

Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen.

Von

Dr. O. vom Rath (Freiburg i. B.).

Mit Tafel I—III.

I. Theil. Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea*.

Als ich mich bei einem Aufenthalte an der Zoologischen Station in Neapel im Frühjahr 1888 mit vergleichenden Studien über die Sinnesorgane der Crustaceen beschäftigte, fertigte ich gelegentlich auch Schnittserien durch die Köpfe mariner Isopoden an. Besonders günstige Resultate ergaben mir die Köpfe von *Anilocra mediterranea*. Die zum Saugen umgewandelten Mundwerkzeuge dieser auf Fischen schmarotzenden Asseln sind ziemlich weich, so dass man in jeder beliebigen Richtung des Kopfes völlig lückenlose Serien dünner Schnitte herstellen kann; ferner sind die Zellen und ihre Kerne durch eine erstaunliche Größe ausgezeichnet, so dass man mancherlei interessante Aufschlüsse über die feineren Strukturverhältnisse derselben erhält.

Schon bei flüchtiger Durchmusterung meiner Präparate bei schwacher Vergrößerung fielen mir damals große Zellen mit mächtigen, oft in der Mehrzahl vorhandenen Kernen auf, welche eine mir unbekannt eigenartige Anordnung des Chromatins mit großer Regelmäßigkeit erkennen ließen.

Da mir trotz eifrigen Suchens bei einer großen Zahl von assimilirenden und secernirenden Zellen vieler anderer Metazoen niemals wieder ähnliche Chromatinfiguren zur Anschauung kamen und ich eben so wenig in der Litteratur eine hierher gehörige Angabe oder Abbildung auffinden konnte, habe ich in aller Kürze meine Befunde bekannt gegeben (2a), in der Hoffnung, dass anderen Autoren derartige

Bilder begegnen könnten und durch Vergleichung eine befriedigende Erklärung der chromatischen Sterne ermöglicht würde. Wie wir weiter unten noch näher besprechen werden, hat dann ein Jahr später MANILLE IDE (1) ganz ähnliche Bilder bei *Jone thoracica* ♀ aufgefunden und l. c. auf Tafel II in Fig. 26 abgebildet, ohne aber diese Chromatinfiguren weiter zu besprechen und ohne auf die Ähnlichkeit unserer beiderseitigen Befunde hinzuweisen. In Fig. 3 habe ich eine Kopie einer solchen von IDE gezeichneten Zelle gegeben. Da ich nun im Frühjahr dieses Jahres (1895) noch einmal Anilocraköpfe untersuchte, die ich in Neapel nach einer neuen guten Methode konservirt hatte, kann ich meine früheren Angaben wesentlich erweitern und Fragen entscheiden, die ich früher offen lassen musste. Ich beginne meine Darstellung mit einer Beschreibung meiner Konservierungs- und Färbungsmethoden.

Konservierungs- und Färbungsmethoden.

Zur Konservierung und Färbung meiner älteren Präparate habe ich früher die damals üblichen, relativ einfachen Methoden in Anwendung gebracht; es ist daher nicht zu verwundern, dass ich Centrosomen, Sphären und besondere Feinheiten der Zellstruktur nicht habe erkennen können. Ich verfuhr folgendermaßen: Den lebenden Thieren wurden mit einer scharfen Schere die Köpfe abgeschnitten und sofort in Pikrinschwefelsäure, Pikrinsalpetersäure, absoluten Alkohol, Sublimat, Chromessigsäure etc. eingelegt und die Präparate in toto in Pikrokarmen, Alaunkarmen, Boraxkarmen, Alaunkochenille und anderen Farben tingirt. Es wurden Zupfpräparate und Serienschritte hergestellt. Meine neuen Präparate fertigte ich aber mittels einer Mischung von Pikrinessig- und Platinchloridosmiumsäure (confer 2d) an, die ich übrigens stark mit Pikrinessigsäure verdünnte, da sonst leicht eine zu starke Bräunung der Objekte stattfindet. Ich unterließ meist eine Nachbehandlung mit unreinem Holzessig und färbte mit Safranin und dann mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD). Da die Farben bei dieser Konservierung nur sehr langsam einwirken, muss lange gefärbt werden. Bei den meisten übrigen in dieser Arbeit erwähnten Objekten wurde die gleiche Methode befolgt. Andere Konservierungen sind stets ausdrücklich angegeben.

Ein längeres Verweilen meiner Objekte in einer schwächeren Mischung meiner Konservierungsflüssigkeit erwies sich für manche Beziehungen aber auch zum Studium der Sphären und Centrosomen als besser wie ein kurzes Verweilen in der stärkeren Lösung, die allerdings für das Studium der Hodenzellen von Amphibien mehr leistet.

Des Vergleiches halber habe ich auch andere Konservierungsflüssigkeiten in Anwendung gebracht, z. B. meine Nr. 2b beschriebene Pikrinessigsmiumsäure, sowie meine Nr. 2d empfohlene Pikrinessigplatinchloridlösung. Gute Erfolge hatte ich ferner mit einer Pikrinessigsublimatlösung, die ich folgendermaßen herstelle. In eine konzentrierte wässerige Sublimatlösung gieße ich die gleiche Menge einer gesättigten, wässerigen Pikrinsäurelösung und setze je nach dem zu erreichenden Zwecke auf 1000 ccm 4 ccm oder mehr Eisessig zu. Handelt es sich lediglich um eine Darstellung der Centrosomen und Sphären, so kann man recht viel Eisessig nehmen, dann wird aber die feinere Struktur des Zellplasmas recht undeutlich, wo hingegen besonders die Strahlungen der Sphäre sehr scharf hervortreten. Ich habe auch für manche Zwecke befriedigende Resultate erzielt, wenn ich zu absolutem Alkohol ein wenig Sublimat und ein wenig Eisessig zugab.

Empirischer Theil.

Über die topographische Anordnung der Kopfdrüsen von *Anilocra mediterranea* und ihre physiologische Bedeutung.

Die durch die von mir früher beschriebene eigenartige, polycentrische Anordnung des Chromatins ausgezeichneten Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra* umlagern gruppenweise den Vorderdarm, doch fand ich sie auch im vorderen und oberen Theile des Kopfes, sowie in den Mundwerkzeugen. Vielfach sind solche Zellen in Form von Rosetten gruppiert, es treten aber auch unregelmäßig angeordnete Komplexe von Zellen, sowie vereinzelte Drüsenzellen auf. Die Größe der Rosetten sowie die ihrer Zellen und Kerne ist sehr verschieden. Ich sah kleine Rosetten dicht neben recht großen. Einzelne Zellen maßen 120, 80, 64 bis 40 μ , während ihre Kerne dem entsprechend 50, 40, 30 und 20 μ im Durchmesser hatten. Die im vorderen und oberen Theil des Kopfes gelegenen, in ihrer Form recht unregelmäßigen Zellen, sind noch wesentlich größer als eben angegeben wurde, doch sind diese Zellen und ihre Kerne ganz unverkennbar in Degeneration begriffen (vergleiche Fig. 6, 7 und 8). Die in Rede stehenden Kopfdrüsenzellen unterscheiden sich nun von allen anderen Drüsenzellen desselben Thieres durch die bereits früher (2a) eingehend beschriebene, polycentrische Anordnung des Chromatins, so dass eine Verwechslung mit Zellen des Darmes oder der Leber (Hepatopankreas) ausgeschlossen ist.

Es drängt sich jetzt die Frage auf, welche physiologische Bedeutung mögen diese Kopfdrüsenzellen von *Anilocra* haben? In meinem

früheren Aufsätze habe ich diese Zellen schlechthin als Speicheldrüsenzellen bezeichnet, obschon ich mich davon überzeugt hatte, dass ein Theil von ihnen sicherlich gar nicht in den Mund oder Darm einmündet und somit an der Verdauung keinen direkten Antheil nimmt. Bekanntlich fehlen den Crustaceen eigentliche Speicheldrüsen durchgängig, man hat aber trotzdem die Drüsenzellen der Oberlippe, der Mundhöhle und der Mundwerkzeuge aus Analogiegründen vielfach als Speicheldrüsenzellen bezeichnet. In manchen Fällen unterscheiden sich solche Zellen in ihrem feineren Bau in nichts von gewöhnlichen Hautdrüsenzellen, die über den ganzen Körper hin vertheilt sein können. Da nun aber die histologisch gleich gebauten Drüsenzellen des Kopfes, des Rumpfes und der Extremitäten, offenbar in Anpassung an die jeweilige Lebensweise der betreffenden Thiere, in physiologischer Beziehung die größten Modifikationen erfahren haben, zog ich es vor, in diesem Aufsatz den ganz indifferenten Ausdruck Kopfdrüsenzelle zu verwenden. Ich wies schon in meinem früheren Aufsätze darauf hin, dass bei den Crustaceen die Funktion der Speicheldrüsen allgemein durch die meist mächtig entwickelte Mitteldarmdrüse (Hepatopankreas) in den Hintergrund gestellt wird. Bemerkenswerth ist ferner, dass bei den Crustaceen mit saugenden Mundwerkzeugen (wie auch bei den Insekten) die Speicheldrüsen (Kopfdrüsen) wesentlich stärker entwickelt sind, als bei den nächsten Verwandten mit kauenden Mundwerkzeugen. Vielleicht sondern die in Rede stehenden Drüsenzellen von *Anilocra* einen Giftstoff ab.

Über den histologischen Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra*.

Um meine Beschreibung vom feineren Bau der in Rede stehenden Drüsenzellen möglichst kurz fassen zu können, habe ich eine Reihe von Abbildungen gegeben, die bei den stärksten Vergrößerungen entworfen wurden, und in welche ich alle feineren Einzelheiten sorgfältig eingezeichnet habe. Selbstverständlich wählte ich nur solche Zellen für meine Figuren aus, welche für eine Entscheidung der uns hier näher interessirenden Fragen besonders günstig waren. Dass bei gut gelungenen Serien immer nur einige Schnitte und auf letzteren auch nur einige Zellen für das Studium der Centrosomen und Sphären brauchbare Bilder zeigen, ist hinlänglich bekannt. Von vielen, mit der Pikrinessigplatinchloridosmiumsäure behandelten Köpfen von *Anilocra* waren einige für das Studium der Centrosomen und Sphären besonders günstig, während andere, die durch ein längeres Verweilen in der Konservierungsflüssigkeit etwas dunkle Bilder lieferten, zumal bei Nachfärbung

der Serienschritte mit Safranin und Hämatoxylin, eine prachtvolle Differenzierung in der Färbung des Drüsensekretes, des Zellplasmas, sowie der Nucleolarsubstanz zeigten. Ferner waren Lininfäden, welche die chromatischen Sterne unter einander verbinden, mit großer Deutlichkeit zu erkennen. In Figur 4 habe ich von einer Drüsenrosette eines solchen Anilocrakopfes eine Abbildung gegeben, die nach vier auf einander folgenden Schnitten kombinirt wurde. Das Gesamtbild ist trotz dieser Zusammenstellung keineswegs schematisirt. Die übrigen Abbildungen sind alle nach je einem Schnitt entworfen.

Die Drüsenrosetten von *Anilocra* sind in folgender Weise zusammengesetzt. In allen Fällen ist eine Gruppe typischer Drüsenzellen mit großen, oft in der Mehrzahl vorhandenen Kernen um eine wesentlich kleinere, centrale Zelle gelagert, welche sofort durch ihren Gesamthabitus gegen die peripheren großen Zellen absticht (Fig. 4). Der Kern dieser centralen Zelle lässt keine Spur der interessanten polycentrischen Anordnung des Chromatins erkennen, vielmehr ist letzteres in einem feinen Maschennetz vertheilt. Es fallen meist zwei dunkel tingirte kleine Nucleolen auf, die jeweils einen dicht anliegenden viel größeren blassen Gefährten besitzen¹. Das Zellplasma zeigt in Bezug auf feinere Strukturverhältnisse nichts Charakteristisches, doch traf ich mit Regelmäßigkeit in demselben einen größeren Ausführungsgang, in welchen viele kleinere und zarte Gänge einmünden. Die centrale Zelle ist nichts Anderes als eine Sammelzelle für die Ausführungsgänge der eigentlichen Drüsenzellen jeder Rosette. Wesentlich verschieden von dieser centralen Zelle sind die großen, peripheren Drüsenzellen (Fig 4 a—e). Letztere zeigen häufig einen scheinbar wabigen Bau des Cytoplasmas. In letzterem bemerkt man häufig das abgesonderte Drüsensekret in Form eines großen, dem Kern meist dicht anliegenden

¹ Das Vorkommen von doppelter Nucleolarsubstanz ist in letzter Zeit von LOENNBURG (Kernstudien. Biologiska Foereningens Foerhandlingar, Bd. IV, 1892, Nr. 41, p. 83) näher besprochen, nachdem bereits früher eine Zusammensetzung des Hauptnucleus aus zwei verschiedenen lichtbrechenden und verschiedenen färbaren Substanzen in Eizellen durch LEYDIG, FLEMMING und O. HERTWIG in Follikelzellen des Hodens durch F. HERMANN beschrieben war. LOENNBURG fand diese doppelte Nucleolarsubstanz bei Leberzellen von Mollusken (Nudibranchien) und bei *Astacus*. Bei letzterem Thiere waren die kleineren, stärker lichtbrechenden und tingirbaren Theile der Kernkörper häufig doppelt oder mehrfach vorhanden. Diese Befunde möchte LOENNBURG in eine Beziehung zum intracellulären Stoffwechsel setzen, da ein derartiges Verhalten bisher bei Zellen gefunden wurde, bei denen dieser als besonders lebhaft anzunehmen ist. Ich selbst habe solche Vorkommnisse recht häufig gesehen und im Hoden nicht nur in Stützzellen, sondern hin und wieder in echten Sexualzellen, ferner in der Leber vieler Mollusken, Crustaceen und Amphibien gefunden.

Tropfens, der seinerseits wieder aus überaus feinen Sekrettröpfchen zusammengesetzt ist; ferner sieht man in jeder Zelle einen oder mehrere Ausführungsgänge, deren Zahl mit der der Kerne recht häufig übereinstimmt (Fig. 1, 4).

Das intracelluläre Stück der Ausführungsgänge ist Anfangs kolbig angeschwollen und sehr zartwandig und in dieses münden in großer Zahl überaus feine haarförmige Gänge. Auf Schnitten kommt begreiflicherweise nur in seltenen Fällen der intracelluläre Drüsengang mit seinem kolbenförmigen Anfangsstück und den einmündenden feinen Gängen in seiner ganzen Länge zur Anschauung, eben so bemerkt man nur hin und wieder einmal den Eintritt des Ausführungsganges in die centrale Sammelzelle und seine Verbindung mit dem gemeinsamen Sammelgang dieser Centralzelle. Sehr instruktive Übersichtsbilder erhält man dagegen auf Zupfpräparaten, bei welchen oft mehrere neben einander liegende Rosetten in Zusammenhang bleiben.

Ganz ähnliche Befunde, wie ich sie eben beschrieben habe, hat MANILLE IDE in seinen Arbeiten »Les glandes cutanées a canaux intracellulaires« und »Le tube digestif des Édriophthalmes« publicirt (Nr. 1). Für unsere Zwecke kommt hauptsächlich die erste Arbeit in Betracht, in welcher auch die auf Drüsenzellen von Crustaceen bezüglichen Arbeiten von WEBER, HUET, LEYDIG, CLAUS, NEBESKI, MAYER, SPANGENBERG, HOEK, BLANC, v. SIEBOLD und STANNIUS, CORNALIA und PANCERI, DOHRN, HALLER, ROSENSTADT, GIARD und BONNIER, BRAUN, FRENZEL und Anderer in so ausführlicher Weise erörtert werden, dass ich mich hier darauf beschränken darf, auf diese vergleichende Darstellung zu verweisen. Die wichtigsten Ergebnisse seiner Beobachtungen über rosettenförmige Drüsen fasst IDE wie folgt zusammen: »Les glandes en rosettes ne sont pas des acinis glandulaires ordinaires, ce sont des pseudo-acinis. Chaque paire de cellules ou peu s'en faut, y possède un canal excréteur propre et, chez l'Asellus et la Vibila, nous avons constaté la présence de canalicules intraplasmiques. L'analogie seule nous permettrait d'appliquer cette manière de voir aux autres espèces: Ione, Gyge, Anilocra, même Idotea et Gammarus, dont les glandes, malgré leur ressemblance avec celles de l'Asellus, ne nous ont pas laissé voir les canaux dans leur cytoplasma. Mais, abstraction faite de ce point délicat, les glandes de ces espèces sont encore des pseudo-acinis, parceque leurs cellules sont enveloppées individuellement de tissu conjonctif et que leur lumière contient des canaux chitineux.«

Vergleichen wir diese Befunde von IDE mit meinen eben erwähnten Angaben, so finden wir eine überraschende Ähnlichkeit. Wie bei Asellus und Vibila findet man nach meinen Untersuchungen auch in

den Rosettenzellen von *Anilocra mediterranea* intracelluläre Ausführungsgänge, die in eine centrale Sammelzelle einmünden. Auf meinen Abbildungen sind die Ausführungsgänge etwas zu stark kontourirt gezeichnet.

Beiläufig möchte ich hier daran erinnern, dass Drüsenzellen mit intracellulären Gängen außer bei Crustaceen auch bei anderen Metazoen beschrieben wurden. Ich verweise hier in erster Linie auf die Arbeit von GILSON »Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga*«, sowie auf die Untersuchungen von BOLSIVS »Les organes segmentaires des hirudinées«. Cellule T. V.

