# Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen.

III. Theil1).

Von

#### Walther Flemming,

Professor der Anatomie in Kiel.

#### Inhalt:

- 1. Abschnitt: Die Befruchtung und Theilung des Eies bei Echinodermen.
  - a. Objecte und Methoden.
  - b. Zur Kenntniss des Ovarialeies.
  - c. Ueber den Befruchtungsvorgang.
  - d. Theilung.
  - e. Uebersicht der Ergebnisse.
- 2. Abschnitt: Zur Kenntniss der Kerntheilung im Wandbeleg des Embryosacks bei Lilium.
- 3. Abschnitt: Einige neue Ergebnisse über Karyokinese und Kernbau.
- 4. Abschnitt: Kerntheilungen beim Menschen.

Schluss: Uebersicht und Besprechung der Ergebnisse.

#### Abschnitt I.

#### Die Befruchtung und Theilung des Eies bei Echinodermen.

Hierzu Tafel I. und II.

Im zweiten Theil dieser Beiträge findet man auf S. 186 und 244 die vorläufige Vermuthung ausgesprochen, dass auch bei der Theilung des Eies bis ins Einzelne die gleichen Formphasen der

<sup>1)</sup> Die Arbeit über Entwicklung des Ovarialeies, für welche früher auf diesen Theil verwiesen wurde, ist noch nicht zum Abschluss gelangt.

Kernfiguren erscheinen, und die gleichen mechanischen Bedingungen derselben obwalten dürften, wie ich sie auf Grundlage der Amphibiengewebe für andere Zellenarten feststellen konnte.

Diese Vermuthung, so wahrscheinlich sie a priori erscheinen mag, bedurfte gegenüber den bisherigen Arbeiten der Stütze durch besondere Untersuchung; und dies um so mehr, als in der seither erschienenen 3. Auflage von Strasburger's Werk: "Zellbildung und Zelltheilung" (Jena, 1880) eine Darstellung des Kerntheilungsvorganges bei Eiern gegeben ist¹), welche mit jener meiner Vermuthung durchaus im Widerspruch steht, und welche, wenn sie richtig wäre, die Annahme erfordern müsste, dass die physikalischen Vorgänge der Eikerntheilung von denen der Kerntheilung anderer Zellen sehr erheblich verschieden wären.

Dies ergiebt sich ohne viel Erläuterung, wenn man das Schema der Karyokinese, das ich im II. Theil, p. 227 und 208, gegeben habe und hier auf der letzten Tafel in übersichtlicher Form vorführe, mit Strasburger's Schilderung der Eizellentheilung auf seiner Tafel XIV a. a. O. vergleicht<sup>2</sup>), und hinzunimmt, was Strasburger auf S. 338 zur Sache bemerkt:

"Wie sollen endlich zu dem Flemming'schen Schema und "der Vorstellung, dass der Tochterkern nach rückwärts die Meta"morphose des Mutterkerns durchzumachen habe, die so sorgfältig
"untersuchten Vorgänge bei Anlage der Tochterkerne in thierischen
"Eiern passen? Die Elemente der Kernplattenhälften verschmelzen
"da zunächst nicht mit einander; jedes derselben höhlt sich viel"mehr aus, wird zu einem Kernbläschen, das sogar ein Kern"körperchen enthalten kann, und verschmilzt hiernach erst mit
"seinen Nachbarn. So wird die Zahl der Bläschen zunächst ver"mindert, bis dass aus der Verschmelzung aller ein einziger bläs"chenförmiger Kern hervorgeht".

Diese Motivirung ist nicht richtig, wie dies schon ein vor-

<sup>1)</sup> Tafel 14, S. 302 u. a. a. O.

<sup>2)</sup> Sie ist nach H. Fol's Darstellung der Kerntheilung im Echinodermenei construirt; aber diese Darstellung (1879 publicirt, wohl jedenfalls früher geschrieben) stammt aus einer Zeit, wo Fol über die gleichzeitigen neueren Fortschritte in der Kenntniss der Kerntheilung bei anderen Zellenarten noch nicht unterrichtet sein und also auch nicht versuchen konnte, seine Befunde denselben mehr anzupassen.

läufiger Blick auf meine erste Tafel hier zeigen kann. Strasburger hat, ohne eigenes erneuertes Studium der Objecte, einfach die Resultate von O. Hertwig (2), H. Fol (3, 6) und Selenka (4) als erschöpfend und maassgebend angenommen, und hat damit einen Irrthum begangen.

Diese schönen Arbeiten sind gewiss, wie ich im Folgenden mehrfach zu bestätigen habe, höchst sorgfältig in denjenigen anderen Punkten, auf die es den Verfassern vorzüglich ankam, insbesondere in Bezug auf die Befruchtungsvorgänge. Aber Strasburger hat übersehen, dass zur Zeit jener Untersuchungen noch keine ausreichenden Vergleichungspunkte hinsichtlich der Theilung anderer thierischer Zellenarten vorlagen. Es ist danach erklärlich, dass die Verfasser in diesem Punkte weniger genau geforscht, und das, was sich gerade dem Blick darzubieten schien, in dem Sinne gedeutet haben, wie ihn die citirte Stelle Strasburger's im Wesentlichen angiebt. Dabei aber sind gerade diejenigen Erscheinungen übersehen worden, welche die Homologie mit dem Theilungsvorgang bei anderen Zellen darthun, und welche ich im Folgenden näher beschreiben will.

## a. Objecte und Methode.

Mit Rücksicht auf die eben angeführten Arbeiten und auf einen kürzlich erschienenen Aufsatz Schneider's (9) hatte ich Grund, vor Allem die Eitheilung bei Echinodermen genauer zu untersuchen, von denen ich in Neapel im März und April Sphaerechinus brevispinosus, Echinus miliaris u. Toxopneustes lividus<sup>1</sup>) befruchtungsreif fand<sup>2</sup>), abgesehen von anderen Arten,

<sup>1)</sup> Ich befolge die bisher gebräuchliche, auch von H. Fol benutzte Nomenclatur, um Verwechselungen leichter zu vermeiden. Nach den von H. Ludwig (Ber. der zool. Station) eingeführten Benennungen ist der hier Toxopneustes lividus genannte Seeigel Strongylocentrotus lividus; Sphaerechinus brevispinosus pflegt auf der Station Toxopneustes genannt zu werden.

<sup>2)</sup> Für künftige Untersucher dieser Objecte bemerke ich, dass man dort in der angegebenen Zeit von den Geschlechtsproducten der drei Seeigel stets reichliches brauchbares Material haben kann. Nach den Mittheilungen H. Fol's (a. a. O., p. 86) sind in Messina bei Toxopneustes und Sphaere-

deren Eier nicht hinreichend durchsichtig sind. Hauptsächlich habe ich mich an Sphaerechinus uud Toxopneustes gehalten, gerade weil dies auch die Objecte O. Hertwig's und Fol's gewesen sind. Die Eier von Echinus miliaris sind in gleichem Grade durchsichtig, etwas kleiner, für die gleich zu besprechende Färbung aber weniger günstig, weil die Dotterkörner sich hier etwas stärker mitfärben und so die Beobachtung des Kernes erschweren. Echinus miliaris kann aber zur Aushülfe deshalb mit Vortheil mitbenutzt werden, weil die Furchung bei ihm rascher abläuft, so dass man, wenn man von ihm und einem der andern gleichzeitig Eier befruchtet, dann weit verschiedene Stadien nebeneinander zum Vergleich bekommt.

Für die Technik der künstlichen Befruchtung bei den Echiniden darf ich auf die Arbeiten von Hertwig und Fol verweisen.

Das lebendig beobachtete Ei dieser Arten zeigt in Bezug auf Befruchtung wie auf Theilung nichts, was nicht schon meine Vorgänger gesehen und erwähnt hätten. Was ich Neues fand, verdanke ich der Fixirung durch Säure und Tinction.

Essigsäure, Chromsäure, Pikrinsäure, in verschiedener Weise angewandt, zeigen das was die Autoren damit gesehen haben, aber auch nicht mehr 1).

Die Safranin- und Anilinfärbung<sup>2</sup>) giebt an Objecten, die sehon mit den obengenannten Mitteln fixirt sind, für die Kern-

chinus die Genitalien nur um die Vollmondzeiten voll von Producten, bald nachher leer. In Neapel habe ich eine so deutliche Gebundenheit an die Mondperioden nicht gefunden, sondern jederzeit im März und April Thiere mit vollen und leeren Genitalien zwischeneinander erhalten. Uebrigens sind auch bei mässig gefüllten Ovarien reife Eier vorhanden, welche sich so normal entwickeln, wie die aus vollen Ovarien kommenden. — Ich habe meistens die Befruchtungen nur von ganz frisch gefischten Thieren gemacht, doch gelingen sie bei der guten Einrichtung der Stations-Aquarien auch meistens noch normal nach 1—2tägiger Aufbewahrung.

<sup>1)</sup> Vgl. Hertwig und Fol l. c. und Th. II dieser Beiträge, p. 186, 224 ff. Nur über Osmiumsäure vergleiche etwas weiter unten.

<sup>2)</sup> Dies Archiv 1881, p. 317. Um solche Objecte oder Chrom- oder Osmiumpräparate von Eiern, welche immerhin für einige Zwecke dienen können, ohne Schrumpfung mit ätherischem Oel zu durchtränken und in Lack einzuschliessen, finde ich es bequem, eine Portion Eier auf einem feinen Hollundermarkschnittchen zu sammeln, und dieses mit den Eiern dann ebenso, wie einen Schnitt, in verdünnten Alkohol, absoluten Alkohol, Nelkenöl und Lack

theilung keine schönen Resultate, da die Dotterkörner im Eiplasma und auch dieses selbst sich mitfärben resp. Farbe halten, zwar in geringem Grade, aber doch stark genug, dass die Tinetion der Kerngebilde nicht genug vortritt. Auch an Pikrinpräparaten sind mir hinreichend reine und starke Kerntinctionen nicht gelungen. Die besten Präparate, die ich mit all diesen Mitteln erhalten habe, sind nicht schöner und zeigen nicht mehr von der Karyokinese als die Pikrinpräparate Fol's, die ich durch dessen Freundlichkeit kennen lernte.

Nur an Osmium präparaten mit nachfolgender Carminfärbung, wenn sie in geeigneter Weise ausgefallen sind 1), lässt sich in Bezug auf die Kernfiguren etwas von dem sehen, was die folgenden Behandlungen zeigen. Als Beispiel diene Fig. 30, Taf. 2.

Es ist hier freilich doch einige Quellung der Tochterfiguren nicht ausgeblieben, so dass man fälschlich glauben könnte, diese beständen aus Klümpchen oder Kügelchen, wie es in den bisherigen Beschreibungen heisst. Die vorangehenden Stadien (Kronenformen der Tochterkerne, vergl. Fig. 27, Taf. 2, Essigcarmin) sind durch Osmium gewöhnlich besser, oft ganz treu erhalten, aber freilich die Färbung recht schwach. Zuweilen findet man auch leidliche Erhaltung der Mutterkernfäden. Man kann also an guten Osmiumpräparaten den wahren Sachverhalt sehen, aber doch erst dann, wenn man ihn einigermassen versteht.

Das Object, nach dem Figur 30 gezeichnet ist, war mir von H. Fol geschenkt und etwa 4 Jahre in meinem Besitz; ich habe aber, trotz häufigem Durchmustern, die Kernfiguren darin erst jetzt deutlich entziffern gelernt, nachdem ich sie durch andere Behandlung kenne.

Wirklich brauchbare Kernfärbungen, wie sie der folgenden Beschreibung zu Grunde liegen, habe ich nur auf zwei Wegen erhalten. Einmal durch directe Färbung der lebenden Eier unter dem Deckglas, mit Einsaugung der Farbstofflösungen. Man kann hierzu Lösungen von Safranin oder andern Azofarbstoffen oder

zu übertragen. Man vermeidet so Schrumpfung, die sonst beim Aufschütten der Eier aus Alkohol auf Nelkenöl leicht eintritt. Nach der Oeldurchtränkung kann man dann die Eier von dem Markplättchen abstreifen und dieses entfernen.

<sup>1)</sup> Man erhält leicht zu starke Bräunung der Eier, und dann auch keine brauchbaren Kernfärbungen. Die Osmiumbehandlung muss kurz sein.

Anilinen verwenden; nachdem sich die ganzen Eier hiermit sehr dunkel gefärbt haben, saugt man 1procentige Essigsäure hinterher, und erhält, nachdem diese einige Zeit gewirkt hat, zwar sehr wechselnde, im Fall des Gelingens aber sehr gute Tinction der chromatischen Theile des Kerns. Noch bequemer, weil man kein weiteres Ausziehen nöthig hat, ist das von Schneider benutzte Essigcarmin 1), an das ich mich vorzüglich gehalten habe, weil es mir auf eine Controle der Angaben Schneider's ankam. Man verwendet es hier am Besten concentrirt; Färbungen in verdünnten Lösungen gerathen mir nur mangelhaft.

Für das Einsaugen komme ich mit folgendem möglichst einfachen Verfahren völlig aus: auf den Objectträger wird ein Stück halbfeuchtes Fliesspapier gelegt, dick genug um auf einer Seite das Deckglas zu stützen nnd die Eier grade vor Druck zu bewahren; daneben kommt der Tropfen mit den Eiern, darauf ein mittelgrosses Deckglas, an dessen Rand, gegenüber dem Fliesspapier, ein Tropfen der Farblösung. Von Zeit zu Zeit wird ein Stückchen neues Fliesspapier auf das alte gelegt, und an der anderen Seite ein Farbtröpfehen hinzugefügt. Wer etwas in der Ansaugungstechnik geübt ist, wird so sehr leicht die Verhältnisse treffen, unter denen die Eier nicht mehr treiben, aber noch nicht gedrückt sind; will man eine leichte Compression haben, so hat man nur näher dem Rand zu gehen, welcher dem Fliesspapier gegenüber steht und wo das Deckglas ungestützt liegt. Ich bemerke im Voraus, dass sich Alles, was ich von den Kernfiguren beschreibe, auch am nicht gedrückten, noch schwimmenden Ei sehen lässt und dass viele der Abbildungen nach solchen gezeichnet sind; leichte Compression unterstützt aber natürlich die Beobachtung. -Da eine ganz gleichmässige und gleichzeitige Durchströmung des Deckglasraums ohne Wegschwemmung der Eier nicht thunlich ist, so wird der Färbungsgrad bei verschiedenen Eiern im Präparate selbstverständlich etwas variabel gefunden werden. schreibungen beziehen sich auf die bestgefärbten; wenn man ein solches vor sich hat, können nebenliegende noch sehr ungenügend tingirt sein und langes weiteres Durchsaugen von Farbe (resp. Säure) erfordern. Ich bemerke dies, damit man bei etwaiger Nachprüfung nicht nach den ersten besten Eiern urtheilen möge, die vielleicht grade schlecht gefärbt sind.

<sup>1)</sup> Bereitung, wie von Schneider in Nr. 9 des Lit. Verz. angegeben.

Beim Herandringen der sauren Carminlösung an das Ei zeigt sich zunächst eine Wirkung der Säure: Der Eikörper quillt auf, der Art, dass er die abgehobene Membran nahezu bis selbst ganz ausfüllt. In Zeit von wenigen Minuten beginnt dann der Farbstoff zu wirken, der Eikörper tingirt sich gelbroth, die chromatischen Kernfäden carmoisinfarben, und um dieselben her, im Bereich der achromatischen Fadenspindel und noch etwas darüber hinaus, erscheint ein blassrosa gefärbter Hof (Fig. 3 u. 4, Taf. 1), auf dessen fragliche Bedeutung ich unten zurückkomme.

Die erwähnte Aufquellung bei der Wirkung des Essigsäure-Carmins betrifft nicht nur das Eiplasma, sondern auch in einigem Grade den Kern. Daher darf man nicht schliessen, dass die unten beschriebenen Kernfiguren im Leben ganz genau so beschaffen waren, wie man sie an den betreffenden Objecten findet und wie ich sie hier zeichne: es ist vielmehr wohl fast überall einige Auseinanderrückung, und oft auch Durcheinanderverschiebung der Kernfäden im Spiel. Sehr bedeutend ist diese aber in den meisten Fällen nicht<sup>1</sup>), so dass die typischen Eigenschaften der betreffenden Phasen doch deutlich bleiben; und es wird durch die leichte Distorsion der Figuren das Verfolgen der einzelnen Fäden gerade erleichtert.

Dass diese Quellungen bei dem Einsaugungsverfahren nicht an allen Eiern im Präparate in genau gleichem Grade eintreten, wird erklärlich durch die Erwägung, dass die Mischung der eingesogenen Säuretinctur mit dem Seewasser im Präparat nicht überall gleichmässig vor sich gehen kann, das eine Ei also von einer etwas verdünnteren Säurelösung getroffen und fixirt wird, als das andere. Zuweilen erhält man sogar Exemplare, bei denen der Kern so gut wie gar keine Quellung erlitten hat (z. B. Fig. 24, Taf. 2, vergl. Anmerkung). Es blieb mir nicht die Zeit, die Bedingungen auszuprobiren, um dies vielleicht nach Belieben erreichen zu können.

Das beschriebene einfache Einsaugungsverfahren habe ich, weil es bequemer ist, der Verwendung von Wachsfüsschen unter dem Deckglas (Schneider) vorgezogen, mit welcher man natürlich bei geeigneter Abpassung der Füsschen ganz das Gleiche erzielt.

<sup>1)</sup> Was sich aus dem Vergleich mit der Wirkung anderer Fixirungsmittel, z. B. Osmium und Pikrin, ergiebt.

Das zweite Mittel, das mir gute Präparate geliefert hat, ist die Salpetersäure. Ihr Vermögen, feinere Gewebstheile lebensgetreu zu fixiren, habe ich schon lange gekannt und benutzt, aber nicht erwähnt, da sie an anderen Objecten keine Vortheile vor Chrom- und Pikrinsäure zeigte. - Uebergiesst man furchende Eier von Seeigeln mit einem Gemisch von concentrirter Salpetersäure 40-50 zu Aq. dest. 60-50, so erhält man eine recht gute Fixirung der Structuren im Eiplasma, und die Möglichkeit, die chromatischen Elemente durch Tinction deutlich zu machen. Hierfür hat mir bisher auch nur das Essigcarmin gute Erfolge gegeben. Die Eier müssen dafür vorher mit Aq. dest. so lange gewaschen sein, bis die von der Salpetersäure rührende Gelbfärbung einer weislichen Platz gemacht hat. Schon nach kurzer Färbung mit Essigcarmin kann man dann dieselben Bilder der Kernfiguren finden, die sich durch Färbung des lebenden Eies in obenerwähnter Weise zeigen. Doch sind die Tinctionen an den Salpetersäurepräparaten weniger gleichmässig, man muss etwas mehr nach gutgefärbten Objecten suchen, als bei der Tinction unter dem Deckglas. Dafür lassen sich solche mit Salpetersäure fixirten und gefärbten Eier mit Glycerin durchtränken und im Einschlusse einige Zeit conserviren; es tritt jedoch dabei allmählich eine Nachdunklung der Tinction ein, welche die Kernfiguren nach einiger Zeit unkenntlich macht 1). - Von den frisch mit Essigearmin gefärbten Objecten gelang es nicht, Präparate in Glycerin zu conserviren, da die Eier eigenthümlicherweise sofort beim Zutritt des Letzteren eine sehr dunkle Rothfärbung bekommen, so dass nichts mehr darin zu erkennen ist.

Da ich also vor der Hand auf Dauerpräparate verzichten musste, habe ich hier die benutzte Technik um so genauer angegeben; wer sie an Echinideneiern befolgt, wird keine Mühe haben das unten Beschriebene zu bestätigen.

#### b. Zur Kenntniss des Ovarialeies.

Ueber die Reifung der Eier und Befruchtungsvorgänge haben die drei genannten Arbeiten schon so viele und schöne Aufschlüsse

<sup>1)</sup> Während der Correctur erfahre ich von Dr. Altmann, dass auch er Salpetersäure (übrigens stärker verdünnt) mit schönem Erfolg zur Fixirung von Kernfiguren bei Säugethierembyen neuerdings benutzt hat.

gegeben, dass ich auf ihre Untersuchung ganz verzichtet haben würde, wäre nicht durch die citirte Mittheilung Schneider's ein Theil jener Resultate wieder in Frage gestellt worden, so dass ich wünschen musste, mir Klarheit durch eine erneute Prüfung zu verschaffen. Diese hat auch nebenbei noch einiges Neue und Bemerkenswerthe ergeben.

Die Reifeveränderungen des Echinodermeneies sind, wie es H. Fol in seinen letzten Arbeiten nachgewiesen hat, ganz gleichartig mit den bei andern Eiern beobachteten; es erfolgt auch hier die Richtungskörperbildung, unter den Erscheinungen einer indirecten Zelltheilung mit sehr ungleicher Grösse der Tochterzellen, von denen dann die kleinere als Richtungskörper sich ablöst. Bei den Echiniden geschieht dies noch innerhalb des Ovarium, bei den Asteriden erst nach der Eiablegung 1). Der Umstand, dass der weibliche Pronucleus, welcher nach dieser Theilung als Kern des Eies bleibt, bei Echinodermen gerade fast genau die gleiche Grösse hat wie der Kernkörper (Keimfleck) des Ovarialeies, hat früher Derbès und O. Hertwig (a. a. O.) veranlasst, den Pronucleus als ein Umwandlungsproduct des Letzeren anzusehen. Fol hat dies widerlegt durch directen Nachweis der Kerntheilungsfigur ("Richtungsspindel" der Autoren), welche bei der Richtungskörperbildung auftritt. Meine Befunde stimmen damit ganz überein. Ich habe unter den Ovarieneiern von Echinus und Sphaerechinus nicht lange zu suchen gebraucht, um die bezüglichen Erscheinungen öfter zu finden. (Fig. 6, Taf. 2, nur als ein Beispiel von vielen.) Bilder, wie sie O. Hertwig als Ausdruck einer directen Ausstossung des veränderten Keimbläschens aufgefasst hat2), habe ich (ebensowenig wie Fol) niemals an intacten Eierstockseiern gesehen; dagegen finde ich Erscheinungen, die den Hertwig'schen Figuren 4, 5, 6 a. a. O. ähneln, sehr häufig an Ovarialeiern welche etwas Quetschung erlitten haben; das Eiplasma wird dadurch an einer Seite deconstituirt und quillt in Form einer vacuolenhaltigen Kappe aus der Eikugel heraus; bei noch unreifen Eiern kann man das Keimbläschen herausschlüpfen sehen, worauf schon Fol (3) aufmerksam macht.

Nachdem sich gezeigt hat, dass der Eikern 3) bei der Rich-

<sup>1)</sup> Vergl. hierfür Fol 3 und 6.

<sup>2)</sup> Taf. X, Fig. 4, 5, 6.

<sup>3)</sup> Ich behalte hier die von O. Hertwig gewählten Bezeichnungen:

tungskörperbildung durch eine kinetische Kerntheilung entsteht, - bei welcher ja bekanntlich die Nucleolen aufgelöst oder doch deconstituirt werden - darf man wohl kaum annehmen, dass die Ableitung des Eikerns vom Keimfleck noch aufrecht erhalten wird. Sollte dies doch der Fall sein, so würde sie ausserdem widerlegt durch die sonstigen verschiedenen Charaktere bei-Es stimmt in der That weiter nichts bei beiden Dingen, als die ungefähre Grösse. Im Uebrigen aber ist der Keimfleck ein Nucleolus nach all seinen Eigenschaften: nach seinem starken Lichtbrechungsvermögen, nach seiner Neigung zur Bildung von Vacuolen — die übrigens, wie ich hervorheben möchte, erst mit dem Absterben in grösserer Zahl auftreten1) -; endlich und besonders nach dem starken Grade seiner Tinctionsfähigkeit. - Der Eikern dagegen (Fig. 1, Taf. 1) ist ein wahrer Zellkern; er besitzt eine Wandschicht (Kernmembran), die zwar lebend, wie an vielen anderen Kernen, nicht sichtbar ist, aber auf Essigsäure u. A. Reagentien hervortritt; er besitzt ferner intranucleare Gerüstbälkchen mit Verdickungen, von denen dasselbe gilt; und zeigt in allen diesen Theilen sowie der Zwischensubstanz ein Tinctionsvermögen, das mit dem anderer Zellkerne correspondirt, aber erheblich geringer ist wie das des Keimflecks und der Nucleolen überhaupt. - Der Umstand, dass Membran, Netz und Netzknoten des Eikerns erst durch Reagentien sichtbar zu machen sind, spricht nicht gegen ihre Auffassung als natürliche Structuren. nachdem (5) der einfache Nachweis geführt ist, dass diese Dinge an den einen Zellkernen lebend sichtbar sein können, an den

Eikern = Pronucleus fem.,

Spermakern = Pronucleus masc.,

Furchungskern = dem aus Copulation Beiderhervorgegangenen Kern,

wegen ihrer Kürze und Einfachheit bei; obwohl sich bedauern lässt, dass der Name "Eikern" gewählt wurde, da er Verwechselungen mit dem Kern des unreifen Eies zulässt, dessen veralteter Name "Keimbläschen" hoffentlich doch endlich einmal verschwinden wird.

<sup>1)</sup> Im ganz frischen Ovarialei, ohne Zusatz von Seewasser o. A., findet man entweder keine oder nur kleine Vacuolen im Keimfleck, dagegen öfter in seiner Substanz undeutliche Strang bildungen, die aber natürlich keinen Grund abgeben, den Eikern, weil er seinerseits auch Gerüststränge führt, aus dem Keimfleck entstehen zu lassen.

anderen lebend unsichtbar, in beiden Fällen aber in gleicher Weise und Form durch die Reagentien fixirt werden.

Ueber das reife Ei habe ich noch einen Befund zu vermerken, der von Anderen an diesen Objecten noch nicht geschildert ist, aber, wie das Folgende zeigen kann, einiges Interesse hat.

Es existirt nämlich schon am reifen Ei im Ovarium, also ohne jede Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen, eine radiäre Anordnung im Eikörper 1), wie ich sie in Fig. 1, Taf. 1 und Fig. 5, Taf. 2 darstelle. Vielleicht ist es die gleiche Erscheinung, die bereits von Kupffer (dies. Archiv, Bd. VI.) am Ovarienei der Ascidien gesehen worden ist und die, wie ich an früherer Stelle schon bemerkt habe (Theil I. Lit.-Verz. Nr. 22, p. 105), nichts zu thun hat mit den Radiensystemen, welche später im Zusammenhang mit der Befruchtung und Furchung auftreten 2). Es empfiehlt sich deshalb der Aufmerksamkeit, ob dies Verhalten vielleicht ein allgemeines ist. — Am Ovarialei, welches eine längliche (Fig. 5, Taf. 2), oft nicht regelmässig ellipsoide Form hat, ist diese Strahlung zwar nicht sehr auffallend, aber immerhin erkennbar ausgesprochen, sehr deutlich wird sie, wenn mit Abhebung der Eimembran der Eikörper sich auf eine kugelrunde Form zusammengezogen hat (Fig. 1, Taf. 1, Fig. 8, 9, Taf. 2). Auch dann ist sie durchaus unabhängig von dem eingedrungenen Spermatozoon und von der Strahlung, die dann schon an diesem aufzutreten beginnt (Fig. 1, Taf. 1, Fig. 9, Taf. 2). Die Eikörperstrahlung liegt vielmehr so, dass sie auf den Mittelpunkt der Eikugel selbst centrirt ist, keineswegs auf den Eikern, welcher um diese Zeit, sowie auch vorher am unbefruchteten Ei, bekanntlich noch nicht im Centrum liegt, in das er erst später hineinrückt.

