituantes de la figure achromatique dans l'ovule de Thysanozoon Brochii. Verh. d. Anat. Ges. 1894.
122. Derselbe, Contributions à l'étude de la forme, de la structure et de la division du noyau. In Bull. acad. roy. sc. Belgique 1895, Bd. 29, p. 38—57, 1 Taf.
123. Stricker, S., Photogramm eines farblosen Blutkörperchens. Arbeit aus Inst. f. allg. u. exp. Pathol. Wien 1890, 3 p., 1 Taf.
124. Vejdowski, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Reifung, Befruchtung und erste Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag 1888.

125. Derselbe, Bemerkungen zur Mittheilung H. Fol's „Contributions à l'histoire de la fécondation“. Anat. Anz. 1891.
 126. Watasé, S., Homology of the Centrosome. In Journ. Morph. Vol. 8, 1893, p. 433—444.
 127. Wheeler, W. M., The behaviour of the centrosomes in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum*. In Journ. Morph. Vol. 10, 1895, p. 305—311.
 128. Wilson, E. B., and Mathews, A. P., Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. New Light on the „quadrille of Centres“. Ibid. Vol. X, 1895, p. 316—342.
 129. Wilson, E. B., Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea Urchin Egg. In Journ. Morph. Vol. XI, 1895, p. 443—478. 10 Textfig., 3 phot. Taf.
 - 129a. Wilson, E. B., The cell in development and inheritance. London 1896.
 130. Zacharias, O., Ueber die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von *Ascaris meg.* Zool. Anz. X, 247, 1887, p. 111 bis 181, 3 Taf.
 131. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprod. etc. bei *Ascaris meg.* Arch. f. Mikr. Anat. 30, 1887.
 132. Ziegler, H. E., Untersuchungen über die Zelltheilung. In Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1895, p. 62—83, 5 Textfig.
 133. Derselbe, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. In Z. wiss. Zool. V, 60, 1895, p. 365.
 134. Derselbe, Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. In Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1896, p. 136 bis 155, 5 Textfig.
 135. Zimmermann, K. W., Studien über Pigmentzellen etc. In Arch. Mikr. Anat. Bd. 41, 1893, p. 367—389, Taf. 2.
 136. Zoja, R., Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna. Anat. Anz. 1895, XI, 10.
 137. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megalocephala*. In Arch. f. Mikr. Anat. 1896, Bd. 47, p. 218—260, 2 Taf.
-