Über das Drüsensekret der in Rede stehenden Zellen von *Anilocra* kann ich mich kurz fassen. Das Sekret liegt, wie bereits oben erwähnt wurde, dem Kern in Form eines großen Tropfens vielfach dicht an und verleiht demselben häufig seine eigenartigen Formen, z. B. Einbuchtungen. In manchen Fällen sah ich auch in Zellen, deren Gesamthabitus sowie der ihrer Kerne unbedingt auf eine Degeneration hinweisen, innerhalb der Kerne selbst eine Sekretmasse liegen, so dass der Kern offenbar selbst an der Sekretbildung Antheil nimmt (vergleiche Fig. 8).

Während nun meine alten Schnittserien über das Drüsensekret keine befriedigenden Aufschlüsse gaben, haben mir meine neuen Präparate und zumal die, welche auf dem Objekträger mit Safranin und Hämatoxylin nachgefärbt waren, höchst instruktive Bilder geliefert. In allen Fällen war das Sekret selbst viel weniger intensiv tingirt als das Zellplasma und trat hierdurch oft mit außerordentlicher Schärfe hervor. Von besonderem Interesse ist es nun, dass jeder Sekretklumpen stets dieselbe Farbe hatte wie die Nucleolen. Letztere hatte ich auf meinen früheren Präparaten wegen ihrer Blässe nicht mit genügender Schärfe erkennen können. Auf meinen neuen Präparaten waren aber je nach der Einwirkung der Farbstoffe die Nucleolen und das Drüsensekret auf einigen Schnittserien grau, auf anderen braun, manches Mal aber gelb gefärbt, stets aber war eine ganz auffallende Übereinstimmung der Färbung bei Nucleolen und Sekret vorhanden. Dieser Befund deutet wohl auf eine verwandte chemische Zusammensetzung der Nucleolarsubstanz und des Drüsensekretes hin und scheint zu Gunsten einer unlängst von V. HÄCKER über die Bedeutung der Nucleolarsubstanz ausgesprochenen Auffassung zu sprechen. Auf Grund von Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Nucleolarsubstanz während des Keimbläschenstadiums erfährt, glaubt nämlich HÄCKER (Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen, II. Theil, Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII, 1893) annehmen

zu dürfen, dass die Nucleolen nicht, wie gewöhnlich angegeben wird, die Bedeutung von Nähr- oder Reservestoffen haben, welche bei der Bildung des Chromatins verwendet werden, dass dieselben vielmehr Spaltprodukte sekretorischer Natur darstellen, welche während der vegetativen Thätigkeit der Kernsubstanzen ihre Entstehung nehmen und vor oder während der Kerntheilung der Auflösung anheimfallen. Mit dieser Auffassung lässt sich nicht allein das früher von verschiedenen anderen Autoren genau beschriebene Verhalten der Nucleolen im Wirbelthierkeimbläschen gut in Einklang bringen (RÜCKERT, BORN), sondern vor Allem auch die Thatsache, dass die Nucleolarsubstanz gerade in Drüsenzellen zu besonderer Entfaltung kommt. Der gesteigerten sekretorischen Leistungsfähigkeit des Zellplasmas würde hier eine erhöhte sekretorische Thätigkeit des Kernplasmas parallel laufen. In Betreff näherer Einzelheiten sowie Litteraturangaben verweise ich auf die oben citirte Arbeit von V. HÄCKER.

Über die Centrosomen und Sphären der Kopfdrüsenzellen von *Anilocra mediterranea*.

Wenn schon bei ruhenden und auch bei sich amitotisch theilenden Zellen Centrosomen und Sphären nur bei Anwendung relativ complicirter Methoden und dann auch vielfach nur in glücklichen Fällen mit befriedigender Deutlichkeit zur Anschauung kommen, so gilt dies besonders für typische Drüsenzellen. Bei allen secernirenden und assimilirenden Zellen ist obendrein eine Verwechselung der Centrosomen und Sphären mit Zelleinschlüssen wie Sekrettropfen nur zu leicht möglich und in diesen Fällen ist eine Untersuchung mittels recht verschiedener Methoden dringend anzurathen. Trotzdem gerade die Osmiumgemische besonders leicht zu Irrthümern Anlass geben, habe ich gerade mit der oben erwähnten Mischung von Pikrinessig- und Platinchloridosmiumsäure bei den Kopfdrüsenzellen von *Anilocra* und eben so in Drüsenzellen anderer Thiere, die ich des Vergleiches halber mit beigezogen habe, besonders gute und unzweideutige Resultate zu verzeichnen. In meinen Abbildungen habe ich Centrosomen und Sphären, sowohl was ihre Größe- als Lageverhältnisse anbetrifft, stets mit peinlicher Sorgfalt eingezeichnet.

Die Abbildungen der *Anilocra*zellen lassen im Zellplasma in verschiedener Entfernung von den Kernen dunkel tingirte Kugeln erkennen, die in einem unregelmäßig gestalteten Plasma liegen, welches gegen das übrige Plasma scharf absticht. Nur in einigen Fällen erkannte ich im Inneren dieser Kugeln ein, zwei oder mehrere Körner, die als Centrosomen zu deuten sind, während ich die Kugeln selbst, obschon

sie häufig völlig homogen zu sein scheinen, als Sphären ansehen möchte. Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich in den Leberzellen (Hepatopankreas) von *Porcellio scaber* (vgl. Fig. 9, 10); auch in diesem Falle halte ich die Kugeln für Sphären und nicht für besonders große Centrosomen und ich finde mich in dieser Auffassung durch meine Befunde in Sexualzellen von Amphibien bestärkt (vgl. Fig. 28—41). Schon in meiner früheren Arbeit habe ich von Sexualzellen von Amphibien, die nicht in Mitose waren, Sphären abgebildet, die meist völlig homogen zu sein schienen, bei welchen ich aber doch hin und wieder ein oder zwei Centrosomen erkennen konnte. Auf neu hergestellten Präparaten, welche absichtlich nicht so stark tingirt wurden, erkannte ich mit großer Regelmäßigkeit ein oder zwei Centrosomen in den Sphären¹. In meiner eben erwähnten Arbeit machte ich auch auf das Vorkommen von mehr als zwei Sphären in Sexualzellen von Amphibien aufmerksam. Auf eine genauere Beschreibung der Sphären und Centrosomen der Kopfdrüsen von *Anilocra med.* sowie der Leberzellen von *Porcellio scaber* will ich hier nicht eintreten, da diese Verhältnisse einestheils in den großen Abbildungen deutlich zu erkennen sind und ich anderentheils eine vergleichende Besprechung der Lage, der Zahl und anderer auf die Centrosomen und Sphären bezüglichen Gesichtspunkte am Schlusse meines Aufsatzes in einem besonderen Kapitel bringen will; dort sollen auch die Arbeiten anderer Autoren, so weit sie unser Thema berühren, berücksichtigt werden (p. 57—83).

Wenden wir uns jetzt noch einmal den chromatischen Sternfiguren der Kerne zu.

¹ Wenn V. HÄCKER auf der Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft 1894 in einem Vortrag »Über den heutigen Standpunkt der Centrosomenfrage« erwähnt, dass einige Autoren bei ihren Angaben über die generativen Zellen des Salamanders darüber im Zweifel waren, ob sie besonders große Centrosomen oder geschrumpfte Sphären vor sich hatten, und nun seinerseits erklärt, dass eine vergleichende Betrachtung aller dieser Körper sowie ihres Schicksals bei der Kerntheilung nur ihre Deutung als Centrosomen zulasse, so ist dies ein entschiedener Irrthum HÄCKER's. Auch ich habe mich früher in manchen Fällen, aber selbstverständlich nur bei ruhenden und bei sich amitotisch theilenden Zellen beziehungsweise Kernen (bei der Mitose ist eine Verwechslung überhaupt ausgeschlossen) vorsichtig darüber ausgedrückt, ob ich eine Sphäre oder ein besonders großes Centrosom vor mir hatte, doch war ich in zweifelhaften Fällen stets geneigt die betreffenden Körper als Sphären anzusehen, wie es sich jetzt auch durch meine neuen Untersuchungen, wie diejenigen von NICOLAS und MEVES als richtig herausgestellt hat. HÄCKER hatte selbst keine Untersuchungen über die Sexualzellen des Salamanders angestellt. Ob nun die von genanntem Autor für seine Befunde bei *Sida* gegebene Deutung von einem besonders großen Centrosoma die richtige ist, möchte ich nach eigener Betrachtung der Präparate HÄCKER's bezweifeln.

Über die polycentrische Anordnung des Chromatins.

Die eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins in den Kernen der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra med.* habe ich früher so eingehend beschrieben, dass ich diesen Angaben kaum etwas Neues hinzufügen kann. Eine jede der chromatischen Sternfiguren besteht aus einem sich intensiv färbenden Centrum und einer Anzahl genau radiär angeordneter, etwas heller tingirter Chromatinstäbchen. Meist erscheint das Centrum als ein vollkommen homogenes Korn, hin und wieder, und zumal auf recht dünnen Schnitten, erkennt man aber an Stelle desselben einen dunklen Ring mit hellem centralen Innenraum. Auf weniger stark gefärbten Präparaten sehen die ziemlich dunkel gefärbten Centren Kernkörperchen nicht unähnlich, während die Chromatinstäbchen die Farbe nur wenig angenommen haben und daher nur bei sorgfältigem Zusehn erkannt werden können. Letztere sind alle an der dem Centrum zugekehrten Spitze bedeutend verjüngt, an der anderen angeschwollen. Eine direkte Verbindung der Chromatinstäbchen mit den Centren scheint auf den ersten Blick nicht stattzufinden, vielmehr glaubt man vielfach um die Centren einen hellen Hof zu erkennen. Mit starken Immersionslinsen bemerkt man aber deutlich, dass das keulenförmige Chromatinstäbchen centralwärts in einen überaus dünnen und blassen Lininfaden übergeht, welcher das dunkle Centrum erreicht. Nie ist eine Andeutung dafür vorhanden, dass zwei Chromatinstäbchen sich mit ihren verjüngten Spitzen vereinigen. Es umstehen nun aber die chromatischen Stäbchen das Centrum keineswegs scheibenförmig, wie man es vielleicht auf den ersten Anblick der Abbildungen vermuthen könnte, dieselben sind vielmehr genau radiär um die centrale Kugel angeordnet. Auf Serienschnitten kommen begreiflicherweise neben intakten Sternfiguren häufig angeschnittene Stücke solcher Sterne zur Anschauung. Wenn der Schnitt das Centrum nicht getroffen hat, sieht man stets angeschnittene Strahlen und zumal in der Gegend der Kernmembran. Es liegt nämlich das Centrum des Sternes in keinem Fall der Kernperipherie dicht an. In Kernen mit nur einem Stern fällt das Centrum des Sternes und des Kernes meist ziemlich genau zusammen; in Kernen mit mehreren Sternen ist das Centrum eines jeden Sternes von der Kernperipherie stets um die Länge eines Sternradius entfernt. Von den chromatischen Stäbchen und zumal von ihren angeschwollenen peripheren Enden gehen blasse achromatische Fäden aus, welche nicht nur die Stäbchen jedes Sternes mit einander verbinden, sondern sich auch an die Stäbchen der Nachbarsterne ansetzen und somit ein feines blasses Netzwerk bilden, welches sämtliche Sterne

eines Kernes mit einander in Verbindung setzt. Der Sterndurchmesser in den verschiedenen Kernen ist ein sehr verschiedener und auch bei den Sternen desselben Kernes ungleich. Im vorderen Theile des Anilocrakopfes sind die Zellen und ihre Kerne meist am größten, während die Sterne oft recht winzig und überaus zahlreich sind (Fig. 6—8). Diese letzteren Zellen verrathen durchgängig mehr oder weniger deutliche Spuren von Degenerationserscheinungen, und es erscheint dann oft das gesammte Chromatin in Form von unregelmäßigen verklumpten Brocken, zwischen denen aber meist einige kleine Sternfiguren gesehen werden. Es findet übrigens zwischen den verklumpten und verkommenden Kernen und solchen mit schönen großen Sternfiguren des Chromatins ein allmählicher Übergang statt, den man auf guten Serien mit großer Deutlichkeit verfolgen kann (Fig. 6). Es giebt nun sowohl in Kernen, die nur einen Stern, als solchen, die deren mehrere enthalten, Chromatinfiguren, die von der typischen radiären Anordnung der Stäbchen Abweichungen zeigen, die auf Theilungen der Sterne hinweisen. In Fig. 2 habe ich solche Theilungsphasen der chromatischen Sterne schematisch dargestellt. Vielfach fand ich Figuren, bei welchen an Stelle des Sterncentrums ein biskuit- oder hantelförmiger chromatischer Strang gelagert war, welchen die Stäbchen allerorts umstanden, sowohl an den Polen als am Verbindungsstück. Manchmal waren die Stäbchen fast genau radiär um die Knöpfe der Hantel gruppiert, während das Verbindungsstück nicht von Stäbchen umstellt war. Ich fand auch Figuren, in welchen zwei Sterne nur durch einen blassen chromatischen Faden verbunden waren. Es dürfte dies die letzte Phase in der Sterntheilung darstellen, denn mit dem allmählichen Verschwinden des die beiden Sterne verbindenden Fadens werden die Sterne von einander isolirt. Bei einer neuen Durchsicht meiner alten und neuen Präparate fand ich aber auch gar nicht so selten Sterne mit zwei Centren, die bald ganz dicht neben einander lagen, bald etwas weiter von einander entfernt waren. Diese Bilder werden wohl mit Recht als die Anfangsphasen der Sterntheilungen zu deuten sein. Man könnte, wenn man die Figuren (Fig. 1, 2, 4) betrachtet, geneigt sein, von einer direkten Theilung der chromatischen Sterne innerhalb der Kerne zu sprechen. Ich habe mich nun mit Sicherheit davon überzeugen können, dass diese Theilungen der Sterne von der Theilung der Kerne völlig unabhängig erfolgt. Die durch Amitose verlaufende Kerntheilung will ich nachher besonders besprechen und auch auf das Verhalten der Centrosomen und Attraktionssphären dieser Zellen eingehen. Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass ich eine polycentrische Anordnung des Chromatins in den übrigen secernirenden oder assimilirenden Zellen (Darm und Leberzellen) bei *Anilocra* und ihren

nächsten Verwandten *Cymothoa*, *Cirolana* etc. niemals gefunden habe. Bis jetzt ist mir überhaupt kein anderes Beispiel dieser eigenartigen Anordnung des Chromatins zu Augen gekommen, ich war daher um so mehr überrascht, als ich in der Arbeit von M. IDE (4) die oben erwähnte Abbildung auf Tafel II, Fig. 26 zu Gesicht bekam, die eine Drüsenrosette von *Jone thoracica* ♀ im Schnitt darstellt und deren Kerne eine ganz unverkennbare polycentrische Anordnung des Chromatins verrathen, obschon die chromatischen Sterne nicht so gleichmäßig zu sehen sind wie bei *Anilocra*. Es schien mir von Interesse zu sein diese Abbildung zu kopiren (Fig. 2).

Über die Deutung der polycentrischen Anordnung des Chromatins.

In meinem früheren Aufsätze habe ich für die polycentrische Anordnung des Chromatins in den in Rede stehenden Drüsenzellen von *Anilocra* zwei Deutungen als möglich bezeichnet, von denen aber, wie ich ausdrücklich hervorhob, weder die eine noch die andere wirklich befriedige. Bevor ich jetzt eine andere Erklärung zu geben versuche, will ich meine früheren Hypothesen wiederholen, um zu zeigen, dass dieselben damals sehr wohl berechtigt waren. »Was die chromatischen Centren der Sternfiguren angeht, so könnte man geneigt sein, dieselben als Kernkörperchen aufzufassen, um welche auf irgend welchen Reiz hin sich das Chromatin radiär angeordnet hat. Die große Zahl von Kernkörperchen innerhalb eines Kernes ist nichts Außergewöhnliches und bei Drüsenzellen längst bekannt; eben so findet man in den Kernen (Keimbläschen) von Ovarialeiern nicht selten mehrere Nucleoli.

Zu einer anderen Auffassung könnte man gelangen, wenn man auf die intensive Färbbarkeit der Centren kein großes Gewicht legt; dann wäre es denkbar, die Erscheinungen mit der multipolaren indirekten Kerntheilung in Beziehung zu bringen. Bei dieser Auffassung wäre jedes Centrum als ein Polkörperchen (*Centrosoma*) zu deuten und die Theilung der Centren als eine Theilung der Polkörperchen aufzufassen, wie sie von E. VAN BENEDEN und BOVERI bei *Ascaris* gesehen und auch von RABL angenommen wurde. Da die Kerne in Folge der Anpassung an die Drüsenfunktion der Zelle schon beträchtlich von normalen Kernen abweichen, so würde die Theilung der Polkörperchen nicht mehr die Theilung des Kernes nach sich ziehen und könnten daher zahlreiche Centren in einem Kerne erscheinen. Wichtige Einwände gegen diese Auffassung liegen aber darin, dass von den Chromatinelementen niemals die typische Form zu sehen ist, dass niemals ächromatische Spindeln

deutlich werden und keine der charakteristischen Phasen der Mitose sich konstatiren lassen.«

Die erste Hypothese, dass die chromatischen Centren der Sterne Nucleolen sein könnten, möchte ich keineswegs weiter vertheidigen, ob-
schon ich recht häufig und zumal bei Drüsenzellen eine mehr oder weniger auffallende strahlige Anordnung sowohl des Chromatins als auch der achromatischen Kernsubstanz um unzweideutige Nucleolen habe bemerken können. Man könnte immerhin daran denken, dass die Centren der Sterne Hauptnucleolen seien und die vorhin erwähnten blassen Nucleolen als Nebennucleolen zu bezeichnen wären.