<sup>1)</sup> Den Ausdruck Eikörper brauche ich hier durchweg, um das Protoplasma der Eizelle nebst Dotterkörnern zu bezeichnen, und so den Missbrauch zu vermeiden, der mit dem Worte Dotter in dieser Hinsicht getrieben wird. Dass man unter Dotter bald das gesammte Eiprotoplasma mit den Körnern von Nährmaterial, bald die letzteren allein versteht, ist eine Ausdrucksweise, deren Nutzen ich nicht einsehe, und die leicht zu Missverständnissen führen kann.

<sup>2)</sup> Ich erwähne dies, weil seitdem in der Literatur dieser Befund am Ascidienei verschiedentlich mit den von Fol, mir und Bütschli wiederaufgefundenen Strahlungen der Furchung zugleich angeführt worden ist.

Diese Eikörperstrahlung ist übrigens nur in der Peripherie recht deutlich ausgesprochen, obschon man sie auch gegen das Centrum zu hie und da durch einzelne Reihen von Dotterkörnern angedeutet findet (s. die Figuren).

Diese Erscheinung verdient schon desshalb bemerkt zu werden, weil sie mit den späteren Strahlungen des Spermakerns und der Furchung verwechselt werden kann und, wie mir scheint, auch wirklich verwechselt worden ist.

Ich erwähnte ferner schon, dass das reife Ovarialei der Echiniden nicht rund ist, wie es von den letzten Forschern gezeichnet wird, sondern länglich, ellipsoid (Fig. 5, 6, Tafel 2), wie es bereits Hoffmann beschrieb 1).

Man kann dies natürlich nur dadurch sicherstellen, dass man die Eier in Seewasser oder Leibeshöhlensaft freischwimmend und rotirend beobachtet. Dabei überzeugt man sich auch, dass das Ei an einer Stelle seines Umfangs, meist etwas schief gegen die grösste Axe gelagert, ein flach vorspringendes Höckerchen zeigt, (Fig. 5, Taf. 2, d) — offenbar dasselbe was Selenka bei Toxopneustes variegatus als Dotterhügel beschrieben hat (a. a. O. p. 4); von den übrigen Autoren wird es nicht berücksichtigt. Es ist nicht etwa zu verwechseln mit den längst abgelaufenen Phänomenen der Richtungskörperbildung (vergl. z. B. Fol, 3, p. 13. Fig. 8 u. 9), oder mit den Richtungskörpern selbst, welche bei den Seeigeln<sup>2</sup>) beim völlig reifen Ei schon ganz verschwunden sind; jener Höcker oder Nabel erscheint als ein continuirlicher Vorsprung des Eiprotoplasma. Vielleicht bezeichnet er die Stelle, wo die Richtungskörper ausgetreten und verschwunden sind (Selenka); vielleicht ist er der abgeschnürte Rest des Stieles, mit welchem das Ei der Wand des Ovarialschlauchs aufgesessen hat, und welcher an unreifen Ovarialeiern deutlich zu finden ist (Fol 6, p. 31, T. V. Fig. 4 s. v.; Ludwig, Tafel 13, Fig. 5); vielleicht auch fällt Beides zusammen, denn es wäre wohl denkbar, dass der Ort jenes Eistiels zugleich die für den Richtungskörperaustritt prädestinirte Stelle ist. - Natürlich muss man die meisten Eier erst unter

<sup>1)</sup> C. K. Hoffmann, Zur Anatomie der Echiniden und Spatangen. Niederl. Archiv f. Zool., I, 1871.

Anders bei den Asteriden, wo sich ihre Reste länger erhalten, vgl. Fol (6), p. 89—90.

dem hochgestützten Deckglase rollen lassen, um das Vorhandensein dieses recht kleinen Vorsprunges zu constatiren, und kann nicht verlangen, dass dies bei jedem Ei gelingt.

Nach Selenka (a. a. O.) ist der Dotterhügel in den meisten Fällen der Ort, wo die Spermatozoen eindringen. Ich habe hier- über aus Mangel an Zeit keine eigenen Beobachtungen sammeln können 1).

## c. Ueber den Befruchtungsvorgang.

Auf das Eindringen des Samenfadens ins Ei habe ich nicht nöthig sehr nahe einzugehen, da über dieses Factum und seine Erscheinungen die früheren Untersucher nicht in besonderem Widerspruch stehen. Ich finde, wie es Fol's und Selenka's Beschreibung entspricht, dass bei Eiern, die normale Entwickelung nehmen, ein Spermatozoon eindringt, unter den Erscheinungen, wie sie Fol (p. 100 ff.) ausführlich und vortrefflich geschildert hat.

Das Eindringen mehrerer bis vieler Samenfäden, welches häufig genug vorkommt, nennt Fol pathologisch; gewiss mit Recht, insofern hier bei den Echiniden niemals normale Entwicklung des Eies darauf folgt. Wenn Fol jedoch annimmt, dass die Bedingung dazu nur entweder durch Unreife, oder Ueberreife, oder Veränderung des Eies (durch Gefangenschaft der Thiere) gegeben sein müsste (p. 118), so sehe ich dafür keinen zwingenden Grund: ich habe sehr oft das Eindringen vieler Spermatozoen, und die darauf folgende abnorme Entwicklung auch bei Eiern beobachtet, welche ganz frisch gefangenen Seeigeln entnommen und mit ebenso frischem Sperma befruchtet waren, und von denen solche, in die nur ein Samenfaden drang, sich normal entwickelten; es scheint mir die einfachste Auffassung die folgende zu sein: Auf das Einbohren des Samenfadens folgt, ganz entsprechend Fol's Beschreibung, alsbald die Abhebung der Membran vom Eikörper; nachdem sie

<sup>1)</sup> Fol (6, Supplément bibliographique, p. 292) leugnet die Existenz des Dotterhügels beim reifen Seeigelei, und vermuthet, dass Selenka's Angabe sich auf unreife Eier beziehe. Ich kann Fol hierin nach dem Obigen nicht beitreten; ich finde, wie gesagt, den Hügel stets an reifen Eiern, welche nach der Befruchtung normal furchen.

<sup>2)</sup> Fol a. a. O., p. 115 ff.: Les processus pathologiques.

geschehen, dringen keine Samenfäden mehr durch die Membran. Dies ist thatsächlich. Der Grund dafür kann entweder darin liegen, dass die abgehobene Membran sich zu stark verdichtet, um die Durchbohrung zu gestatten, oder darin, dass bei der grössern Entfernung, in der jetzt die Spermatozoen vom Eikörper gehalten werden, die Attraction zwischen beiden nicht mehr stark genug ist, um erstere zum Durchdringen der Membran zu befähigen. Wenn nun, mit dem Eindringen eines Samenelements und dem Beginn der Membranlösung, gerade noch keine weiteren Samenfäden sich an das Ei angebohrt hatten, ist dieses damit vor mehrfacher Befruchtung geschützt und für die normale Entwickelung aufbehalten. Konnten aber noch rechtzeitig vor der Membranlösung mehrere Fäden haften und eindringen, so folgt pathologische Entwicklung. Diese letztere würde nach dieser meiner Anschauung also ihren Grund gerade in der mehrfachen Befruchtung, nicht so sehr in einer vorherigen schlechten oder unreifen Beschaffenheit der Eier haben. Dies schlösse jedoch nicht aus, dass unreife, überreife oder schlechternährte Eier besonders zur Aufnahme mehrerer Spermatozoen disponirt sein können.

Während das Eindringen des Samenfadens in die Peripherie des Eikörpers von Keinem der neueren Untersucher bezweifelt wird, ist in Bezug auf die weiteren Schicksale des Samenelements ein solcher Zweifel durch die erwähnte Mittheilung Schneider's (9) aufgeworfen worden.

Nach O. Hertwig umgiebt sich der Kopf des eingedrungenen Spermatozoon — Spermakern, Hertwig — mit einem hellen Hof von körnerfreiem Plasma und weiter umher mit einer Strahlung; er rückt gegen den Eikern, dieser zugleich gegen das Centrum des Eies, in welchem sich beide Kerne treffen und verschmelzen.

Die Befunde von Fol und Selenka stimmen hiermit der Hauptsache nach vollkommen überein. Beide haben ausserdem, was Hertwig noch nicht gelungen war, das Spermatozoon auch von seinem ersten Eintritt an direct im Ei verfolgen können. Nur über die Details des Vorganges weicht die Darstellung Beider von der Hertwig's in einigen Puncten ab, die ich zum Theil später berühre.

Dem Allen gegenüber war es überraschend, von Schneider (a. a. O. p. 5) den Ausspruch zu hören: "Es ist kein Samen-

kern vorhanden". Schneider's Ansicht, wenn ich sie nach seiner kurzen bisherigen Mittheilung richtig auffasse, ist diese: dass der Eikern um die Zeit der Befruchtung rhizopodenartig vertheilte Ausläufer nach allen Richtungen durch den Eikörper sende; dass das Spermatozoon 1) zwar in letzteren eindringe, aber schon in der Peripherie auf einen der erwähnten Ausläufer des Eikerns treffe, dann selbst morphologisch untergehe 2), und "möglicherweise nur den Reiz zur Bildung eines Sterns liefert"; dass, wenn die Zweitheilung eintritt, die zwei Sterne des Amphiaster "an zwei von einander entfernten Stellen des Keimbläschens 3) entstehen und sich dann der Theilungsebene nähern"; "so kann es leicht scheinen", sagt Schneider, "als ob der Furchungskern aus zwei Pronucleis entstehe".

Meine Resultate geben für diese Anschauung Schneider's keine Stütze, bestätigen vielmehr die Angaben der früheren Untersucher. Allerdings beziehe ich mich hier nur auf Echiniden, Schneider arbeitete an Asteracanthion: doch wird wohl Niemand annehmen, dass bei Beiden so fundamentale Verschiedenheiten existiren sollten, wie es der Fall sein müsste, wenn Schneider's Deutung zuträfe.

Die Verfolgung des Spermatozoons im lebenden Ei ist, wie es die Ergebnisse der Vorgänger zeigen, schwierig; ich habe an meinen Objecten im lebenden Zustand nicht mehr gesehen, als Hertwig, und noch weniger als Selenka, indem ich von dem Schwanze des schon ganz im Eikörper befindlichen Samenfadens nichts mehr wahrnehmen konnte. Dagegen ist der Kopf desselben, d. i. das von den Autoren beschriebene Centralkörperchen des Spermakerns, bald nach dem Eindringen auch im Leben erkennbar; aber doch nur so blass und verwaschen, dass ich mich mit Studien ohne Reagentien daran nicht lange bemüht, sondern gleich zum

<sup>1)</sup> Oder mehrere solche; ich kann aus dem Wortlaut auf Schneider's p. 7, Nr. 7, nicht entscheiden, ob er das Eindringen mehrerer Samenfäden als Regel ansieht. — Nach meinen Erfahrungen, ebenso wie nach denen Fol's, ist es bei den Echiniden entschieden anders, wie Schneider annimmt: mit mehreren Spermatozoen imprägnirte Eier entwickeln sich hier nicht normal.

<sup>2)</sup> Dies sagt Schneider nicht direct, man muss es aber wohl aus der Leugnung des Samenkerns schliessen.

<sup>3)</sup> Es ist dies Wort bei Schneider offenbar als gleichbedeutend mit dem Eikern (weibl. Pronucleus) gemeint.

Essigearmin gegriffen habe, um so mehr, als gerade Schneider dies angewandt hat. Es ist wirklich ein ganz vorzügliches Mittel, um den Spermakern auf seinem ganzen Wege zu verfolgen und sich zu überzeugen, dass er in der That, entgegen Schneider's Meinung, bestehen bleibt und sich mit dem Eikern copulirt.

Es färben sich in diesem Reagens — ebenso bei der Anilinbehandlung — die Spermatozoenköpfe sehr intensiv. Ich verfuhr so, dass ich alsbald nach der Befruchtung, in Zwischenräumen von 2 zu 2 Min., Eierportionen herausnahm, eindeckte und färbte, die Präparate der Zeitfolge nach ordnete und nacheinander untersuchte. Wenn auch der Befruchtungsvorgang - ebenso wie später die Theilung - am einen Ei etwas rascher ablaufen kann, wie am anderen, so erhält man doch durch jenes Verfahren eine völlig klare Uebersicht über das successive Vordringen des Samenelementes, wenn man nur eine grössere Zahl von Eiern durchsucht. - Es sei noch ausdrücklich bemerkt, dass diese Untersuchung keineswegs besonders schwierig ist: wenn man nur gutes Licht hat, lassen sich an einem Essigearminobject die eingedrungenen Spermatozoen und ihre weiteren Umwandlungsproducte mit vollster Deutlichkeit schon mit mittelstarken Systemen erkennen. untersuchte mit der Seibert'schen Oelimmersion und dem Abbe'schen Beleuchtungsapparat; es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass die Lage der Samenkörperchen innerhalb des Eiplasmas durch Einstellung auf darüber oder darunterliegende Dotterkörner vollkommen sicherzustellen war.

Zunächst trifft man das Samenelement dicht unter der Eiperipherie (Fig. 1, T. 1); es hat hier noch fast die Gestalt des Samenfadenkopfes. Dieser (Fig. 7, Tafel 2) ist spiessförmig, mit einem hinteren, etwas schwächer lichtbrechenden und etwas schwächer tingirbaren Stück (Fig. 7); ich will es hier den hinteren Kopftheil nennen<sup>1</sup>). Dieser Theil nun scheint schon wenige Minuten

<sup>1)</sup> Ich sage nicht: "Mittelstück", weil es offenbar nicht dieselbe Bedeutung hat, wie das Mittelstück vieler anderer Samenfädenarten. Es scheint vielmehr, um ein Beispiel von den Säugethieren zu nehmen, dem binteren Theil des Samenfadenkopfes beim Meerschweinchen vergleichbar, welches von dem vorderen kappenförmigen, stärker lichtbrechenden Theil gedeckt wird. Aehnliche Differenzirungen der Köpfe finden sich ja bei vielen Samenfäden ausgesprochen.

nach dem Eindringen (wie in Fig. 1, 8) morphologisch untergegangen zu sein; es wäre möglich, dass aus ihm, nebst dem Schwanz, durch Aufquellung der helle Hof des Samenkerns entsteht, (Fig. 9, 10, Taf. 2) der sich von jetzt an zeigt und der von Hertwig als aus dem Ei angesammeltes, körnerloses Plasma aufgefasst wurde. Wie dem auch sein mag, man sieht von jetzt an nur noch den vorderen, spiessförmigen, stark färbbaren und stark lichtbrechenden Kopftheil im Ei (Fig. 1, Taf. 1, 8 Taf. 2), seine Form und scharfe Färbung kennzeichnen ihn ganz deutlich als solchen, beim Vergleich mit den aussen an der Membran haftenden Samenfäden, deren vordere Kopftheile genau dieselbe Färbungsnuance zeigen (s. dieselbe Fig.).

Auffallend ist es, dass der Kopf 1) keineswegs immer mit seiner Spitze, d. i. dem Vorderende, nach dem Centrum des Eies gekehrt liegen bleibt; häufig liegt er schräg, und oft genug sogar umgedreht, so dass sein stumpfes Ende nach der Eimitte sieht, wie ein solcher Fall gerade in Fig. 1 Taf. 1 gezeichnet wurde. Es geht hieraus wohl hervor, dass es von jetzt an keine active Bewegung des Samenkerns selbst sein kann, die ihn gegen das Centrum und gegen den Eikern führt; es bleibt wohl keine andere Auffassung als die, dass es Attractionsverhältnisse, oder im Protoplasma des Eies spielende Verschiebungen sind, welche die Bewegung beider Kerne gegen die Mitte des Eies und damit gegeneinander bedingen. Und der Leser wird wohl mit mir daran denken, dass diese centripetale Kraftwirkung mit der monocentrischen Strahlung in Beziehung stehen mag, welche, wie ich zeigte, schon im Eierstocksei vorlag und welche in dem jetzt beschriebenen Zustande noch deutlicher geworden ist (s. d. Figuren).

Wenn das Samenkörperchen bis auf etwa <sup>1</sup>/<sub>4</sub> oder <sup>1</sup>/<sub>3</sub> des Eidurchmessers eingedrungen ist, hat sich seine Form verändert: der Kopf hat eine unregelmässige Gestalt erhalten, und umher ist eine Schicht heller Substanz ausgebreitet (Fig. 9, 10 ff., Taf. 2).

Ich nannte das Centralkörperchen dieses hellen Hofes hier ohne Weiteres "den Kopf", denn es zeigt sich nach seiner Masse und nach der Stärke seiner Färbung so durchaus dem Samenfaden-

<sup>1)</sup> Ich bezeichne der Kürze wegen im Folgenden den tingirbaren Centralkörper des Samenkerns als Kopf, obwohl er, wie das Obige zeigt, nur dem vorderen grösseren Theil des ursprünglichen Kopfes entspricht. (Fig. 7 Tafel 2, v.)

kopf entsprechend, dass an seiner Entstehung aus diesem nicht zu zweifeln ist 1).

Ist der so umgewandelte Spermakern noch weiter gegen die Mitte gerückt, so findet man zunächst keine weitere Umwandlung an ihm, ausser dass die Contoure des Centralkörperchens etwas rauher werden, und das Körperchen oft eine feinkörnige, — oder vielleicht feinnetzige — Beschaffenheit zu zeigen beginnt: für die Entscheidung, ob körnig oder netzig, sind die Verhältnisse schon zu fein. An Präparaten von Echinus miliaris (Fig. 11, 12) fand ich diese Veränderung auffallender, als bei den beiden andern Seeigeln. — Bei Echinus habe ich zuweilen Bilder gehabt, wie in Fig. 12 Taf. 2, wo der scharfgefärbte Vorderkopftheil des Samenfadens zum Theil noch deutlich compact, an seinem einen Ende eine Gruppe von Körnern, oder vielleicht feinen geknickt-verästelten Strängen, sich zeigt: es sieht danach aus, als ob die betreffende Auflockerungsmetamorphose des Kopfes an ihm von einem Ende zum andern fortschritte.

Während aller dieser Vorgänge habe ich weder am lebenden noch am gefärbten Ei irgend Etwas von den Veränderungen am Eikern finden können, welche Schneider (a. a. O.) von Asteracanthion beschreibt; von rhizopodenartigen Fortsätzen, die derselbe gegen die Peripherie ausstrecken soll. Der Eikern behält vielmehr bei den Seeigeln in all dieser Zeit, bis zur Copulation, die gleiche Grösse, die gleiche Beschaffenheit (s. o.) und die gleiche scharfe Abgrenzung gegen das umgebende Eiprotoplasma, was durch Säure oder Säurecarmin sofort demonstrirt werden kann (s. d. Figuren).

Besondere Aufmerksamkeit wandte ich den beiden Radiensystemen zu, welche, wie durch O. Hertwig, Fol und Selenka bekannt, am Spermakern und am Eikern sich im Plasma bilden.

<sup>1)</sup> Dies kommt also mit Hertwig's und Fol's Auffassung überein; nur mit der kleinen Abweichung, dass, wie oben ausgeführt, wohl nur der vordere Theil des Kopfes es ist, welcher zu dem Centralkörperchen wird. — Nach Selenka's Darstellung (a. a. O. p. 7) entsteht der ganze Spermakern aus dem Halse des Samenfadens und würde die stark lichtbrechende vordere Spitze desselben, ebenso wie der Schwanz, losgelöst und im Eiplasma resorbirt. Bei meinen Objecten trifft dies jedenfalls nicht zu; die Färbung zeigt hier deutlich, dass gerade die Spitze, d. i. der vordere stark lichtbrechende Theil, erhalten bleibt, wenn schon in veränderter Form.

Die drei Untersucher lassen sie um diese Kerne als Centra entstehen. Ich finde dagegen, dass jeder dieser Asteren an dem betreffenden Kern zunächst einseitig auftritt, so dass sein Centrum neben die Peripherie des Kernes fällt (Fig. 9 und 10 Taf. 2), und sich erst nachher so um den Kern her ausbreitet, dass das Centrum des Letzteren mit dem der Strahlung zusammenfällt. Dies geschieht aber, soviel mir scheint stets, erst dann, wenn die beiden Kerne sich bereits aneinandergelegt haben; auch dann noch (Fig. 10 Taf. 2) ist oft auf's Deutlichste zu sehen, dass das Centrum der Samenkernstrahlung zwischen Samenkern und Eikern eingeschaltet liegt, und die Strahlung des Eikerns an dem entgegengesetzten Pol des letzteren centrirt liegt; der Aster des Spermakerns erscheint dabei wie zwischen den beiden Kernen flachgedrückt. Der Samenkern schiebt also bei der Wanderung gegen den Eikern seinen Aster vor sich her und klemmt ihn, wenn der bildliche Ausdruck erlaubt sein soll, zwischen sich und den letzteren ein. Erst mit der Verschmelzung beider Kerne dehnt sich die Strahlung gleichmässig um Beide aus.

Natürlich kann man dies nur bei Vergleichung sehr vieler Eier und besonders aus Bildern, wie in Fig. 10 feststellen. Denn wenn man sich Fig. 1, 9 oder 10 um einen rechten Winkel, oder auch schon um etwas weniger gedreht gesehen denkt, so wird es den Eindruck machen, als läge die Strahlung wirklich centrisch um den Kern herum geordnet, so wie es die bisherigen Beschreibungen besagten.

Wegen des grossen Vergleichsmaterials, das nöthig wäre, und wegen der gebotenen Zeitbeschränkung habe ich noch nicht ausmachen können, ob das Centrum des männlichen Aster zuerst an einer vorher gegebenen Stelle des Samenkerns auftritt, an der Vorderseite oder an der Schwanzseite des Kopfes, oder etwa stets gleich an der Seite, welche dem Eikern zunächst liegt. Die Schwierigkeit wird dadurch erhöht, dass bei Essigcarminfärbung nach kurzer Zeit die Asteren viel undeutlicher werden, als sie es im lebenden Ei und noch unmittelbar nach der Wirkung des Reagens sind.

Nach Schneider tritt bei Asteracanthion "die Sternbildung schon beim unbefruchteten Ei von Asteracanthion nach Einwirkung des Seewasser unter dem Auge des Beobachters mit einer für uns unmessbaren Geschwindigkeit auf" (9, p. 6). Diese Angabe kann ich mir, in Bezug auf meine Objecte, nur durch die Annahme

erklären, dass eine Verwechselung der Kern-Asteren mit jener Strahlung vorliegt, welche nach meiner obigen Darstellung lange vor jenen, sehon im Eierstocksei angelegt ist und allerdings nach der Befruchtung noch deutlicher hervortritt. Es müsste denn sein, dass bei Asteracanthion wirklich abweichende Verhältnisse hinsichtlich dieser Strahlung vorlägen.

In Bezug auf die Vereinigung des männlichen Kerns mit dem weiblichen habe ich vollkommen bestätigt gefunden, was O. Hertwig darüber angiebt (a. a. O. p. 37, Taf. XI. Fig. 12). Er fand an Osmiumpräparaten von Eiern der bezüglichen Stadien bald ein Körperchen von der Beschaffenheit des Spermakerns am Eikern liegend und von ihm noch durch einen minimalen Zwischenraum getrennt (Fig. 14, 12 a bei Hertwig), bald beide in Berührung, oder eine Verdickung in der Wand des Eikerns, von entsprechender Grösse wie der Spermakern (Fig. 12 b. c. d.); er schliesst daraus auf eine Verschmelzung beider Kerne. Die Essigcarminbehandlung zeigte mir dasselbe, nur noch detaillirter wie die Osmiumsäure. Wenn die beiden Kerne sich aneinandergelegt haben, hat der aus dem Samenfadenkopf entstandene, chromatische Centralkörper des Samenkerns nun definitiv jene körnige oder netzige Beschaffenheit bekommen (Fig. 10, 11, 12 Taf. 2 hier), welche er, wie oben erwähnt, vielfach auch schon früher erhält. Dieser Haufen von Körnern oder Fädchen lagert sich weiter schalenförmig an die Membran des Eikerns an und verschmilzt mit ihr (Fig. 13, 14). Nach den Bildern, die nun folgen (Fig. 14, a-c) lässt sich annehmen, dass die chromatische Substanz des Samenfadenkopfs sich, nach ihrem Aufgehen in der Kernmembran, in den Raum des Eikerns hinein vertheilt, indem sie dabei nicht eine eigentliche Auflösung erleidet, sondern im Ganzen in sich im Zusammenhang bleibt. Denn, während vorher die Netzstränge und Netzknoten im Eikern nur spärlich und blass waren (Fig. 10, 9, 11, 14 d) zeigen sich von nun an in ihm reichliche und schärfer färbbare Fadengerüste (Fig. 14 d, e, Fig. 17); und zwar findet man zahlreiche Fälle, wo diese Fadenwerke an der einen Seite des Eikerns auffällig dichter sind, als an der entgegengesetzten und in der Mitte des Kerns (Fig. 14 d), was sich im Anschluss an Fig. 13 b, 14 b ungezwungen so deuten lässt, dass hier das Eindringen der chromatischen Substanz des Samenkerns in den Eikern erst im Beginn begriffen ist.

Ob jedoch hierbei nicht auch zeitweilige chemische Umformungen der Kernsubstanzen mitspielen mögen, lässt sich einstweilen nicht beurtheilen. Jedenfalls wird durch das Aufgehen des Samenkerns in den Eikern eine grössere Menge von Chromatin in den letzteren hineingeschafft; wobei man ja aus der Entwicklungsgeschichte des Samenfadens in Erinnerung ziehen wird, dass der Kopf desselben nichts anderes ist, als die concentrirte Gesammtmasse des Chromatins aus dem Kern, in welchem sich das Spermatozoon gebildet hatte 1).

Was aus dem hellen Hofe wird, der das Centralkörperchen des Spermakerns auch dann noch umgiebt, wenn die Verschmelzung beider Kerne beginnt (Fig. 14 a Taf. 2), habe ich nicht ermitteln können. Der Furchungskern zeigt sich nach der Verschmelzung um etwas grösser, als es vorher der Eikern war; es könnte dies auf einer Annexion auch jenes Hofes beruhen, möglich bleibt aber auch, dass dieser im Eiplasma verschwindet und dass jener Vergrösserung des Furchungskerns eine Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Eikörper zu Grunde liegt. Für bestimmte Schlüsse auf Eins oder das Andere sehe ich keinen Anhalt; es ist also noch die Frage, ob der männliche Kern zum Furchungskern noch Anderes beisteuert, als chromatische Substanz.

## d. Theilung.

Ueber diesen Process habe ich die meisten neuen Ergebnisse mitzutheilen; aber sie sindzugleich so einfach, dass ihre Beschreibung ziemlich kurz gefasst werden kann.

Wie es Hertwig und Fol schildern, streckt sich der aus der Conjugation der beiden Pronuclii entstandene Furchungskern zunächst in die Länge zu einer Spindelform (z. B. Hertwig's Fig. 15, 16, hier Fig. 15, 16 Taf. 2, 2 Taf. I), von deren Spitzen sich noch Streifen körnerloser, heller Substanz in das Eiplasma erstrecken. Diese Portionen gehören nicht zum Kern selbst, welcher von der Verschmelzung an durch eine zarte, aber durch Essigsäure sofort deutlich demonstrirbare Kernmembran umschlossen ist, s. Fig. 16, 17.

<sup>1)</sup> Vergl. Theil II dieser Beiträge. Abschn. 3.

Ich halte mich im Nächstfolgenden an die Erscheinungen, die am Kern selbst auftreten; Alles, was die Verhältnisse der Strahlungen im Plasma betrifft, will ich weiter unten besonders besprechen.