Die zweite Hypothese muss schon deshalb fallen gelassen werden, da es mir bei meinen neuen Präparaten gelang, die als Centrosomen und Sphären zu deutenden Gebilde stets außerhalb der Kerne im Zellplasma nachzuweisen (vgl. Fig. 4, 4, 8). Zur Zeit scheint mir die einfachste Deutung der chromatischen Sternfiguren die zu sein, dass die Centren der Sterne nichts Anderes als die Knotenpunkte des chromatischen Netzwerkes an den Kreuzungsstellen sind, um welche das übrige Chromatin eine radiäre Anordnung angenommen hat.

Beiläufig möchte ich hier noch bemerken, dass die Zahl der Zellen mit polycentrischer Anordnung des Chromatins je nach den Individuen außerordentlich schwankt; eine große Zahl von Drüsenzellen, die auch in Rosettenform angeordnet sind und neben den in Rede stehenden charakteristischen Zellen gesehen werden, lassen sehr häufig nichts von einer polycentrischen Anordnung des Chromatins erkennen; diese Zellen sind dann auch regelmäßig in auffälliger Weise anders gefärbt wie ihre Nachbarzellen, welche diese chromatischen Sternfiguren erkennen lassen.

Über die Innervirung der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra*.

Über die Innervirung der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra* habe ich bereits früher die Angabe gemacht, dass zwischen den einzelnen Drüsenzellen unverkennbare Nervenfasern verlaufen, die vom oberen Schlundganglion und wohl auch vom ersten Bauchganglion ihren Ursprung nehmen. Von einem unteren Schlundganglion kann bei *Anilocra* nicht die Rede sein. In welcher Weise aber die einzelnen Nervenfasern mit den Drüsenzellen in Verbindung stehen, konnte ich auch auf meinen neuen Präparaten nicht mit Sicherheit nachweisen, doch scheint es mir nach Befunden bei anderen Drüsenzellen wahrscheinlich zu sein, dass die Fasern mit frei endigenden Verästelungen die Drüsenzellen korb förmig umspinnen und dass keine Kontinuität der Drüsenzellen mit den Nervenfasern stattfindet, sondern eine Kontiguität (Kontaktwirkung). Mit der GOLGI'schen Methode und der Methylenblau-

färbung EHRlich's habe ich bei diesen Zellen keine Erfolge gehabt. Eine Innervirung von Drüsenzellen bei Arthropoden ist bekanntlich nichts Auffallendes, so hat beispielsweise schon vor Jahren KNÜPPEL (4) auf Nervenendigungen an den Speicheldrüsen von *Periplaneta* aufmerksam gemacht. Letzterer Autor hatte die damals bekannt gewordene Litteratur in seiner Arbeit eingehend berücksichtigt.

Es liegen nun auch den in Rede stehenden Drüsenzellen Bindegewebszellen dicht an, doch können dieselben mit den Zellen des Neurilemmes nicht leicht verwechselt werden. Die Kerne des letzteren haben ein sehr feines Chromatingerüst, während bei den Kernen der gewöhnlichen Bindegewebszellen das Chromatin in groben Strängen angeordnet ist.

Zur Amitosenfrage. Über Amitosen der Kopfdrüsenzellen von *Anilocra mediterranea*.

Bereits in meiner ersten Mittheilung über die Zellen der Kopfdrüsen von *Anilocra* (2 a) habe ich auf das Vorkommen von Amitosen in diesen Drüsenzellen aufmerksam gemacht und hervorgehoben, dass mich dieser Befund keineswegs überrasche, da Amitosen häufig bei Zellen gefunden werden, welchen eine intensive sekretorische oder assimilatorische Funktion zufällt und welche für diese specielle Funktion eine tiefgehende Anpassung erfahren haben. Ich verwies ferner auf die schon früher von H. E. ZIEGLER (5 a) betonte biologische Beziehung der Amitose zur Sekretion und Assimilation. Diese Angaben, die für die damalige Zeit (1890) gewiss von Wichtigkeit waren, sind von den meisten der späteren Autoren, welche sich mit Studien über die Amitose beschäftigt haben, völlig ignoriert worden; auch FLEMMING erwähnt dieselben nicht in seinem 1893 erschienenen zusammenfassenden Referat (9 e).

Betrachten wir jetzt einmal den Verlauf der Amitosen in den in Rede stehenden Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra med.* etwas näher, so finden wir einen Kerntheilungsmodus, der von dem gewöhnlichen Vorgang der Amitose wesentlich verschieden ist. Hier erfolgen keine Einbuchtungen und nachher Durchschnürungen der Kerne, so dass die Tochterkerne zum Schluss nur noch durch einen feinen Faden, der schließlich auch durchreißt, verbunden wären, vielmehr haben wir eine Amitose mit typischer Kernplattenbildung vor uns. Von einer Zellplattenbildung ist mir bei diesen Amitosen nie eine Andeutung zur Anschauung gekommen, obschon ich eifrig danach gesucht habe, eben so wenig ein Bild, welches auf eine nachfolgende Zelltheilung hinweisen konnte. Derartige Kerntheilungen mit Kernplattenbildung sind mir recht häufig

begegnet und zumal bei secernirenden und assimilirenden Zellen, aber auch bei Follikelzellen des Hodens. Schon in früheren Arbeiten (2b, d) habe ich auf diesen eigenthümlichen Kerntheilungsmodus hingewiesen und hier habe ich des besseren Verständnisses halber einige Abbildungen solcher Theilungsvorgänge gegeben, die besonders typisch in den Zellen der Leber (Hepatopankreas) von *Porcellio scaber* und anderen Isopoden zur Anschauung kommen (Fig. 40). Auch in der Zwitterdrüse von *Helix pomatia* sieht man recht deutlich bei den Follikelzellen Amitosen mit Kernplattenbildung. Der Vorgang dieser Amitose ist besonders deutlich in Fig. 40 zu erkennen. Der runde, ovale oder auch eingebuchtete Kern lässt plötzlich einen von der Kernperipherie beginnenden und nach der anderen Kernseite hinziehenden blassen Streifen erkennen (Fig. 40b), an dessen Stelle bald zwei gekörnelt einander genau parallele Membranen gesehen werden, die mehr und mehr an Deutlichkeit gewinnen (Fig. 40c und 40f). Es entstehen so aus einem Mutterkerne zwei Tochterkerne die einander dicht anliegen und in einigen Fällen ziemlich symmetrisch ausfallen können. Besondere Umlagerungen des Chromatins kommen bei dieser Kerntheilung nicht zur Anschauung. Es kann nun aber auch die Kernplattenbildung von verschiedenen Stellen der Peripherie des Mutterkerns gleichzeitig erfolgen, so dass der eine Kern in eine größere Zahl von Tochterkernen von oft sehr verschiedener Größe zerlegt wird. In manchen Fällen kommt es aber gar nicht zu einer völligen Trennung der Tochterkerne, vielmehr ist aus dem runden Mutterkerne durch die verschiedenen von der Peripherie ausgehenden Kernplattenbildungen ein polymorpher Kern entstanden. Es kommen bei derartigen Kernplattenbildungen obendrein die aller verschiedensten Modifikationen vor, wie ein Blick auf die Abbildungen lehrt. Ich habe die Amitose mit Kernplattenbildung zuerst bei den Follikelzellen des *Astacus*-Hodens gesehen und in 2b beschrieben, doch ist auf diesen eigenartigen Theilungsmodus, wie ich später ersah, schon früher von SABATIER in einer kurzen Angabe ohne Abbildungen aufmerksam gemacht worden (A. SABATIER, D'un mode particulier de la division du noyau chez les Crustacés. Communication à la section de Zoologie du Congrès tenu à Paris par l'Association française en 1889; vgl. ferner »De la spermatogenèse chez les Crustacés Décapodes« par A. SABATIER 1893). Dieser Kerntheilungsvorgang, bei welchem der Mutterkern wie mit einem scharfen Messer in zwei oder mehr völlig getrennte Stücke durchgeschnitten zu sein scheint, hat nach meinen Beobachtungen eine große Verbreitung. Ähnliche Angaben sind auch von anderen Autoren gemacht worden.

Nach LOEWIT erfolgen die Amitosen der Blutzellen des Krebses mit

einer bloßen Einschnürung des Kernes ohne lang ausgezogene Abschnürungsbrücken, bald mit einer Art von Scheidewand- oder Plattenbildung im Kern ohne Einschnürung; es kann aber auch diese mit einer Plattenbildung zugleich vorkommen.

Nach CARNOY giebt es Amitosen, bei welchen sich der Zelleib nach Zerlegung des Kernes mit Bildung einer Zellplatte theilt (La Cytodiérèse chez les Arthropodes p. 225, 227 u. ff.).

In ähnlicher Weise hat VAN DER STRICHT (Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Archives de Biologie Bd. XI, 1891) eine Form der Amitose bei Riesenzellen beschrieben »par formation d'une plaque cellulaire«, eine andere Amitose »par simple étranglement«. Die erste Form führe zur Bildung von Zellenpaaren, welche einander mit breiten Flächen berühren und sich spiegelbildlich verhalten. HEIDENHAIN'S Befunde an den Riesenzellen des Knochenmarkes von Kaninchen stimmen mit denen von VAN DER STRICHT gut überein. Aus den Angaben von v. KOSTANECKI (Riesenzellen der embryonalen Leber) glaubt HEIDENHAIN annehmen zu müssen, dass nach der Auffassung dieses Autors sich zuerst der Kern in zwei oder mehrere gleiche oder aber verschiedenen große Kerngruppen zerlegt, auf welche die Einschnürung des Zelleibes nachfolgt; nach HEIDENHAIN'S Präparaten beginnt aber die direkte Zerlegung der Zelle stets am Protoplasma. HEIDENHAIN theilt seine Bilder der direkten Zellentheilung in zwei typische Klassen ein. »Einmal findet man Riesenzellen, welche sammt ihrem Kern stark in die Länge gezogen sind und mehr oder weniger hochgradige Einschnürungen des Zelleibes zeigen. Sind die Einbuchtungen von bedeutenderer Tiefe, so haben die Zellen eine veritable Biskuit- oder Semmelform. In diesen nach einer Richtung hin stark verlängerten Zellen zeigt sich, was als ein wesentlich neuer Befund anzumerken wäre, die Centralkörper-Hauptgruppe zu einer bandartigen Form ausgezogen. Bei einer zweiten Klasse von Bildern der Amitose ist die Verlängerung des Zellkörpers nicht so erheblich und die Einfurchung, welche zur Zweitheilung führt, erinnert ihren rein äußerlichen Verhältnissen nach etwa an die erste Furchung eines Amphibien-eies: Die Gesamttform der Mutterzelle wird ungefähr gewahrt und die Zweitheilung beginnt mit einer mehr spaltartigen Einsenkung, welche wohl immer einerseits an der Zelle beginnt und erst späterhin um den ganzen Umfang derselben fortschreitet. Man findet häufig Zellen, bei denen einerseits ein scharfer Einschnitt durch das Zellenprotoplasma hindurch bis auf die Oberfläche des Kernes hinabreicht. Diesen Einsenkungen folgt die Zellenmembran, so dass in den letztgedachten Fällen Kernmembran und Zellmembran einander zu berühren scheinen. »Ferner betont HEIDENHAIN, dass diese verschiedenartigen Bilder der

Amitose genau den von VAN DER STRICHT neben die direkten Theilungen der Riesenzellen der embryonalen Leber beigebrachten Unterscheidungen entsprechen. Ich muss hier hinzufügen, dass ich bis jetzt niemals Amitosen mit Zellplattenbildung sondern nur mit Kernplattenbildung vor Augen gehabt habe, damit will ich gewiss nicht solche Amitosen mit Zellplattenbildung in Abrede stellen, zumal dieselben bereits von verschiedenen glaubwürdigen Autoren beschrieben wurden. Auf jeden Fall ist es nach der Darstellung von VAN DER STRICHT und der von HEIDENHAIN recht wahrscheinlich, dass bei diesen Amitosen der Riesenzellen ähnliche Vorkommnisse statthaben, wie ich es für die Amitosen mit Kernplattenbildung beschrieben habe. In letzter Zeit habe ich auch Amitosen mit Kernplattenbildung im Hoden von *Salamandra* aufgefunden (vgl. Fig. 37).

Ich möchte hier noch die Gelegenheit wahrnehmen, auf einige Beispiele einer anderen typischen Form der Amitose hinzuweisen, die durch eine einseitige Einbuchtung der Kerne charakteristisch ist, sonst aber wie die bekannte hantelförmige Amitose verläuft, so dass die beiden Tochterkerne, die wohl immer asymmetrisch ausfallen, schließlich nur noch durch einen ganz feinen Plasmafaden verbunden sind, der dann auch durchreißt (Fig. 13, 17, 18). Eine Zelltheilung konnte ich auf meinen Präparaten nicht wahrnehmen, nur in einem Falle war eine Andeutung einer solchen vorhanden (Fig. 18), doch ist das Bild absolut nicht beweisend und kann auch anders gedeutet werden. Meine für Abbildungen ausgewählten Präparate zeichnen sich ferner dadurch aus, dass Centrosomen und Sphären sowohl bei völlig ruhenden als bei eingebuchteten Kernen mit großer Schärfe zur Anschauung kamen. Die Zellen gehören dem Bauchfell der Salamander- und Tritonlarve an und sind vermuthlich sämtlich Leukocyten. Die in toto in die Konservierungsflüssigkeit (Pikrinessig-Platinchlorid-Osmiumsäure) eingelegten Larven wurden nach ihrer Härtung und Nachbehandlung in rohem Holzessig zerzupft und die feineren Gewebe zur Untersuchung in toto verwendet. Die Einbuchtung dieser Kerne, die stets nur von einer Seite her beginnt (Fig. 22), giebt dem Kern zunächst eine wurstähnliche Form, die Durchschnürung mit lang ausgezogenen Verbindungsbrücken erfolgt recht häufig gar nicht in der Mitte der Kerne (Fig. 14), wodurch die Tochterkerne nicht nur in der Größe, sondern auch in ihrer äußeren Gestalt recht unähnlich ausfallen. Auch bei den Amitosen mit Kernplattenbildung sind die Kerne hin und wieder einseitig oder von mehreren Seiten her eingebuchtet, bei diesen haben aber die Einbuchtungen mit den Durchschnürungen meist nichts zu schaffen. Wir haben somit hier zwei wesentlich von einander verschiedene Formen der

Amitose vor uns. Bei der typischen Hantelform der Amitose können wir andererseits auch zwei Unterabtheilungen machen und unterscheiden zwischen hantelförmigen Kerndurchschnürungen mit vorhergehender Chromatinumlagerung, wie wir es von den Makronuclei der Infusorien kennen und ohne nachweisbare Chromatinumlagerungen, wie man es bei den Metazoen gewöhnlich findet. Schon in einer früheren Arbeit (2d) habe ich dazu aufgefordert, die bis jetzt bekannten Formen der Amitose scharf von einander zu trennen und hierbei auf das Verhalten der Centrosomen und Attraktionssphären besonders zu achten. Ich gedenke demnächst eine derartige Eintheilung näher auszuarbeiten.

Dass auch das Verhalten der Nucleolen für eine Eintheilung der Amitosen von Wichtigkeit sein kann, braucht kaum betont zu werden. Ich erinnere hier daran, dass von PLATNER (38) Amitosen in den MALPIGHI'schen Gefäßen von Wasserkäfern gefunden wurden, auf welche Zelltheilungen gefolgt wären. Der Nucleolus soll nach diesem Autor bei der Kerntheilung eine streifige Umwandlung erfahren und sich in zwei senkrecht gegen die Theilungsebenen gelegene gestreifte Platten zerlegen, die sich späterhin wieder abrunden. Ich habe selbst eine große Zahl MALPIGHI'scher Gefäße bei Insekten (*Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Periplaneta*, *Blatta*, *Apis*, *Grylotalpa*) und Myriapoden (*Julus*, *Polydesmus*, *Glomeris* u. A.) auf diesen Punkt hin untersucht, doch habe ich niemals eine derartige streifenförmige Struktur des Nucleolus finden können, obschon ich Amitosen in diesen Zellen recht häufig gesehen habe. Hantelförmige Figuren der Nucleolen bemerkt man übrigens nicht selten bei Amitosen, aber auch bei völlig ruhenden Kernen und hierbei muss stets im Auge behalten werden, dass derartige Bilder keineswegs unbedingt als Theilungen des Nucleolus aufgefasst werden müssen, indem solche Figuren gerade so gut durch Zusammenfließen mehrerer Nucleolen entstehen können. Auf eine von FRENZEL (7b) beschriebene sogenannte nucleoläre Kernhalbirung werden wir weiter unten bei der Besprechung der Untersuchungen dieses Autors über die Mitteldarmdrüse von *Astacus* noch einmal zurückkommen.

In dem folgenden Theile meiner Arbeit werde ich einige der neuesten für die Entscheidung der Amitosenfrage besonders wichtigen Arbeiten kritisch besprechen.

II. Theil. Über die Amitosenfrage im Allgemeinen.

Das Studium der Amitosen in den Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* war für mich der Ausgangspunkt für umfassende vergleichende Untersuchungen über die biologische Bedeu-

tung der Amitose. Zuerst studirte ich hauptsächlich secernirende und assimilirende Zellen vieler Vertebraten und Evertebraten, dann auch die übrigen Somazellen und zum Schluss die Sexualzellen. Meine Resultate habe ich in verschiedenen Schriften bekannt gegeben und in meiner letzten diesbezüglichen Arbeit (2d) in folgender Weise zusammengefasst:

»Alle Zellen, welche einmal amitotische Kerntheilung erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch theilen, sie gehen vielmehr einem sicheren Untergang entgegen, doch können die Kerne sich vielleicht vorher noch einmal oder einige Male amitotisch theilen.

Bereits in einem früheren Aufsatze haben H. E. ZIEGLER und ich (6) betont, dass die amitotische Kerntheilung sich keineswegs beliebig oft wiederholen kann, dass vielmehr die Zahl der successive sich folgenden amitotischen Kerntheilungen und noch mehr die Zahl der dabei stattfindenden etwaigen Zelltheilungen eine beschränkte ist.

In allen Geweben und Organen, in welchen ein kontinuierlicher oder periodischer Zellverbrauch stattfindet, erfolgt die Regeneration, das heißt der Ersatz der abgenutzten und zu Grunde gehenden Zellen durch mitotische Theilungen von wenig differenzirten jugendkräftigen Regenerationszellen her, die öfters in größerer Zahl in Regenerationsherden beisammen liegen. Ein regenerativer Charakter der Amitose ist weder bei Metazoen noch bei Protozoen wirklich nachgewiesen. Wenn nun auch in manchen Geweben oder Organen Mitosen und Amitosen neben einander vorkommen, so darf man daraus keineswegs schließen, dass Mitose und Amitose als gleichwerthige Theilungsmodi zu betrachten sind, die entweder neben einander auftreten oder mit einander abwechseln, es sind vielmehr in diesen Fällen die mitotisch sich theilenden Zellen die Ersatzzellen für die in Folge von Amitose zu Grunde gehenden Nachbarzellen. Wir können in allen Fällen, wo Amitose auftritt, auch solche Regenerationszellen auffinden, doch gelingt es bekanntlich nicht immer mit Leichtigkeit, diese Mitosen der Ersatzzellen zur Ansicht zu bekommen, da solche Mitosen oft nur zu bestimmten Jahreszeiten, also periodisch auftreten, wie bei den Arthropoden. Vielfach steht das Auftreten von Mitosen in den Regenerationszellen mit wichtigeren biologischen Momenten, z. B. mit Häutungen, in Beziehung.

Amitose tritt hauptsächlich in Zellen auf, die in Folge besonderer Specialisirung einer intensiveren Assimilation,

Sekretion oder Exkretion vorstehen; ferner im alternden abgenutzten Gewebe und folglich da, wo die Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben (z. B. bei Zellen der Eihüllen). Dass Amitose auch im relativ jungen Gewebe vorkommen kann, braucht kaum betont zu werden, da auch in Furchungs- oder Blastodermzellen sowie bei Embryonen und Larven an einzelnen Stellen Zellen zu Grunde gehen. In den meisten Fällen der Amitose fallen die Zellkerne durch besondere Größe auf (Meganucleus ZIEGLER's), und lassen sich hierdurch von den Kernen der Regenerationszellen, die ihren normalen Habitus bewahrt haben, leicht unterscheiden, auch wenn letztere in keiner Phase der Mitose stehen.

Den Mitosen gegenüber haben die Amitosen durchweg einen mehr oder weniger deutlich erkennbaren degenerativen Charakter.

Die Mitose hat sich keineswegs aus der Amitose entwickelt, so dass die letztere den ursprünglicheren Theilungsmodus darstellte; die Amitose ist allerdings ein unzweifelhaft einfacherer Vorgang als die Mitose, sie führt aber auch nicht zu dem gleichen Resultate wie diese, indem eine gleichmäßige Vertheilung von Kernsubstanz und Chromatin auf die Tochterkerne nicht stattfindet. Es ist sehr wohl möglich, dass die Amitose zur Mitose gar keine Beziehungen hat und einen völlig unabhängigen Vorgang repräsentirt.

Auf Grund meiner Studien über die Amitosen in Sexualzellen glaubte ich zu folgenden Schlussfolgerungen berechtigt zu sein: Die bei Sexualzellen beobachteten Amitosen stehen mit meinen über Amitose bei Somazellen festgestellten empirischen und theoretischen Resultaten in keinem Widerspruch, vielmehr im besten Einklang.

Wenn im Hoden, dem Ovarium, oder der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage Amitose gesehen wird, so findet dieselbe entweder an den vergänglichen Umhüllungszellen (Follikelzellen, Cystenzellen, Follikelepithel) statt, oder an Sexualzellen, die sich nicht weiter entwickeln und degeneriren.

Die Angaben der Autoren, welche behaupten, dass sich in den Theilungscyklus der Ei- oder Samenzellen Amitosen einschleichen, müssen mit der größten Vorsicht aufgenommen werden, da sie einer großen Zahl empirischer Befunde und eben so theoretischen Erwägungen direkt widersprechen. Solche Angaben bedürfen dringend einer Nachuntersuchung und ich zweifle nicht daran, dass sich in allen Fällen die Grundlosigkeit dieser Behauptungen wird klar stellen lassen.

Die Anschauungsweise der Autoren, welche zwischen Amitosen und Mitosen keinen principiellen Unterschied anerkennen wollen, hat

nach dem gegenwärtigen Standpunkte unserer Kenntnisse über Kerntheilungsvorgänge keine Berechtigung mehr und muss als irrig fallen gelassen werden.«

Beinahe gleichzeitig mit meiner letzten Schrift erschien dann FLEMMING'S vergleichendes Referat über Amitose und ich möchte wenigstens in Kürze auf einige Punkte dieser Darstellung eingehen, da in Bezug auf die Auffassung der Amitose zwischen FLEMMING einerseits, und H. E. ZIEGLER und mir andererseits, außer erfreulichen Übereinstimmungen doch auch wichtige Differenzen vorhanden sind. Während nämlich H. E. ZIEGLER und ich eine generative Wirksamkeit der Amitose für Protozoen und Metazoen unbedingt in Abrede stellen, verharret FLEMMING bei seiner früher mit aller Reserve nur als Hypothese aufgestellten Ansicht, »dass die amitotische Theilung bei Protozoen und einigen Metazoenformen noch vielfach in generativer Wirksamkeit, diese bei den übrigen, und besonders bei Wirbelthieren und höheren Pflanzen verloren hat; dass sie sich hier in der Norm nur noch in der von CHUN (39) vertretenen Bedeutung (Erzeugung vielkerniger Zellen) geltend macht, sonst aber nur entweder unter pathologischen Bedingungen, oder doch als ein Vorgang auftritt, der kein keimfähiges Zellmaterial mehr liefert. Die Amitose wäre danach in den Geweben der Wirbelthiere — sowie der höheren Pflanzen und vielleicht auch bei recht vielen Wirbellosen — ein Vorgang, der nicht mehr zur physiologischen Neulieferung und Vermehrung von Zellen führt, sondern wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentirung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat.« Den von H. E. ZIEGLER und mir vertretenen Ansichten möchte FLEMMING nicht unbedingt folgen, da dieselben weiter gehen, als seine eigenen. Gegen meine in einer früheren Arbeit (2b) über die Amitose im Hoden ausgesprochenen Resultate erhebt FLEMMING Bedenken, die ich zur Vermeidung von Missverständnissen kurz besprechen muss. Ich sagte damals, dass in allen Fällen, in welchen eine amitotische Kerntheilung im Hoden beobachtet wird, sich diese Kerntheilung nur an den vergänglichen Stützzellen also den Follikelzellen (meinen Randzellen) vollziehe etc. Da nun dem Wortlaute allein nach dieser Passus falsch verstanden werden konnte, habe ich in einer anderen Arbeit (2c) über die Spermatogenese von *Gryllotalpa* des Näheren ausgeführt, dass zwar auch Amitosen bei Sexualzellen vorkommen, dass aber solche Zellen sich fernerhin nicht mehr mitotisch theilen und überhaupt nicht in den Entwicklungszyklus der Samenzellen hineingehören, vielmehr degeneriren. Ich wies speciell auf die Amitosen in Sexual-

zellen von Amphibien hin (2 c, p. 152). Zu meinem Bedauern ist FLEMMING der diesbezügliche Passus meiner Gryllotalpa-Arbeit, die auch im Litteraturverzeichnis des Referates nicht aufgeführt wird, völlig entgangen. Die von FLEMMING vorgeschlagene Milderung meines Satzes der Astacus-Arbeit (2 b) ist somit bereits ein Jahr früher von mir selbst durch eine präzisere Ausdrucksweise zur Ausführung gekommen.

An einer anderen Stelle des Referates p. 79 erklärt FLEMMING, dass mein Urtheil, wonach Zellen, die sich einmal amitotisch getheilt haben, sich nie wieder mitotisch theilen können, doch zu hart sei, indem man beispielsweise nicht beweisen könne, dass die Töchter einer der Spermatogonienzellen im Salamanderhoden, welche durch die MEVES'sche Form der Amitose (hantelförmige Amitose mit ringförmiger Sphäre) entstanden sind, nicht wiederum sich mit Mitose theilen können. Mir scheint es nun, dass mit derartigen negativen Beweisen oder Beweisversuchen nicht viel gewonnen wird, dass vielmehr, wie FLEMMING an einer anderen Stelle desselben Referates (l. c. p. 73) sagt, zwei positive Befunde mehr werth sind, als tausend negative, und so möchte ich diejenigen Autoren auffordern, welche an die Möglichkeit einer normalen mitotischen Theilung nach einer Amitose glauben, hierfür einen positiven Beweis beizubringen. Die bis jetzt zu Gunsten dieser Ansicht angeführten Beispiele sind aber weit davon entfernt, irgend welche Beweiskraft beanspruchen zu dürfen, vielmehr lassen dieselben sämmtlich eine andere und wie mir scheint, viel plausiblere Deutung zu. Auf den eben erwähnten Fall der MEVES'schen Amitose werde ich weiter unten noch eingehender zu sprechen kommen.

Die Bedenken, die FLEMMING in Betreff der Protozoen gegen die Auffassung der Amitose von H. E. ZIEGLER und mir geltend macht, kann ich nicht theilen. Wenn auch bei manchen Einzelligen bis jetzt mit Sicherheit noch keine Mitosen nachgewiesen werden konnten, so ist damit nicht bewiesen, dass dieselben doch noch gefunden werden können, wenn erst genauer die Biologie der betreffenden Lebewesen erkannt sein wird. In letzter Zeit haben sich übrigens in erfreulicher Weise die Angaben gemehrt, nach welchen Mitosen auch bei solchen Protozoen gesehen wurden, bei welchen bisher vergeblich nach denselben gesucht wurde.

Aus der FLEMMING'schen Darstellung möchte ich hier nur noch folgenden auf die Amitose der Infusorien bezüglichen Satz hervorheben. »Wenn aber auch anzunehmen wäre, dass bei Infusorien lediglich Makronuclei zur amitotischen Theilung kommen, so würde man diesen Vorgang doch nicht gerade als degenerativ bezeichnen können, da die so getrennten Kernportionen in den normal weiterlebenden Tochter-

organismen ja zu fungiren fortfahren.« Diesem Satze muss entgegengehalten werden, dass bei der Konjugation der ciliaten Infusorien aber thatsächlich der Makronucleus, der sich amitotisch theilt, zu Grunde geht, während der sich mitotisch theilende Mikronucleus jeweils einen neuen Mikronucleus und einen neuen Makronucleus liefert. Diese Verhältnisse stehen mit der von H. E. ZIEGLER und mir vertretenen Anschauung über die biologische Bedeutung der Amitose im besten Einklang. Was ferner den degenerativen Charakter der Amitose anbetrifft, so haben wenigstens H. E. ZIEGLER und ich niemals schlechthin von einem degenerativen Charakter der Amitose gesprochen, vielmehr stets ausdrücklich betont, dass die Amitose der Mitose gegenüber einen mehr oder weniger deutlich erkennbaren, degenerativen Charakter verrathe. (Vgl. ZIEGLER und vom RATH, die amitotische Kerntheilung bei den Athropoden, *Biolog. Centralbl.* Bd. XI, 1894, p. 757, ferner vom RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra mac.*, diese Zeitschr. Bd. 57, Hft. 4, p. 147.) Auch haben wir hervorgehoben, dass auf Amitosen zwar noch eine beschränkte Zahl von Amitosen, niemals aber mehr Mitosen folgen. In neuester Zeit hat sich übrigens einer der besten Kenner der Protozoen A. GRUBER (8) auf Grund seiner eigenen Beobachtungen an Einzelligen ausdrücklich zu der von H. E. ZIEGLER und mir vertretenen Auffassung der biologischen Bedeutung der Amitose bekannt. Ich bin ein entschiedener Anhänger jener Forscher, sagt A. GRUBER l. c. p. 27, welche der Ansicht sind, dass alle diejenigen Kerne, die noch zur weiteren Fortpflanzung bestimmt sind, sich mitotisch theilen, während die Amitose nur bei solchen Kernen sich findet, welche, sei es durch pathologische, sei es durch normale Vorgänge, dem früheren oder späteren Untergang geweiht sind. In derselben Schrift bespricht A. GRUBER auch unter Anderem die Kerntheilungsvorgänge bei Sporozoen und Radiolarien und möchte die Möglichkeit nicht abweisen, dass die von BRANDT beschriebenen Vorgänge der Sporulation der Radiolarien später einmal eine andere Deutung erfahren können.

In Betreff näherer Einzelheiten verweise ich auf die eben citirte Arbeit GRUBER's. Beiläufig möchte ich hier noch einmal daran erinnern, dass die Amitosen der Makronuclei der Infusorien zur Mitose eine viel engere Beziehung haben als alle amitotischen Vorgänge der Metazoen. Auch bei den Makronuclei der Infusorien findet eine Chromatiumlagerung statt, doch ist dieselbe von der für die Mitose charakteristischen schleifenförmigen Anordnung des Chromatins wesentlich verschieden; deshalb darf auch die streifenförmige Anordnung des Chromatins

bei der Theilung der Makronuclei der Infusorien mit der Knäuelform (Spirem) der Mitose nicht homologisirt werden. Man könnte daran denken, dass bei den Protozoen mit Makro- und Mikronuclei die Amitose sich aus der Mitose entwickelt hat, während bei den Metazoen die Amitosen und Mitosen Kerntheilungsvorgänge eigener Art sind, die in keinem genetischen Verhältnisse zu einander zu stehen brauchen, wie ich bereits früher betonte.

Auf eine weitere Besprechung des FLEMMING'schen Referates möchte ich hier nicht eintreten und nur die Schlussworte anführen: »die Ausgleichung der Gegensätze ist von weiterer Arbeit zu erwarten, die sich wohl zunächst besonders auf die Fragen zu richten haben wird, ob irgendwo im Arthropodenkörper bei sicherlich-physiologischer Regeneration von Zellen die Mitose sich ganz ausschließen lässt, und eben so ob dies bei gleichen Regenerationsvorgängen beim Wirbelthier, wie z. B. in Drüsen, der Fall sein kann. Einstweilen glaube ich bei dem Wortlaute meiner oben citirten Hypothese, unter Verweis auf deren Motivirung an den zwei genannten Stellen, stehen bleiben zu können, da sie mit keiner der zuletzt besprochenen Meinungen in absolutem Widerspruch steht; wie früher mit dem Vorbehalt, dass ich selbst mich nicht als Vertreter dieser Hypothese benehme, aber sie für die Beurtheilung von Befunden über Amitose auch ferner zur Erwägung empfehle« (vgl. p. 24 dieser Arbeit).

In dem vor Kurzem erschienenen neuen Referate FLEMMING's »Über die Zelle« (Arbeiten von 1893) ist wieder ein Kapitel der Amitose gewidmet, und soll hier ebenfalls in Kürze besprochen werden. Zuerst hebt FLEMMING noch einmal die Unterschiede in der Auffassung der biologischen Bedeutung der Amitose hervor, die zwischen seiner und H. E. ZIEGLER's Angaben bestehen, da von einigen Autoren diese Unterschiede nicht die entsprechende Beachtung gefunden hätten. Die ZIEGLER'sche Ansicht, dass amitotische Theilung nie eine regeneratoische Bedeutung habe und dass eine Zelle an der oder an deren Kern dieser Vorgang geschehen sei, selbst oder in den dadurch noch etwa entstandenen, nächsten Nachkommen dem Untergang entgegen gehen und also nicht mehr der Regeneration dienen könne, bliebe noch zu beweisen. Es werden dann die neuesten Arbeiten besprochen, die gegen die von H. E. ZIEGLER und mir vertretene Auffassung zu sprechen scheinen und dann solche, die zu unseren Gunsten ins Feld geführt werden können. Für unsere Zwecke kommen hier natürlich in erster Linie die Arbeiten der ersten Kategorie, welche für eine regeneratoische Bedeutung der Amitose zu sprechen scheinen, in Betracht. Es sind dies die Schriften von FRENZEL über die Mitteldarm-

drüse des Flusskrebse (7c), von NICOLAS über die Epithelialprocesse im Darne der Amphibienlarven (10c), von KNOLL über die Blutzellen der Evertebraten (12), von SABATIER über die Spermatogenese der Decapoden, beiläufige Angaben von CLAUS (32c), sowie eine Mittheilung von Verson über die Puppe von *Bombyx mori* (13).

Es kann selbstverständlich nicht in meiner Absicht liegen gegen diese Angaben hier sofort den auf empirischen Befunden begründeten direkten Gegenbeweis zu erbringen; da ich aber mit Ausnahme des eben erwähnten Untersuchungsobjectes von Verson und einiger Objecte von CLAUS, die sämtlichen übrigen Objecte selbst bearbeitet habe, möchte ich wenigstens die Erklärung abgeben, dass ich mit den Deutungen der oben erwähnten Autoren auf Grund meiner eigenen Beobachtungen absolut nicht einverstanden bin. Beiläufig will ich aber bemerken, dass ich keineswegs geneigt bin, mich der undankbaren Aufgabe zu unterziehen jedes Mal, wenn ein Autor für eine regenerationsbedeutung der Amitose einen »scheinbar beweisenden« neuen Fall beibringt, meinerseits durch eine mühsame Nachuntersuchung den Gegenbeweis zu liefern. Es werden ohne Zweifel derartige Fälle noch mehrfach in der Litteratur bekannt werden, doch halte ich es für verfehlt, solchen Fällen bei der Beurtheilung der Amitosenfrage eine besondere Bedeutung beizumessen, so lange dieselben nicht besser begründet sind als die bisher vorgebrachten.