Behandelt man die Eier in dem eben erwähnten Zustand mit den im Eingang besprochenen Säure-Tinctionen, so erscheint in dem spindelförmigen Kern das gleiche, durch den Kernraum gleichmässig vertheilte Fädengerüst, (Fig. 17 Taf. 2), wie es, nach der Beschreibung im vorigen Abschnitt, schon gleich nach der Verschmelzung zu sehen war. Hat man etwas länger gewartet, so sind die Fäden im Kern von durchweg gleicher Dicke, welligem Verlauf, und so starkem Tinctionsvermögen, dass sie mit überraschender Deutlichkeit hervortreten (Fig. 2 Taf. I, 18—20 Taf. 2), es ist ein Fadenknäuel, ganz vergleichbar den Knäuelformen, wie wir sie jetzt in Thier- und Pflanzenzellen der verschiedensten Arten kennen 1).

Andeutungen von der Gerüststructur in den spindelförmigen Kernen (Fig. 17 Taf. 2 hier), und vielleicht auch schon von den Knäueln, hat offenbar schon Fol an Osmium- und Essigsäurepräparaten gesehen (vergl. seine Fig. 2, 8, 9 und 11 Pl. VII), obwohl in diesen seinen Abbildungen nur Körnungen, nicht zusammenhängende Fadenwerke dargestellt sind. Die Säurebehandlung allein lässt in der That nicht mehr erkennen, es muss die scharfe Tinction und gute Beleuchtung hinzukommen, um den wahren Sachverhalt mit voller Evidenz zu zeigen.

Wenn man die Fixirung in etwas späterem Stadium eintreten lässt, so zeigen sich jetzt die Knäuel deutlich segmentirt, in gewundene Fadenstücke von anscheinend gleicher Länge<sup>2</sup>) zertheilt. (Auch schon in Fig. 2 Taf. 1 stellenweise zu sehen; wo aber die Fäden dicht liegen, ist wegen der Kleinheit der Figur die Entscheidung unsicher, ob und wie viel Unterbrechungen vorliegen.) Die ganzen Kerne sind dabei häufig um ein wenig vergrössert, und haben statt der Spindelgestalt mehr rundliche Form.

<sup>1)</sup> Vergl. den I. Theil dieser Beiträge, Taf. XVII Fig. 3, 4, 5 u. A., nur dass die Knäuel der Eikerne geringere Dichtigkeit der Windungen haben.

<sup>2)</sup> Man kann dies natürlich nur schätzen, weil die Fäden vielfach im optischen Schnitt gesehen werden. Desshalb muss es an den Abbildungen erscheinen, als wären sie von sehr ungleicher Länge; ich verweise dafür auf die Erklärung dieser und meiner früheren Figuren (Theil I und II).

Ich verstehe im eben Gesagten unter dem ganzen Kern noch den gesammten Raum, der z. B. in Fig. 20, Taf. 2 von dem zarten Contour km umgeben wird; denn dieser entspricht offenbar der ursprünglichen Kernmembran (vergl. Fig. 16, 17). Aber dieser Membrancontour wird allerdings jetzt auffällig zart, und verschwindet im Folgenden ganz.

Etwas später findet man die Fädensegmente gegen die Aequatorialebene zusammengedrängt (Fig. 21, 25, 26; Polarbilder: 22, 23, 24.). Genau in dieser Ebene gesehen, decken sie sich gegenseitig oft so vielfach und erscheint die ganze Gruppe so dunkel, dass man ihre Lage nicht immer genau ausmachen kann, aber man braucht nur Eier aufzusuchen, in denen man etwas schräg gegen die Theilungsaxe sieht, und in denen zugleich durch etwas Quellung¹) die Kernfäden leicht auseinander gerückt worden sind (Fig. 3 Taf. 1, 26, 25, siehe Erklärung), um leicht zu erkennen, dass die Figur sich ebenso wie die vorige aus Fädenstücken zusammengesetzt, welche jetzt zu Schleifen mit meist gebogenen oder gewundenen Schenkeln geformt sind. Letztere Biegungen können möglicherweise (ebenso wie bei anderen Zellenarten) durch die Säurebehandlung zum Theil verstärkt, und die natürliche Lage der Schleifenschenkel eine mehr gestreckte sein²).

Wenn man solche Figuren von der Polseite her oder schräg betrachtet, so erhält man bei manchen den Eindruck einer radiären Gruppirung (Fig. 22, 23, 34, sowie Fig. 24, 36, letzteres sind schon Tochterformen, die wieder in Theilung eintreten); besonders deutlich ist dieser Eindruck jedoch nur dort, wo nur geringfügige Quellung eingetreten ist (wie in Fig. 24), während bei stärkerer (Fig. 23) die Verrückung und Schlängelung der Schleifen doch zu bedeutend wird, um jene Anordnung noch recht kenntlich zu lassen.

Ausser den chromatischen Fadenschleifen ist nun in diesen Stadien auch schon die achromatische Figur bemerkbar, in Gestalt der bekannten, vielbeschriebenen Fadenspindel (Fig. 3, Taf. 1), in deren Halbirungsebene im Aequator die chromatische Figur angehäuft liegt. Die achromatischen Fäden werden bei den

<sup>1)</sup> Vergl. im Eingang: Methode.

<sup>2)</sup> Dass jedoch Biegungen und Schlängelungen der Schleifenschenkel auch an der lebenden Kerntheilung vorkommen, zeigen meine Erfahrungen über die Hodenzellen von Salamandra (Th. II dieser Beitr., Taf. 3 Fig. 35), und die Epithelzellen derselben (Th. 1, Taf. XVI).

hier gebrauchten Behandlungen allerdings sehr blass, nur eben als zarte Streifen erkennbar; auch die Polarkörperchen der Spindel 1) sind nach Essigearmin- und Salpetersäurebehandlung nicht erkennbar, obwohl sicher vorhanden, wie sich durch andere Mittel erkennen lässt (Fig. 30). — Wie schon bei Besprechung der Methode erwähnt ist, erhält auch die blasse Fadenspindel, wie auch die gesammte helle Masse, welche die Kernfigur zunächst umgiebt, durch Essigearmin einen blassrothen Ton (Fig. 3, 4 Taf. 1); doch ist dieser im Vergleich mit der Tinction der Fadenschleifen immer noch so matt, dass die Bezeichnung "achromatische Figur" für die Fadenspindel desshalb immerhin zulässig bleibt.

Auch die achromatische Fadenspindel ist, am stärksten in ihrer Mitte, durch das Reagens mehr oder weniger bauchig aufgequollen, was sich aus dem Vergleich mit Osmium- und Pikrinpräparaten, die ohne Quellung sind, ergiebt (Fig. 3 Taf. 1 mit Fig. 30 Taf. 2 - Osmium - zu vergleichen). Da unter diesen Umständen einige unnatürliche Verschiebung der chromatischen Schleifen gegenüber den achromatischen Fäden jedenfalls im Spiele ist, so darf man aus Bildern, wie Fig. 3 Taf. 1, Figur 18--26 Tafel 2 u. a., nicht schliessen, dass die natürliche Anordnung der Schleifen gerade so gewesen sein müsste, wie sie dort gezeichnet ist. Obwohl bei den Polaransichten und schrägen Ansichten (Fig. 22, 23, 24, 26, 28, Taf. 2) auch in der Mitte der chromatischen Figur Schleifen zu sehen sind, so bliebe es doch sehr wohl möglich, dass in natura diese Mitte nur durch das achromatische Fadenbündel eingenommen war und die chromatischen Schleifen um dieses gruppirt waren, so dass die Anordnung ganz der entspräche, welche im folgenden Abschnitt durch einige Figuren von Salamandra von der Polseite demonstrirt wird (Taf. 3); bei der Quellung könnten die chromatischen und achromatischen Fäden in der Art durcheinander gerathen sein, dass nun Bilder, wie die der Fig. 3 Taf. 1 und Fig. 22-26 Taf. 2 resultiren.

Die eben beschriebenen Formen lassen sich, unter Vergleich dessen, was ich und Andere von der Kerntheilung anderweitig beschrieben haben, selbstverständlich als Repräsentanten der abgeflachten Sternform und Aequatorialplatte auffassen. Zu einer ganz reinen Sternform von mehr allseitiger gleicher Aus-

<sup>1)</sup> Corpuscules polaires. H. Fol.

dehnung der Strahlen, wie sie bei den Amphibien besonders hervortritt, scheint es hier wie auch bei manchen anderen Zellenarten nicht zu kommen, oder solche doch nur sehr kurz zu dauern: Bilder wie Fig. 24, die solche Formen zeigen, findet man nicht eben oft.

Es folgt hierauf die Scheidung der chromatischen Figur in ihre zwei Tochterhälften (Fig. 4 Taf. 1), welche sich nun ziemlich rasch von einander entfernen und an den achromatischen Fäden entlang verschieben, bis sie eine Strecke weit aequatorialwärts von den Polen Halt machen. Das Auseinanderrücken erfolgt rasch, es sind nur selten Formen zu finden, bei denen die Tochterkernmassen noch sehr nahe an der Aequatorialebene liegen.

Auch hier, wie bei allen sonst von mir untersuchten Objecten, kann man hierbei nach dem sachlich Wahrnehmbaren nur von einer Scheidung oder Sonderung, nicht von einer Continuitätstrennung der chromatischen Elemente sprechen. Niemals finden sich Bilder, aus welchen auf die letztere zu schliessen wäre. Freilich lässt sich auch die erstere — eine Scheidung also in der Art, dass die schon längst segmentirten Fäden nur in zwei Gruppen auseinanderrücken 1) — hier bei der Kleinheit und relativ dichten Lagerung der Fäden nicht sicher erkennen; ich begnüge mich vorläufig darauf zu verweisen, dass sie bei Salamandra nachzuweisen war (a. a. O. 7).

Von jetzt an nehmen die chromatischen Fäden der Tochtergruppen eine Richtung an, die den achromatischen Spindelfäden fast parallel geht oder doch nur einen sehr spitzen Winkel mit ihnen bildet (Fig. 4 Taf. 1, Fig. 27 Taf. 2), Bilder, die auch sämmtlichen Vorgängern an diesen Eiern schon bekannt waren 2). Bei der grösseren Verdeutlichung durch die Tinction, die meine Objecte bieten, präsentirt sich jede Tochtergruppe von der Seite gesehen in einer Art Kronenform (Fig. 4 Taf. 1, Fig. 27 Taf. 2), wobei jedoch einzelne Fädenenden oft nach centralwärts etwas unregelmässig hervorragen — Letzteres ganz wie bei Salamandra 3). Während bei den Zellen des letzteren Thieres die chromatischen Fadenschleifen an der Polseite einander genähert, die freien Enden

<sup>1)</sup> Theil II dieser Beiträge, Tabelle p. 227, Holzschnitt p. 208.

<sup>2)</sup> z. B. O. Hertwig, Taf. XIII, H. Fol, Taf. VI Fig. 13, 14, Selenka, Fig. 18 A, 21.

<sup>3)</sup> Vergl. Theil I, z. B. Taf. XVIII Fig. 7.

der Schenkel gegen die Aequatorialebene auseinandergespreizt liegen, so dass die Form eines nach dem Aequator offenen Korbes oder einer Palmkrone entsteht 1): liegen hier in den Echinideneiern die Fäden der Tochterfiguren einander fast parallel. Dabei erscheinen sie jetzt nur sehr wenig geschlängelt, oft ganz geradlinig. Bei der Ansicht solcher Figuren von der Polseite aus (Fig. 28 Taf. 2), wo man die optischen Querschnitte erhält, fällt zunächst auf, dass chromatische Fäden auch mitten zwischen den Fasern der achromatischen Spindel liegen. Die optischen Durchschnittsbilder der gefärbten Fäden, die man sieht, bestehen zum Theil deutlich aus je zwei, nebeneinanderliegenden Querschnitten (Fig. 28 Taf. 2), zum Theil aber auch kann man nur einfache solche erkennen.

Diese Phase ist die einzige, bei welcher eine Homologie mit meinen früheren Objecten (Amphibien, Säugethiere u. A.) sich nicht auf den ersten Blick ergiebt. Wie bei den letzteren, sollte man erwarten, dass die chromatischen Tochterfiguren hier aus Fadenschleifen bestünden, die ihre Umbiegungen polarwärts, ihre freien Enden aequatorialwärts kehrten. So ist es bei Salamandra evident, und dass dasselbe auch anderswo, so bei Pflanzenzellen vorkommt, habe ich im II. Theil gezeigt. Allerdings könnte man nun bei den Echinideneiern nicht erwarten, dieses, wenn es da ist, ganz deutlich zu sehen; dazu sind die Verhältnisse doch schon zu klein, die Verdunklung durch den Eikörper zu gross, und in der Seitenansicht der Kernfiguren (Fig. 4 Taf. 1) decken sich die Fäden allzu sehr, um eine genaue Abgrenzung der einzelnen zuzulassen; einzelne Umbiegungsschleifen kann man jedoch am Polarrande der Figur oftmals erkennen (s. dieselbe Abb.).

Die Bilder aber, welche man beim Anblick von der Polseite erhält, nachdem die Auseinanderrückung erfolgt ist (Fig. 28 Taf. 2, vergl. deren Erklärung) — Bilder also, welche die chromatischen Elemente als gradlinige Stäbchen demonstriren, die zum Theil zu je zweien, zum Theil auch einzeln neben und zwischen den achromatischen Fäden liegen: diese Bilder haben mich wirklich lange in Zweifel gelassen, ob nicht hier in der That eine erhebliche Abweichung vom Verhalten bei den Säugethieren vorläge, bis sich mir ein neuer und unerwarteter Schlüssel für das Ver-

<sup>1)</sup> Th. I, Taf. XVII, Fig. 15, XVIII Fig. 6, Th. II, Taf. 2, Fig. 15 d.

ständniss ergab. Es liegt in dem Verhalten der nächstfolgenden Figuren (Fig. 29, 31 Taf. 2). In diesen liegen wieder gebogene Fäden vor, dieselben sind anfangs deutlich von einander getrennt und auffallend kurz: im Vergleich mit den Fäden, welche die Aequatorial platte und die Muttersternform bilden (Fig. 26, 23), kann man sie durchgehends auf die halbe Länge der Letzteren schätzen. Danach glaube ich annehmen zu müssen, dass während des Auseinanderrückens der Tochterkernfiguren die Schleifen derselben sich an den Knickungsstellen trennen, so dass aus jeder zwei grade Fäden werden. Damit würden sich die Polarbilder (Fig. 28 Taf. 2) vollkommen erklären: wo hier zwei optische Querschnitte von Fäden dicht aneinander liegen, entsprechen diese einer so halbirten Schleife, deren Hälften aber noch nicht auseinandergerückt sind. Man findet übrigens, wenn man eine Anzahl solcher Polarbilder durchsucht, oft genug zwischen den optischen Querschnitten auch etwas schrägliegende Elemente, die sich deutlich als Schleifen ergeben (so in Fig. 28 in der oberen Kernfigur); es würden dies nach dem eben Gesagten solche Schleifen sein, bei denen sich die Halbirung etwas verspätet hat.

Bei der Seiten ansicht dieser Figuren kann man nicht hoffen, über diesen Process etwas sicherzustellen, da die Fäden, wie gesagt, sich dabei zu sehr gegenseitig decken und undeutlich machen.

Eine solche Halbirung der Fadenschleifen ist nun zwar bei anderen Zellen (z. B. Salamandra, Pflanzen) in der Tochtersternform — denn dieser entspricht offenbar die jetzt besprochene Phase — bisher weder von mir noch von Anderen festgestellt worden; es ist aber vollkommen möglich, dass sie auch hier, und überhaupt allerwegen vorkommt. Denn wenn der Halbirungsprocess bei diesen Objecten in die Stadien fällt, die z. B. meiner Fig. 15 und 16 Taf. XVII. Theil I., Fig. 15 c, 30 d, 24, 25, 26 Taf. 2 Theil II entsprechen: so kann man bei der dann so dichten Gruppirung der Fäden gar nicht erwarten, dies zu sehen.

Die folgende Phase, in welcher die Zelltheilung in der bekannten Weise, durch eine zunächst einseitig auftretende Einschnürung des Protoplasmakörpers anhebt, (welche auch oft während der vorigen Phase schon beginnt, Fig. 28) zeigt hinsichtlich der Kernfiguren wieder ausgesprochene Homologie mit meinen früheren Objecten. Die chromatischen Fäden haben leicht gewundene oder hakenförmig gekrümmte Anordnung erhalten (Fig. 29, 31) und erscheinen dabei, wie gesagt, schätzungsweise um die Hälfte kürzer als die schleifenförmigen Fäden der Aequatorialplatte, ohne dass sie dabei dicker wären als die letzteren.

Etwas später fixirte Eier (Fig. 32) zeigen dagegen statt dieser kurzen Häkchen wieder Windungen, die in längerer Ausdehnung untereinander zusammenhängen; offenbar parallel zu stellen mit den Knäuelformen der Tochterkerne, die an anderen Objecten auf die Sternformen folgen. Die Kernfigur ist in dieser Phase, wie es die Abbildungen angeben, sehr stark in der Parallelebene des Aequators abgeflacht, und zeigt sich dabei meistens nach dem Pol etwas concav, nach dem Aequator convex geformt (Fig. 31; in Fig. 32 war dies gerade nicht der Fall).

Es folgt endlich die volle Ausbildung der Tochterkerne zur Ruheform (Fig. 33-34): das gewundene Fadenwerk geht mehr und mehr in die Form eines ziemlich gleichmaschigen Netzwerks über, in dem ich Nucleolen nicht finde; nur hie und da zeigen sich leichte Verdickungen in den Bälkchen. Dabei geht der Tochterkern aus der abgeflachten Form (Fig. 32) in eine mehr rundliche über (Fig. 34). Zunächst ist seine Peripherie nicht glattwandig abgesetzt, wie es diese Abbildung zeigt; die Gerüstbälkchen ragen überall peripherisch hervor (Fig. 33). Etwas weiter ist eine Kernmembran ausgebildet (Fig. 34).

Die Knäuelphasen der Tochterkerne, wie Fig. 32—33, scheinen hier relativ rasch vorüberzugehen, man muss desshalb zur betreffenden Zeit nach der Befruchtung ziemlich viel Eier durchmustern, wenn man deutliche Repräsentanten dafür finden will.

Der Ausdruck "Ruheform der Tochterkerne", den ich nach der Analogie anderer Zellenarten für den Zustand der Fig. 34 gebraucht habe, ist hier eigentlich nicht recht passend: denn die Ruhe dauert hier nur sehr kurz, die Tochterkerne treten sehr rasch wieder in Kinese ein, und man muss sich natürlich hüten, die Bilder des Wiederbeginnes der Theilung (Fig. 35, 36) mit denen zu verwechseln, welche ich zuletzt beschrieb. Denn man kann beide Arten von Bildern zahlreich in einem Präparat nebeneinander finden, da, wie früher erwähnt, die furchenden Eier keineswegs alle genau mit einander Schritt halten.

Die Erscheinungen der Tochter-Kinese sind, wie ich kaum weiter auszuführen brauche, wieder die genaue Copie der MutterKinese: Eine Knäuelform, eine Segmentirung, eine nicht sehr ausgesprochene Sternform und Aequatorialplatte (Fig. 35, 36, 24) u. s. w. wie oben. In den folgenden Generationen werden jedoch wegen der Verkleinerung der Kerne die Einzelheiten so schwer sichtbar, dass man nicht mehr alles hier Beschriebene herauskennen kann.

Wenn ich im Obigen vielfach die Ausdrucksweise gebrauchte: "etwas später fixirte Eier zeigen diese oder jene Veränderung", so ist dies nicht so zu nehmen, als ob alle Eier einer Befruchtungsportion sich der Zeit nach genau in den gleichen Stadien fortbewegten, so dass man in jedem fixirten Präparat nur ein und dasselbe Stadium anträfe. Die einen Eier gewinnen Vorsprung vor den anderen, und so kann man in demselben Präparat neben Aequatorialplatten schon Tochterfiguren, neben den letzteren Zelltheilungen, neben schon fertigen ersten Tochterkernpaaren wieder die Anfangsformen der Neutheilung finden. Jeder Sachkundige wird wissen, dass und wesshalb ich berechtigt war, auf Grund der früheren Arbeiten und an der Hand anderer Objecte die Reihenfolge der Phasen zu diagnosticiren und in der obigen Weise zu ordnen.

In den Figuren, welche Eier nach geschehener Trennung zeigen, wird man die beiden Tochterzellen nicht rund, wie es dem Lebenszustand entspricht, sondern halbkuglig gezeichnet finden. Ich habe dies so gegeben, wie es die Essigsäurepräparate bieten: die im Eingang erwähnte Säurequellung verwischt die Abschnürungsmarken, und plattet die schon getrennten Tochterzellen in einer Ebene an einander ab.

Die achromatischen Fäden bleiben, während die chromatische Figur die Phasen bis zur Knäuelform der Tochterkerne durchläuft, zu der bekannten Spindel geordnet. Nur in einem Punet habe ich über ihr Verhalten etwas ausmachen können, was bisher nicht beschrieben war. Von dem Auseinanderweichen der chromatischen Tochterfiguren an, wo zwischen diesen das achromatische Fädenbündel frei wird (Fig. 4 Taf. 1), zeigt sich an diesem in der Aequatorialebene eine Differenzirung, offenbar die

"Zellplatte" Strasburger's. Dieser stellt dieselbe in sehr vielen seiner Figuren von Pflanzentheilungen dar, stets in Form von kleinen runden oder länglichen Knötchen, welche im Aequator die achromatischen Fäden durchsetzen. Annähernd das Gleiche hat Fol, bei Echinodermen- und anderen Eiern, in einer Anzahl von Abbildungen (unter der Bezeichnung: Ft., Filaments connectifs) dargestellt; nur sind hier weit längere Anschwellungen der Fäden gezeichnet, als in Strasburger's Zellplatten. - An den Eiern meiner drei Seeigel nun zeigt mir die Oel-Immersion als die Bedingung dieser aequatorialen Differenzirung keineswegs deutliche Knötchen, oder langspindelförmige Anschwellungen der Fäden: sondern es macht den Eindruck, als seien die blassen Fäden hier auf eine kurze Strecke weit in gewundenen Lagen und durcheinandergewirrt (Fig. 4 Taf. 1). Um den Sachverhalt noch genauer zu erkennen, ist aber bei den Säuretinctionen das Fädenbündel zu blass, und auch die übrigen Methoden haben mir keinen weiteren Aufschluss gegeben.

Wegen jener Blässe der achromatischen Figur konnte ich leider der wichtigen Frage nicht näher kommen, wie dieselbe sich an den Polen verhält, während die Tochterkerne in ihrer Ausbildung begriffen sind. Nicht einmal das Polarkörperchen lässt sich an Essigearminobjecten unterscheiden, während die Methoden H. Fol's hinreichend zeigen, dass es thatsächlich vorhanden ist (S. Fig. 30 Taf. 2, Osmiumsäure).

Die Strahlungen im Eiprotoplasma, die während der Theilung auftreten, sind namentlich am lebenden Ei und nach geeigneter Essigsäurewirkung, auch mit anderen Reagentien 1), so

<sup>1)</sup> Ich verweise auf die Vorschriften Fol's und Hertwig's. Die Essigsäure muss hierfür stärker verdünnt gewählt werden; das Schneider'sche Essigcarmin, das mehr als 40 p. c. Säure hat, lässt die Strahlung nach einiger Zeit undeutlich werden, oder doch nur in der Nähe ihrer Centra erhalten bleiben.

In meinen Zeichnungen habe ich die Strahlungen, wo sie überhaupt ausgeführt und nicht blos angedeutet sind, nach dem lebenden Zustand der betreffenden Phase dargestellt: nach der Fixation und Färbung würden die Strahlen nicht mehr in so langer Ausdehnung zu sehen sein, wie sie z. B. auf Taf. 1 gegeben sind.

leicht zu studiren, dass ihre Hauptverhältnisse schon in den früheren Arbeiten erkannt und beschrieben sind und mir hier nur Weniges beizufügen bleibt. Wichtig scheint es mir dagegen, etwas genauer die Parallele zwischen dem Verhalten der Strahlungen einerseits, und der Phasenfolge der Kernfiguren andererseits zu ziehen, was erst jetzt, mit der näheren Kenntniss der letzteren am Ei, möglich wird.

Ueber das morphologische Wesen der Asteren oder Radiensysteme muss ich mich H. Fol in der Anschauung vollkommen anschliessen, dass es sich dabei nicht nur um eine Aufreihung von Dotterkörnern, sondern zugleich und hauptsächlich um eine Differenzirung des Protoplasma selbst handelt, in welches die Körner gebettet sind, also um eine vorübergehende Proto-Fol nennt die Radien geradezu "Filaments plasmastructur. protoplasmatiques"; und auch mir macht es den Eindruck, dass die Asteren aus feinen, radiär geordneten Strängen verdichteten Protoplasma's bestehen, und dass die Dotterkörnerreihen zwischen diesen Strängen, und damit natürlich auch wieder selbst in radiärer So habe ich denn auch das Verhalten Anordnung gelagert sind. in den genauer ausgeführten Abbildungen der Taf. 1 und 2 dargestellt, und es in den übrigen Skizzen angedeutet. Am lebenden Ei sieht man allerdings nichts von Protoplasmastrahlen, sondern nur Dotterkörnerreihen; bei Wirkung schwächerer Essigsäure aber, und auch noch im ersten Anfang der Essigearminbehandlung, werden die Dotterkörner blasser, und dabei zeigt sich doch die feine geradlinige Strahlung in grosser Schärfe, und zwar auch noch in den nächsten Bereich der Polcentren hineingreifend, welcher frei von Dotterkörnern ist (Fig. 3 und 4 Taf. 1). Dieser letztere Punkt scheint mir für die substantielle Beschaffenheit der Radien ganz ausschlaggebend zu sein.

In der Phase, welche der beginnenden Knäuelform des Furchungskerns entspricht (Fig. 15, 16, 17 Taf. 2) findet man oft bei bestimmter Lage der Eier eigenthümliche Anordnungen der Strahlung, wie sie die Fig. 15 wiedergiebt: die Radien bilden Curven, welche von den Enden der hellen Centralfigur wirtelförmig abfallen und sich gegen eine Ebene, die senkrecht gegen die Theilungsaxe liegt, allmählich abflachen. Wenn man ein solches Ei um etwa einen rechten Winkel dreht, so sieht man wieder eine geradlinige Ordnung der Radien, wie in Hertwig's Fig. 15

Taf. XII oder in meiner Fig. 2 Taf. 1. Ich habe dies so oft gefunden, dass ich nicht unterlassen wollte es zu erwähnen, da es vielleicht künftig für ein physikalisches Verständniss der Strahlenbildung brauchbar werden mag. Vor der Hand jedoch muss ich es möglich lassen, dass es sich hierbei um Eier handelt, welche einen anomalen Entwicklungsweg nehmen werden, da ich keine Zeit hatte ein bestimmtes Object dieser Art lebend weiter zu verfolgen. —

Wenn man nun die Strahlungen im Eiprotoplasma unter Berücksichtigung des jeweiligen Zustandes der Kernfigur betrachtet, so ergiebt sich auf den ersten Blick, dass die Sterne im Protoplasma nicht etwa zeitlich genau zusammenfallen mit den Sternformen der Mutterkern- und Tochterkernfiguren. Wenn im Protoplasma die zum Mittelpunct centrirte Strahlung besteht (Fig. 10, 15 Taf. 2), ist im Kern noch nicht einmal die Bildung der Knäuelfigur in Gang; wenn letztere gebildet ist, bestehen im Protoplasma zwei Asteren, zu den Polen des Kerns centrirt; wenn die Kernfigur in das Stadium tritt, das der Kranzform und Sternform des Mutterkerns bei anderen Zellen entspricht (Fig. 22, 23, 241)), wenn also im Kern eine radiäre Anordnung waltet, sind jene zwei Pol-Asteren im Protoplasma immer bei Bestand, und bleiben es durch die Radiärformen und Knäuelformen der Tochterkerne hindurch (Fig. 27 bis 34).

Dies stimmt nun vollkommen mit Demjenigen, was ich im I. Theil 2) über polare Ansammlung und radiäre Anordnung der Körner im Protoplasma der Salamanderepithelien mitgetheilt habe. Nur sind diese Asteren dort wegen der Kleinheit des Zellkörpers und der Spärlichkeit der Körner wenig augenfällig, und desshalb scheint meine dortige Darstellung nicht auf viel Vertrauen gestossen zu sein. Es ist mir desshalb erwünseht, hiermit festzustellen, dass die grossen deutlichen Asteren im Eiprotoplasma sich in ihrem Auftreten gegenüber der Zeitfolge der Karyokinese genau so verhalten, wie jene. — Auch für Pflanzenzellen dürfte sich vielleicht

<sup>1)</sup> Fig. 24 ist vom Pol gesehen, der Aster im Protoplasma hat sein Centrum nicht in der Kernfigur, sondern über dieser, ein anderer Aster liegt unter ihr: vergl. Fig. 3 Taf. 1, welche etwa denselben Zustand in der Aequatorialebene gesehen zeigt.

p. 372 ff., vergl. p. 421 ff., Fig. 6, 6 a Taf. XVI, Th. I., Bd. 16 d.
 Archivs.

Aehnliches herausstellen (vergl. Abschn. II, letzte der Figuren von Lilium auf Taf. 3).

Als Material für eine künftige physikalische Deutung dieser Processe kann somit vermerkt werden: es ist in der Muttersternphase der Kernfigur nicht ein und derselbe Punct, auf welchen die Radien der chromatischen Kernfigur centrirt sind 1), sondern die ersteren haben und hatten schon vorher die beiden Theilungspole zu Centren, dagegen die chromatische Kernfigur erscheint wie auf ein eigenes Centrum in ihrer Mitte eingestellt. In der folgenden Phase dagegen (Fig. 27 Taf. 2, zu vergleichen die Schemata) sind die chromatischen Fäden der Tochterfiguren so gestellt, wie Radien zu je einem der Polcentren; es fällt also in dieser Phase - die ich Sternform der Tochterkerne nenne — die Centrirung im Protoplasma mit der der chromatischen Fäden auf eine Zeit lang zusammen, bis dann die letzteren aus diesem Typus heraus und in ihre Knäuelform treten. - Hypothesen über die physikalischen Bedingungen dieses Verhaltens würden verfrüht sein; aber es scheint mir wichtig genug, um hier registrirt zu werden.

# e. Uebersicht der wesentlichen Ergebnisse aus die sem Abschnitt.

1) Es existirt bereits im reifen Eierstocksei der Echiniden (vermuthlich auch anderweitig) eine radiäre Anordnung des Eiprotoplasma, welche nach der Ausstossung und Membranlösung, sowie während der Befruchtung fortbesteht und deutlicher wird.

Diese Strahlung ist nicht zu verwechseln mit den Asteren, welche sich dann am Spermakern und Eikern bilden.

- 2) Ein Spermakern existirt, geht aus dem eingedrungenen Samenelement im Wesentlichen in der Weise hervor, wie es O. Hertwig's, Fol's und Selenka's Darstellungen entspricht, und copulirt sich mit dem Eikern. (Ueber die Differenzen der Autoren und über das Nähere der Vorgänge vergl. die Beschreibung oben.)
- 3) Die männliche Substanz, welche sich mit dem Eikern copulirt, ist jedenfalls der Hauptsache nach die chromatische

<sup>1)</sup> Vergl. die Schemata auf der letzten Tafel.

Substanz des Samenfadens, d. i. der Vordertheil seines Kopfes. (Es bleibt dabei immerhin möglich, dass auch von den übrigen Theilen des Samenfadens Substanz in umgewandelter Form mit aufgenommen wird, vergl. Text.)

Hiermit verliert ein Satz von allgemeiner Bedeutung seinen Halt, welchen H. Fol vor zwei Jahren aufstellen konnte und welcher damals, nach den vorliegenden Kenntnissen, noch wohl motivirt schien. "Die neuen Untersuchungen", sagte Fol¹), "drängen "immer mehr zu der Annahme, dass die Substanz des Kerns der "Samenmutterzelle nicht in die Zusammensetzung des Spermatozoids eingeht; dieses besteht also aus Zellprotoplasma, "mit Ausschluss von Kernsubstanz". — Danach würde für die Bildung des Furchungskerns nur von weiblicher Seite Kernsubstanz (also Nucleinkörper), von männlicher dagegen lediglich Protoplasma beigesteuert werden.

Jetzt aber wissen wir, dass es vielmehr der Kern, und zwar gerade die chromatische Substanz des Kerns ist, die bei der Samenbildung den Spermatozoenkopf bildet. Ich darf wohl sagen, dass ich diese Thatsache endgültig und mit ausreichender Genauigkeit für die Samenbildung bei Salamandra festgestellt habe 2). Und schwerlich dürfte Jemand glauben, dass in diesem Punkt nicht ein gleichartiges Verhalten durch das ganze Thierreich gehen sollte.

Es vereinigen sich also im Furchungskern das Chromatin (die Nucleinkörper) sowohl eines männlichen als eines weiblichen Kerngebildes.

- 4) So viel ich sehe, bildet sich der Aster des Spermakerns an diesem einseitig, wird von ihm gegen den Eikern angeschoben (Fig. 9, 10 Taf. 2), und entsteht der Aster des Eikerns am entgegengesetzten Pol desselben (s. dieselbe Abbildung). Hiernach liegt also nicht bloss ein Herumgreifen des männlichen Aster um den Eikern vor.
- 5) Die Theilung des durch die Copulation entstandenen Kerns (Furchungskern) ist in keinem wesentlichen Punkt verschieden von der karyokinetischen (indirecten) Theilung sonstiger Zellkerne, wie dies nach den bisherigen Darstellungen anzunehmen wäre. Sie verläuft

<sup>1)</sup> a. a. O. p. 251.

<sup>2)</sup> Theil II, Abschnitt 3, wo auch die übrige Literatur.

mit Fadenfiguren, welche mit unwesentlichen Formabweichungen alle Phasen durchschreiten, die ich für die Kerntheilung von Gewebszellen beschrieben habe.

6) Die Muttersternform der karyokinetischen Figur hat nicht dasselbe Centrum, wie die Strahlung im Eiprotoplasma, sondern die letztere besitzt und besass schon vorher deren zwei, an den Polen. Die Radiärformen der Tochterkerne dagegen haben dieselben Centren wie die Protoplasmastrahlung, nämlich die Pole. Dies gilt nicht blos für Eizellen, sondern auch für andere Zellenarten.

Man hat es oft und mit Grund beklagt, dass die Arbeit in der Entwicklungsgeschichte gerade am Vogelei begonnen worden ist, weil sie dadurch auf mancherlei Umwege und Irrwege geführt wurde, die beim Beginnen mit anderen Objecten, z. B. Evertebraten, von vorn herein vermieden worden wären.

Aehnlich, so lässt sich vergleichsweise sagen, hat es sich unglücklich getroffen, dass die ersten genaueren Untersuchungen über die Zelltheilung und Kerntheilung im Thierkörper grossentheils gerade an der furchenden Eizelle gemacht worden sind, statt an Zellen der Wirbelthiergewebe. Die meisten Eier sind für Kerntheilungsstudien fast die ungünstigsten Objecte, die sich denken lassen. Ich darf mir solches Urtheil gestatten, nachdem ich früher, gleich Anderen, am Ei in Bezug auf die Kerntheilung im Dunkeln getappt habe. Die Arbeiten von Bütschli, Fol, Auerbach, Strasburger, O. Hertwig, Selenka und Andern, welche die Eifurchung betrafen, haben bei allen sonstigen Ergebnissen nicht zur Erkenntniss des wahren Sachverhalts der Kerntheilung geführt, trotz aller Sorgfalt und Beobachtungsschärfe der Untersucher, lediglich wegen der Widerspenstigkeit des Objectes, der Schwierigkeiten, die geeigneten Behandlungsmittel zu finden, und des damaligen Mangels an Analogien, die aus der Kenntniss der Theilung anderer Zellenarten zu entnehmen waren. Ohne diese Kenntniss würde ich das Beschriebene auch nicht gefunden haben. --

Schneider ist der Einzige, welcher bisher an einem Ei, dem von Mesostomum, die Fadenfiguren der Kerntheilung richtig gesehen und beschrieben hat (1). Um so mehr könnte es auffallen, dass gerade er jetzt in seiner letzten Mittheilung (9) nichts von gesehenen Fadenfiguren erwähnt hat. Gerade deshalb habe ich auch sein Arbeitsmittel, das Essigearmin, bei den Echiniden vorzüglich verwendet und zwar, wie man sieht, hier mit bestem positivem Erfolg. Das Ei von Asteracanthion, an dem Schneider arbeitete, ist verhältnissmässig so körnerreich und dunkel, dass das Verborgenbleiben seiner Kernfiguren unter gleicher Behandlung nicht Wunder nehmen kann.

Die Resultate dieses Abschnittes verdanke ich der Bereitwilligkeit, mit welcher die preussische Regierung mir rechtzeitig einen Arbeitsplatz an der zoologischen Station in Neapel gewährte. Herrn Professor Dohrn, den Herren Dr. Paul Mayer, Dr. Eisig und Salvatore schulde ich für vielfache freundliche Unterstützung meinen besten Dank.

#### Citirte Literatur.

- A. Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. der oberhess. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde 1873.
- Oscar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Hab.-Schr. Jena 1875, Morphol. Jahrbuch Bd. I. (Fortsetzung s. weiter am letzteren Orte).
- 3. Hermann Fol, Commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève 1877.
- 4. E. Selenka. Zoologische Untersuchungen. Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.
- 5. W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, I. Theil. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 16, 1878.
- H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Genève 1879.
- 7. W. Flemming, H. Theil von: 5) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18 p. 151.
- 8. Ed. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. 1880.
- A. Schneider, Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Ueber Befruchtung. Zool. Anzeiger v. 12. Jan. und 24. Mai 1880.

Für sonstige Literatur, welche nicht direct citirt ist, siehe: Literaturverzeichniss in Nr. 5), 7) und 8).

# Erklärung der Abbildungen auf Taf. I und II.

Die Figuren, bei denen nichts weiter über die Beobachtung angegeben, sind mit Seibert's homogener Immersion 1/12 und Abbe's Beleuchtungsapparat mit verschiedenen Ocularen (Hartnack 1, Seibert 0 und 1) aufgenommen, auf letzteres sind die Grössenabweichungen bei einzelnen Figuren zu beziehen. — Die Farbenintensität der Kernfäden auf Taf. 1 entspricht durchaus der Färbung, welche sie über dem Beleuchtungsapparat, bei weggenommener Blende und weissem Wolkenlicht, an den Präparaten zeigten. Die Farbe des Eiprotoplasma's auf Tafel 1 habe ich der Uebersichtlichkeit wegen rein gelbbraun genommen, während sie an den Präparaten mehr oder weniger röthlichen Nebenton hatte. Auf Taf. 2 sind alle dunkler schattirten Kernfigurentheile in derselben rothen Farbe zu denken, wie auf Taf. 1. — Ueber die Methode vergl. am Anfang unter a.

Die abgehobene Eimembran ist nur in Fig. 1 und 15 mitgezeichnet. Die Strahlungen im Eiprotoplasma sind nur in Fig. 1—5, 8—10, 24, 33 ausgezeichnet, anderswo nur angedeutet.

#### Tafel I.

- Fig. 1. Ei von Toxopneustes (Strongylocentrotus) lividus etwa 4 Min. nach der Befruchtung fixirt. Der Spermatozoenkopf (links) lag mit seinem spitzen Vorderende (links) abgekehrt von dem Eikern (rechts) und dem Eicentrum, hatte sich also nach dem Eindringen gedreht. (Dies kommt öfters vor, meistens ist aber die Lage die umgekehrte, vergl. Fig. 8 Taf. 2.) Am Eikern noch keine Strahlung; in der Eikörperrinde die centrische Strahlung sichtbar, welche schon das Ovarialei (Fig. 5 Taf. 2) besitzt.
- Fig. 2. Ei von Echinus miliaris, in der Grösse des vorigen dargestellt, etwa <sup>3</sup>/<sub>4</sub> Stunden nach der Befruchtung. Anfang der Karyokinese in dem durch die Copulation entstandenen Furchungskern. Vergl. Fig. 18—20 Taf. 2, etwas späteres Stadium. Vor der Fixirung und Färbung bot das Ei das Bild von O. Hertwig's Fig. 15 Taf. 12, H. Fol's Fig. 2, 3 Taf. 6 (hier Fig. 15, 16 Taf. 2); der Contour des Kerns war dabei im Leben nicht zu erkennen.
- Fig. 3. Ei von Sphaerechinus brevispinosus, etwas über 1 Stunde nach der Befruchtung. Flache Sternform der chromatischen Figur. Bei der Behandlung sind die achromatischen Fäden sehr blass, nur eben wahrnehmbar, die Polarkörperchen nicht zu sehen.

Vor der Fixirung bot das lebende Ei das Bild etwa der Fig. 16-17 Taf. 12 O. Hertwig's, Fig. 4 Taf. 6 H. Fol's.

Fig. 4. Sphaerechinus, nach der Zweitheilung: Kinese der zwei ersten Tochterkerne, welche in diesem Fall nicht ganz genau mit einander Schritt hielten (wie es sonst die Regel ist). Oben noch Kronenform, unten Knäuelform den chromatischen Figuren.

Der blassrosenrothe Ton, den in den beiden letzten Bildern auch die achromatische Figur und ihre nächste Umgebung zeigt, ist so gegeben, wie ihn günstig gerathene Essigearminfärbungen zeigen (vergl. im Eingang unter a, Methode). Ich wiederhole, dass man es nicht jedesmal so findet; meistens ist das Eiprotoplasma, oder seine Dotterkörner, leicht mitgefärbt und dann die Abgrenzung des blassrothen Hofes nicht so deutlich. Sein Umfang ist ohne jede scharfe Abgrenzung nach aussen, und entspricht nicht etwa dem Umfang, welchen der Kern vor der Kinese besass, sondern etwa dem Umfange der ganzen langgestreckten hellen Stelle, welche dann inmitten des lebenden Eies sichtbar ist (Fig. 15, 16 Taf. 2, H. Fol Fig. 2, 3, 4 Taf. 6).

#### Tafel II.

(Mit Ausnahme von Fig. 5, 15, 16 alle Figuren nach Tinctionspräparaten.)

- Fig. 5. Sphaerechinus brevispinosus, reifes Ovarialei direct in der Eierstockflüssigheit, mit Hartnack 7 aufgenommen. Strahlung im Eiprotoplasma, welche jedoch am Eierstocksei nur in der Peripherie deutlich hervortritt. Es war kein Seewasser, geschweige denn Sperma zu dem Präparat gekommen. Diese Strahlung gehört also schon dem Ovarialei an. d.: Dotterhügel Selen ka's. Vergl. oben S. 12.
- Fig. 6. Ovarialei ebendaher mit Richtungskörperbildung etwas stärker vergrössert, Essigcarmin. Die chromatischen Elemente der Kernfigur sind so klein, dass auch mit Seibert's Oelimmersion ihre Form nicht sicher festzustellen ist.
- Fig. 7. Samenfaden von Sphaerechinus, wie er sich mit Essigcarmin- oder Anilinfärbung zeigt. V vorderer, \* hinterer Theil des Kopfes.
- Fig. 8. Sphaerechinus, wenige Minuten nach der Befruchtung fixirt. Körnung nur halb ausgezeichnet. Samenfadenkopf dicht unter der Oberfläche, noch ohne deutliche Strahlung, ebenso der Eikern.
- Fig. 9. Etwas später, beginnende Strahlung an beiden.
- Fig. 10. 20 Minuten nach der Befruchtung, Berührung von Spermakern und Eikern.

Die Lage der Radiensysteme ist genau so dargestellt, wie sie sich alsbald nach der Säurewirkung zeigten. Später werden sie bei der hier gebrauchten Behandlung undeutlicher.

Fig. 11. Der gleiche Zustand von Echinus miliaris. Der veränderte Spermatozoenkopf (Centralkörper des Spermakerns) erscheint ausgesprochen körnig oder netzig.

- Fig. 12. Echinus, Stadium zwischen Fig. 9 und 10. Der Kopf zeigt einen compacten, einen k\u00f6rnigen Theil. Rechts Eikern. Schw\u00e4cher vergr\u00f6ssert dargestellt.
- Fig. 13 a. Toxopneustes, etwa 30 Minuten nach der Befruchtung, Spermakern und Eikern noch im Zustand wie Fig. 10.
- Fig. 13 b. Etwa 15 Minuten später fixirt.
- Fig. 14. Toxopneustes. a, b, c: Verschmelzung des Spermakerns mit der Grenzschicht des Eikerns. (In c sind ausnahmsweise zwei getrennte, stark gefärbte Stellen in der Eikernmembran; sonst für gewöhnlich nur eine, der Substanz des Spermakerns entsprechend). d, e: Vertheilung des Chromatins des Spermakerns in dem Eikern, dadurch Zunahme der Gerüstsubstanz im letzteren.
- Fig. 15. Ei von Sphaerechinus etwa im Zustand von Fig. 2, helle Figur schon etwas mehr verlängert; eigenthümliche Anordnung der Strahlung bei gewisser Lage des Eies (s. oben Capitel d, S. 31, 23). Schwächer vergrössert.
- Fig. 16, 17. Vor dem Beginn der Karyokinese. Kern spindelförmig. Fig. 16: bei der ersten leichten Wirkung von Essigsäure aufgenommen. Vorher war am lebenden Ei der zarte Contour des Kerns nicht erkennbar.
- Fig. 17. Gleicher Zustand, nach Färbung.
  - (Die folgenden Figuren bis Fig. 36 theils von Sphaerechinus, theils von Toxopneustes, geben eine Uebersicht aus sehr vielen gesehenen).
- Fig. 18, 19, 20. Knäuelform und Segmentation der chromatischen Figur. 19: vom Pol, 18, 20: im Aequator gesehen.
- Fig. 21 bis 24. Formen, welche den Kranz- und Sternphasen von Salamandra correspondiren.
- Fig. 22 und 23. Vom Pol gesehen. In 22: sehr enge Anordnung.
- Fig. 24. Das gleiche Stadium in einer der zwei ersten, wieder in Theilung getretenen Tochterzellen (liegt also vor Fig. 4 Taf. 1, ist die Mutterfigur zu je einem der dortigen Tochterpaare). Vom Pol gesehen, wie 22 und 23: es scheint desshalb die Strahlung im Eiprotoplasma von der Kernfigur auszugehen, in der That liegt aber (Einstellung) je ein Aster über und unter der Kernfigur; vergl. Fig. 21, 25, 26 Aequatorialansicht.
- Fig. 25, 26. Den Kränzen, Sternen und Aequatorialplatten correspondirende Formen. Fig. 25 genau im Aequator gesehen (die Schleifen decken sich desshalb sehr und es sind wenig freie Enden zu sehen). Fig. 26: mehr gelockerte Figur, etwas schräg gesehen.

(Für alle diese, und auch die folgenden Figuren ist zu berücksichtigen, dass die Fadenschleifen durch die leichte Säurequellung etwas aus der natürlichen Lage gekommen sein können.)

- Fig. 27. Nach dem Auseinanderweichen, wie Fig. 4 Taf. 1, etwas schräg. Kronenform, entspricht der Sternform der Tochterkerne (insofern die chromatischen Fäden ja offenbar als Radien zu den beiden Polen geordnet sind).
- Fig. 28. Gleiche Form in den 2 ersten Tochterzellen, auf Fig. 24 folgend; vom Pol gesehen. Optische Querschnitte der Fäden. Oben eine Umbiegung sichtbar. Die meisten Fäden erscheinen an der Umbiegung in 2 Hälften getrennt zu sein. Vergl. Text, p. 26. 27.
- Fig. 29. 30, 31. Die hierauf folgende Form (vergl. Fig. 4 Taf. 1, unteres Kernpaar), von mehr lockerer Anordnung in Folge der Säurequellung. Die Fäden sind kurze Häkchen, nur etwa halb so lang wie die Schleifen in Fig. 20, 24, vergl. Text. Fig. 29 schräg, fast vom Pol gesehen. Vergl. p. 26, 27.
- Fig. 30. Nach einem Osmium-Carminpräparat von H. Fol gezeichnet: entspricht offenbar dem Zustand von Fig. 31, die Kernfiguren sind aber zu compact und die Färbung nicht stark genug, um, auch selbst mit Oelimmersion, zu entscheiden, ob Körner oder Fadenschleifen vorliegen. Die Polarkörper sind recht deutlich, eines scheint aus mehreren zu bestehen. Die achromatischen Fäden sind hier nicht gut erkennbar.
- Fig. 32. Auf 31 folgender Zustand: Verbindung der Fäden zur Knäuelform der Tochterkerne.

Diese Kernfigur, wie auch Fig. 30, 31, ist von flacher Tellerform; zu vergleichen damit das Bild derselben vom Pol in

- Fig. 33, in einer Zelle zweiter Generation.
- Fig. 34. Darauf folgende Gerüstform der Tochterkerne (vergrössert dargestellt), an welchem deutliche, mitgefärbte Grenzmembran, welche nicht etwa durch "Abhebung", sondern durch periphere Verschmelzung der chromatischen Stränge entsteht.
- Fig. 35 und 36. Der nach sehr kurzer Ruhe darauf folgende Anfang der neuen Kinese der Tochterkerne: Fig. 35 = Fig. 18, Fig. 36 = Fig. 23, 24.

#### Abschnitt II.

Zur Kenntniss der Kerntheilung im Wandbeleg des Embryosackes von Lilium u. a. Pflanzen.

(Taf. 3. Fig. 1a-m, nach Strasburger, und Fig. 2, a-g. - Taf. 4.)

In der letzten Auflage von Strasburger's "Zellbildung und Zelltheilung" ist in Fig. 85-108 und auf S. 30 ff. die Kerntheilung am genannten Orte bei Lilium Martagon geschildert 1). Wenn diese Beschreibung der Natur entspricht, so würde allerdings nicht daran zu denken sein, dass die Mechanik der Kernfiguren hier dieselbe oder nur eine ähnliche wäre wie die, welche ich bei Thierzellen beschrieben, und bei einigen Pflanzen im Wesentlichen wiedergefunden habe 2). Ich erlaube mir, zur Erläuterung hier in Fig. 1 a-m einige Repräsentanten der Mittelstadien aus Strasburger's Figuren abzuzeichnen: das vorher im Zellkern gebildete unregelmässige Fadennetz soll nach Strasburger vorwiegend in einer Richtung gestreckt werden, die queren Verbindungsbrücken der so längsgeordneten Fäden sich nach der Aequatorialebene ziehen (Fig. 1a-b hier) und die in Schleifen verwandelten Maschen des Netzes nun vorwiegend senkrecht gegen dieselben gestellt werden. Dann sollen sich die Schleifen an ihren Polenden öffnen (Fig. 1 ik, von Galanthus, nach Strasburger p. 32) und eine "Kernspindel" resultiren, die aus einer mehr oder weniger continuirlichen, hier nur relativ schwachen aeguatorialen Platte, und von derselben abgehenden nach den Polen zu frei endenden Fäden besteht (Fig. 1 b, c). Diese Fäden sollen von verschiedener Dicke, an ihren polaren Enden manchmal angeschwollen sein.

Zwischen den von dieser Platte nach polwärts abgehenden Fäden sah Strasburger (Fig. 1c) in einigen günstigen Fällen die blassen (achromatischen) Spindelfasern, die in den folgenden Stadien deutlich an den Polen und in der Mitte hervortreten, und über deren Vorkommen und Verschiedenheit von der chromatischen

<sup>1)</sup> Offenbar ganz ähnliche Formen ferner von: Leucoium sativum, Fig. 66-84, Galanthus nivalis S. 32, auch Picea vulgaris, Fig. 111-118.

<sup>2)</sup> II. Theil dieser Beiträge.

Figur er jetzt mit mir in Uebereinstimmung getreten ist (p. 33 a. a. O.).

Die nun folgende Theilung der erwähnten aequatorialen Kernplatte (Fig. 1 b, c) fasst Strasburger so auf, dass die sämmtlichen Fäden oder andere geformten Elemente 1) derselben im Aequator eine halbirende (oder ungefähr halbirende) Spaltung erleiden 2), und die Spaltungshälften gegen die Pole rücken, indem sie theilweise Verbindungsfäden zwischen einander ausziehen, die später zerreissen (Fig. 1 d e f).

Dieses Schema der Theilung ist also sehr verschieden von demjenigen, welches ich, zwar vor Allem nach dem Verhalten der Thierzellen, aber auch unter Berücksichtigung der Pflanzenzellen aufgestellt habe. In diesem meinem Schema kommt, wie Strasburger mit Recht bemerkt, von jener "aequatorialen Spaltung" der Kernfäden nichts vor; es drückt sich einfach in den schematischen Bildern aus, die im II. Theil auf S. 208 gezeichnet sind und hier auf Taf. 4 zur Erläuterung wiederholt werden, und lautet:

- a. Muttersternform: Umbiegungen der Schleifen liegen nach dem Centrum der Mutterzelle, Schenkel nach der Peripherie (Taf. 4 A. 1, A. 2);
- b. Aequatorial platte: Umbiegungen je einer Halbportion der Schleifen drehen sich nach den Polen, Schenkel nach dem Aequator; dabei können theilweise Berührungen und Verklebungen der beiderseitigen Schenkelenden vorkommen (Taf. 4 A 3);
- c. Trennung oder eigentlich besser, Aus einan derweichen, da die ganze chromatische Kernfigur schon im Stadium a) in gleichlange Fadenschleifen segmentirt war: die beiden Schleifenportionen rücken vom Aequator ab und auseinander, in derselben Stellung, die sie in b) hatten (Taf. 4 B. 4).

Im vorigen Herbst erhielt ich durch die Güte des Herrn-Soltwedel einige Präparate desselben von Kerntheilung im Wand-

<sup>1)</sup> Nach den Figuren Strasburger's - vergl. dieselben - müssten sie sehr ungleich geformt sein.

<sup>2)</sup> Vergl. Strasburger's S. 331 a. a. O., und seine Berufung auf Schleicher's und Peremeschko's Figuren p. 333.

beleg des Embryosackes von Lilium croceum zum Geschenk. Sie waren mit Alkohol fixirt, die Färbung (Boraxcarmin und Methylgrün) diffus und nicht stark; die Kernfiguren waren nicht deutlich zu entziffern und machten nahezu den gleichen Eindruck, wie die eben besprochenen und hier abgezeichneten Figuren Strasburger's. Es gelang mir, nach Abhebung der Deckgläser drei der Stücke, die in Glycerin eingeschlossen gewesen waren, herauszunehmen, nach guter Waschung ihnen in Alauncarmin eine hinreichende Kerntinction zu geben und sie dann mit Nelkenöl-Damarlack aufzuhellen; welcher Letztere, wie ich hier notiren will, für die speciellen Dinge, um die es sich hier handelt, absolut erforderlich ist. Ich war sehr erstaunt, als ich die Objecte in diesem Zustand sah und mit ihrem früheren Ansehen, und mit Strasburgers Zeichnungen verglich.

Ich stelle den letzteren hier in Fig. 2 a-9 Taf. 3 einige Bilder der betreffenden Phasen gegenüber. Sie sind mit Seibert's hom. Imm. <sup>1</sup>/<sub>12</sub> und Abbe's Beleuchtungsapparat (Blende weggenommen, Farbenbild) gezeichnet, auch noch mit der stärkeren hom. Imm. <sup>1</sup>/<sub>16</sub> controlirt, die aber nicht mehr zeigte, als was auch mit jener schon auszumachen war.