In Betreff der Untersuchungen FRENZEL'S über die Mitteldarmdrüse von *Astacus* (7), möchte ich bereits hier einige Bemerkungen machen und dann an anderem Orte eine eingehendere Besprechung mit Abbildungen folgen lassen. Bereits früher (6) habe ich mich in Gemeinschaft mit H. E. ZIEGLER über die Regeneration der Drüsenzellen der Mitteldarmdrüse von *Astacus* (6, p. 748) ausgesprochen. Trotzdem FRENZEL angab, dass er in diesen Drüsenzellen keine Mitosen gefunden habe und dass wohl wenig Aussicht vorhanden sei, dass sie gefunden werden dürften, wurden sie durch H. E. ZIEGLER und mich konstatiert. Wir sprachen uns hierüber etwa wie folgt aus: Bekanntlich besteht die Leber (Mitteldarmdrüse) von *Astacus* aus zahlreichen dünnen Schläuchen, an deren blinden Enden sich die Regenerationsherde vorfinden. In dem Schlauchende besteht das Epithel aus kleinen Zellchen, welche die Eigenschaften jugendlicher Zellen haben. In diesem obersten Theile des Schlauches haben wir bei jungen Exemplaren von 2—5 cm Länge mit Regelmäßigkeit in jedem Falle zahlreiche Mitosen gesehen; es mag dabei bemerkt werden, dass wir die Thiere sofort konservierten, nachdem wir sie ihrem früheren Aufenthaltsorte entnommen hatten. Bei ausgewachsenen Krebsen wurden

bei zwei Exemplaren in den obersten Theilen der Leberschläuche ebenfalls wie bei den jungen Krebsen Mitosen in großer Menge angetroffen. Dagegen wurden die Mitosen bei vielen (bei mindestens 12) Exemplaren vergeblich gesucht. Letztere Exemplare waren mit den beiden anderen gemeinsam in einem von frischem Wasser durchströmten Aquarium gehalten und reichlich mit Regenwürmern gefüttert worden. So wurden wir zu dem Schlusse geführt, dass bei erwachsenen Krebsen das Auftreten der Mitosen in den Leberschläuchen ein periodisches sei. Vielleicht bestehe eine Beziehung zwischen dem periodischen Auftreten der Mitosen und den periodischen Häutungen, doch ließen wir diese Frage einstweilen unentschieden. FRENZEL hat nunmehr ebenfalls in den blinden Enden der Leberschläuche von *Astacus* Mitosen gefunden, die zu einer Erneuerung des Epithels führen, doch möchte er diesen Vorgang als eine Wachsthumerscheinung deuten, die bei jungen und noch nicht völlig ausgewachsenen Thieren vorkäme, womit auch in Einklang stände, dass von ZIEGLER und mir diese Mitosen reichlich bei jungen, aber nur einzeln und schubweise bei älteren Individuen beobachtet wurden. Es wird dann des Weiteren ausgeführt, dass die Flusskrebse eben so wie die Octopoden sehr langsam und lange wachsen, so dass auch bei Thieren, die als alte und ausgewachsene bezeichnet werden, immer noch ein Wachsthum der Mitteldarmdrüse angenommen werden dürfte. Ferner fand FRENZEL auch unter den kleinen Zellen der blinden Enden der Schläuche außer Mitosen zahlreich amitotische Theilungen, die er an dieser Stelle ebenfalls als normale Vorkommnisse ansehen möchte. Bei den Drüsenzellen will FRENZEL einen scharfen Unterschied zwischen Ferment- und Fettzellen machen. Die amitotischen Theilungen sowohl der Ferment- als der Fettzellen sollen nach dem Schema der nucleolären Kernhalbierung verlaufen. FRENZEL versteht hierunter bekanntlich eine bestimmte Form der Amitose, bei welcher im Gegensatz zur Mitose der alte Nucleolus während der Theilung nicht verloren geht, vielmehr ein zweiter im anderen Halbtheile des Kernes auftritt; die Zerschnürung erfolge dann genau in der Mitte des Kernes, so dass zwei genau gleiche Kugeln hervorgehen. Bereits in einer früheren Arbeit hatte FRENZEL (7 b) eingehend seine nucleoläre Kernhalbierung geschildert und ich möchte wenigstens einen Passus dieser Schrift hervorheben, der sicherlich bei allen Kerntheilungsforschern wenig Beifall finden wird. »Gerade wie bei der mitotischen Kerntheilung sich die chromatische Substanz, zum Theil wohl gerade auf Kosten der Nucleolen vermehrt, so vermehrt sich hier die Substanz des Nucleolus, und gerade wie dort an den chromatischen Schleifen eine genaue Halbierung geschieht, wodurch die größtmögliche Gleichheit der Potenz beider

Tochterkerne erzielt werden soll, so tritt hier eine genaue Gleichstellung der beiden Nucleolen ein. Während sich im Allgemeinen aber bei der Mitose die chromatische Substanz nicht verdoppelt, was jedenfalls wohl sehr schwierig zu erweisen wäre, so können wir noch einen Schritt weiter gehen und aussagen, dass bei uns vor Beginn der Theilung eine genaue Verdoppelung der Nucleolensubstanz bewahrheitet wird. So weit wir uns auf unseren Gesichtssinn verlassen dürfen, können wir behaupten, dass bei der nucleolären Kerntheilung jeder Tochterkern genau dem Mutterkern gleicht, an Gestalt, Volumen, Anordnung des Kerngerüsts und Aussehen des Nucleolus. Bisher war man bekanntlich der Ansicht, dass die Hauptbedeutung der Mitose darin beruhe, dass vor Allem die chromatischen Substanzen möglichst gleichmäßig auf beide Tochterkerne vertheilt werden. Wir haben nunmehr gesehen, dass eine solche Vertheilung auch auf einem anderen, anscheinend doch viel einfacherem Wege vor sich gehen kann, und man wird jetzt mit Recht bezweifeln dürfen, ob darin gerade die Hauptbedeutung der Mitose beruhe. Warum sollte sich denn auch ein so complicirter Process abspielen, bloß zu dem Zweck, um die Kernpotenz, wenn ich so sagen darf, genau zu halbiren. Diese Halbiring soll nicht geleugnet werden, dahingegen ihre Bedeutung als einziger Endzweck der Mitose, deren Wesen uns vielmehr vor der Hand noch recht unverständlich bleiben muss.«

Da nun in der Mitteldarmdrüse von *Astacus* Mitosen und Amitosen mit Sicherheit nachgewiesen sind, fragt es sich, wie diese Befunde zu deuten sind. FRENZEL hält dafür, dass die Mitosen nur zur Vergrößerung des Drüsenschlauches zu einem Wachsthum der Schläuche an Dicke und Länge dienen, während die Amitosen zum Zellersatz hinreichen. Allerdings sagt FRENZEL ausdrücklich, können wir auch jetzt nur noch von einer großen Wahrscheinlichkeit sprechen, denn einen strikten Beweis für unsere Ansicht zu geben sind wir zur Zeit wenigstens außer Stande, und es muss immer noch die geringe Möglichkeit zugegeben werden, dass, wenn auch nur bei bestimmter Gelegenheit, ein Nachrücken der Zellen vom Keimlager aus vor sich geht.

Ich möchte hier nur noch kurz auf die Schlussfolgerungen desselben Autors hinweisen. »Es scheint mir, dass die Art und Weise der Zellregeneration, wie sie oben aus einander gesetzt ist, nicht auf die Mitteldarmdrüse des Flusskrebsses oder der Decapoden beschränkt sein dürfte. Sie wird zunächst bei den Arthropoden noch weiter verbreitet sein, und, wie ich glaube, auch noch bei anderen Wirbellosen. Ja man wird dann vielleicht, wenn man von Zelltheilung spricht, in weiterer Durchführung von zwei wesentlich verschiedenen Erscheinungen zu sprechen haben, nämlich einerseits von der Zellvermehrung, die sich mitotisch

vollziehend ein Wachstum des ganzen Organs resp. Organtheiles zur Folge hat, und von dem Zellersatz — was ich auch Regeneration nannte, — der auf amitotischem Wege vor sich geht und nur den Zweck hat, die behufs ihrer Thätigkeit dem Epithel verloren gehenden Zellen zu ersetzen, ohne dass daraus also ein Gesamtwachsthum resultiren würde. Wie sich bei dieser Frage endlich die Wirbelthiere verhalten, bleibt noch gänzlich offen. Es würde indessen einen außerordentlich großen Gegensatz zwischen den beiden Hauptabtheilungen der Metazoen bedeuten, wenn die Verhältnisse hier vollständig anders liegen und eine Abweichung von obiger Regel bedingen würden. Zwar soll diese letztere auch nicht für die Wirbellosen zur alleinigen Regel, zum Dogma erhoben werden, denn es wird auch unter diesen genug Ausnahmen davon geben.«

Wir sehen aus diesen kurzen Auszügen der FRENZEL'schen Darstellung, dass wir es lediglich mit Hypothesen zu thun haben, gegen deren Richtigkeit schwerwiegende Bedenken erhoben werden können. Die empirischen Befunde dieses Autors stimmen obendrein mit meinen eigenen sehr wenig überein.

Die Präparate, auf welche sich die Angaben von H. E. ZIEGLER und mir beziehen, wurden von mir vor Jahren zu Zellstudien angefertigt und waren vorzüglich konservirt; ich erwähne dies nur deshalb, da FRENZEL nach der von uns gegebenen Abbildung (Zinkographie), die ich mit dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparat genau nach einem Schnitt entworfen habe, auf schlechte Konservirung schließt.

Bei meinen seit 1890 fortgesetzten Studien über die Sexualzellen von *Astacus*, habe ich seit den FRENZEL'schen Publikationen stets die Mitteldarmdrüsen der größten Exemplare mit untersucht und ich bin so in der Lage, auf Grund eines ganz außerordentlich reichen Untersuchungsmaterials neue Aufschlüsse zu geben. Besonders wichtig für den vorliegenden Gesichtspunkt ist der Umstand, dass ich recht häufig bei wahren Riesenexemplaren zu allen Jahreszeiten und selbst in den kalten Wintermonaten bei Thieren, die sicherlich mit einer Häutung nichts zu thun hatten, Mitosen auffand. Selbst bei Thieren, die ich vom Händler als auserlesene Prachtexemplare bezog, und die auf einem längeren Transport gehungert hatten, konstatirte ich in den sofort nach der Ankunft konservirten Leberschläuchen Mitosen. Ich muss daher die von ZIEGLER und mir früher gemachten Angaben dahin ergänzen, dass Mitosen bei den größten *Astacus*-Individuen zu allen Jahreszeiten, selbst nach Hungerperioden und unabhängig von der Häutung in den Schläuchen der Mitteldarmdrüse gefunden werden, dass aber die Zahl dieser Mitosen in den einzelnen

Schläuchen zu diesen Zeiten eine wesentlich geringere ist, als bei anderen Thieren, die vermuthlich einen Häutungsprocess durchmachen. Während nämlich bei letzteren in jedem Schlauche, auf jedem Längs- wie Querschnitt die Mitosen in großer Zahl auftreten, sind sie bei den übrigen Thieren relativ selten, ich habe in einem Schlauche nie mehr als sieben Mitosen finden können. Bei meinen Zählungen habe ich der Einfachheit halber von der Schnittmethode abgesehen und von der dem lebenden Thiere entnommenen Drüse schnell eine Reihe von Schläuchen isolirt, diese dann konservirt und mit einem gewöhnlichen Kernfärbemittel tingirt (z. B. Alaunkochenille) und in toto untersucht. Wenn überhaupt Mitosen vorkamen, waren dieselben bei den in Cedernholzöl aufgehellten Schläuchen durch die lebhaftere Färbung der Chromosomen, die gegen die der nur schwach gefärbten ruhenden Kerne deutlich abstach, sofort kenntlich. Wenn Mitosen in einigen Schläuchen gefunden werden, so kommen sie deshalb aber keineswegs in allen Schläuchen derselben Drüse vor. Um von einer Mitteldarmdrüse eines Exemplares behaupten zu wollen, dass Mitosen überhaupt nicht vorkommen, muss man überaus sorgfältige Untersuchungen anstellen, die natürlich sehr zeitraubend sind. Ich habe einmal auf einer lückenlosen Querschnittserie durch die blinden Enden eines größeren Complexes solcher Schläuche auf etwa 400 Schnitte eine Mitose im Äquatorialplattenstadium und eine im Spirem feststellen können. Nach den eben gemachten Angaben hat die FRENZEL'sche Hypothese, dass bei Flusskrebse, die sehr lange und langsam wachsen sollen, auch ein Längen- und Dickenwachsthum der Mitteldarmdrüse angenommen werden muss, für welche die Mitosen dienen, während der eigentliche Zellersatz für die bei der Sekretion zu Grunde gehenden Zellen lediglich durch Amitosen gedeckt würde, nur recht wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Eine Annahme, dass die Riesenexemplare, bei denen ich Mitosen gefunden habe, alle noch nicht völlig ausgewachsen gewesen wären, dürfte mindestens als gewagt bezeichnet werden. Dass gewisse Edelkrebse und zumal solche aus Zuchtanstalten eine bedeutende Größe erreichen können, ist eine ausgemachte Thatsache und die Maximalgröße dürfte schwer zu bestimmen sein; ich habe aber trotz eifriger und mühsamer Untersuchungen nie einen besonders großen Steinkrebs erhalten können, die in den Bächen Badens sehr häufig sind, vom Menschen aber nicht verfolgt werden, da ihr Geschmack kein besonders guter sein soll. Diese Thiere wachsen über ein bestimmtes Maß nicht heraus, wie ich mit Sicherheit aus den Größenverhältnissen der von mir gesehenen zahlreichen Exemplare, welche beim Ablassen der Bäche beim Forellenfang gefunden werden, behaupten darf. Auch bei

den größten dieser Steinkrebse habe ich häufig genug Mitosen in der Leber konstatirt.

Meine empirischen Befunde stimmen auch mit manchen anderen Angaben von FRENZEL nicht überein. Dass in den blinden Enden der Schläuche neben den Mitosen zahlreiche Amitosen vorkommen, trifft für meine Objekte auf keinen Fall zu; damit will ich allerdings nicht in Abrede stellen, dass hin und wieder einmal ein Bild zur Anschauung kommt, welches man mit gutem Willen als eine Andeutung einer amitotischen Kerntheilung in Anspruch nehmen kann; von einer auf eine Amitose folgenden Zelltheilung habe ich auf meinen Präparaten an keiner Stelle der Drüse ein Bild auffinden können; einen scharfen Unterschied zwischen unzweifelhaften Ferment- und Fettzellen habe ich ebenfalls nicht ausfindig machen können, obschon ich die besten und bewährtesten Konservierungs- und Färbungsmittel in Anwendung brachte. Was ferner den Ausdruck nucleoläre Kernhalbirung anbetrifft, so muss ich denselben als nichtzutreffend bezeichnen, da in fast allen Fällen, in welchen bei den in Rede stehenden Zellen eine Amitose vorliegt oder wahrscheinlich ist, die Tochterkerne ungleich ausfallen. Einigermäßen symmetrische Figuren sind überaus selten anzutreffen. Eine annähernd gleichmäßige Chromatinvertheilung ist bei diesem amitotischen Kerntheilungsvorgang, bei welchem eine irgendwie sichtbare Umlagerung des Chromatins nicht stattfindet, so gut wie ausgeschlossen. Dass FRENZEL besonders auf das Verhalten der Nucleolen bei den Amitosen geachtet hat, ist entschieden verdienstvoll, ich wundere mich aber darüber, dass es diesem Autor entgangen ist, dass die Nucleolarsubstanz gerade in diesen Zellen in Form von zwei verschieden tingirten einander dicht anliegenden Kugeln einer dunklen und einer blassen auftritt (siehe oben p. 5). In welcher Beziehung übrigens die Nucleolen zum Chromatin stehen, ist auf jeden Fall noch nicht bewiesen; dass sie Reservestoffe für das Chromatin darstellen, ist bekanntlich in letzter Zeit eben so lebhaft bestritten, wie vertheidigt worden. Wenn nun aber FRENZEL gerade von der nucleolären Kernhalbirung der Zellen der Mitteldarmdrüse von *Astacus* behauptet, »dass jeder Tochterkern genau dem Mutterkern gleicht an Lage, an Gestalt, Volumen, Anordnung des Kerngerüstes und Lage und Aussehen des Nucleolus«, so muss ich dem auf Grund meiner Präparate energisch widersprechen. FRENZEL fährt dann fort: »Bisher war man bekanntlich der Ansicht, dass die Hauptbedeutung der Mitose darin beruhe, dass vor Allem die chromatischen Substanzen möglichst gleichmäßig auf beide Tochterkerne vertheilt werden. Wir haben nunmehr gesehen, dass eine solche Vertheilung auch auf einem anderen, anscheinend doch viel einfacherem Wege

vor sich gehen kann, und man wird jetzt mit Recht bezweifeln dürfen, ob darin gerade die Hauptbedeutung der Mitose beruhe.«

Nach meiner Ansicht hat nun aber FRENZEL eine solche gleichmäßige Vertheilung des Chromatins auf beide Tochterkerne nicht nur nicht bewiesen, sondern nicht einmal wahrscheinlich gemacht und jede weitere Spekulation hierüber erscheint mir unberechtigt und überflüssig. Eine Verallgemeinerung der auf der FRENZEL'schen Hypothese beruhenden Schlussfolgerungen stößt sofort auf bedenkliche Schwierigkeiten. Wie bereits FLEMMING in seinem Referat betont, findet bei Wirbelthieren die Regeneration stets »bewiesener Weise« auf mitotischem Wege statt. Wenn aber FRENZEL glaubt, dass bei Evertebraten und obendrein bei den Arthropoden ähnliche Vorgänge eine größere Verbreitung haben, wie er sie für den Flusskrebs »annimmt«, so muss dem doch gleich entgegengehalten werden, dass gerade für die Arthropoden von H. E. ZIEGLER und mir (6) eine größere Zahl von Beispielen aufgeführt wurde, bei welchen die Regeneration ganz unzweideutig nur auf mitotischem Wege erfolgt und amitotische Regeneration sicher ausgeschlossen ist. Dasselbe gilt nach den Untersuchungen von LOENNBERG (3) bei den Mollusken. Sollen vielleicht in all' den von ZIEGLER und mir einerseits, von LOENNBERG andererseits aufgeführten Beispielen die Versuchsthiere noch nicht völlig ausgewachsen gewesen sein, so dass noch ein Wachstum der betreffenden Organe möglich gewesen wäre, für welche die von uns beschriebenen Mitosen gedient hätten? FRENZEL giebt übrigens selbst das Hypothetische seiner Anschauungen zu. Auf jeden Fall werden durch die von ZIEGLER und mir vertretene Auffassung die empirisch festgestellten Befunde von dem Vorkommen von Mitosen neben Amitosen in demselben Gewebe viel einfacher und natürlicher erklärt.