Die Alauncarminfärbung ist allerdings, wohl zufolge der früheren Behandlung der Objecte, nicht sehr stark, lange nicht so intensiv gerathen wie sie an meinen sonstigen Kerntinctionen zu sein pflegt; immer aber stark genug, dass sich bei Wegnahme der Blendung die chromatischen Fäden sehr wohl in rosenrother Farbe präsentiren, während die achromatischen bei der angewandten Aufhellung nur als eine feine, blasse Strichelung erscheinen, die nur einen schwach gelblichen Hauch von Färbung zeigt.

Ich stelle nun zusammen, was an diesen Präparaten von den Bildern Strasburger's abweicht:

1. Es sind — worauf übrigens weniger ankommt — in allen Kernfiguren viel zahlreichere chromatische Fäden vorhanden, als er sie dargestellt hat 1).

Ich selbst habe auch nicht alle Fäden eingetragen, die sieh bei verschiedener Einstellung sehen lassen, weil das die Darstellung sehr schwierig und verworren gemacht hätte. In Fig. 2 a sind etwas mehr als die Hälfte der vorhandenen gezeichnet,

<sup>1)</sup> In Fig. 98 (1 c hier), wo die Zahl grösser ist, entspricht nach S. 31 ein Theil davon achromatischen Fäden.

- solche, die sich mit jenen grade deckten, vielfach fortgelassen. In der Mitte Aequatorialgegend der Figur sind demgemäss auch nicht alle betreffenden Umbiegungen und optischen Schnitte mit angegeben. In den 3 folgenden Bildern entspricht die Menge der angegebenen oder angedeuteten Fäden Fäden ungefähr drei Vierteln der vorhandenen; bei dem viel dichteren Bau dieser Figuren war es nicht möglich, alle genau wiederzugeben.
- 2) Die chromatischen Fäden sind überall in den Figuren von gleicher Dicke, oder zeigen doch nur hie und da ganz minimale Anschwellungen oder Verdünnungen. Von den starken Anschwellungen, Zuspitzungen etc., die Strasburger nicht nur zeichnet, sondern auch beschreibt (p. 31), ist nichts zu finden.
- 3) Man sieht in der Aequatorialebene nicht eine zusammenhängende Platte, wie es Strasburger's Fig. 95, 96 (hier 1 b) von Lilium Martagon, Fig. 1 i k l (hier) von Galanthus, Fig. 75 und 111 ff. Taf. III und IV a. a. O. von Leucoium und Picea geben, sondern nur dichtgedrängte Windungen, optische Schnitte von solchen und auch von freien Fädenenden, letztere mit Deutlichkeit natürlich nur nach dem Umfange der Figur erkennbar (Fig. 2 a b).
- 4) Man sieht vielfach eine Form, welche sich bei Strasburger nicht findet, und welche, wie ich nicht anders annehmen kann, zwischen meiner Fig. 2a und 2c liegen muss: es erscheint in der Aequatorialebene eine helle Marke, in der sich nur hie und da chromatische Fäden zeigen: die beiden halbwegs getrennten Fädenportionen richten, noch gerade wie in Fig. 2a, freie Enden nach polarwärts, aequatorialwärts bildet jede ein Gewirr von Biegungen, optischen Schnitten und Fadenenden, welche ungefähr parallel der Aequatorialebene herausstehen.
- 5) Weder in dieser Form, noch in der folgenden, der Tonnenform (Fig. c-d), sind chromatische Verbindungsbrücken zwischen den Tochterportionen in der Weise zu sehen, dass ein dicker Faden einer Tochtergruppe sich allmählig schlank zuspitzte, wie es Strasburger so vielfach darstellt (Fig. 1 e, 1 m). Wo man hier zwischen den Tochtergruppen gefärbte Fäden angeordnet findet, da sind sie ebenso dick, wie die

in den Tochtergruppen selbst liegenden (Fig. 2b). Es können dies sämmtlich Schleifen sein, die noch nicht auf ihre künftige Seite übergetreten sind, und geben also keineswegs einen Beleg dafür, dass hier eine substantielle Trennung vorher zusammenhängender Elemente im Aequator vor sich gegangen sein müsste, wie es Strasburger annimmt.

- 6) In den folgenden (Stern- oder Kronen-) Formen der Tochterkerne (Strasburger's Fig. 101, 102, 103, Fig. 1 e f g hier) sind ebenfalls keine kolbigen Anschwellungen und Zuspitzungen, und verschwimmende Enden an den Fäden zu sehen, wie sie dort gezeichnet sind; die Fäden vielmehr in ihrer ganzen Länge von gleicher Dicke, und scharf begrenzt.
- 7) Ueber die weitere Umformung und Anlage der Tochterkerne giebt Strasburger an: "sie biete nichts Eigenthümliches; die Elemente nähern sich einander bis zur seitlichen Verschmelzung (Strassburger Fig. 103—104, gh hier), nachher hebe sich eine Membran von den jungen Zellkernen ab. Ich finde dagegen, dass die auf Strasburger's Fig. 1 ef (meine Fig. 2 d e) folgenden Formen, welche der Reihenfolge nach denen der Fig. g—h Strasburger's entsprechen, keineswegs "verschmolzene Elemente" enthalten; diesen Eindruck bekommt man nur bei ungenügender Färbung und mit Systemen bis Hartnack 9 à imm., bei guter Tinction aber, mit Oelimmersion und Beleuchtungsapparat zeigen sich solche Kerne auf's deutlichste in Knäuel- und Gitterformen (Fig. 2 ef g).

Hiernach hat also Strasburger in diesen Fällen entweder stark verzerrte und entstellte Objecte vor sich gehabt<sup>1</sup>), oder er hat seine Präparate missverstanden, weil es an hinreichend starker Kerntinction und geeigneter Beleuchtung fehlte.

Die Unterschiede seiner und meiner Bilder, welche ich aufgezählt habe, können nur Demjenigen geringfügig erscheinen, der mit dem jetzigen Stande der Kerntheilungsstudien nicht näher bekannt ist. In der That sind diese Unterschiede ausschlaggebend in der Frage, ob die Theilungsmechanik in diesem Pflanzengewebe

<sup>1)</sup> Was mir jedoch weniger wahrscheinlich ist, da die mir vorliegenden Objecte von Lilium ebenso wie die seinigen mit Alkohol fixirt waren.

principiell die gleiche sein kann, wie die, welche in Thiergeweben gezeigt ist. Nach Strasburger's Bildern geht dies nicht an, nach den meinigen lässt es sich ungezwungen durchführen.

Die Phase der Fig. 2 a Taf. 3 entspricht offenbar der Reihenfolge nach der Sternform bei Salamandra (Fig. B1 und B2 auf Taf. 4, zu vergleichen mit A1 daselbst). Diese Form hat bei Lilium nur in so fern eine abweichende Anordnung, als die Schleifenschenkel hier nicht radiär nach allen Richtungen divergiren, sondern vorwiegend nach zweien: die einen Schenkel mehr parallel der Axe gelagert, die andere mehr parallel dem Aequator. Vom Pol gesehen, würde sich also auch eine Sternform bieten.

Da man aber in den flachgeformten Objecten alle Kernfiguren senkrecht gegen die Theilungsaxe, oder doch schräg gegen dieselbe vor sich hat, tritt jene nicht hervor.

Bei den geschlängelten oder gebogenen Fädenlagen, wie sie in Fig. B 2, B 2\* Taf. 4 angedeutet sind, werden natürlich Bilder wie Fig. 2 a Taf. 8 herauskommen.

Aus dieser Form Fig. 2 a Taf. 3 kann die spätere, Fig. 2 c Taf. 3, in ganz derselben Weise entstehend gedacht werden, wie dies bei Salamandra thatsächlich erfolgt: die Umbiegungen der Schleifen, die bisher nach der Aequatorialebene gerichtet lagen, kehren sich gegen die Pole (Fig. B 3 Taf. 4), so dass nun Bilder wie Fig. 2 c, d Taf. 3 resultiren. - Zwischen beiden würden hier Formen auftreten, die in den kurzen, polar zusammengedrückten Kernfiguren von Salamandra nicht so zum Ausdruck gelangen (Fig. 2 b Taf. 3). Die beiden Tochterportionen haben sich schon gruppirt, machen Versuche umzuklappen und auseinanderzurücken (wie in den flachgeformten Sternen von Salamandra, Th. II p. 208 Fig. 3), bleiben aber noch zeitweilig nach der Aequatorialebene attrahirt; die einen Schleifen sind in diesem Zustand sehon mit ihren Winkeln nach den Polen gerichtet, die andern noch nicht; den ersteren entsprechen die einzelnen Schenkel, die man in der hellen Marke inmitten der Fig. 2 b Taf. 3 sieht, den letzteren die noch polar hervorragenden. Endlich überwiegt die polare Attraction und schlägt der Zustand in den der Fig. 2 c, d Taf. 3 über (Schema: Fig. B 2 bis B 3 Taf. 4).

Uebrigens kommen auch bei den Amphibien ähnliche Zwischenformen vor; ich bitte dafür meine Fig. 6 und 7, Taf. 1 Th. II anzusehen und mit Fig. 2 b Taf. 3 hier zu vergleichen. Es wäre

möglich, dass ein solches vorläufiges Auseinanderweichen auch hier regelmässig vorkommt, aber nur kurz dauert und desshalb nicht oft fixirt wird.

Nachdem die chromatischen Tochterkernmassen dann die Sternform (oder wenn man hier lieber so sagen will, Kronenform) in Fig. 2 e (1 g) durchgemacht haben, gehen ihre Elemente zunächst in die Knäuel- oder Gitterform über (Fig. 2 e—f—g), welche Strassburger hier wie bei vielen andern seiner Objecte übersehen, oder doch nicht berücksichtigt hat; während ich sie bei all den meinigen, Thier- wie Pflanzenzellen finde und, als deutliche Repetition der Knäuelphase des Mutterkerns, für typisch halte.

Ob noch später hier völlige Verschmelzungen der chromatischen Fäden in den Tochterkernen vorkommen mögen, und eine Membran von diesen sich abhebt, wie Strasburger es annimmt, kann ich nicht beurtheilen, da in den mir vorliegenden Objecten diese Formen nicht vorkommen. Dies ist aber gleichgültig für die Uebereinstimmung mit der Phasenfolge bei Thierzellen, wie ich sie behaupte und wie sie Strasburger bestreitet. Er benutzt als Argument für diesen Zweifel unter Anderm, dass die chromatischen Stäbchen der Tochterkerne bei Pflanzen schon vielfach in der (meiner) Sternform (das wäre Strasburger's Fig. 1 g hier) mit einander verschmölzen und so im Folgenden blieben, so dass dann freilich die Repetition der Knäuelform fehlen würde. Ich habe dagegen hier gezeigt, dass in der That sowohl während der Sternform als der Knäuelform die Elemente getrennt liegen (Fig. 2 e f g) und nur eine unzureichende Beobachtung den Eindruck geben kann, als wären sie verschmolzen.

Vollkommen richtig hat Strasburger beobachtet, dass in den Formen, welche der Figur 2 a Taf. 3 vorangehen, an den Polseiten der Figur vielfach zu sammenhängende Schleifen zu sehen sind (Fig. 1 a, 1 i k hier, Fig. 4, 5, Seite 32, Fig. 94 Seite 30 unten). Dies involvirt keineswegs, wie es scheinen könnte, eine Abweichung von dem Verhalten bei Salamandra u. a.; es lässt sich vielmehr ganz wohl einfügen in die Segmentirungsstadien der Figur (Knäuelbis Kranzformen, z. B. in meinem Theil I Taf. XVII Fig. 6, 7 11); wie die Segmentirung des Fadenknäuels sich dort bis in die Sternform hinein verzögern kann, so wird das auch hier bei den Pflanzen sein können, wo nach meiner

hier gegebenen Auffassung die Form der Fig. 2 a oder 1 b und 1 i k der Sternform des Mutterkerns entspricht.

#### Abschnitt III.

## Einige neue Ergebnisse über Karyokinese und Kernbau.

(Taf. 3, Fig. 3-9.)

Für ein künftiges Verständniss der Karyokinese liegt eine wichtige Vorbedingung in der weitern morphologischen Erforschung der achromatischen Füdenspindel. Wir wissen noch nicht, wie und woraus sie sich formt 1), können nicht sicher sagen, in welcher Weise sie bei der Ausbildung der Tochterkerne betheiligt ist, und dürfen daher jeden neuen thatsächlichen Beitrag zu ihrer Kenntniss als brauchbar hinnehmen.

Was ich in dieser Hinsicht hier beschreiben will, ist schon etwas zu fein, um auch selbst bei Salamandra mit Trockensystemen oder Wasserimmersionen deutlich hervorzutreten, obwohl es, wenn man es einmal kennt, auch mit solchen Mitteln einigermaassen zu sehen ist. Ich bin erst durch die homogene Immersion (Seibert  $^{1}/_{12}$  und  $^{1}/_{16}$ ) und bei Benutzung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates auf diese aufmerksam und über sie klar geworden.

Denn die achromatischen Fäden sind an den meisten Zellenarten der Urodelen und der Wirbelthiere überhaupt so blass und so gering an Masse, dass ich ja im Anfang der Untersuchung hier selbst an ihrer Existenz zweifeln konnte. Es ist mir dann gelungen, sie im Stadium der Aequatorialplatte vielfach bei Salamandra aufzufinden (Th. II Abschn. 2, F), bisher aber hatte ich sie stets nur an solchen Kernfiguren studirt, welche in der Aequatorialebene gesehen vorlagen<sup>3</sup>). Man kann sie aber auch in

<sup>1)</sup> Die neue Annahme Strasburger's, dass die achromatische Figur aus dem Zellprotoplasma in den Kern hineindringen soll, ist vor der Hand weder beweisbar, noch widerlegbar; ich bespreche sie im Schlüssabschnitt näher.

<sup>2)</sup> Die Benutzung der letzteren verdanke ich der Freundlichkeit meines Collegen Heller.

<sup>3)</sup> S. d. Fig. auf Taf. 2, Th. II.

der Ansicht vom Pol aus erkennen und sieht dabei Einiges, was die Aequatorialansicht nicht zeigt.

Es gelingt dies bei Salamandra am Besten bei Kernfiguren, welche im Uebergang aus noch gebogenen Fädenlagen in die eigentliche Sternform begriffen sind 1); ich habe sie früher als Kränze bezeichnet, weil sie bei der Ansicht vom Pol vielfach ein grösseres freies Mittelfeld zeigen; während in der nachfolgenden eigentlichen Aequatorialplatte 2) die Anordnung zu dicht zu sein pflegt, als dass sich ein solches Feld noch darstellte. In jenen Kränzen nun sieht man hie und da schon mit Hartnack Imm. 9 ein körnigstreifiges Wesen, welches durch die Oelimmersion in das Bild der Fig. 3 und 43) auf Taf. 3 aufgelöst wird.

Was man hier vor sich hat, ist offenbar das Polarbild der achromatischen Fädenspindel, die demnach sehon in diesem Stadium, während der ersten Anlage der Muttersternform, existirt. Sie ist aber bei aequatorialer Ansicht bei Salamandra nicht zu sehen, weil hier, bei der Grösse der chromatischen Figur im Verhältniss zur achromatischen, die erstere durch die Strahlen des Sterns verdeckt wird (Fig. A 1 Taf. 4). — Die blassen Fäden bilden eine weitbauchige Spindel, sind also bei der Polaransicht natürlich nur durch verschiedene Einstellung in das Bild zu projiciren, welches Fig. 3 und 4 Taf. 3 geben. In jedem Pol, wo sie zusammentreffen, sieht man ein mattglänzendes Körperchen, welches an guten Safraninpräparaten, gleich den blassen Spindelfäden selbst, fast keine Spur von Färbung zeigt: offenbar das Aequivalent der Polarkörperchen, welche H. Fol (s. Abschn. 1) an Eizellen bekannt gemacht hat. Ich habe die Polarkörper hier in Fig. 3 und 4 Taf. 3 zu Gunsten der Wiedergabe etwas dunkler, schärfer umrandet gezeichnet, als sie zu sehen sind; an ihrer Existenz als körperliche Dinge kann bei gutem Licht kein Zweifel bestehen. Ob sie jedoch ganz compact oder, wie man es öfters bei Eiern sieht, aus mehreren Körperchen combinirt sind, lässt sich hier nicht mehr entscheiden. Die blassen

<sup>1)</sup> Taf. 3, Fig. 3, 4, 6, 7, 5. Erkl.; Th. I Taf. XVII Fig. VI u. A.

<sup>2)</sup> Th. II Taf. I Fig. 10-14, hier Taf. 4 A 3.

<sup>3)</sup> Fig. 3 Taf. 3 ist eine Doppelfigur, Theilung einer zweikernigen Zelle, wie ich solche von mehrkernigen Zellen schon im Th. II, Taf. 2 und 3 darstellte, und jetzt im Epithel und Bindegewebe öfter gefunden habe.

Spindelfäden scheinen als directe substanzielle Fortsetzungen von ihnen auszugehen.

Es besteht also auch in diesem Punct Homologie zwischen zwei Zellenarten, die in Bezug auf die Formverhältnisse der Kernfigur sonst möglichst weit von einander abweichen: die Polarkörperchen finden sich sowohl in diesen Zellen von Salamandra mit ihrem grossen Chromatinreichthum und ihren sehr kleinen achromatischen Figuren, als in den Eizellen, wo die blasse Spindel relativ mächtig und die ehromatische Figur winzig ist. Diesem Unterschied entsprechend, sind sie aber auch in den Eiern weit grösser als in den Amphibienzellen.

Ich möchte hiernach glauben, dass sich namentlich bei Pflanzenzellen die Polarkörperchen bei genauerer Untersuchung recht vielfach finden lassen werden, weil dort die achromatischen Figuren relativ viel Masse haben. Die Hodenzellen von Salamandra, wo ein ähnliches Verhältniss besteht, will ich demnächst auf diesen Punct prüfen.

Bei einigen Aequatorialplatten, die ich schon früher genauer studirt hatte, so bei dem Object der Fig. 12 Taf. 1 Th. II ist mit Hartnack Imm. 9 und 10 auch bei bestem Licht nicht mehr zu sehen, als was ich dort zeichnete: ein anscheinendes Aufhören der blassen Spindelfäden in einer Ebene. Die Oelimmersion zeigt bei richtiger Beleuchtung, dass die Fäden dort nicht aufhören, sondern sich convergirend noch etwas weiter fortsetzen und im Pol zusammentreffen. Es liegen gerade hier um die Pole her einige Körneransammlungen im Protoplasma, welche für Hartnack Imm. 9 und 10 das Bild schon hinreichend verdunkeln, um hier die Fäden unsichtbar zu machen.

Es ist aber damit keineswegs gesagt, dass die Spindelfäden stets in einem Punct im Pol zusammentreffen müssten. Bei Eiern kommen oft Bilder zur Beobachtung, wie auf Taf. 2 hier, wo eine flächenförmig ausgedehnte Gruppe von Polarkörperchen vorliegt; und bei Pflanzen mag vielleicht Aehnliches vorkommen.

Interessanter als die Polarkörperchen, über deren Bedeutung sich für jetzt noch nichts aussagen lässt, ist eine andere Erscheinung, welche gleichfalls in der Polaransicht zum Ausdruck kommt, und welche auf Anknüpfung physiologischer Gedanken schon eher Aussicht bietet.

Die Umbiegungswinkel der Fadenschleifen, welche die kranzoder sternförmige chromatische Figur zusammensetzen (Fig. 3, 4 Taf. 3), liegen vielfach deutlich in Berührung mit je einem der achromatischen Fäden.

Die Blässe und Feinheit der Letzteren ist allerdings so gross, dass ich dies bis jetzt auch mit den Oelimmersionen nur bei besonders günstigen Figuren mit weitem Mittelfeld, die mit der Axe fast gerade vertical im Präparat liegen, feststellen kann; und auch dort nur bei einem Theil der Fäden. Es finden sich aber solche Fälle grade in den am besten fixirten Präparaten, wo die Kerne und Kernfiguren auch sonst besonders regelrechte Formen und geringfügige Schrumpfung zeigen. Es ist hiernach wahrscheinlicher, dass die Berührung je einer chromatischen Schleife mit einem der achromatischen Fäden 1) der natürlichen Lage entspricht, als dass beide Dinge durch Verrückung beim Einwirken des Fixirungsmittels künstlich in Berührung gekommen sein sollten. Es würde sich danach ergeben, dass der Winkel der chromatischen Schleife von dem entsprechenden achromatischen Faden attrahirt wird, und dass die Schleifen später, bei der Trennung der Mutterfigur, sich an den blassen Fäden entlanggleitend in zwei Gruppen auseinanderordnen (Schema, Fig. A 1, A 2, A 3). Es würde, eine solche Attraction vorausgesetzt, nicht unbedingt nothwendig sein anzunehmen, dass dieselbe immer ganz zur directen Berührung führen muss, und so würde man die Fälle auffassen können, in denen man Schleifenwinkel weiter von der achromatischen Spindel entfernt findet; wobei jedoch auch einige Verrückung durch die Reagentien im Spiel sein kann.

In einigen Exemplaren von Stern- oder Kranzformen liegen die ehromatischen Fadenschleifen so lose, dass sie sich mit Hülfe

<sup>1)</sup> Ich bitte daraus aber noch nicht den Schluss zu ziehen, als ob ich annähme, dass die Zahl der chromatischen Segmente stets gleich der ganzen Zahl, oder auch gleich der Hälfte der achromatischen sei. Beides wäre möglich, bliebe aber noch zu ermitteln; denn die Zählung der achromatischen Fäden ist für jetzt ein frommer Wunsch, während die der chromatischen allerdings in günstigen Fällen gelingt (siehe unten).

von Oelimmersion und Beleuchtungsapparat 1) zählen lassen. drei Fällen, bei Mund- und Kiemen-Epithelzellen der Salamanderlarve, ist mir dies bis jetzt ganz klar gelungen; hier waren es jedesmal vierundzwanzig Schleifen (Fig. 6 und 7 Taf. 3 sind 2 von diesen Fällen). In etwa 20 anderen Fällen, Epithel und Bindesubstanz betreffend, liessen sich die meisten Schleifen zwar deutlich abgrenzen, an einigen Stellen aber, wo die Fäden in optischen Schnitten und dichter lagen, blieb die Entscheidung unmöglich, ob Unterbrechungen vorhanden waren und ob sonach einige Schleifen mehr oder weniger vorlagen. In diesen circa 20 Fällen betrug die Zahl der gezählten Schleifen 17 bis 22, die der übrigen, unsicheren war der Schätzung nach so, dass auch hier überall die Annahme von 24 zulässig wäre 2). Es lässt sich hiernach natürlich nicht behaupten, dass diese Zahl auch nur bei diesen Geweben genau eingehalten würde; immerhin scheint mir der Befund vorläufig bemerkenswerth, schon um zu zeigen, wie viel sich mit den Kernen von Salamandra machen lässt.

Betrachtet man an reinen scharfen Kerntinctionspräparaten von Epithel, Bindesubstanz, Muskeln u. A., nach Chromsäure-, Pikrinsäure- o. a. Fixirung, die ruhenden Kerne mit Trockenlinsen oder Wasserimmersionen bis Hartnack Nr. 10<sup>3</sup>), so sieht man was ieh im I. Theil beschrieben habe: ein loses, unregelmässiges Gertist von feineren und gröberen Strängen, Verdickungen darin, Nucleolen meist in diesen eingeschlossen; eine Kernmembran, die einen scharfgefärbten, continuirlichen Grenzcontour zu bilden scheint, und als übrige Substanz des Kerns eine Zwischenmasse, die körnig aussieht und anscheinend gleichmässig und viel matter, als die vorerwähnten Theile gefärbt ist (z. B. Fig. 1 a Taf. 1, Th. II).

In dieser scheinbar homogenen Zwischensubstanz zeigt die homogene Immersion bei weggenommener Blende des Be-

<sup>1)</sup> Gute Färbung vorausgesetzt, ohne Blende, gutes weisses Licht.

<sup>2)</sup> Solcher Fall ist z. B. die im Th. II gezeichnete Fig. 9 Taf. 1, wo ich nur 19 Schleifen dargestellt habe, an einigen Stellen in der Mitte aber, wo die optischen Durchschnittsbilder keine sichere Abgrenzung der Enden zuliessen, einiges habe ausfallen lassen. Vergl. auch Erkl. d. Fig. 4 Taf. 3.

<sup>3)</sup> Unter Hülfe des Beleuchtungsapparats kann man auch mit diesen Wasserlinsen das weiter Beschriebene schon theilweise erkennen.

leuchtungsapparats, also im reinen Farbenbild; nun noch ein viel feineres Gerüstwerk von tingirten Bälkchen, in Fortsetzung der gröberen, die man schon mit schwächeren Mitteln sieht (vergl. Fig. 8, 9, 10 Taf. 3 hier mit Fig. 1 a, Taf. 1 Th. II, Fig. 1, 7 Taf. 15 Th. I). Offenbar ist die anscheinende feine Körnung, die sich in der "Zwischensubstanz" des Kerns findet", nur der Ausdruck von optischen Quer- und Schrägschnitten dieser feineren Bälkchen.

Das, was man "Zwischensubstanz des Kerns" nennen kann, wird hierdurch auf einen geringeren Theil reducirt als ich früher annahm; denn, so lange man sie nicht unterscheiden konnte, habe ich damals die feinen Bälkchen natürlich dabei mitgerechnet. Dies bezieht sich auch auf dasjenige, was ich früher a. a. O. über die Tingirbarkeit dieser "Zwischensubstanz" angab. Es ist möglich, dass die homogene Farbe, die sie mit schwächeren Linsen zeigt, nichts anderes ist als Ausdruck der Färbung der feineren Bälkehen, dass also die Substanz, die noch zwischen diesen übrig bleibt, wirklich achromatisch sein mag. Hierüber ganz sicher zu entscheiden, ist auch mit den neuen Linsen schwer. Bei recht flachen Kernen erscheinen mir die Maschen zwischen den Bälkchen im reinen Farbenbild manchmal in der That ebenso farblos, wie das den Kern umgebende Zellplasma<sup>2</sup>); meistens haben auch jene Maschen noch einen deutlichen Farbenschimmer, doch bei etwas dickeren Kernen könnte dies immer auf dem durchschimmernden farbigen Licht anderer, darüber oder darunter liegender Bälkchen beruhen.

Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob diese feinere Fortsetzung des Netzwerkes Natur- oder Reagentienproduct ist. Es braucht nicht gesagt zu werden, dass man von so zarten Verhältnissen im lebenden Kern nichts sehen kann: hier muss man schon zufrieden sein festzustellen, dass die gröberen Gerüststränge intra vitam so, wie ich sie früher beschrieben habe, vorhanden sind; und letzteres gelingt allerdings mit der homo-

<sup>1)</sup> S. Th. I Abschn. 1. (Vergl. die Fig. 1 a, 2 a b Taf. 17 ebenda, und Fig. 1 a Taf. 1 Th. II).

<sup>2)</sup> Natürlich immer reine Kerntinction vorausgesetzt! (Alauncarmin, Anilin-Kerntinction, oder solche Hämatoxylinfärbungen, bei denen das Zellprotoplasma gar keine Mitfärbung hat).

genen Immersion, bei geeignet regulirter Abblendung, noch weit schlagender als mit den Wasserlinsen. Da diese gröberen Netzbalken also unzweifelhaft vital praeformirt sind, so hat man einigen Grund dies auch von den feineren vorauszusetzen, da diese, ausser in der Dicke, in keiner Beziehung andere Beschaffenheit zeigen als jene. Ein Beweis liegt allerdings nicht vor. Auch für den Fall — der mir als der wahrscheinlichere vorkommt — dass das feinere Netz Natur ist, bleibt es natürlich ganz möglich, dass die Reagentien an den Strängen einige Schrumpfung oder Verzerrung hervorgebracht haben.