In einer nahen Beziehung zu den Angaben von FRENZEL steht eine Untersuchung von NICOLAS über die Epithelialprocesse (*Bourgeons germinatifs*) im Darne der Amphibienlarven (10c). Diese »*Bourgeons germinatifs*« sollen bei der Larve von *Salamandra maculosa* Regenerationsherde für das Flächenepithel auf mitotischem Wege darstellen, dagegen beruhe ihre erste Entstehung auf Amitosen. Ohne hier weiter auf dies Untersuchungsobjekt eintreten zu wollen, muss ich auf Grund eigener Untersuchungen über den Darm der Larven von *Salamandra maculosa* und solcher von Tritonen gestehen, dass ich die Deutung von NICOLAS für recht unwahrscheinlich halte. Es bleibt eben zu beweisen, dass die Zellen, welche sich hier mitotisch theilen, wirklich Abkömmlinge von den Zellen sind, die früher Amitosen erfahren haben.

In Betreff der Angaben von CLAUS über Amitosen will ich mich

ganz kurz fassen, da dieser Autor zwar bei verschiedenen Objekten Amitosen erwähnt, aber so viel ich weiß, nirgends deutlich ausgesprochen hat, dass mitotische Theilungen, durch welche der Ersatz geliefert werden könnte, direkt auszuschließen wären, wenn dieselben auch in den betreffenden Fällen nicht zur Anschauung gekommen sind.

Wenn KNOLL (42) bei seinen Untersuchungen über die Blutzellen der Evertebraten und zumal der Arthropoden, Mollusken und Tunicaten vergeblich nach Mitosen gesucht hat, aber trotz Anwendung guter Methoden, welche, wie FLEMMING in seinem Referat hervorhebt, sehr wohl geeignet waren, Mitosen gut zu konserviren, nur Amitosen gefunden hat, so ist damit sicherlich nicht bewiesen, dass Mitosen der Blutzellen bei diesen Thieren in Wirklichkeit fehlen. Ich habe selbst häufig genug Mitosen von Blutzellen bei jungen Exemplaren von *Astacus* gesehen und zwar mit Sicherheit im fließenden Blute; ich erinnere ferner daran, dass ich bereits früher in dem mit H. E. ZIEGLER gemeinsam publicirten Aufsätze auf Mitosen im Blute von *Cymothoa* und *Hyperia* (l. c. p. 755) aufmerksam gemacht habe. Es handelte sich allerdings auch bei *Cymothoa* und *Hyperia* um jugendliche Exemplare. Bei einer 5 mm langen *Cymothoa* sahen wir Mitosen nicht selten an Zellen, welche wir für Blutkörperchen halten durften und welche in den Blutbahnen (größtentheils in den seitlichen Theilen der Rumpfsegmente und in der großen Schwanzplatte) gelegen waren; die Vermuthung, dass die fraglichen Zellen vielleicht dem fixen Bindegewebe angehören könnten, mussten wir bei der geringen histologischen Differenzirung des Bindegewebes so junger Thiere nicht ganz ausschließen, durften sie aber in Anbetracht des Aussehens und der Lage der Mitosen für unwahrscheinlich halten. Bei mehreren jungen (3—5 mm langen) Exemplaren von *Hyperia medusarum* sahen wir nicht selten Mitosen in Blutzellen, die im Lumen von Blutbahnen lagen. Bei ausgewachsenen oder doch recht großen Exemplaren von *Astacus* habe ich bis jetzt vergeblich nach Mitosen im strömenden Blute gesucht, doch sind hier, wie bereits (6, p. 755) hervorgehoben wurde, die Vorbedingungen der Untersuchung recht ungünstige. Auf jeden Fall können die negativen Befunde von KNOLL gegen die von H. E. ZIEGLER und mir vertretene Auffassung der Amitose keineswegs als bedenklich oder gar verhängnisvoll angeführt werden.

Die mit vielen Tafeln ausgestattete Arbeit von SABATIER ist eine so umfassende und die Punkte, in welchen zwischen diesem Autor und mir eine Meinungsdivergenz besteht, sind so zahlreiche, dass es mir hier nicht zweckmäßig zu sein scheint alle diese Streitfragen hervorzuheben, zumal

ich in einer eingehenden, mit vielen Abbildungen versehenen Erwiederung demnächst die Richtigkeit meiner früheren, bereits von LA VALETTE ST. GEORGE bestätigten Angaben, noch einmal mit Nachdruck betonen werde. Ich habe, wie bereits oben erwähnt wurde, seit meiner früheren Publikation über den Hoden von *Astacus* (2b) beständig zu allen Jahreszeiten die Ovogenese und Spermatogenese des Flusskrebse auf das sorgfältigste studirt und möchte hier nur daran erinnern, dass weder zu Anfang noch zu Ende der Ei- und Samenreife Amitosen sich in den Theilungszyklus der Sexualzellen einschleichen und dass ferner von einer Umwandlung von Follikelzellen (meinen Randzellen) zu Sexualzellen niemals die Rede sein kann, dass vielmehr zu allen Zeiten und auch bei ganz jungen Exemplaren scharf zwischen Follikelzellen und Sexualzellen unterschieden werden kann. Ich halte sowohl die empirischen Befunde von SABATIER als auch seine theoretischen Spekulationen über das Verhalten der Amitose zur Mitose für unrichtig. Wenn mir übrigens SABATIER vorwirft, ich hätte bei *Astacus* meine Auffassung, dass auf Amitosen keine Mitosen mehr folgen können, unbedingt beweisen wollen, so muss ich dem gegenüberhalten, dass ich gerade umgekehrt, gestützt auf meine Befunde bei *Astacus*, meine diesbezügliche Auffassung in der scharf formulirten Form aussprach, die wegen ihrer kategorischen Art von vielen Autoren zwar Widerspruch niemals aber Widerlegung gefunden hat. Ich hätte eine Entgegnung gegen SABATIER längst publicirt, wenn ich nicht angenommen hätte, dass die Angaben dieses Autors wenig Beifall finden würden.

Die Untersuchung VERNON'S über die Drüsenzellen der Puppe von *Bombyx mori* war mir nicht zugänglich. Nach dem FLEMMING'Schen Referate beschreibt VERNON Drüsenzellen, die als »Cellule epigastriche« bezeichnet werden, welche, wie die bereits früher von demselben Autor beschriebenen »Cellule ipostigmatiche«, ihre Herkunft aus der Hypodermis nehmen, sich bei der fünf bis sechs Tage alten Puppe lebhaft amitotisch zu vermehren beginnen, wobei auf die anfängliche Kerntheilung Zerlegung des Zelleibes folge. VERNON fasst diese Prozesse in keiner Weise als degenerativ auf, sondern sieht die Zellen wegen der an ihnen zu beobachtenden Erscheinungen als lebenskräftige und fungirende Drüsenelemente an. Ich habe dies Objekt selbst nicht untersucht, so dass ich mir kein entscheidendes Urtheil hierüber erlauben darf, nach dem eben citirten Wortlaute des FLEMMING'Schen Referates finde ich aber in der Auffassung VERNON'S und der von ZIEGLER und mir vertretenen keinen direkten Widerspruch. Ob wirklich auf diese amitotischen Kerntheilungen unzweideutige Zelltheilungen folgen, muss ich selbstverständlich dahingestellt sein lassen. Dass aber Drüsenzellen, die Amitosen

aufweisen, sehr wohl ihre physiologische Rolle erfüllen können, ist von uns nie bestritten worden, sondern nur, dass auf solche Amitosen noch weiterhin normale Mitosen folgen können. Ich habe übrigens selbst bei typischen Drüsenzellen schon früher, wie auch in diesem Aufsätze, Amitosen beschrieben, aber niemals daran gedacht, diesen Zellen die Fähigkeit abzusprechen ihre Funktion ausgiebig zu erfüllen, vielmehr betonte ich ausdrücklich, dass Amitosen häufig in solchen Zellen gefunden werden, die einer intensiven Sekretion und Assimilation vorstehen. Ein Theil dieser Zellen geht nun aber sicherlich zu Grunde, nachdem die Kerne sich vielleicht noch mehrfach amitotisch getheilt haben. Der Ersatz für die zu Grunde gehenden Zellen wird aber nicht durch diese Amitosen gedeckt, sondern erfolgt bei Drüsenzellen stets von jugendkräftigen Regenerationszellen her, die viel weniger differenzirt sind und an der Sekretion keinen Antheil haben.

FLEMMING hat inzwischen seine oben auf p. 24 citirte Anschauungsweise über die Amitose nicht wesentlich geändert, sondern bleibt auch ferner völlig neutral. Da nun aber von dem Urtheile FLEMMING's als des besten deutschen Kenners der Zell- und Kerntheilungsfragen auf zoologischem Gebiete die Entscheidung der gesammten Streitfrage in erster Linie abhängig ist, bleibt die Frage einstweilen offen; ich zweifle meinerseits nicht daran, dass die von H. E. ZIEGLER und mir vertretene Auffassung, der übrigens viele andere Autoren beigetreten sind, auf die Dauer allgemein acceptirt werden wird. Auf eine Besprechung der von FLEMMING referirten neueren Arbeiten, die zu Gunsten der von ZIEGLER und mir vertretenen Anschauung sprechen, will ich hier nicht weiter eintreten, da es sich hier lediglich darum handelt, ob überhaupt in einem Falle eine regeneratorische Bedeutung der Amitose nachgewiesen werden kann oder nicht.

Von den in meiner Salamandra-Arbeit formulirten Sätzen stimmt FLEMMING dem einen bei, dass ein regenerativer Charakter der Amitose weder bei Metazoen noch bei Protozoen wirklich nachgewiesen ist. Dagegen könne man die beiden anderen Sätze: »Alle Zellen, welche einmal amitotische Kerntheilung erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch theilen, sie gehen vielmehr einem sicheren Untergang entgegen, doch können die Kerne sich vielleicht noch einmal oder noch einige Male amitotisch theilen« und ferner »In allen Geweben und Organen, in welchen ein kontinuierlicher oder periodischer Zellverbrauch stattfindet, erfolgt die Regeneration d. h. der Ersatz der abgenutzten und zu Grunde gehenden Zellen durch mitotische Theilungen« in dieser Allgemeinheit hingestellt, wohl nicht als Ergebnisse, sondern noch als Hypothesen bezeichnen. Genau genommen sind beide

Bezeichnungen nicht passend, indem Ergebnisse zu viel, Hypothesen zu wenig ausdrücken. Ich habe mich folgendermaßen ausgesprochen: Wenn ich jetzt die wichtigsten meiner auf empirischem Wege gewonnenen Resultate über die biologische Bedeutung der Amitose in Kürze zusammenfasse, beziehungsweise früher publicirte Angaben wiederhole, so ergibt sich Folgendes etc. Richtiger hätte ich an Stelle des Ausdrucks »so ergibt sich« gesagt »so glaube ich folgende Schlussfolgerungen mindestens im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht zu haben«. An dem Wortlaute meiner Sätze braucht dann nichts geändert zu werden. Ein direkter und positiver Beweis ist für die Richtigkeit meiner Folgerungen überhaupt nicht zu erbringen, vielmehr wäre jede Angabe über eine regeneratische Bedeutung der Amitose durch Feststellung des wirklichen Thatbestandes zu widerlegen; in vielen Fällen beruhen aber die Meinungsverschiedenheiten der Autoren gar nicht einmal auf einer Verschiedenheit der empirischen Befunde, sondern nur auf der Deutung dieser Befunde und in diesen Fällen kann eben nur von einer mehr oder weniger großen Wahrscheinlichkeit die Rede sein. So sagt denn auch FLEMMING (l. c. p. 433): Es bleibt also der weiteren Diskussion unter den beteiligten Untersuchern vorbehalten, ob sich die Befunde so oder anders werden deuten lassen.

Wer übrigens die FLEMMING'schen Angaben über Amitosen sorgfältig verfolgt hat, wird sicherlich die Überzeugung gewonnen haben, dass dieser Autor in den letzten Jahren viel mehr an die Möglichkeit einer regeneratischen Bedeutung der Amitose (wenigstens bei Sexualzellen) gedacht hat wie in früheren Jahren und der Grund hierfür ist offenbar in den Untersuchungen seines Schülers MEVES (20) über die Spermatogonien des Salamanderhodens zu finden. Es scheint mir daher von Wichtigkeit zu sein, hier noch einmal diese Verhältnisse im Salamanderhoden eingehend zu besprechen, zumal in neuester Zeit von MEVES eine diesbezügliche Arbeit (20 c) erschienen ist, die mit meinen Befunden keineswegs in Einklang steht.

Als ich meine Beobachtungen am Salamanderhoden publicirte und gegen die Auffassung von MEVES Stellung nahm, war mir eine interessante Arbeit von NICOLAS (10 b) entgangen, die ebenfalls FLEMMING und MEVES unbekannt geblieben zu sein scheint; diese Arbeit ist eben so wie eine andere Schrift desselben Autors (10 a) in den beiden FLEMMING'schen Referaten über die Zelle nicht angeführt. Ich glaube auf diese Angaben hier etwas näher eingehen zu müssen, als dieselben in einigen Punkten mit der Auffassung von MEVES, in den meisten Punkten aber mit der meinigen übereinstimmen.

In Übereinstimmung mit MEVES glaubt NICOLAS (l. c., p. 7), dass im

Frühjahr eine Umwandlung der polymorphen Kerne, die im Herbst in großer Zahl auftreten, in runde Kerne stattfindet. In Bezug auf die Sphären und ihre Veränderungen während der Umwandlung der polymorphen Kerne zu runden ist dagegen der französische Autor zu sehr abweichenden Resultaten gekommen, die sich aber mit meinen in der Salamandra-Arbeit publicirten Befunden recht gut vereinigen lassen. Über den Bau und die Lage der Sphären drückt sich NICOLAS folgendermaßen aus: »Le corps cellulaire renferme un corpuscule volumineux, bien limité, teinté en gris jaunâtre par le procédé de FLEMMING généralement sphérique, quelquefois aplati, de forme variable en un mot. Sa situation paraît quelconque; tantôt contigu au noyau, il est d'autres fois tout à fait à la périphérie de la cellule. MEVES qui décrit ce corpuscule le considère comme la sphère attractive. Il n'a aperçu que rarement un corps central dans son intérieur. J'adopte l'opinion de MEVES, mais, plus heureux que lui, c'est dans la majorité des cas qu'il m'est arrivé de constater la présence d'un et plus souvent de deux corpuscules centraux entourés chacun d'une zone médullaire claire. Par contre les irradiations protoplasmiques, fréquentes au dire de MEVES, m'ont paru extrêmement rares (dans les noyaux au repos).« Auf meinen früheren Präparaten habe ich im Inneren der Sphären, die meist vollkommen homogen erschienen, nur in selteneren Fällen ein oder zwei kleine Körner erkannt, die als Centrosomen gedeutet werden konnten, auf neu hergestellten Präparaten habe ich aber bei Tritonen, bei Salamandra maculata, bei Bufo vulgaris, bei Rana esculenta und fusca in den Spermatogonien mit einer so großen Regelmäßigkeit zwei solcher Körper, in selteneren Fällen nur einen, zur Anschauung bekommen, dass ich die Angaben von NICOLAS direkt bestätigen muss (Taf. III). Außer den Sphären fand nun NICOLAS noch andere Körper im Zellplasma, deren Deutung er unbestimmt lässt. »Outre ce corpuscule à caractères bien tranchés, il en existe parfois d'autres en nombre variable, plus petits, également jaunâtres. Je ne sais si ce sont là aussi des sphères attractives. Je ferai remarquer seulement qu'à l'époque où les spermatogonies se divisent mitotiquement, on trouve des figures pluripolaires. On observe en outre des grains chromatiques issus manifestement du noyau.« Wir werden weiter unten noch des Näheren auszuführen haben, dass diese Befunde von NICOLAS vollkommen richtig sind. Auch in Betreff des genetischen Verhältnisses der Sphären zu den Körnerhaufen in den polymorphen Kernen des Salamanderhodens befinde ich mich mit NICOLAS im besten Einvernehmen, wie aus einem Vergleich unserer beiderseitigen Angaben hervorgeht. MEVES konnte in den polymorphen Kernen der Spermatogonien, die er mit Recht von den Kernen mit hantelförmigen Kerndurchschnürungen abtrennt, niemals die

hellen, scharf kontourirten Körper, die als Sphären zu deuten wären, auffinden, vielmehr sah er statt derselben dunkle, körnige Massen, welche den Kern wie eine Hohlkugel umschließen, jedoch so, dass an verschiedenen Stellen Zwischenräume bleiben. Dieser Autor glaubt, dass ein Übergang der Körnerhaufen zu Sphären stattfindet, indem im Frühjahr sich nicht nur die polymorphen Kerne abrunden, sondern gleichzeitig auch die Körnermassen, welche den Kern umgeben, sich mehr und mehr auf eine Stelle zusammenziehen, so dass sie ihn bald nur noch zu einem Theil schalenförmig umfassen. Durch ein weiteres Zusammendrängen auf einen dichteren Haufen entstände dann eine Sphäre. Es sollen die beiden Prozesse, Abrundung des Kernes und Rekonstitution der Sphäre, häufig neben einander einhergehen. In manchen Zellen mit runden Kernen verbleibe aber die Körnermasse in aufgelöstem Zustande durch den ganzen Sommer hindurch, auch könne die Rückkehr des Kernes zum runden Zustand der Rekonstitution der Sphäre voraneilen.