Die Kernwand zeigt sich bei flüchtigem Hinsehen wie aus zusammengeordneten Körnern bestehend; sieht man aber genauer nach, so ergiebt sich, dass kleine Portionen von chromatischer Substanz innen an dem Umfangscontour des Kerns anlagern, die genau so intensiv gefärbt sind, wie die chromatischen Gerüste im Innern des Kerns (Fig. 8, 9, 10). Diese Portionen sind von meist abgeflachter, unregelmässiger Form, erstrecken sich hie und da als stärkere Fortsätze in das Innere des Kerns (s. ebenda, besonders Fig. 9), sind aber an den meisten Stellen allerdings unter sich von annähernd gleicher Grösse, so dass dadurch der Eindruck zu Wege kommt, als sei die Kernwand von ziemlich gleichmässig vertheilten Lücken durchbrochen.

Ob nun solche Lücken wirklich existiren, oder ob der Raum der Kerngrenze, der so von chromatischer Substanz freigelassen ist, noch durch eine feste Wandschicht überspannt wird, lässt sich bis jetzt nicht entscheiden. Auf alle Fälle wollte ich den obigen Befund schon erwähnen mit Rücksicht auf die Ansicht Klein's und Anderer, nach welcher die Bälkchen des Kernnetzes nach Aussen mit den Structuren im Plasma der Zelle zusammenhängen sollen¹). Dafür könnte man nun diese fraglichen Lücken, als eventuelle Form der Kernwand, offenbar nicht in Anspruch ziehen. Denn gerade die Substanz des Netzwerks im Kern, welche nach jener Ansicht Fortsätze nach Aussen schicken soll, hängt ja susammen mit den verdickten Stellen der Kernwand, geht in sie über, und ist so tingirbar wie diese Portionen der Wand selbst.

Nach den hier vorläufig mitgetheilten Befunden habe ich meine

<sup>1)</sup> Ich babe dies nicht geläugnet, wie von anderer Seite irrig angegeben worden ist, sondern halte es nur bis zur Zeit für nicht erwiesen. S. d. früheren Theile d. Beiträge.

früheren Sätze über den Bau des Kerns $^1$ ) durch folgendes zu erweitern:

a. Das, was ich Zwischensubstanz des Kerns genannt habe, enthält an Reagentienpräparaten, vermuthlich auch intra vitam, noch eine verfeinerte Fortsetzung des Kerngerüstes.

Die feine Körnung, welche man an Reagentienpräparaten in der Zwischensubstanz des Kerns mit schwächeren Linsen (bis Hartnack 10) sieht, und von welcher ich es früher möglich liess, dass sie auf Gerinnung in einer homogenen Masse beruhen könnte, ist auf optische Durchschnitte jener feinen Bälkchen zurückzuführen.

Die letzteren sind die directe Fortsetzung der gröberen, und sind chromatisch (tingirbar) gleich ihnen. Vielleicht ist darauf die ganze Tingirbarkeit der Zwischensubstanz des Kerns zurückzuführen.

b. Die Kernwand, soweit sie tingirbar ist, besteht aus kleinen peripheren Ausbreitungen der Netzbälkehen am Umfange des Kerns, die aus der gleichen Substanz constituirt scheinen, wie die Bälkehen selbst. Ob ausserdem noch eine nicht tingirbare, schliessende Membran den Kern umgiebt, bleibt zu entscheiden.

#### Abschnitt IV.

## Kerntheilungen beim Menschen.

(Taf. 3 Fig. 11-16.)

Nachdem die karyokinetische Theilung bei Säugethieren — im physiologischen Wachsthum von mir 2), in menschlichen Sarkomen und Carcinomen von J. Arnold 3) — festgestellt worden ist, und nachdem J. Gaule sie aus dem Pankreas des Hundes

<sup>1)</sup> Th. I p. 348, 356 ff., Th. II p. 152 ff.

<sup>2)</sup> Th. II, Abschn. 1, D. Seitdem hat Pfitzner bei Säugethierembryen und jungen Thieren (Hund) in verschiedenen Geweben zahlreiche Theilungsfiguren gefunden (bisher noch nicht publicirt).

<sup>3)</sup> Virchow's Archiv Bd. LXXVIII p. 2 ff.

beschrieben hat 1), scheint es eigentlich überflüssig, ihr Vorkommen beim Menschen noch anderweitig zu beschreiben. Denn obschon es Fachgenossen giebt, welche nicht eher einer Sache näher treten, als bis sie ihnen auch bei Homo sapiens praesentirt wird, so sollte man dieser Richtung doch keinerlei Concession machen. Wenn ich es doch geeignet finde, hier Einiges über menschliche Kerntheilungen zu bringen, so geschieht es hauptsächlich, weil man nach der citirten Arbeit Arnold's vermuthen könnte, dass die beim Menschen vorkommenden Formen durchweg in Manchem erheblich von denjenigen abwichen, die ich bisher besonders von Amphibien genauer beschrieben habe; oder dass sie doch beim Menschen sehr vielfältige Varianten böten. Durch das, was ich bis jetzt gefunden habe, würde diese Annahme aber nicht gestützt werden.

Sehr klare Präparate von menschlicher Kerntheilung habe ich aus dem Epithel einer Cornea vom Erwachsenen. Der Bulbus, den ich der Güte meines Collegen Völckers verdanke, war wegen einer Geschwulst in der Orbita exstirpirt, an der Hornhaut nichts Abnormes zu bemerken. Der Bulbus kam etwa 10 Min. nach der Exstirpation in Chromsäure von ½ p. c.; die Schnitte von der Cornea wurden in Safranin gefärbt.

In der untersten und zweitunteren Schicht des Epithels finden sich Theilungen, ziemlich sparsam und verstreut, nirgends local gehäuft. Von einer grossen Zahl Schnitte,  $10-15~\mu$  dick und  $^{1}/_{3}$  bis  $^{1}/_{2}$  der Hornhautfläche begreifend, enthält noch nicht einmal die Hälfte Theilungen.

Zur Verdeutlichung ihrer Formen begnüge ich mich, in Fig. 11-15 Taf. 3, einige der Hauptphasen, mit homogener Immersion und Beleuchtungsapparat, zu zeichnen. Die Bilder sind bei gutem Licht durchaus deutlich und klar<sup>2</sup>). Man sieht, es sind Formen

<sup>1)</sup> Arch. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte 1881. Inzwischen hat A. Bockendahl auch in der Submaxillaris von Carnivoren zahlreiche Theilungen gefunden.

<sup>2)</sup> Mit Rücksicht darauf, dass Gaule in der vorher citirten Arbeit anführt, es habe ihm im Pankreas des Hundes erst die Oelimmersion die Zelltheilungen als solche ganz deutlich gemacht, will ich jedoch bemerken, dass im Harnhautepithel beim Menschen die Kernfiguren gross und deutlich genug sind, um schon mit Hartnack 9 à imm. bei gutem Licht die Phase sicherzustellen. Doch sind allerdings die Détails: die Doppelfäden, der Bau der Tochterkerne in Fig. 13, erst mit Oellinse und Beleuchtungsapparat zu erkennen.

der chromatischen Figur, ganz wie sie bei Salamandra maculata vorkommen. Ich habe gerade einige Formen mit beginnender oder durchgehender Fädenlängsspaltung gewählt, um zu zeigen, dass auch diese hier nicht fehlt. Die achromatische Figur ist bei der Kleinheit der Objecte nicht zu ermitteln; kein Wunder, wenn man bedenkt, dass sie auch bei Salamandra recht schwer studirbar bleibt. Beim Vergleich der beiderseitigen Bilder dürfte schon starke Zweifelsucht zu der Annahme gehören, dass diese menschlichen Zelltheilungen irgendwie erheblich von denen bei Amphibien abweichen sollten.

Ein anderer menschlicher Bulbus war wegen eines Pigmentcarcinoms der Conjunctiva exstirpirt, und etwa 1/4 Stunde nach der Operation in 1/6 p. c. Chromsäure gekommen. Das Geschwulstgewebe reichte am Limbus corneae bis in das Hornhautgewebe hinein; die Lamina basalis anterior lag auf eine Strecke weit noch unverändert innerhalb des ersteren. Ich vermuthete danach, dass sich an Schnitten durch Tumor und Cornea reichliche Theilungen finden würden, sah mich aber völlig getäuscht; weder im Epithel oder in der Bindesubstanz der noch unveränderten, benachbarten Hornhaut, noch auch in dem Carcinomgewebe selbst, habe ich bis jetzt bei vielem Suchen eine einzige Theilung finden können. Hieraus ist entweder zu schliessen, dass die Theilungen auch in Geschwulstgeweben, wie in so vielen anderen, in Schüben, mit Intervallen verlaufen; oder, dass die Zeit von etwa 5 Minuten, um welche das Einlegen gegen den ersten Fall verspätet war, schon genügt hatte um die etwa in Gang befindlichen Theilungen zum Ablauf zu bringen. Im letzteren Falle würde die Dauer einer Zelltheilung in diesen Geweben beim Menschen also in der That, wie ich es früher vermuthet hatte, erheblich kürzer sein wie bei den Urodelen: schätzungsweise eirea 1/2 Stunde, bei letzteren 2 bis 5 Stunden. - Oder endlich, es können diese beiden Schlüsse neben einander zutreffen.

Ferner fand ich Zelltheilungen mit kinetischen Figuren (Fig. 16 Taf. 3) im Blut eines Leukocythämischen, zu dessen Untersuchung mir Herr College Quincke freundlich verhalf. Das Blut hatte einen excessiven Reichthum an farblosen Zellen und zeigte eine gelbweissliche Farbe. Ich untersuchte es einfach durch Ein-

deckung mit dünner Essigsäure, da die Ehrlich'sche Trockenmethode, so schön und nützlich sie für andere Zwecke ist, für das Aufsuchen von Kernfiguren sich nicht brauchbar zeigte: sie verschrumpft dieselben zu sehr. Die Theilungen lassen sich auch in Essigsäurepräparaten unschwer finden: die Zellen sind aber um so vielkleiner als an der Cornea, dass das Détail der Phasen nicht mehr deutlich hervortritt.

Es interessirte natürlich vor Allem die Frage, ob die Theilungen so zahlreich waren, dass man die Vermehrung der farblosen Zellen wesentlich hätte in das strömende Blut selbst verlegen, und dabei indirecte Theilung als einzigen Modus hätte voraussetzen können. Dies war nicht der Fall. Bei zwei Untersuchungen ergab sieh die Zahl der indirecten Theilungen im Blut als so gering, dass schätzungsweise höchstens auf mehrere Tausend Zellen eine in Karyokinese befindliche kam.

Es ergeben sich hiernach zunächst folgende Annahmen als möglich:

- 1) Entweder: dass die farblosen Zellen im leukocythämischen Blut sich im Blute selbst hauptsächlich mit directer Kernabschnürung vermehren, und dass nur nebenbei indirecte Kerntheilung einzeln vorkommt.
- 2) Oder, dass die Zellvermehrung durchaus nach dem in directen Typus verläuft, dass aber die Heerde dieser Zellvermehrung in der Milz und im Knochenmark liegen, so dass man im Blut nur noch einzelne Zellen in flagranti der Theilung findet.

In diesem letzteren Fall ist natürlich die Frage zu stellen, ob man die haemoglobinlosen Zellen, die in der Leukocythämie im Blute sich anhäufen und der Affection den Namen gegeben haben, wirklich "farblose Blutzellen" im gewöhnlichen Sinne des Wortes nennen soll — oder, ob sie vielleicht Vorstufen farbiger Blutzellen aus Knochenmark und Milzpulpa sind, unter denen eine abnorme Proliferation ausgebrochen ist.

Da ich die betreffenden Organe des Patienten noch nicht habe untersuchen können, wollte ich diese Frage hier nur formuliren, um darzuthun, dass aus dem Befund von indirecten Kerntheilungen im leukocythämischen Blut noch keineswegs der Schluss gezogen werden darf: "dass auch die farblosen Blutzellen sich mit indirecter Kerntheilung vermehrten." Denn unter der zweiten der obigen Annahmen brauchen die betreffenden Zellen ja nicht

gewöhnliche Leukocyten zu sein. In Bezug auf die Theilungsweise der Letzteren befinde ich mich noch jetzt in derselben Ungewissheit, wie früher; worüber im Anhange zu diesem Abschnitt noch einiges gesagt werden soll.

In den Schilderungen von Zelltheilungen aus menschlichen Sarkomen und Carcinomen, die wir Arnold (a. a. O.) verdanken, findet sich manches, was von den Verbältnissen bei Salamandra abweicht. Einige dieser Verschiedenheiten sind nur scheinbar, und erklären sich dadurch, dass der II. Theil dieser Beiträge, welcher die Verhältnisse der achromatischen Figur bei Salamandra näher berücksichtigte, zur Zeit von Arnold's Publication noch nicht erschienen war. Es ist wohl kein Zweifel, dass die Figg. 26-31 Arnold's mit den Zuständen zusammenfallen, die ich z. B. in Fig. 2 b d, 3 u. 4, Taf. 3 hier, und im II. Theil Fig. 43-45 Taf. 3, 12 Taf. 1 gezeichnet habe, indem die feinen Fäden Arnold's den achromatischen in entsprechen. Arnold selbst hat übrigens geschlossen, dass die betreffenden Formen nicht zur Annahme principieller Differenzen nöthigten (p. 16 a. a. O.).

Was noch abweichend bleibt, sind zunächst die verschiedenen Kernfiguren Arnold's mit spitz auslaufen den Strahlen (Fig. 7—9 Taf. V, 33 34 Taf. VI). Dass sie meinen radiären Phasen (Stern- und Kranzformen) entsprechen, ist wohl nicht zweifelhaft. An meinen menschlichen Objecten finde ich jedoch so wenig wie anderswo eine derartige schlank-conische Verdünnung der Strahlen, sondern stets gleiche Dicke derselben. Ebenso wenig sind mir bis jetzt drei- und vierstrahlige Kernfiguren (wie Arnold's Fig. 17, 18), und anscheinende Dreitheilungen (Fig. 35, 36 ebenda, vergl. p. 21 Arnold's) vorgekommen. Da ich annehmen kann, dass seine Bilder mit Wasserimmersionen und Trockensystemen gewonnen waren, so lässt sich vermuthen, dass die homogene Immersion vielleicht noch Manches von dem Erwähnten mit den sonstigen Befunden in besseren Einklang bringen mag. Mit jenen Linsen würden mir manche Figuren aus dem Hornhautepithel und Blut auch nicht viel anders erschei-

<sup>1)</sup> Bei den Hämatoxylinfärbungen, die Arnold meistens gebraucht hat, erhält man entsprechend seiner Angabe (p. 16 unten a. a. O.) oft einige Mitfärbung der achromatischen Fäden (auch des Zellprotoplasma).

nen, als die betreffenden Abbildungen Arnold's. — Doch bleibt es vollkommen denkbar (worauf auch Arnold p. 20 hindeutet), dass in pathologisch wachsenden Geweben wirklich einige Abweichungen von den sonstigen Verhältnissen der Zelltheilung vorkommen. Ich wollte mit diesem Capitel nur feststellen, dass diese Abweichungen dann nicht die menschlichen Gewebe als solche betreffen, sondern dass sich beim Menschen Kerntheilungen vom selben Typus finden, wie bei den Amphibien.

## Anhang.

Hinsichtlich des Theilungsmodus der Leukocyten (also: farbloser Blut-, Lymph- und Wanderzellen) sind meine Ergebnisse bisher immer die gleichen geblieben, das heisst: negativ in Bezug auf indirecte Kerntheilung. Dass man das oben constatirte Vorkommen indirecter Theilungen im leukämischen Blut nicht als einen positiven Beweis in dieser Hinsicht nehmen kann, wurde wenige Seiten zuvor besprochen. Und überhaupt wird, durch Untersuchungen des Blutes selbst, eine Entscheidung sehr schwer zu gewinnen sein. Denn wenn man im normalen Blute hämoglobinlose Zellen in indirecter Theilung anträfe, so würde immer noch die Frage bleiben, ob diese Zellen nicht Hämatoblasten, Vorstufen rother Blutzellen aus den Bildungsstätten der letzteren sind; und weiter, ob solche junge rothe Blutzellen mit den amöboiden Leukocyten zusammenzuwerfen, oder nicht vielmehr Zellen andrer Art zu nennen sind, was ja jetzt vielfach vertreten wird.

Ich habe daher einen anderen Weg der Untersuchung eingeschlagen. Bei Salamandralarven trifft man vielfach an verschiedenen Orten des Bindegewebes (namentlich leicht im Mundboden und überhaupt in den Bindesubstanzplatten des Kiemengerüstes) massenhafte locale Anhäufungen von Wanderzellen. Da die einen derselben reichlicher sind als die anderen, und da die Zellenvermehrung in sämmtlichen Geweben bei den betreffenden Thieren stark zu sein pflegt, so ist wenigstens die Wahrscheinlichkeit dafür, dass diese Zellenhaufen in Folge von Theilungen entstanden, nicht aber bloss zusammengeschwemmt oder -gewandert sind. Ich habe nun viele solche Zellenhaufen an fixirten und gefärbten Prä-

paraten auf Theilungen durchsucht. Die Präparate sind der Art, dass sie das Protoplasma der Wanderzellen, die grossentheils in Kriechformen, zum Theil in runden fixirt sind, gut wahrzunehmen gestatten; wenn auch nicht jede dieser Zellen, so doch sehr viele lassen sich nach jenen Formen und dem Körnerinhalt sehr wohl als freie Zellen diagnosticiren gegenüber den plattverästelten fixen Bindegewebszellen, die daneben vorliegen. Noch nie habe ich in einer Wanderzelle, die auf diese Weise sicher als solche bestimmbar war, eine karyokinetische Figur gefunden, während solche sich oft unmittelbar daneben in fixen Bindegewebszellen, Muskeln, Epithelien und Gefässwänden zahlreich vorfinden. Die Leukocyten besitzen nun, wie ja bekanntlich überall 1), meistens mehrere Kerne und zeigen vielfach die Formen anscheinender Kernabschnürung, die ich schon im ersten Theil d. Beitr. beschrieben habe 2).

Dieser Befund stimmt mit meinen sonstigen Erfahrungen, und es würde danach am Wahrscheinlichsten aussehen, dass die Leukocyten ihre Kerne in der That durch directe Kernabschnürung vermehren; eine Möglichkeit, auf die ich stets hingewiesen habe 3).

<sup>1)</sup> Auch im normalen menschlichen Blut sind die Leukocyten zum grössten Theil zwei- bis mehrkernig, was von den Pathologen noch nicht allseitig gewürdigt zu sein scheint.

<sup>2)</sup> P. 397 und 425, Taf. XV Fig. 13 a, 1. n. n. a.

<sup>3)</sup> An den eben erwähnten Orten, ferner Th. II p. 154—155; Virchow's Arch. Bd. LXXVII p. 8, p. 22, 24 u. a. a. O., dies Arch. Bd. 18 p. 363—364.

Ich kann diese Selbsteitate nicht vermeiden, gegenüber der grossen Unaufmerksamkeit, mit welcher Andere beim Einsehen der Literatur zu Werke gehen. Hier ein Fall als Beispiel für viele. In einer Arbeit von Dr. Obrastzow (Zur Morphologie der Blutbildung im Knochenmark. Virchow's Arch. 1881, Bd. 84 H. 2. S. 408) steht wörtlich Folgendes:

<sup>&</sup>quot;Die Behauptung von Flemming (l. c. p. 364), dass nur indirecte Zelltheilung existirt, findet in meinen Untersuchungen keine Bestätigung."

Die Stelle bei mir aber, auf die sich der Verfasser bezieht (dies Archiv Bd. 18 p. 364), lautet wörtlich:

<sup>&</sup>quot;Bis jetzt hat diese Forschung mit Sicherheit noch keine andere Art solcher Umbildung gezeigt, als: Zellenfortpflanzung durch Zelltheilung, mit Kernvermehrung durch metamorphotische Kerntheilung."

Dies ist eine objective Wiedergabe der Lage unserer Kenntnisse, nicht

Aber es ist dies doch nicht mehr als eine Wahrscheinlichkeit, die sich auf negative Befunde gründet. Es bleibt immer noch denkbar, dass die Leukocyten sich doch mit Kinese theilen, dass sie aber ihre Vermehrungsheerde anderswo haben, und dass die erwähnten Ansammlungen von solchen im Bindegewebe nicht durch Theilung, sondern durch Conflux zu Wege gekommen sein können.

Eine "directe" Kerntheilung, d. h. eine Fragmentation des Kerns, ist in neuester Zeit an Pflanzengeweben von Schmitz"), Trenb<sup>2</sup>), Hegelmaier<sup>3</sup>) und Johow<sup>4</sup>) beschrieben, von Stras-

aber eine "Behauptung, dass nur indirecte Zelltheilung existirt." Dass es mir nie eingefallen ist, eine solche Behauptung aufzustellen, kann der Herr Verfasser an den citirten Stellen nachlesen.

Ich bitte also, mir nicht Alles, was ich hier und anderswo wahrsche inlich, annehmbar oder möglich nenne, etwa auch gelegentlich als "Behauptungen" anzuschreiben.

Aus der Arbeit Obrastzow's mag hier vorläufig noch ein Punct erwähnt werden, weil er mit den Befunden über Kerntheilung in Beziehung kommt. Obrastzow beschreibt als "radiäre Kernbildung in Hämatoblasten" das Auftreten einer radiären Figur in einem kernlosen Protoplasmakörper, Verdeutlichung und Hellwerden der Strahlen, Concentration derselben auf die Mitte und Bildung eines Kernes in der letzteren (a. a. O. Fig. 2, vergl. p. 367 ff.), und bringt dies in folgende Beziehung zu Befunden von mir und Peremeschko (p. 382): "wenngleich die Strahlenform des Kernes an den Uebergangsformen der Säugethiere noch nicht beschrieben sei, so sei sie doch von F. und P. in den rothen Blutkörperchen von Amphibien bei ihrer Theilung gesehen". Diese unsere Befunde haben aber zunächst gar keinen Bezug zu der angeblichen Kernbildung, welche Obrastzow annimmt und bei welcher diese Sternfigur eine Contraction der Strahlen auf das Centrum erleiden soll, wo sie dann einen soliden Körper, den Kern bilden sollen. Bei Peremeschko's und meinen Beobachtungen ist hiervon keine Rede, es handelt sich dabei vielmehr um wahre kinetische Theilungsfiguren und zwar um Muttersternformen (s. Th. I Fig. 19, 21), aus denen dann durch Trennung wie immer zwei Tochterfiguren werden (Fig. 20 ebenda).

- Unters. üb. die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde, Bonn, 4. Aug. 1879.
- 2) Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archives de Biologie (E. van Beneden et van Bambeke) Bd. 1.
  - 3) Bot. Zeitung 1880. 497.
- 4) Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Dissert. Bonn, 1880.

burger 1) bestätigt worden. Aber diese Vorgänge scheinen hier nirgends zur Zelltheilung zu führen oder mit solcher zu verlaufen, und wir haben noch keinen Grund zu der Annahme, dass sie beim Aufbau stabiler Gewebe irgendwie betheiligt ist. In den betreffenden Fällen resultiren nach der Beschreibung der Verfasser nur mehrkernige Zellen. Dass solche übrigens nicht etwa bloss auf diesem Wege directer Kerntheilung, sondern in zahlreichen Fällen durch in directe entstehen, ist bekanntlich festgestellt. (Th. II.)

#### V. Schluss.

### Bemerkungen über die Ergebnisse.

Wiederum habe ich bei verschiedenen Objecten — Eizellen, Pflanzenzellen, menschliche Epithelien — zeigen können, dass die physikalischen Vorgänge und die entsprechende, optisch sich ausdrückende feinere Mechanik der kinetischen Kerntheilung überall im Wesentlichen gleichartig sind oder doch sein können: dass zum Mindesten für jetzt kein Grund besteht, an dieser Gleichartigkeit zu zweifeln.

Zur Verfolgung dieses Nachweises, der auch schon Gegenstand des vorigen Theils dieser Beiträge war, werde ich immer von neuem aufgefordert durch die Arbeiten Strasburger's. Wenn die Verschiedenartigkeit der Formen, welche die Kernfiguren bei verschiedenen Objecten anscheinend zeigen, wirklich so gross wäre wie Strasburger auch in seiner neuen Auflage sie noch als reell hinnimmt: so würde der Schluss auf überall gleichartig wirkende Kräfte zu einer reinen Illusion werden.

Allerdings ist Strasburger von vielen seiner früheren Anschauungen, die sich mit solcher allgemeinen Homotypie nicht vereinigen liessen, jetzt zurückgetreten 2), nachdem die neueren Arbeiten auf zoo-histologischem Gebiet, darunter die ersten Theile

<sup>1)</sup> Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Bot. Zeitung Jahrg. XXXVIII.

<sup>2)</sup> Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl., 1880.

dieser Beiträge, den Weg zu einer anderen Auffassung gezeigt hatten. Strasburger hat nunmehr auch an seinen Objecten die Anfangsformen der Karyokinese gefunden und sie grossentheils gebührend berücksichtigt; er hat die Scheidung der Kernfiguren in zwei ganz verschiedene Typen, Kerntonnen und Kernspindeln, fallen gelassen, und die Identität der "Kernspindelfasern" mit den "Verbindungsfäden" anerkannt 1), nachdem ich dafür die betreffenden Nachweise gebracht und die naturgemässen Schlüsse daraus gezogen hatte 2). Aber von diesen Zugeständnissen ist es noch weit bis zur Anerkennung einer wirklichen allgemeinen Homotypie - oder doch ihrer Möglichkeit - in Bezug auf das physikalische Wesen der Vorgänge. Die Verschiedenheiten in den Formen der chromatischen Figuren, welche auch jetzt noch von Strasburger angenommen werden, müssten mit einer solchen Homotypie unverträglich genannt werden. Die letztere verlangt ja gewiss nicht, dass nun Alles in jedem Punct genau so sein sollte, wie man es gerade bei der Kerntheilung von Salamandra findet, und hier besonders deutlich sehen kann; ich meinerseits habe dies Verlangen auch nie gestellt und habe manche Abweichungen selbst beschrieben. Aber in gewissen Grenzen müssen die letzteren doch bleiben, wenn das Kräftespiel im Wesentlichen das gleiche sein soll; und das liesse sich nicht annehmen, wenn die folgenden Puncte in Strasburger's Darstellung richtig sein sollten.

Während die Constituenten der chromatischen Kernfigur nach meinen Beobachtungen Fäden sind, die zu Schleifen geknickt werden und die Umlagerungen durchmachen, welche auf S. 208 und 227 des II. Theils, und auf Taf. 4 hier schematisch dargestellt sind: würde dies nach Strasburger nur für einen Theil der Zellenarten zntreffen; bei anderen sollen nach ihm jene Elemente Körner sein, die sich im Stadium der Aequatorialplatte (Kernplatte Str.) in je zwei Hälften theilen, und auseinanderrückend zu den Tochterkernmassen verschmelzen. In wieder andern Fällen (Lilium, Galanthus u. A.) soll zwar eine Art Knäuelform wie im ersten Fall voraufgehen, dann aber die Fäden sich der Axe parallel ordnen, in der Aequatorialebene quere Verschmelzungen erhalten

<sup>1)</sup> A. a. O. p. 20, p. 334 u. a. a. O.

<sup>2)</sup> Theil II dieser Beitr. p. 176 ff. und 220 ff.