Gegen die Darstellung von MEVES hat NICOLAS mit Recht folgende Einwände erhoben: »La sphère attractive ne fait nullement défaut dans les cellules à noyau polymorphe et elle s'y présente avec les mêmes caractères que dans les cellules à noyau sphériques. C'est là un fait facile à vérifier. Elle ne dérive donc pas de l'amas granuleux, ou inversement, puisque ces deux formations coexistent. Quant à la substance granuleuse elle même on la rencontre presque aussi souvent à côté de noyaux sphériques qu'à côté de noyaux polymorphes. Elle se trouve d'ailleurs aussi dans des spermatocytes (HERMANN) quoiqu'en moins grande abondance et moins constamment. Je pense que cette substance constitue tout simplement des matériaux nutritifs qui sont employés ultérieurement.« Ich habe gegen die Darstellung von MEVES ganz ähnliche Bedenken erhoben, indem ich einerseits gegen die Annahme protestirte, wonach die polymorphen Kerne des Herbstes und Winters sich im Frühjahr wieder abrunden und es andererseits für nicht richtig erklärte, dass die von MEVES besprochenen Körnerhaufen mit der Sphäre in einem genetischen Verhältnis stehen. In einer ganzen Reihe von Fällen habe ich in Zellen mit solchen Körnerhaufen die von MEVES als Sphären bezeichneten Körper recht deutlich gesehen und so sprach ich die Ansicht aus, dass die Körnerhaufen mit Attraktionssphären gar nichts zu thun haben (vgl. l. c. Fig. 3, 5, 6, 7). Welches aber die Bedeutung dieser Körnerhaufen sein möchte und aus welcher Ursache sie entstehen, konnte ich nicht angeben, ich vermuthete, dass sie mit Degenerationsvorgängen im Inneren des Zellplasma in Beziehung gesetzt werden könnten (l. c. p. 175). Dass übrigens die Sphären zeitweise in Form von Körnerhaufen auftreten können, habe ich ausdrücklich mit Hinweis

auf die Beobachtungen von BOVERI bei *Ascaris megalocephala* und die von HERMANN bei *Proteus anguineus* hervorgehoben. Ich erwähnte ferner, dass ich selbst bei vielen Hodenzellen der verschiedensten Metazoen im Stadium der Ursamenzellen neben dem völlig ruhenden bläschenförmigen Kern im Zellplasma eine dunkel gefärbte körnige Plasmamasse gesehen habe, in welcher hin und wieder ein oder zwei Centrosomen lagen; diese Körnermasse entspricht offenbar dem Archiplasma oder Archoplasma der Autoren; das Archiplasma beim Salamander ist aber von den in Rede stehenden Körnerhaufen völlig unabhängig und beide kommen neben einander vor.

Über die Amitosen im Salamanderhoden spricht sich NICOLAS wie folgt aus: »J'arrive maintenant à une importante question, celle de la division des spermatogonies. Leur multiplication par voie karyokinétique ne fait pas de doute; on peut la constater dès la fin du mois de mars, mais en outre elle s'opère par voie directe, par simple étranglement. Ce serait surtout pendant les mois d'hiver, de mars notamment d'après MEVES, qu'on observe la division amitotique dans ces éléments. Je ne parle pas des noyaux polymorphes qui, pour certains auteurs, seraient des noyaux en division (v. LA VALETTE ST. GEORGES, NUSSBAUM), mais de noyaux sphériques ou ovoïdes qui s'étranglent régulièrement en un point de leur surface et se trouvent finalement partagés en deux segments sphériques. Ce mode de division me semble extrêmement rare, je dirais presque exceptionnel. Il faut chercher longtemps pour voir des images démonstratives, surtout si l'on a soin de suivre des coupes sériées. Le plus souvent l'étranglement se fait de telle sorte, que les deux noyaux-filles sont de taille inégale, l'un pouvant être de moitié ou même des deux tiers plus petit que l'autre. Les seules modifications de structure du noyau ainsi en voie de division consistent en ce que: 1. l'un des noyaux-filles, et c'est d'habitude le moins volumineux, est plus compact, par suite plus coloré que le second. Mais il y a simplement condensation du suc nucléaire, et l'arrangement ainsi que la quantité des éléments chromatique n'ont subi apparemment ainsi que la quantité des éléments chromatiques aucun changement; 2. on voit dans le pont d'union des noyaux-filles surtout quand il est encore assez large, des fibrilles chromatiques étirées, tendues d'un côté à l'autre, avec des renflements sur leur parcours, et en continuité avec la charpente chromatique des noyaux-filles. Une fois dans un cas où les deux noyaux n'étaient plus réunis que par un pont très mince, celui-ci était très dense en son milieu, coloré par la safranine et comme formé par un faisceau de fibrilles. Il y a là peut-être en somme des phénomènes rappelant ceux qui, dans la division indirecte, président

à la formation des »filaments réunissants« lors de l'écartement des noyaux-filles. La division du corps cellulaire se fait ou bien progressivement en même temps que celle du noyau, ou bien commence seulement après que celle-ci est près d'être terminée, ou même achevée. Dans ce processus de division la sphère attractive jouirait, d'après MEVES, un rôle absolument remarquable. Elle formerait à l'endroit de l'étranglement un anneau qui se resserre de plus en plus et fini par couper, pour ainsi dire, le noyau en deux. Malgré toute mon attention je n'ai rien pu voir de semblable. Chaque fois, soit dans des cellules à noyau polymorphe, soit dans des cellules à noyau en voie de division directe, j'ai reconnu la sphère attractive avec ses caractères habituels, logée en un endroit quelconque du corps cellulaire, en regard de l'échancrure ou ailleurs; jamais je n'ai constaté quelque particularité assez nette qui put faire croire qu'elle avait une relation avec la fragmentation ou avec le polymorphisme du noyau. A plusieurs reprises, j'ai cru avoir sous les yeux des anneaux ou segments d'anneau comme ceux que MEVES signale, mais j'ai reconnu que c'était une illusion due à la cause suivante. Lorsqu'un noyau est étranglé, le protoplasma s'insinue dans l'échancrure annulaire ainsi formée, et plus l'étranglement s'accroît, plus la lamelle protoplasmique qui occupe sa cavité s'amincit. Il peut arriver alors que sous l'action des réactifs probablement, cette lamelle prenne un aspect dense, et en outre se rétracte en rompant sa continuité avec le protoplasma situé à l'orifice de l'échancrure. On conçoit que dans ces conditions on puisse apercevoir une bande annulaire isolée autour du pont d'union des deux noyaux-filles. En cherchant ailleurs, on trouve la sphère attractive. Je ne veux pas toute fois mettre en doute les faits annoncés par MEVES et qui, d'après lui, seraient rares. Le hasard m'a sans doute mal servi.« Fernerhin verweist NICOLAS auf die Angaben von M. HEIDENHAIN, wonach dieser Autor bei den Amitosen von Leukocyten niemals den Sphärenring von MEVES gesehen hat. Dass der Sphärenring thatsächlich vorkommt, ist durch mich und, wie wir gleich sehen werden, auch durch BENDA bestätigt worden. Von Wichtigkeit ist aber der Umstand, dass NICOLAS und ich darin übereinstimmen, dass die Hantelform der Amitose bei den Sexualzellen von *Salamandra mac.* überhaupt sehr selten vorkommt und in diesen Fällen obendrein die Tochterkerne in den bei Weitem meisten Fällen an Größe recht ungleich ausfallen, wodurch eine gleichmäßige Vertheilung des Chromatins und eine weitere normale mitotische Theilung von vorn herein unwahrscheinlich wird.

Ganz ähnliche Befunde wie MEVES hat nun BENDA vor sich gehabt (Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft 1893 p. 161), der sich folgendermaßen aussprach: »Betreffs der Spermatogonien (des Salamander-

hodens) kann ich in allem Wesentlichen die Beobachtungen von MEVES (Anat. Anzeiger 1894) vollauf bestätigen. »Bei der Umwandlung der polymorphen Kerne in runde steigert sich schnell der Gehalt an Chromatin, welches aber hier auch stets in einzelnen Brocken auftritt und kein Gerüst bildet, sondern in den Knotenpunkten eines feinen Liningerüstes liegt. MEVES' amitotische Zerschnürungen fand ich in mehreren Hoden aus dem Frühjahr sehr schön mit dem von ihm beschriebenen Archiplasmaring. Ich füge seiner Beschreibung nur hinzu, dass man von den verschiedenen Theilen des Ringes Protoplasmastrahlungen ausgehen sieht; dieselben erschienen alsdann wie ein äquatorialer Strahlenkranz des Kernes. Im ruhenden Zustand zeichnet sich das Archiplasma dieser Kerne durch seine scharfe Begrenzung aus, die fast membranartig erscheint. Protoplasmastrahlungen, die von ihm ausgehen, sind nicht regelmäßig wahrzunehmen, und es dürfte ausgeschlossen erscheinen, dass an diesen Zellen zwischen Archiplasma und Chromatin eine Verbindung im Sinne RABL's besteht. In einem Hoden fanden sich recht reichliche Mitosen neben solchen amitotischen Theilungen. Eines auffallenden Bildes muss ich hier Erwähnung thun. In einem Fall fand ich die Spindel mit zwei Centrosomen sehr deutlich im Inneren eines noch scharf begrenzten Archiplasmaklumpens, ein Befund, der eine wichtige Bestätigung der Beobachtungen HERMANN'S über die erste Spindelbildung abgibt. In der Nachbarschaft der Spermatogonien und Spermatocyten erster Ordnung finden sich übrigens auch mitotische Theilungen der vegetativen (Follikel-)Zellen, die von den Voruntersuchern nicht erwähnt sind.« Ich habe diese Angaben von BENDA in meiner Salamandra-Arbeit nicht mehr benutzen können. Auch ich habe auf das Vorkommen von Mitosen in Follikelzellen aufmerksam gemacht, mich aber vergeblich bemüht, die Schleifenzahl der Chromosomen festzustellen. In einer eben erschienenen Arbeit von L. DRÜNER (Studien über den Mechanismus der Zelltheilung, Jenaische Zeitschr. XXIX. Bd. 1894) finde ich die Angabe, dass bei diesen Mitosen 24 Schleifen auftreten, während bei den Sexualzellen nur 12 gezählt werden. Auf p. 302 gibt derselbe Autor eine Beschreibung der Sphäre, welche mit meiner Darstellung gut übereinstimmt. »Bei intensiven Färbungen nimmt die Sphärenhülle so viel Farbstoff auf, dass feinere Einzelheiten in ihrem Inneren nur an Schnitten zu erkennen sind, die einen Theil derselben getroffen haben. Liegt der ganze von dieser Sphärenhülle umgebene Körper in einem Schnitt, so ist es meist unmöglich, in ihm die beiden Centrosomen und andere Einzelheiten zu erkennen, und er hat dann ein gleichförmig granulirtes, dunkles Aussehen, wie dies vielfach vom Nebenkern beschrieben ist. Die feinere

Struktur desselben ist F. HERMANN (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1889) bei seinen früheren Untersuchungen verborgen geblieben. MEVES geht ebenfalls auf dieselbe nicht genauer ein und behält sich dies für spätere Mittheilungen vor. VOM RATH (diese Zeitschr. 1893) hat dagegen in seiner neuen Abhandlung diese Verhältnisse richtig erkannt und beschrieben. MOORE'S Untersuchungen (Quarterly Journal of Microscop. Science, XXXIV, 1893) stehen zum Theil mit denen VOM RATH'S und den meinigen in gutem Einklang.«

Ich habe mich über die polymorphen Kerne und ihre Beziehung zu den hantelförmigen, amitotischen Kerndurchschnürungen sowie über das Vorkommen der ringförmigen Sphären wie folgt ausgedrückt: Mit vollem Recht trennt MEVES die polymorphen Kerne von den typischen Formen der Amitose ab. Als amitotische Kerntheilungen beschreibt dieser Autor solche Theilungen, die unter dem Bilde einer einfachen Durchschnürung vor sich gehen und durch ein eigenthümliches Verhalten der völlig intakten Sphäre verlaufen. Nach MEVES »muss« man annehmen, dass von den polymorphen Kernen, die hauptsächlich im Herbste und im Winter zur Anschauung kommen, im Frühjahr eine Umwandlung der polymorphen Kerne in runde stattfindet. »In der That beginnen im Hoden aus dem Monate März die so merkwürdig gelappten Formen, wie man sie im Spätherbst und Winter antrifft, allmählich durch Ausgleichung ihrer Spalten und Buchten ein regelmäßigeres Aussehen zu gewinnen und zu einem abgerundeten Zustande des Kernes zurückzukehren.« Dass die polymorphen Kerne dem Untergang verfallen sollten, hält MEVES für unwahrscheinlich, »weil man in einzelnen Winterhoden fast nur Spermatogonien mit solchen gelappten Kernen findet. Außerdem sieht man sich vergeblich nach Endstadien dieser polymorphen Degeneration um. Chromatolysen, unter deren Bildung die Degenerationsprocesse auch in diesen Zellen verlaufen, finden sich ziemlich selten und im Frühjahr nicht häufiger als zu anderen Jahreszeiten.«

Wollen nun HERMANN und MEVES in den polymorphen Kernen keine Degenerationsformen sehen, so muss ich auf Grund völlig überzeugender Präparate mit KRAUSE, FLEMMING und BELLONCI den degenerativen Charakter der polymorphen Kerne betonen. Dass sich die polymorphen Kerne des Herbstes und Winters im Frühjahr wieder abrunden, trifft auf jeden Fall für die größte Zahl der polymorphen Kerne nicht zu. Die Degenerationserscheinungen der polymorphen Kerne im Spätherbst und Winter sind so typische und der Kernhabitus dieser Zellen ist ein so verkommener, dass von einem Ausglätten der Einbuchtungen gar keine Rede sein kann. Dass im Frühjahr im

Regenerationsfelde viel weniger polymorphe Kerne vorkommen als im Herbste und Winter, und dass alle Regenerationszellen einen gesunderen Habitus aufweisen als in den kalten Monaten, steht fest, deshalb ist man aber keineswegs zu der Annahme gezwungen (MEVES), dass eine Abrundung der zerklüfteten Kerne im Frühjahr stattfindet. Die Kerndegenerationen vollziehen sich auch keineswegs gleichzeitig im Beginn des Frühjahres, vielmehr findet man sie reichlich während des Herbstes und im Winter; im Frühjahr finden sich nur deshalb weniger typische Degenerationsformen, weil bereits die große Menge der polymorphen Kerne vorher zu Grunde gegangen ist. Das gesammte Regenerationsfeld ist aber in Folge dessen auch wesentlich kleiner geworden, als es im Herbste und Winter war. Im Oktoberhoden bildet das Regenerationsfeld einen gewaltigen Komplex von normalen und degenerirenden Sexualzellen, im März und April, also kurz vor der Samenentleerung und Neubildung von Samenzellen, ist aber das Regenerationsfeld auf einen ganz kleinen Streifen am oberen Abschnitte jedes Lappens reducirt. Die übrig gebliebenen Regenerationszellen, die, wie ich schon oben erwähnte, möglicherweise durch das zerfallende Kernmaterial der degenerirenden Zellen ernährt wurden, zeigen durchgängig runde und gesunde Kerne und diese treten nach der Samenentleerung in schnell auf einander folgende Mitosen ein. Ich möchte hiermit nun keineswegs in Abrede stellen, dass manche Kerne mit kleineren Unregelmäßigkeiten sich wieder abrunden können, haben wir doch genügende Beispiele für amöboide Kerne, die vor unseren Augen Gestaltveränderungen eingehen. Die polymorphe Gestalt der Kerne vieler Sexualzellen ist offenbar durch ungünstige biologische Verhältnisse und zumal Nahrungsmangel bedingt, und ich möchte mit HERMANN annehmen, dass der Kern offenbar durch Oberflächenvergrößerung seinen Bedürfnissen nach Nahrung abzuhelpen sucht; in den meisten Fällen aber fehlt es ihm nachher an Kraft, seine Fortsätze wieder einzuziehen und diese bröckeln dann leicht ab. Die Bilder, welche ich im Hoden der Tritonen und Frösche im Regenerationsfelde im Herbste und Winter vorfand, und eben so die polymorphen Kerne, welche in der Genitalanlage vor der geschlechtlichen Differenzirung bei sämtlichen Amphibien auftreten, sind denen des Salamanders so ähnlich, dass ich sie nicht näher zu besprechen brauche. Besonders interessante Bilder von polymorphen Kernen fand ich aber im Hoden der Kröte (*Bufo vulgaris*), indem dort die Zahl der Kernstücke, die aus einem polymorphen Kern entstanden sind, oft eine erstaunlich große ist (Fig. 8)¹.