(Fig. 1b Taf. 3, dies die "Kernplatte"), in dieser Verschmelzungsgruppe soll sich eine aequatoriale Trennung bilden und die so getrennten Figurenbülften auseinanderrücken (Fig. 1 c d f Taf. 3). Endlich bei Eiern (Strasburger's Taf. XIV Fig. 7—11, Erkl. S. 302) soll auf eine aus länglichen Körnern zusammengesetzte Kernplatte eine aequatoriale Spaltung¹) dieser Körner folgen, die Spaltungshälften sollen, wiederum als längliche Körner oder kurze Stäbehen, auseinanderrücken, ein jedes soll sich dann in ein kleines Bläschen verwandeln, jedes dieser Bläschen ein Körperchen in seinem Innern entstehen lassen, endlich sollen die Bläschen zu den Tochterkernen verschmelzen²).

Es ist hiermit nur eine Auswahl aus der bunten Mannichfaltigkeit von ganz verschiedenen Formen der Kerntheilung gegeben, die angenommen werden müssten, wenn man Strasburger folgen wollte.

Ich ziehe hier wörtlich die Stelle an, an welcher Strasburger seine jetzige Meinung über die Theilung der chromatischen Figur ("Kernplatte" nach Strasburger) zusammenfasst (p. 331 a. a. O.):

"Die Theilung der Kernplatte wird im Aequator vollzogen "und beide Hälften rücken auseinander. Ich nehme an, dass die "Trennung in die beiden Hälften stets in wesentlich derselben Weise "erfolgt, ob nun die Kernplatte nur aus einer aequatorialen Reihe "von Körnern oder Stäbehen, ob sie aus langen, von einem Pol "zum andern reichenden Stäbehen, ob sie aus polwärts und aequatorial gelagerten Fäden besteht. Elemente, welche in der Aequatorialebene liegen, oder dieselbe durchsetzen, erfahren eine Thei-

<sup>1)</sup> Diese "aequatoriale Spaltung der Kernplatte" stellt Strasburger überhaupt ausdrücklich als typisch für die Kerntheilung hin (p. 333); während ich bei allen meinen bisherigen Objecten zeigen konnte, dass sie entweder nicht vorhanden ist, oder doch nichts vorliegt, was zu ihrer Annahme berechtigte. Die Darstellungen von Schleicher und Peremeschko, auf welche Strasburger sich hierbei gegen mich beruft, sind ebenso undeutlich und verschwommen wie die von Strasburger selbst, welche ich hier kritisire; sie zeigen, dass nicht deutlich gesehen, sondern das Undeutliche in dem Sinne gedeutet wurde, welcher damals der nächstliegende schien.

<sup>2)</sup> Diese Auffassung der Eikerntheilung hat Strasburger allerdings nach der Darstellung H. Fol's wiedergegeben; er spricht jedoch auf Seite 337-338 wörtlich aus, dass er sie als wirklich hinnimmt.

"lung. Bei Körnern, Stäben und Stäbehen geschieht dies einfach "durch Einschnürung. Besteht die Kernplatte aus gehäuften Körnern "oder Stäbchen, so geht ein Theil auf die eine, ein anderer auf die "andere Seite über; Elemente, welche die Aequatorialebene durch-"setzen, werden eingeschnürt. Complicirter wird der Vorgang in "Kernplatten, welche aequatorial gelagerte Fäden aufzuweisen "haben. Diese bilden, wie wir schon wissen, meist zwei- oder "mehrschenkelige Figuren mit nach aussen gekehrten Schenkel-"enden. Ich nehme an, dass eine vollständige Spaltung auch "dieser Figuren, soweit sie in Einzahl in der Aequatorialebene "liegen, zu erfolgen hat. Die Figuren verdoppeln sich zu zwei "einander gleichen und gehen nun auf die entsprechenden Tochter-"kerne über, so zwar, dass ihre verschmolzenen Enden gegen die "Pole, ihre freien Enden gegen den Aequator gerichtet werden 1). "Es ist das der einzige Ort, an dem ich bis jetzt longitudinale "Spaltung von Fäden anzunehmen habe, von Fäden, die übrigens "eine relativ ansehnliche Dicke besitzen."

Wenn dieses Schema richtig wäre, so bliebe in dieser Mannigfaltigkeit von Körnern, Stäbehen, quergetrennten und längsgespaltenen Fäden wenigstens das eine einheitliche Princip, dass alle diese Elemente Continuitätstrennungen erlitten und dass diese Trennungen in der Aequatorialebene vor sich gingen. Das Strasburger'sche Schema ist aber nicht richtig. Denn wenn dies der Fall wäre, so müssten auch die Formen darin unterzubringen sein, die sich bis jetzt von Allen am genauesten haben durchblicken, und in Einzelheiten und Reihenfolge erkennen lassen, die Formen der Kerntheilung nämlich bei Salamandra und Triton. Hier lässt sich erstens sehen, wie ich es im II. Theil

<sup>1)</sup> Diese Auffassung der Fädenlängsspaltung ist unmöglich durchführbar, aus Gründen, die alsbald im Text berührt werden. Als ich die Fädenlängsspaltung zuerst gefunden hatte, dachte ich im Anfang auch an die so naheliegende Möglichkeit, dass je ein Längshalbstrahl für je einen Tochterkern bestimmt sein könne, habe aber (Th. I p. 380, 383—384) sofort auch die Schwierigkeiten erkannt und betont, die dem entgegenstehen. Im II. Theil, der ein halbes Jahr vor der 3. Auflage Strasburger's erschienen ist, habe ich die betreffenden Formen dann genauer analysirt (II. p. 211—213, und besonders 215). Bei Berücksichtigung dieser Stellen, und der so sehr durchsichtigen Verhältnisse dieser Figuren bei Salamandra, wäre der obige Deutungsversuch Strasburger's unmöglich geworden.

ausführlich beschrieben habe, dass im Aequator keine Continuitätstrennung von Fäden ihrer Quere nach stattfindet, sondern dass die Fädenmasse schon vor der Trennung, in der Sternform, in Schleifen von gleicher Länge segmentirt ist, welche sich in der Phase der Aequatorialplatte (Kernplatte Strasburger) nur zu zwei Hälften umordnen (Taf. 4 hier, Fig. A 1-A 3). Zweitens lässt sich hier feststellen, dass eine Längsspaltung der Fäden in der Aequatorialebene, welche Strasburger nach seinem obigen Wortlaut dann hier zu Hülfe nehmen müsste, ebenfalls für diesen Zweck nicht zu verwerthen ist: denn wie ich ausführlich beschrieben habe 1), beginnt die von mir gefundene Fädenlängsspaltung bei Salamandra bereits in den Knäuelformen wie Fig. 5 Taf. 3 hier, wo die Kernfigur ja eine allseitig gerundete Ausdehnung hat, und dauert durch die Sternformen (Fig. 7, 12 Taf. 17 Th. I, Fig. 9 Taf. 1 Th. II), während diese ebenfalls nach allen 3 Dimensionen gleichmässig ausgebreitet sind; Strasburger's Annahme, dass diese Längsspaltung an den Fäden nur in der Aequatorialebene zu Stande kommen sollte, während sie in dieser liegen, ist also nicht haltbar. -

Die Extensität der Arbeiten Strasburger's über die pflanzliche Zelltheilung muss jedem seiner Leser Bewunderung abfordern. Aber sein oben angeführtes Schema ist nach meinem Dafürhalten nur ein gezwungener Versuch, eine einheitliche Auffassung für sämmtliche bisher bekannte Formen der Kerntheilung zu geben, ehe der grösste Theil derselben hinreichend genau gesehen, erforscht und verstanden ist. — Ich bin dagegen den Weg gegangen, dass ich zunächst einzelne, besonders deutliche Objecte möglichst intensiv untersuchte und den Typus daraus ableitete, nach dem man sich dort die Theilungsmechanik denken kann, und der allerdings von dem Strasburger'schen sehr verschieden ist; dass ich dann bei anderen Objecten, thierischen wie pflanzlichen, zur Prüfung stellte ob sich für sie derselbe Typus annehmen lässt; und dabei zu eigener Ueberraschung fand, dass dies in den Hauptzügen

<sup>1)</sup> Th. II p. 213, Abs. 1, 2; dort Fig. 9 Taf. 1.

überall dort der Fall war, wo sich bisher wirklich genau sehen und erkennen liess.

Strasburger stützt sich gegenüber meinem hiernach aufgestellten Schema, und zu Gunsten des seinigen, auf manche Fälle, deren Habitus auf den ersten Blick weit von jenem abzuweichen scheint. Ich habe nun hier für einige besonders hervorstechende solcher Fälle gezeigt, dass diese Abweichungen nur scheinbar, und dass dieser Schein durch ungenügende Untersuchung bedingt war. Ich verweise auf Lilium und die Eier. Da es möglich war, dass Strasburger die Kernfiguren von Lilium so zeichnen und verstehen konnte, wie sie seine Fig. 94-101 Taf. IV, (Fig. 1 Taf. 3 hier) zeigt, während sie bei genauer Prüfung so aussehen, wie sie meine Fig. 2 Taf. 3 hier giebt; - da die Kernbilder der Echinideneier bei geeigneter Behandlung ganz anders ausfallen, als Strasburger geglaubt hat, und sich in sehr gute Uebereinstimmung mit meinen Kernfigurenphasen stellen: so ist es auch vollkommen denkbar, dass viele von den übrigen Objecten, die in Strasburger's letzter Anflage gezeichnet sind und mit einer allgemeinen Homotypie der Kerntheilung - mit meinem Schema noch unverträglich zu sein scheinen, sich bei grösserer Genauigkeit und richtiger Art der Untersuchung sehr wohl damit vertragen werden.

Nur wird Niemand erwarten wollen, dass sich dies für alle, auch für die ungünstigeren dieser Zellenarten zeigen lassen muss. Bei manchen, wo die chromatischen Figuren sehr klein sind, wird dies mit den heutigen Mitteln wohl niemals möglich sein. Mayzel legte mir z. B. im vorigen Sommer Kerntheilungen von Blatta orientalis vor, an denen die chromatischen Elemente der Aequatorialplatte, so viel ich mich erinnere, nur den Durchmesser von kaum 2 Mikren hatten. Sie waren nicht tingirt und konnten, so wie sie vorlagen, für rundliche Körner genommen werden. Aehnlich sieht es an den Abbildungen vieler, kleiner Objecte bei Stras-Solche winzige Kernfiguren würden, burger und Anderen aus. auch wenn aufs beste tingirt und aufgehellt, selbst für heutige Oel-Immersionslinsen schwerlich entscheiden lassen, ob es sich um Körner, ob um optische Durchschnittsbilder von Fäden handelt. Schon an Szelligen Keimen von Echiniden ist es wegen der Kleinheit der Fäden sehr schwer, Letzteres noch zu erkennen, die Fäden sehen da auch wie Körner aus. Und doch wird hier wohl Niemand daran zweifeln wollen, dass die Kerntheilung nach der 4ten Generation nach derselben Mechanik verläuft, wie sie bis dahin verlaufen ist (Taf. 1 und 2).

Es würde mir unverständlich sein, wenn man fortfahren wollte sich gerade solche ungünstigen Objecte herauszusuchen, an denen man nichts sehen kann; und, weil man an ihnen nichts sehen kann, die typische Bedeutung der günstigen Zellenarten anzuzweifeln, welche die Verhältnisse der Kerntheilung mit Fracturschrift demonstriren.

Was Strasburger im Einzelnen gegen meine Befunde und Ansichten angeführt hat, scheint mir hiemit beantwortet zu sein. Nur einen Punct will ich hier noch etwas näher vertreten, weil er mir besonders bemerkenswerth vorkommt, wie Alles was für die Physiologie, das heisst für die Physik dieser Erscheinungen auf Erklärungen hoffen lässt.

Ich bin beim Studium der Kerntheilung bei Amphibien, Säugethieren, Pflanzen und Eizellen überrascht worden durch die eigenthümliche Erscheinung, dass die Anfangsformen des Mutterkerns (Knäuel) repetirt werden durch die Endformen der Tochterkerne, und dass die Folgeformen des Mutterkerns (Sterne) ihren rückläufigen Wiederausdruck finden in Sternformen der Tochterkerne.

Strasburger scheint sich dieser Thatsache zu verschliessen; obwohl er mehrfach zugiebt, dass die erwähnte Reihenfolge, und überhaupt das Flemming'sche Schema der Kerntheilung, für die von mir untersuchten Objecte allerdings Gültigkeit habe'). Da unter diesen Objecten sich Zellen von Wirbelthieren, Wirbellosen und Pflanzen befinden, so kann ich mit dieser Zugabe eigentlich zufrieden sein; nur verstehe ich nicht, wie man es für annehmbar halten kann, dass bei dem einen Wirbelthier, dem einen Ei oder der einen Pflanze die Kerntheilung nach dem Schema verläuft, welches hier auf Tafel 4 und im II. Theil auf Seite 227 angegeben ist — bei dem andern Wirbelthier, dem andern Ei oder der anderen Pflanze aber nach dem Schema, welches auf Strasburger's S. 331 steht und hier einige Seiten vorher angeführt wurde.

<sup>1)</sup> pag. 328, 338 a. a. O.

Strasburger spricht aber geradezu aus 1): "nur in den seltensten Fällen seien die Vorgänge an den Tochterkernen solcher Art, dass sie sich als eine rückläufige Wiederholung der Differenzirungen im Mutterkern deuten liessen". Nachdem ich oben einige Beispiele dafür gegeben habe, auf wie unvollkommene und unsichere Bilder Strasburger ein solches Urtheil gegründet hat, überlasse ich die weitere Entgegnung darauf einer wirklich eindringenden Untersuchung. Aber dafür ist nöthig, dass man sich vorher über die Ausdrücke und das, was sie bedeuten sollen, verständigt. Strasburger wendet sich dagegen, dass ich jeden Tochterkern eine Sternform durchmachen lasse: "als solche Form", sagt er (p. 337), "kann bei thierischen Zellen das Stadium gedeutet werden, in welchem oft die Stäbehen der Kernplattenhälften nach rückwärts umschlagen; bei Pflanzen habe ich nichts Aehnliches beobachtet, und Flemming hilft sich hier nur, indem er die Tochterkerne vom Pol betrachtet: dass hier aber die Sternform nichts Anderes ist als der Ausdruck der Convergenz der Stäbehen nach den Polen, ist klar."

Das heisst aber am Worte haften und den Sinn nicht beachten. Ich habe bei den "Sternformen" niemals etwas Anderes im Sinne gehabt, als gerade den Ausdruck der Convergenz der Fäden nach den Polen, oder, beim Mutterstern, nach dem Centrum, denn dies ist eben die Hauptsache dabei. Bei der Benennung als Sternform ist es doch ganz gleichgültig, ob deren Strahlen nun immer genau als Radien auf einen im Innern liegenden Punct gestellt sein müssen, wie die Spitzen eines Morgensterns oder die Stacheln eines Seeigels; sternförmig nennt man ja auch eine flache Blüthenkrone mit herabhängenden oder aufragenden Blättern, obgleich im letzteren Fall das Centrum der Strahlen ausserhalb der Krone selbst liegt. Und dass solche Formen bei den Tochterkernen die gewöhnlichen, jene anderen aber die Ausnahmen sind, habe ich von Anfang an gewusst und beschrieben<sup>2</sup>). Bei dem Namen Sternform kam und kommt es mir nur darauf an, dass eben in dieser Phase ein Centrum zu finden ist, nach welchem hin, oder von welchem aus, die chromatischen Fäden radiär orientirt gehalten werden.

<sup>1)</sup> p. 338.

<sup>2)</sup> Th. 1 S. 387-388, Th. II p. 214, u. Abbildungen daselbst.

Diese Centren sind bei den Tochterkernen die Pole, die Polarkörperchen, zugleich die Puncte, in welchen die achromatischen Fäden an den Polen zusammentreffen. Die Pole liegen nun bei manchen Zellenarten, besonders bei grosskernigen wie bei Salamandra, so nahe an der chromatischen Fadenfigur, dass sie in dem bezüglichen Stadium des Tochterkerns zwischen den chromatischen Fäden verborgen bleiben: das giebt dann eine reine, oder meist eine abgeflachte Sternform, wie im Schema Taf. 4 Fig. D. Bei anderen, so bei vielen Pflanzenzellen und Eizellen, ist die ganze Kernfigur viel mehr in die Länge gezogen, die Tochterfiguren bleiben bei ihrer Divergenz noch relativ weit entfernt von den Polen: denken wir uns eine Attraction von jedem der Pole auf die Umbiegungswinkel der Tochterschleifen, eine Repulsion auf deren freie Enden wirkend 1), so wird eine Anordnung der chromatischen Figur entstehen wie im Schema Fig. B 4 und C, Taf. 4, entsprechend den Figuren 2 e, 15 Taf. 3, und den Tochterformen unten links auf Taf. 2: Linien, durch die Halbirungslinie des Winkels je einer chromatischen Fadenschleife gezogen, werden hier erst entfernt von der chromatischen Figur und von dem Orte des künftigen Kerns zusammentreffen (Taf. 4 Fig. B 4), darum aber nicht minder in einem Punct, dem Pol2).

Man kann solche Formen nach Belieben auch Kronenformen, Korbformen, oder wenn die Fäden gebogen liegen, Glocken- oder Palmenformen nennen; da sich aber kaum ein Name finden lässt, der das Wesen der Sache, die Centrirung, so einfach und kurz ausdrückt als das Wort Sternform, so ist es wohl am besten dabei zu bleiben.

Diese Sternform wird nun in allen bis jetzt bekannten Fällen von den Tochterkernen durchgemacht<sup>3</sup>), oder es liegt doch kein Fall indirecter Kerntheilung bisher vor, bei dem man sie mit Sicherheit ausschliessen könnte. —

<sup>1)</sup> Dies ist, wie im Früheren (II, p. 206) natürlich zunächst nur eine Construction zur Erleichterung des Verständnisses.

<sup>2)</sup> Die oft gebogene Lage der Fäden — z. B. Fig. 2 de Taf. 3 — macht dies natürlich oft undeutlicher.

<sup>3)</sup> Belege dafür finden sich fast auf jeder Tafel des Strasburger'schen Buches.

In den Fällen, wo die Fäden sehr klein sind oder sehr dicht liegen, oder die Winkel, die sie mit einander bilden, sehr spitz sind (Fig. 2 d e, Fig. 15 Taf. 3), "hilft man sich" in der That am Besten, indem man die Figur vom Pol betrachtet: denn dann sieht man deutlich, dass die Fäden nicht etwa irgendwie unordentlich durch einander liegen, sondern als Radien zum Pol centrirt sind — und das nenne ich eine Sternform.

Was ferner die Knäuelformen der Tochterkerne angeht, so lässt sich gleichfalls in den bisher genauer untersuchteu Fällen überall eine Phase finden, welche diesen Namen verdient und die betreffende Phase des Mutterkerns repetirt. Es mag Fälle geben, in denen dann im weiteren Verlauf eine Zusammendrängung der Fäden bis zu enger Berührung stattfindet, und man mag dies nach Belieben eine Berührung, oder eine Verschmelzung des Fadenknäuels nennen; es würde mir ein Wortstreit scheinen, wenn man über diese Ausdrücke länger verhandeln wollte. Nicht hierauf kommt es an, sondern darauf, ob diesen anscheinend homogenen Tochterkernen, wie sie bei manchen Objecten vorkommen 1), Phasen vorangegangen sind, welche sich als Repetition des Mutterknäuels anffassen lassen. Strasburger bestreitet dies für viele Fälle; ich behaupte, dass es in allen sicher beobachteten Fällen vorkommt, und dass in den übrigen noch nichts dagegen spricht. Strasburger würde einen Gegenbeweis liefern, wenn er das zeigen könnte, was er allerdings annimmt: dass noch in den (meinen) Sternformen, wie in Fig. I 9, 2 e Taf. 3, vielfach die Fäden der Tochterkerne an der Polseite mit einander verschmölzen. Dann würde die Knäuelphase in der That ausfallen, es würden auf Formen wie Strasburger's Fig. 103 a. a. O. sofort die seiner Fig. 104 folgen. Aber was bei mangelhafter Färbung und ungenügender Beleuchtung wie eine Verschmelzung an der Polseite aussieht, ergiebt sich bei genauer Untersuchung nur als eine enge Lagerung (Fig. 2 e Taf. 3), auf welche dann erst eine Knäuelform folgt (Fig. 2 f g ebenda).

Somit kann ich das Gesetz, dass die Mutterformen von den Tochterformen umgekehrt wiederholt werden, nur aufrecht erhalten, ohne dabei zu verkennen, dass es einstweilen nichts erklärt, sondern selbst erklärt sein will. Es scheint mir aber diesen complicirten und unverstandenen Erscheinungen gegenüber nützlicher, auch nur

<sup>1)</sup> Z. B. Strasburger's Fig. 104 Taf. 4, 3. Fig. 1 h Taf. 3 hier.

eine durchschlagende Gesetzmässigkeit zu ermitteln, als viele Hypothesen aufzustellen.

Es findet sich in dem neuen Werke Strasburger's, in Form kurzer Sätze, eine Anzahl Ansichten von allgemeiner Bedeutung niedergelegt, die um so mehr Aufmerksamkeit beanspruchen, als der Verfasser damit zum Theil von früher gehegten Meinungen zurücktritt. Deshalb hat Jeder, der sich selbst näher mit den Lebensvorgängen an Zelle und Kern beschäftigt, Anlass zu diesen Ansichten seine Stellung zu nehmen, wie ich dies hier zum Schluss thun will.

Die betreffenden Sätze Strasburger's lauten 1):

- 1. Die Zelltheilung und die Kerntheilung sind zwei verschiedene Vorgänge, die gewöhnlich ineinandergreifen, aber sich auch getrennt abspielen können.
- 2. Die active Rolle bei der Zelltheilung spielt das Zellplasma.
- 3. Dasselbe regt auch in den Zellkernen die Vorgänge an, die ihrer Theilung vorausgehen.
- 4. Es sammelt sich an den beiden Polen des Zellkerns an und dringt von hier in die Kernfigur ein, um die Spindelfasern derselben zu bilden.
- 5. Es inducirt einen Gegensatz in der Kernmasse, welcher zu deren Theilung führt.
- 6. Diese Theilung wird von der Kernsubstanz activ ausgeführt: die beiden Kernplattenhälften scheinen sich abzustossen, sie gleiten auseinander, entlang den an Ort und Stelle verbleibenden Spindelfasern.
- 7. In allen Kernspindeln nehme ich die Existenz von Spindelfasern an, auch wo sie zwischen den Elementen der Kernplatte nicht sichtbar zu machen sind.
- 8. Die Theilung der Kernplatte erfolgt durch Spaltung.
- 9. Die Spindelfasern bilden die primären Verbindungsfäden, zwischen welchen, bei Pflanzen, meist weitere Verbindungsfäden aus der Substanz des Zellplasma eingelagert werden.

<sup>1)</sup> Die Numerirung habe ich mir zur Uebersichtlichkeit erlaubt.

- 10. Aus den Elementen der Kernplattenhälften gehen die Tochterkerne hervor.
- 11. Sie haben hierbei verschiedene Veränderungen zu durchlaufen, die in den meisten Fällen aber nicht eine rückläufige Wiederholung der Vorgänge im Mutterkern in sich schliessen.
- 12. Sie wachsen zur definitiven Grösse an, indem sie sich aus dem Zellplasma ernähren.
- 13. Die Zelltheilung spielt sich durch Vermittlung von Zellplatten oder durch Einschnürung ab.
- 14. Die Zellplatten können bei höheren Pflanzen nur in den Verbindungsfäden, an anderen Orten auch unmittelbar in dem Zellplasma entstehen.
- 15. In einkernigen Zellen geht der Zelltheilung die Kerntheilung unmittelbar voraus, so dass jede Zelle einen Zellkern erhält.
- 16. In vielkernigen Zellen spielen sich beide Vorgänge zu verschiedenen Zeiten ab und zeigen ihre volle Unabhängigkeit von einander.

In dem 6ten 1), 7ten, 9ten und 10ten dieser Sätze acceptirt Strasburger der Sache nach vollständig die von mir früher vertretene Anschauung 2) über das allgemeine Vorkommen der zwei verschiedenen Fädenarten in der Kernfigur, der chromatischen und achromatischen, sowie über das kinetische Lagerungsverhältniss beider Figuren zu einander; nur dass er dabei die von mir angewandten Bezeichnungen nicht braucht.

Seine früheren Annahmen über das Kräftespiel bei der Theilung, welchen ich im II. Theil p. 228 entgegentrat, hat Strasburger hiermit verlassen oder vertritt sie doch nicht weiter.

Per 15te und 16te Satz ist ebenfalls im Einklang mit meinen früheren Angaben 3).

Dem 8ten Satz, welcher die Theilung der Kernplatte durch Spaltung behauptet, und dem 11ten, welcher die Wiederholung der

<sup>1)</sup> Nur das Wort "activ" in Strasburger's Satz möchte ich mir nicht aneignen, da ich darin keinen Gewinn für das Verständniss sehen kann. Denn wir wissen noch nicht, ob die bei der Theilung spielenden Kräfte von der chromatischen Figur aus wirken, oder von der achromatischen, oder von Aussen vom Zellplasma aus, oder von mehreren oder allen diesen Seiten zugleich. (Th. II, p. 228, 229 ff.)

<sup>2)</sup> Th. II dieser Beiträge, Abschnitt 2.

<sup>3)</sup> Ebenda, Abschn. 2 und 3.

Mutterphasen durch die Tochterphasen als allgemeine Erscheinung leugnet, bin ich hier in diesem Abschnitt schon entgegengetreten.

Neu ist Strasburger's 4ter Satz, nach welchem die Spindelfasern (meine achromatischen Fäden) aus Zellprotoplasma bestehen sollen, welches von den Polen in die Kernfigur eindringt. - Ich finde für jetzt keine weiteren Belege für diese Ansicht, als erstens die Erfahrungen Strasburger's an Spirogyra, zweitens die unbestreitbare Thatsache, dass die Tochterkerne zusammen gegenüber dem Mutterkern um etwas an Masse Aus Strasburger's Beschreibung der Theilung bei zunehmen. Spirogyra majuscula (S. 173 ff., Taf. X, XI) erhält man wohl den Eindruck, dass es hier nach einem Hineinwachsen der Fäden aus dem Protoplasma aussieht, und dass ein solches an diesem Object annehmbar erscheint; einen wirklichen Beweis aber, und den Ausschluss, dass es sich auch anders verhalten könnte, vermag ich in den dort geschilderten Verhältnissen nicht zu finden. Dass die Tochterkerne gegen den Mutterkern an Masse wachsen, und also irgendwelche Substanz aus dem Protoplasma aufnehmen müssen, ist klar: es giebt dafür kein einfacheres Beispiel als das furchende Ei, wo es in die Augen springt, dass z. B. an einem Szelligen Keim die Summe der Kerne sehon erheblich mehr Masse ausmacht, als sie der Furchungskern besass. Hieraus folgt aber noch nicht, dass diese Zuschussmasse aus dem Protoplasma bei der Theilung in Form der achromatischen Fäden in die Kernfigur hineingewachsen sein muss; es könnte ja auch Substanz in anderer Gestalt, z. B. in gelöster Form aus dem Zellkörper in den Kern aufgenommen und zu dessen Aufbau verarbeitet werden, und an eine solche Aufnahme denkt offenbar auch Strasburger selbst (Satz 12) hinsichtlich der weiteren Vergrösserung der Kerne. - Aus dem Umstande, dass die achromatischen Fasern bei reiner Kerntinction so gut wie gar nicht färbbar sind, und sich darin also verhalten wie das Zellplasma, kann man nicht den Schluss ziehen, dass sie deshalb aus dem letzteren stammen müssten; deun der ruhende Kern enthält ja auch achromatische Substanz (Th. I und II d. B.), und eine Ableitung der achromatischen Spindel aus dieser wäre einstweilen nicht zu widerlegen; obwohl sich, wie ich ausdrücklich hinzusetze, für jetzt nichts findet was auf eine solche Ableitung hindrängt. Jedenfalls muss aber doch auch die achromatische Substanz des ruhenden Kerns bei der Theilung irgendwo bleiben; wenn die achromatische Spindel aus dem Zellplasma hineinwachsen soll, so müsste jene Substanz dafür wieder aus dem Kern heraustranssudiren, sonst würden die folgenden Massenverhältnisse der Figur nicht gut stimmen. Ich sehe noch nicht ein, warum die achromatische Kernsubstanz nicht zum Bau der Spindel verwendet werden könnte.

Dass ich jedoch einen Austausch zwischen Zellplasma und Kernsubstanz bei der Kerntheilung stets für möglich und annehmbar gehalten habe, dafür verweise ich auf frühere Angaben 1). Für einen solchen sprechen in der That Strasburger's Befunde an Spirogyra sehr 2), ebenso wie die meinen an den rothen Blutzellen. Ein solcher Austausch kann aber auch chemisch oder transfusorisch gedacht werden; dass dabei wirklich Protoplasmafortsätze in die Kernpole einwachsen, scheint mir nicht festzustehen, so lange ich nicht weiss, wie die Theilungsbilder von Spirogyra (a. a. O. Taf. X, XI) sich bei scharfer Kernfärbung ausnehmen würden.

Hiernach kann ich dem 4ten Satze Strasburger's vor der Hand nur den Werth einer Hypothese beilegen, erkenne aber an, dass Manches zu ihren Gunsten spricht. Sie würde, worauf auch Strasburger hinweist (p. 330), für das eigenthümliche Verhalten der Kernfigur bei den rothen Blutzellen ein Verständniss bieten, und theilweise die Massenzunahme der Tochterkerne erklären<sup>3</sup>).—

## Der 1. Satz Strasburger's:

"dene Vorgänge, die gewöhnlich ineinandergreifen, aber "sich auch getrennt abspielen können" —

sagt, so weit er thatsächlich zu begründen ist, etwas aus, was schon bekannt war. Durch Untersuchungen von Treub4),

<sup>1)</sup> Th. I p. 415.

<sup>2)</sup> Da die Plasmaansammlungen an den Polen hier so stark abnehmen, vergl. Strasburger's p. 175.

<sup>3)</sup> Ich weiss allerdings nicht, ob Strasburger Letzteres acceptiren würde, da er annimmt, dass das vom Kern in Form von Spindelfasern assimilirte Plasma später wieder ausgeschieden werde. Vergl. seine S. 330 a. a. O.

<sup>4)</sup> Treub, sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. Comptes rendus, 1. September 1879.

Schmitz<sup>1</sup>) nnd mir<sup>2</sup>) ist vor 2 Jahren festgestellt worden, was sich freilich aus thier-histologischen Erfahrungen schon lange vermuthen liess: dass in einer Zelle der Kern sich durch Karyokinese theilen kann, ohne dass das Protoplasma sich mit theilt, und dass auf diese Weise und durch Wiederholung desselben Vorganges vielkernige Zellen entstehen: dass es also eine Kerntheilung ohne Zelltheilung giebt. Diese, dann auch von Strasburger bestätigte Thatsache, war und bleibt bisher der beste, thatsächliche und sichere Beleg für den erwähnten Satz. Dass Strasburger noch Anlass genommen hat, den letzteren besonders zu formuliren, erklärt sich wohl daraus, dass die Botaniker erst in jüngster Zeit auf die vielkernigen Zellen aufmerksamer geworden sind, während man sie in der Thierhistologie lange kannte und ihre Entstehung durch Kerntheilung ohne Zelltheilung annahm.

Für die Umkehrung des eben hervorgehobenen Schlusses: dass es auch eine Zelltheilung, oder besser, Protoplasmatheilung ohne Kerntheilung geben kann, lagen als Belege besonders die Arbeiten von Bütschli<sup>3</sup>) und R. Hertwig<sup>4</sup>) vor, auf welche sich Strasburger bezieht, zu welchen er mit vieler Umsicht aus seinen eigenen Beobachtungen weiteres Material gefügt hat<sup>5</sup>), und zu welchen seitdem auch noch die interessanten Beobachtungen Gruber's an Euglypha<sup>6</sup>) gekommen sind.

Man wusste und weiss somit: Dass ein Zellkern sich theilen kann, ohne dass die ganze Zelle sich theilt; und dass das Protoplasma der Zelle sich in zwei Theile bringen kann, ohne dass vorher oder gleichzeitig Veränderungen am Kern zu bemerken sind; welcher letztere sich in solchen Fällen dann nachträglich theilt.

<sup>1)</sup> Schmitz, Sitz.-Ber. der niederrhein. Gesellsch. f. Nat. und Heilk. Bonn, 5. Mai und 4. August 1879.

<sup>2)</sup> Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virch. Arch. Bd. 77, März 1879 p. 11-15.
II. Theil dieser Beiträge, p. 189 ff. und Abschnitt 3.

<sup>3)</sup> Ueber die Entstehung der Schwärmsprösslinge der Podophrya quadripartita. Jen. Zeitschr. Bd. X, p. 287, 1876.

<sup>4)</sup> Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Ebenda Bd. XI, p. 148, 1877.

<sup>5)</sup> A. a. O. p. 359 ff.

<sup>6)</sup> A. Gruber, der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 35, p. 431, 1881.

Dass in so weit Kerntheilung und Zelltheilung zwei verschiedene Vorgänge sind, die nicht stets ineinanderzugreifen brauchen, war somit bekannt und musste von Jedem anerkannt sein, der sich näher mit diesen Fragen und der neueren Literatur darüber beschäftigt <sup>1</sup>).

Während es aber hiernach klar und unbestritten ist, dass Kerntheilung und Zelltheilung, nach ihrem morphologischen Habitus und ihrem zeitlichen Verlauf, zwei von einander verschiedene Vorgänge sind oder sein können: so bleibt es eine andere Frage, ob und in wie weit beide durcheinander beeinflusst sind, oder der eine von dem andern abhängig ist. Diese Frage heisst in etwas andere Worte gefasst: Ist der Kern, abgesehen von den anderen unbekannten Functionen die er noch haben kann, ein Vermehrungsorgan der Zelle, d. h. ein Apparat der bei ihrer Theilung mitfungirt — wie dies in letzter Zeit die verbreitetste Ansicht gewesen ist; — oder ist er es nicht? —

Strasburger beantwortet diese Fragen in seinem 2. und 3. Satz dahin: dass das Zellplasma die active Rolle bei der Zelltheilung spiele, und auch in den Zellkernen die Vorgänge anrege, die ihrer Theilung vorausgehen. Indem er den Sitz der Kräfte, die bei der Zelltheilung sich äussern, vornehmlich im Zellplasma sucht, findet er die Rolle fraglich gemacht, welche der Kern in der Zelle zu spielen habe, und denkt daran, dass er vielleicht in Beziehung zur Bildung der Eiweissstoffe stehen möge <sup>2</sup>).

Der 2. und 3. Satz kann sich, so viel ich sehe, bis jetzt auf dreierlei stützen:

Erstens, auf die Ansicht Strasburger's über die Entstehung der achromatischen Fäden (Spindelfasern S.) aus dem Zellplasma; in der ich, wie oben gesagt, bis jetzt nur eine Annahme sehen kann.

Zweitens, auf die Beobachtungen von Treub und mir 3) über die Kerntheilung bei vielkernigen Zellen. Wir haben gefun-

<sup>1)</sup> Ich erwähne dies, weil neuere Zustimmungen zu dem Satze Strasburger's (s. Gruber a. a. O. p. 437) auf die Meinung schliessen lassen können, als proclamire derselbe eine neue Thatsache, und als könne er von irgendwelcher Seite bestritten werden.

<sup>2)</sup> S. 371-372.

<sup>3)</sup> Th. II, p. 190.

den, dass die Kerne in je einer solchen Zelle vorwiegend alle gleichzeitig in Theilung treten; und ich konnte sogar feststellen, dass der Regel nach 1) alle diese Theilungen sich in gleicher Phase befinden, der Anstoss zu ihrem Beginn also auch gleichzeitig gewirkt haben muss. Hieraus habe ich sofort den Schluss gezogen 2):

"dass die nächsten Ursachen, welche einen Kern zur Theilungsmetamorphose veranlassen, nicht "oder nicht allein in ihm selbst wirken, sondern zugleich durch die ganze Substanz der Zelle hindurch thätig sind, in welcher er liegt. Wenn dies "für vielkernige Zellen gilt, wird es sich auch auf einkernige "beziehen lassen; und damit werden wir darauf geführt, auch "in dem Protoplasma der in Theilung tretenden Zelle nach "etwa erkennbaren Erscheinungen, die darauf Bezug haben, "genauer zu suchen als dies bis jetzt geschehen ist.

Weiteres aber, als dies, kann meines Erachtens aus unserem Befund noch nicht geschlossen werden, und desshalb habe ich ihn hier nochmals angeführt und erläutere ihn nochmals, damit man ihn nicht einfach als Beleg für den directen Wortlaut von Strasburger's Satz 2. und 3. verwerthen möge. Die Sache bei den vielkernigen Zellen liegt so: da die Kerne alle gleichzeitig in Theilung treten, so liegt die Annahme am nächsten, dass sie dazu durch gleichzeitig auf sie wirkende Kräfte veranlasst worden sind. Diese Kräfte können dann nur aus dem Protoplasma heraus, oder von aussen durch dieses hindurch, auf die Kerne gewirkt haben. Sie können gewirkt haben entweder in Gestalt von gröberen morphologischen Bildungen, von in die Kerne hineindringenden Protoplasmafäden, so wie es sich Strasburger denkt; oder in Form von molecular-mechanischen, also chemischen Einflüssen, die das umgebende Protoplasma auf die Kerne äussert; oder vielleicht selbst nur in Form von Lösungen, welche von aussen her das Protoplasma der Zelle durchtränken, oder in ihm gebildet werden. Es kann sein, dass solche zur Theilung bestimmende Einflüsse rasch und plötzlich einwirken; es kann aber auch sein, dass sie lange fortbestehen und ihre Wirkung sich

<sup>1)</sup> Ganz durchgreifend ist dies nicht. Vergl. Th. II, Tafel 3 Fig. 49a.

<sup>2)</sup> Ebenda, p. 190.

summiren musste, bis sie die Kerne zur Theilungsmetamorphose trieb.

So lange nun aber alle diese Möglichkeiten bestehen, möchte ich meine Vorstellungen über die Sache nicht in die personificirende Ausdrucksweise kleiden: "die active Rolle bei der Zelltheilung spielt das Zellprotoplasma".

Drittens endlich: liegt ein Beleg zu Gunsten der beiden Strasburger'schen Sätze in den obenerwähnten Erfahrungen von Bütschli und R. Hertwig an knospenden Infusorien, und in den jetzt hinzugekommenen von Gruber über die Theilung des Rhizopoden Euglypha alveolata (a. oben a. O.). Diese Fälle sind in so fern vollkommen beweiskräftig, als sie zeigen, dass ein Protoplasmakörper sich in zwei Theile zu bringen vermag, ehe an dem darin enthaltenen Kern morphologisch wahrnehmbare Theilungsveränderungen eintreten; dass also die Kräfte, welche die Zelltheilung bestimmen, nicht von einem schon in Theilung (Kinese) stehenden Kerne ausgehen müssen.

Damit ist aber, soviel ich sehe, noch nicht der Beweis gegeben, dass die Karyokinese ein Vorgang sei, der lediglich angeregt werden könne durch unmittelbaren Anstoss vom Zellplasma aus, in dem Sinne, wie es Strasburger (Satz 3, 4 und 5) hinstellt: so dass der Kern somit nur nebenbei mitgetheilt würde, wie etwa ein Chlorophyllkörper, und also in keinem Sinne ein Vermehrungsorgan der Zelle sein könnte.

Denn man kann sich, wie ich eben ausführte, die Disposition des Kernes zu seiner Theilung einstweilen auch so denken, dass Einflüsse, (in chemischem Sinne gedacht), die allmählig auf ihn ein- und in ihm fortwirken, ihn dazu bestimmen, ohne dass wir bis jetzt einen morphologischen Ausdruck dieser Veränderungen finden können. Dass solche Einflüsse an den Kern von aussen her, also zunächst aus dem Protoplasma der Zelle, herauskommen müssen, ist klar; aber wenn man sie sich z. B. als langsam wirkende chemische Vorgänge vorstellt, so würde dies wohl nicht gerade eine "Action" des Protoplasma genannt werden können.

Wenn ich mir nun denke, dass der Kern auf solche Weise allmählig die Disposition zur Theilungsmetamorphose erhalten hat 1): dass er sich, um es bildlich auszudrücken, allmählig ge-

<sup>1)</sup> Ich bitte daran zu denken, dass die ersten Anfänge der Karyokinese (Anlage des Knäuels) lange vor dem Stadium beginnen, wo nach Stras-

laden hat, so lässt sich auch ohne Schwierigkeit denken, dass die Decharge dieser Ladung, die Karyokinese, nicht nothwendig immer mit der Theilung der Zelle zusammenzufallen braucht. In der ungeheueren Mehrzahl der Fälle geschieht dies ja, es verläuft Karyokinese und Zelltheilung mit einander, und man kann sich ganz wohl denken, dass dabei beide Vorgänge in mechanischer, d. h. physikalischer Beziehung und Wechselwirkung stehen; dass die Zelltheilung, deren feinere morphologische Verhältnisse im Zellplasma wir noch sehr wenig kennen, dabei mitbeinflusst wird durch die Mechanik der Kerntheilung, und dass also der Kern immerhin ein Theilungsorgan oder Theilungsapparat der Zelle sein und heissen kann; womit nicht im Geringsten gesagt ist, dass die Initiative zur Theilung nun desshalb vom Kern ausgehen müsste. Er kann ein Theilungsorgan sein, vergleichsweise ebenso, wie irgend ein Organapparat im Thierkörper seine Function hat und nach dieser benannt wird, obwohl er nicht auf eigene Hand diese Function beginnen und äussern kann, sondern dies nur vermag in Wechselwirkung mit dem übrigen Körper, und veranlasst und unterstützt durch dessen Stoffwechsel.

Jene besonderen Fälle von Zellsprossung aber, in welchen der Kern in der That mit seiner Theilung hinter der des Zellplasma zurückbleibt, kann man sich auch denken als Abänderungen des Vorganges, bei denen das Protoplasma 1) seine Theilung allein zu Stande bringt, der Kern erst nachbinkt und bei der Zelltheilung selbst ausser Mitwirkung bleibt; ebenso — um wieder den obigen Vergleich zu brauchen — wie ein Organ bei irgendwelcher Organismenform verkümmert und durch andere ersetzt sein kann, während es bei den übrigen die lebenswichtigste Function hat.

Wem die hier vorgelegte Anschauung complicirt vorkommen sollte, den bitte ich sich zu erinnern, dass der Inhalt der von Strasburger formulirten Sätze: — das Anstossgeben des Protoplasmas, das Hineindringen von Protoplasmafortsätzen in den

burger Protoplasmafäden in den Kern einwachsen sollen; es muss also jedenfalls schon eine Disposition zu dieser Veränderung im Kern gewesen sein, bevor irgendwelcher morphologische Anstoss von Seiten des Protoplasma anzunehmen ist.

<sup>1)</sup> In diesen Fällen, bei Rhizopoden und Infusorien, ein relativ hochdifferenzirtes Protoplasma.

Zellkern, das nachherige Selbstactivwerden der Kernsubstanz — ebensowenig schon irgend eine causalmechanische Erklärung enthält; sondern im Grunde nur ein bildliches Schema darstellt, nach dem man sich den Vorgang denken kann, indem man dabei das Protoplasma als Subject und den Kern als Object nimmt.

Ich sehe also noch keinen Grund zu einer Verbannung des bis jetzt so verbreiteten Gedankens, dass der Kern ein Theilungsapparat der Zelle ist; wobei es selbstverständlich bleibt, dass er ausserdem auch noch andere, für jetzt unbekannte Functionen haben kann. Ich hege aber keinerlei vorgefasste Meinung für jene Auffassung des Kerns als Theilungsorgan: wenn es mir richtig scheint, sie nicht ohne dringende Veranlassung aufzugeben, so ist der Grund allein der, dass diese Anschauung einiges Verständniss giebt oder verspricht für das so allgemeine Vorkommen des Kerns einerseits, und für die complicirten kinetischen Vorgänge bei seiner Theilung andererseits. Wenn sich jedoch noch bessere Gründe gegen jene Auffassung des Kerns ergeben sollten, als sie bis jetzt vorliegen, so würde man dieselbe verlassen können, ohne dass darum die Vorgänge bei der Kerntheilung aufhören dürften, Gegenstand einer immer tiefer eindringenden Forschung zu sein. der Kern bei der Zelltheilung als eine Unterstützungsmaschine wirken, oder mag er dabei nur passiv oder nebenbei mit zerlegt werden: die optisch wahrnehmbaren Erscheinungen, die er dabei zeigt, sind uns zunächst viel zugänglicher wie die im Zellplasma verlaufenden; diese Erscheinungen am Kern können verwerthet werden, um künftig zu einer wirklichen Physiologie der Zelltheilung zu führen; und Alles was zu solchem Ziel auch nur den Weg zeigt, scheint mir viel wichtiger als irgendwelche bloss morphologische Thatsache.

In den vorigen Theilen dieser Arbeiten habe ich die allgemeine Gleichartigkeit der Kern- und Zelltheilungsvorgänge, die ich für wahrscheinlich halte, häufig durch das Wort "Homologie dieser Vorgänge" ausgedrückt. Dazu ist jetzt eine Erläuterung am Orte. Strasburger 1) glaubt nicht an eine Homologie dieser Vor-

<sup>1)</sup> A. a. O. S. 374.

gänge; er äussert sich dahin, "dass es sich hier um in der Natur des Protoplasma selbst begründete Gestaltungsvorgänge handelt, die unzählige Male, unabhängig von einander, entstanden sind und sich aus den Eigenschaften des Protoplasma, gleichsam wie ein Krystallisationsvorgang, unmittelbar ergaben".

Bei dem Ausdruck "Homologie" habe ich zunächst gar nicht die phylogenetische Bedeutung untergelegt, in welcher jenes Wort heute vielfach verwendet wird; sondern habe es in dem Sinne gebraucht, in welchem z. B. auch jeder Physiologe oder Pathologe von homologen Vorgängen, homologen Erscheinungen zu sprechen pflegt, um überhaupt eine Gleichartigkeit oder Gleichwerthigkeit im Wesen dieser Erscheinungen auszudrücken. Wenn man sich an dieser Verwendung des Wortes Homologie stossen sollte, so kann statt dessen das andere "Homotypie" dienen, das ich hier verschiedentlich im gleichen Sinne gebraucht habe und das jedenfalls keiner Missdeutuug ausgesetzt ist.

Dass die Theilungsvorgänge "in der Natur des Protoplasma (und der Kernsubstanzen) 1) begründet sind und sich aus deren Eigenschaften unmittelbar ergeben", wie es Strasburger ausdrückt, erscheint mir so selbstverständlich, dass ich kaum Grund sehe, es noch besonders hervorzuheben. Wenn es anders wäre, würden wir ja nicht bei so vielen verschiedenen Zellenarten, die in anderen Beziehungen gewiss sehr verschiedenartiges Protoplasma haben und haben müssen, dennoch überall gleichartige Theilungserscheinungen wiederkehren sehen. Ob aber die Zellen die hierfür bedingenden Eigenschaften vermöge einer durchgehenden Vererbung an sich tragen, oder sie in jedem Falle, wo Protoplasma entsteht oder wächst, mitbekommen, vergleichsweise wie eine chemische Verbindung ihren Molektilbau<sup>2</sup>), - ob man also von einer Homologie der Zelltheilung auch in biogenetischem Sinne reden kann, oder nicht: das ist eine Frage, die sich der histologischen Forschung für jetzt entzieht, und deren

<sup>1)</sup> Dies setze ich hinzu, da Zellprotoplasma und Kernsubstanzen bekanntlich nicht identisch sind-

<sup>2)</sup> Ich sage: vergleichsweise, denn es wird wohl heute Niemand mehr annehmen wollen, dass "Protoplasma" eine chemische Verbindung im gewöhnlichen Sinne des Wortes sei. Im entgegengesetzten Falle empfehle ich Kenntnissnahme der Analysen von Reinke über das Protoplasma von Aethalium septicum (Göttingen 1881).

Beantwortung sich grossentheils danach richtet, ob man der monophyletischen oder der polyphyletischen Descendenzhypothese den Vorzug giebt.

## Erklärung der Taf. III und IV.

## Taf. 3.

Fig. 1, a-h: Theilungsbilder aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Lilium Martagon, aus Strasburger's Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., nach Taf. IV Fig. 94, 96, 98, 99, 101, 102, 103, 104 Taf. IV daselbst, zum Vergleich copirt (S. 32).

i-m. Ebendaher copirte Theilungsbilder von Galanthus nivalis.

- Fig. 2, a—g mit obenstehenden Figuren zu vergleichen: Theilungsbilder aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Lilium Croceum, nach Präparaten, welche ich Hrn. Soltwedel verdanke, von mir mit Alauncarmin nachgefärbt, aufgehellt und mit Seibert's hom. Imm. 1/12 und Bel. App. untersucht, mit desgl. 1/16 controlirt.
  - a: der Sternform entsprechende Phase, vergl. Taf. 4 A 1, B 1, B 2.
  - b: Uebergang zu
  - c: Aequatorialplatte, vergl. Taf. 4 A 3, B 3.
  - d: Weiteres Trennungsstadium,
  - e: Sternform der Tochterkerne,
  - f, g: Knäuelformen derselben.

Die Lage der Fäden in verschiedenen Ebenen, sowie ihre Biegungen in verticalem Sinne, sind, wie auch sonst, durch verschiedene Schattirung der Fäden möglichst so ausgedrückt, dass der topographische Eindruck herauskommt, den man bei wechselnder Einstellung erhält. Auf absolut treue Wiedergabe der Lageverhältnisse jedes einzelnen Fadens muss in diesem Gewirr und bei diesen Vergrösserungsverhältnissen natürlich verzichtet werden. Im Ganzen sind die bei tieferer Einstellung abgebildeten Fäden und Fädentheile heller gehalten.

Sämmtliche folgende Figuren bis Fig. 15 sind mit Seibert's hom. Imm.  $^{1}/_{12}$  oder  $^{1}/_{16}$  und Abbe's Beleuchtungsapparat, nach Chromsäure-Safranin-Nelkenöl-Damarlack-Präparaten. gezeichnet, indem das reine Farbenbild und die Bilder, welche verschiedene Blenden des Bel. App. geben, wechselseitig controlirt wurden. Die verschiedenen Grössenverhältnisse sind zum Theil auf

Benutzung verschiedener Oculare (Hartnack 1 bis Seibert 1) bei der Anlage der Zeichnungen zu beziehen.

Fig. 3. Theilung einer zweikernigen Zelle, Mundepithel, Salamanderlarve. Die chromatischen Figuren beider Kerne in Sternform, von der Polseite gesehen. An der Stelle, wo die beiden Figuren aneinandergedrängt liegen, und an zwei anderen Stellen (links), war die Menge der optischen Schnitte so gross und lagen sie so dicht, dass nicht alle Fadenenden abgegrenzt werden konnten, so dass die genaue Zahl der Schleifen zweifelhaft bleibt.

In der Mitte jeder Figur das Polarkörperchen, und das Polarbild der achromatischen Fadenspindel. An vielen Stellen ist deutlich zu sehen, dass der Winkel einer Schleife einen achromatischen Faden berührt. (Vergl. das Schema auf Taf. 4, A 1, A 2, B 2\*.)

Fig. 4. Einkernige Zelle ebendaher in derselben Theilungsphase, eben beginnende F\u00e4denl\u00e4ngsspaltung, Polarbild. Die beiden Polark\u00f6rperchen und die achromatischen F\u00e4den sind bei verschiedener Einstellung eingetragen.

Es scheinen 24 chromatische Schleifen zu sein; an zwei Stellen ist die Lage der optischen Schnitte aber zu dicht, um sicher zu zählen. An diesen zwei Stellen habe ich die Fädenlage so gegeben, wie sie mir zu sein scheint.

- Fig. 5. Kerntheilung im Knäuelstadium, ebendaher. Durch die ganze Figur geht die beginnende Längsspaltung der Kernfäden.
- Fig. 6. Theilung vom Kiemenblattepithel ebendaher, Stadium wie Fig. 4, schief liegend. Oben das Ende der achromatischen Spindel sichtbar. Chromatische Schleifen bei verschiedener Einstellung gezeichnet. Jede einzelne lässt sich abgrenzen und 24 zählen. (Vergl. S. 52.)
- Fig. 7. Ebenso vom Pol gesehen: die Figur ist durch etwas Quellung distrahirt, die achromatische Figur nicht deutlich. Jede Schleife deutlich abzugrenzen, Zahl 24. (Ebenso noch in einem dritten Fall.)
- Fig. 8, 9, 10: Ruhende Kerne.
- Fig. 8: Bindesubstanzkern, Kiemenbogen.
  - 9: Muskelkern, ebendaher.
  - , 10: Epithelkern, ebendaher.

Ausser den gröberen Gerüststrängen, Knötchen und Nucleolen ist die feinere Fortsetzung des Kerngerüstes dargestellt, wie es die Oellinsen zeigen. Näheres: siehe 3. Abschnitt, S. 52 ff.

- Fig. 11-15. Kerntheilungen aus dem Epithel der menschlichen Hornhaut, verschiedene Phasen. (Siehe 4. Abschnitt.)
- Fig. 16. Kerntheilungen aus dem Blut eines Leukocythämischen, Essigsäure. Hartn. Imm. 9. (Siehe ebenda.) a b c d e f: Theilungsphasen (der Reihe nach: Knäuel, Segmentation, Sterne, Acquatorialplatte (?), Tochtersterne, Tochterknäuel). g h: wahrscheinlich erste Anfangsphasen. Die übrigen Zellen: Leukocyten, mehrkernig.

## Taf. 4.

Schemata zur Erläuterung der Karyokinese bei verschiedenen der Objecte:

- A: Salamandra.
- B: Lilium.
- C: Echinus.
- D: Salamandra.
- a: achromatische, ch: chromatische Fäden.
- Sternform des Mutterkerns.
- B 1
- A 2 : Schema der abgeflachten Sternform.
- B 2 und B 2\*: Andeutung, wie durch gebogene Lage der chromat. Fäden der Habitus der Figuren, wie etwa in Fig. 2 a b Taf. 3, entsteht.
- ): Aequatorialplatte, durch Umordnung der Schleifenwinkel und Ver-
- schiebung gegen die Pole aus A 2 und B 2 entstehend. (A 3 mit Bildern wie Fig. 12 Taf. 1 (VII) im II. Theil verglichen, erläutert ganz klar den Bau solcher Figuren.)
- Sternform der Tochterkerne, Lilium (vergl. Taf. 3, Fig. 2 d e).
- C. Dieselbe Form, Echinusei.
- D. Salamandra.

In allen dreien würden Radien der Pole sich durch die chromatischen Fadenschenkel, oder genauer durch die Halbirungslinie ihrer Winkel gelegt denken lassen. Natürlich ist dabei keine mathematische Genauigkeit vorausgesetzt, und können Biegungen der Fäden die Bilder verwickelter machen. Näheres über diese Sternformen: oben S. 70, 71.