¹ In der Tafelerklärung meiner Salamanderarbeit (II. Theil, p. 185) heißt es

Ob man nun alle polymorphen Kerne unbedingt zur Amitose rechnen darf, bleibt einstweilen eine Streitfrage. Auf jeden Fall können bei vielen polymorphen Kernen in Sexualzellen die Einbuchtungen persistiren, ohne dass eine Kerndurchschnürung stattfindet und der Kern degenerirt; in anderen Fällen zerfällt der polymorphe Kern in eine ganze Zahl mehr oder weniger runder Kernfragmente (Fig. 1, Zelle 5). Einstweilen dürfte es sich empfehlen, die polymorphen Kerne insgesamt der Amitose zuzurechnen, da eine ganze Kette von Übergangsformen zwischen polymorphen Kernen bis zur Hantelform der Amitose gefunden werden. Ob nun auf die Hantelform der Amitose in den Regenerationszellen des Salamanders eine Zelltheilung folgt, wie es MEVES annehmen möchte, scheint mir sehr fraglich zu sein; ich habe niemals bei Salamandra, Tritonen und Fröschen eine Andeutung hierfür gefunden, es treten aber die Hantelformen überhaupt so überaus selten auf, dass ihnen eine besondere Bedeutung bei der Regeneration unter keiner Bedingung zukommen kann.

Die hantelförmigen Kerndurchschnürungen bei Sexualzellen des Salamanders beanspruchen ein besonderes Interesse, da MEVES bei seinen Studien über die Kerntheilungen des Hodens bei solchen »Achter- oder Hantelformen« ein eigenartiges Verhalten der Attraktionsphären konstatierte. Der eingeschnürte Kern war von einem blassen, bandförmigen Ringe umgeben, den genannter Autor als Sphäre deutet. Zu Gunsten dieser Auffassung spreche der Umstand, dass man in solchen Zellen niemals einen anderen Körper findet, den man eventuell als Sphäre in Anspruch nehmen könnte.

Meine eigenen Beobachtungen an den gleichen Zellen des Regenerationsfeldes von *Salamandra maculosa* bestätigen den Befund von MEVES, wie aus einem Vergleich meiner Fig. 40 mit den von MEVES gegebenen Fig. 5, 6, 7 deutlich hervorgeht. Ich habe auch ganz ähnliche Bilder im Hoden von Tritonen aufgefunden. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass der bandförmige Ring, welcher nach Art eines Saturnringes den Kern umgiebt, auf Schnitten nur stückweise zur Anschauung kommen kann; in vielen Fällen findet man in den beiden Einbuchtungen nicht weit von dem eingeschnürten Kerne jeweils einen blassen, bald runden, bald ovalen Körper, welcher den Querschnitt des Ringes darstellt; in besonders glücklichen Fällen und dicken Schnitten

in Fig. 8 irrtümlich *Alytes obstetricans*, es muss heißen *Bufo vulgaris*. Eine auf *Alytes* bezügliche Abbildung habe ich im letzten Augenblick weggelassen, dadurch ist dies Versehen entstanden.

kann man aber auch eine Ringhälfte intakt zu sehen bekommen (Fig. 10). MEVES gelang es, auf zwei auf einander folgenden Schnitten festzustellen, dass in dem ersten von beiden ein helles Band über, in dem zweiten aber ein solches unter der Einschnürungsstelle des Kernes verläuft (l. c. Fig. 6 u. 7). Es soll nun, während die Einschnürungsstelle schmaler wird, der Sphärenring, welcher dem Hals der Einschnürung immer ziemlich dicht anliegt, dicker werden.

MEVES ist auf Grund seiner Beobachtungen zu der Annahme geneigt, dass die ringförmige Sphäre einen mechanischen Einfluss auf die Kerntheilung ausübt, wofür auch das Vorhandensein eines Stranges von Sphärensubstanz in jeder Kernbucht bei dem in drei Theile sich zerlegenden Ringkerne spräche.

Eine definitive Entscheidung ist in dieser Frage einstweilen nicht zu geben, da wir über das Verhalten der Sphäre während des gesammten Verlaufes der Kerndurchschnürung nicht genügend unterrichtet sind, auch betont MEVES selbst, dass er sich über das Verhalten der Sphäre in den Endstadien der Theilung keine völlige Klarheit verschaffen konnte.

Ich erinnere übrigens hier daran (cf. p. 166), dass die hantelförmigen Amitosen relativ selten zur Anschauung kommen, und die Sphärenringe nur bei glücklicher Schnittrichtung mit befriedigender Klarheit wahrgenommen werden können.

Bei der Besprechung meiner Salamandra-Arbeit bemerkt nun FLEMMING (9 a, p. 123) weiterhin: »Die von MEVES beschriebenen Amitosen von sicheren Sexualzellen (Spermatogonien) des Salamanderhodens erkennt vom RATH nach eigener Nachuntersuchung an, glaubt aber offenbar nicht, dass eine Zelle nach diesem Vorgange sich noch mitotisch theilen und also für die Regeneration in Betracht kommen könne. Diese Frage scheint mir gänzlich offen und wohl durch theoretische Betrachtung nicht entscheidbar.« Ich habe bereits oben ausgeführt, dass diese Frage auch empirisch schwerlich entschieden werden kann, da ein negativer Beweis überhaupt keine Beweiskraft haben würde, der positive Beweis aber, dass doch noch Mitosen auf diese Amitosen folgen können, schon aus äußeren Gründen nicht beigebracht werden kann. Es handelt sich eben um Zellen, die nur durch Zerzupfen des Hodengewebes isolirt werden können und dadurch in wesentlich veränderte biologische Bedingungen versetzt werden. Wenn es nun wirklich einmal gelingen sollte solche lebenden Zellen, welche die beschriebene Amitose zeigen, unter dem Mikroskop einzustellen, was wegen der überaus geringen Zahl derselben schon im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, so könnte man wohl lange auf eine Mitose warten, da

selbst im Falle eine Mitose noch eintreten könnte, dieselbe keineswegs sofort auf die Amitose zu folgen brauchte. Durchsichtige Eier, Einzellige, Blutkörperchen, sowie Zellen durchsichtiger Gewebe kann man im lebenden Zustande auf Kerntheilungsfragen studiren, Hodenzellen gehen aber, wenn man den Hoden zerzupft, sehr bald zu Grunde, wie ich bei meinen Studien über die Spermatogenese vieler Metazoen, zumal aber bei *Astacus* und Amphibien, die ich frisch und zum Theil mit Methylenblau gefärbt untersucht habe, konstatiren konnte. Wenn ferner FLEMMING die Arbeiten SABATIER'S als eine Stütze der Auffassung von MEVES ansieht, dass man die wahren Amitosen der Salamanderspermatogonien nicht als Degenerationsprocesse anzusehen hat, so muss ich doch daran erinnern, dass die Angaben SABATIER'S erst bewiesen werden müssen. Wenn SABATIER die Amitose als einen, den unvollkommeneren Zellenelementen (*imparfaits soit par jeunesse, soit par vieillesse*) zugehörigen Vorgang, die Mitose andererseits als den vollentwickelten Zellen eigen anspricht, so ist dies doch wohl nichts Anderes als eine Hypothese. Bei alternden Zellen ist Amitose allerdings recht häufig zu beobachten und dies entspricht auch vollkommen der von ZIEGLER und mir vertretenen Auffassung, bei jugendlichen Zellen, wenigstens bei normalen, dürfte aber SABATIER'S Anschauung sehr wenig zutreffend sein.

In Betreff der polymorphen Kernformen bei Spermatogonien der Amphibien betont FLEMMING, dass er durch die Untersuchungen von MEVES darin sehr zweifelhaft geworden sei, ob sie wirklich Degenerationsformen seien, wie er es selbst früher neben KRAUSE und BELLONCI angenommen hatte und es wieder von mir behauptet wurde. Ich sehe meinerseits keinen Grund, warum gerade diese eigenartigen Amitosen des Salamanderhodens besonders zu einer Hypothese berechtigen, dass auf dieselben noch Mitosen folgen und dass sie überhaupt in den Entwicklungszyklus der Samenzellen dieses Thieres hineingehören. Wir kennen jetzt eine größere Reihe von Arbeiten, in welchen der gesammte Verlauf der Ei- und Samenbildung auf das sorgfältigste untersucht worden ist und ein Auftreten von Amitosen bei entwicklungsfähigen Ei- oder Samenzellen niemals beobachtet wurde. Sollte da der Salamander eine Ausnahme machen?

In demselben Referate bespricht FLEMMING meine beiläufigen Bemerkungen über Ring- und Lochkerne und glaubt, dass meine Auffassung, nach welcher ich eine weitere mitotische Theilung der Ringkerne für unwahrscheinlich halte, unbegründet sei (l. c. p. 124). Ich habe mich über diese Frage wie folgt ausgesprochen: »Bekanntlich sind von verschiedenen Autoren Ring- und Lochkerne in den verschieden-

artigsten Geweben gefunden worden. Ich habe dieselben außer bei Sexualzellen von Amphibien (Fig. 4) auch in der Haut dieser Thiere wiedergefunden (Fig. 12 *b, e, h*). In Übereinstimmung mit ARNOLD sah ich sie im Knochenmark und der Milz verschiedener Warmblüter (weiße Maus, Kaninchen, Meerschweinchen und Hund). Wie FLEMMING fand ich sie hin und wieder in der Blase von Salamandra, häufiger in der Lunge bei Tritonen (zumal Triton *palmatum*) und der Salamanderlarve. HATSCHEK erwähnt ringförmige Kerne im Epithel von Amphioxuslarven. REINKE giebt an, dass er durchlochte Kerne in der Milz der weißen Maus gefunden habe und im Mesenterium willkürlich hervorrufen konnte. Das Vorkommen von Ringkernen in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber, welches von GÖPPERT beschrieben wurde, kann ich bestätigen. Die Verbreitung der Ring- und Lochkerne ist somit eine große.

Was die Entstehung dieser Kerne angeht, so verweise ich auf die neueste Arbeit von MEVES. Wenn nun auch Ringkerne im Salamanderhoden im Anschluss an eine Mitose entstehen können, wie es BELLONCI und MEVES nachzuweisen versuchen, so steht es für mich fest, dass die Tochterkerne sich nur noch amitotisch theilen können, eben so wie die Tochterkerne, welche aus anderen anormalen Mitosen hervorgehen.

Wenn auch Ringkerne, wie MEVES es beschrieb, aus einer Mitose hervorgehen können, so ist doch eine solche Mitose schon eine anormale, da sich die Spindelfigur zu spät zurtückbildet und so die Ringform entstanden ist. Es ist folglich sehr unwahrscheinlich, dass die Ringkerne sich weiterhin mitotisch theilen können.«

Dagegen möchte FLEMMING den Mitosen, aus denen Ringkerne entstehen, einen »so gefährlichen Charakter« nicht beilegen und zwar auf Grund eigener Studien an Leukocyten der Salamanderlarve. Genannter Autor fand erstens, dass an solchen Stellen, wo im Larvenbindegewebe mitotische Theilungen von Leukocyten reichlich vorkommen, die meisten davon, wenn nicht vielleicht gar alle, mit Lochkernbildung verlaufen; und zweitens, dass hierbei in allen Übergängen die Kernlöcher bald groß, bald kleiner, bald ganz winzig gefunden werden, was doch wohl am nächsten auf ein Wiederverstreichen dieser Löcher zu deuten sei; endlich habe er bei solchen Leukocyten, und in einzelnen Fällen auch bei fixen Zellen, Ringkerne, sowie auch (bei ersteren) polymorphe, stark hufeisenförmige Kerne gefunden, welche sich im Spiremstadium befanden und dabei dieselbe Größe hatten wie die Kerne umliegender ruhender Zellen. Danach ließe sich annehmen, dass eben so wie Zellen mit polymorphen Kernen auch solche mit aus Mitose entstandenen Ringkernen wieder in Mitose treten könnten, und zwar letztere bald

nach Wiederausgleichung der Ringform, bald schon, während diese noch besteht. Die Meinung, dass die Kernpolymorphie bei Leukocyten immer ein Anzeichen von Dekrepidität und Sterilität der Zelle wäre, kann FLEMMING nicht theilen, da er keinen Beweis zu ihren Gunsten sieht und die obigen Fälle dagegen sprächen. Ob man übrigens die zur Ringform führenden Mitosen abnorm oder atypisch nennen wolle oder nicht, sei Geschmackssache, jedenfalls repräsentirten sie einen bei der Theilung abweichenden Hergang, der nur bei einzelnen Zellenarten vorkommt, da er bei den meisten nicht bemerkt wird. Aber dafür, dass diese Ringmitosen allgemein Zeichen von Degeneration oder Sterilwerden der betreffenden Zellen sein sollten, dafür ließe sich nach dem Obigen kein Grund ersehen.

Auf Grund eingehender Studien über Leukocyten Lymphocyten und Riesenzellen bleibe ich bei meiner früheren Anschauung, dass eben so wenig die Ringkerne der Leukocyten als die der Sexualzellen späterhin noch Mitosen eingehen, wenigstens keine normalen, die zu einer gleichmäßigen Vertheilung des Chromatins auf die Tochterkerne führen. Die Leukocyten stellen überhaupt eine Zellgruppe dar, die in vielen Beziehungen, zumal aber in den Kerntheilungsvorgängen allen anderen Zellen gegenüber mancherlei Abweichungen aufweisen, und demgemäß eine gewisse Sonderstellung einnehmen. Es sind eigenartig differenzirte Zellen, bei welchen die Neigung zu atypischen, aberranten oder abnormen Kerntheilungen eine ganz auffallende ist. Außer runden, fragmentirten und polymorphen Kernen finden sich Ring- und Lochkerne vor, Riesenzellen sind sehr häufig; außer verschiedenen Formen der Amitose herrscht auch unter den mitotischen Kerntheilungsvorgängen eine große Mannigfaltigkeit und ist ein pathologischer Charakter mancher Mitosen um so weniger auszuschließen, als man im normalen Gewebe durch störende Einflüsse künstlich ähnliche Kerntheilungsvorgänge hervorrufen kann; es sind hier in erster Linie die vielen multipolaren Mitosen gemeint, bei welchen oft eine erstaunlich große Zahl von Spindelfiguren in einer Zelle gefunden werden. Bei scheinbar völlig normalen Mitosen ist obendrein oft eine große Verschiedenheit der Chromosomenzahl vorhanden, worauf ich bereits in meinem früheren Aufsatz¹ hinwies (2d).

¹ Ich sprach mich l. c. folgendermaßen über diese auffallenden Befunde aus: »Interessante Schwankungen der Chromosomenzahl fand ich neuerdings in verschiedenen Geweben eines etwa drei Wochen alten Hundes. Leider waren die Chromosomen so zahlreich und obendrein so winzig klein, dass ich weder bei Sexual- noch Somazellen eine genaue Zählung, sondern nur eine annähernde Schätzung vornehmen konnte. Relativ große Mitosen von Somazellen (Regenerationszellen) traf ich im Blasenepithel an und zwar in den tieferen Schichten, während die oberen Schichten vielfach Amitosen erkennen ließen. Bei den Spin-

Dass nebenbei in großer Zahl Degenerationserscheinungen bei Leukocytenzellen zur Beobachtung kommen, ist hinlänglich bekannt. In Fig. 12 habe ich eine Reihe von verschiedenen Kernen von Leukocyten aus der Milz eines jungen Hundes abgebildet, bei welchen bei einer relativ einfachen Behandlung (Konservierung in Pikrinessigsaure und Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin) auch die Centrosomen in scharfer Weise zur Beobachtung gekommen sind. Ich verweise ferner auf die Abbildungen 13—27, welche Leukocyten aus verschiedenen Geweben der Larven von *Salamandra maculosa* und Triton darstellen. Weiter unten werde ich im Anschluss an eine Arbeit von M. HEIDENHAIN noch einige Bemerkungen über Leukocyten im Allgemeinen anführen. Auf jeden Fall muss man bei Leukocyten sowohl in der Beurtheilung der empirischen Befunde, als auch bei einer Verallgemeinerung der festgestellten Resultate ganz besonders vorsichtig

deln dieser »Regenerationszellen« waren die Chromosomen im Äquator in Form einer großen völlig ausgefüllten Scheibe aufgestellt und ihre Zahl betrug wesentlich mehr wie 32 und vielleicht 64. Große Abweichungen konstatarirte ich dann in den Mitosen der Milz und des Knochenmarks desselben Individuums. Ich sah zunächst sowohl in Riesenzellen wie in kleineren Zellen häufig pluripolare Mitosen mit sehr verschiedener, nicht genau bestimmbarer Chromosomenzahl, ich sah ferner Mitosen, deren Chromosomenzahl schätzungsweise theils wesentlich größer, theils wesentlich geringer war als die typische Zahl. Ein besonderes Interesse beanspruchen aber kleine Zellen, die ich ihrem Gesamthabitus nach als Leukocyten auffassen muss, deren Mitosen bei Polansichten im Äquator nur acht recht große kugelige oder kubische in Kranzform angeordnete Chromosomen erkennen ließen. Auch in anderen Geweben, z. B. im Blasenepithel und in selteneren Fällen auch im Hoden konstatarirte ich solche charakteristische Mitosen mit geringer Chromosomenzahl, ein Befund, der meine Auffassung, dass es sich hier um Leukocyten (Wanderzellen) handelt, wesentlich stützt. Die auffallende Größe und die geringe Anzahl der Chromosomen dieser Mitosen deutet allein schon darauf hin, dass ein jedes derselben in Wirklichkeit ein Multiplum verschiedener gewöhnlicher Chromosomen repräsentirt; da nun aber die typische Zahl 32 wesentlich übersteigt und vielleicht 64 beträgt, so haben wir ein schönes Beispiel dafür, dass es außer zwei- und vierwerthigen Chromosomen auch noch vielwerthige geben kann und dies obendrein bei Somazellen. Dass übrigens die typische Chromosomenzahl dieses Hundes ein Vielfaches der Zahl 8 ist, scheint mir aus Analogiegründen sehr wahrscheinlich zu sein. Ich will an anderem Orte noch näher auf die so sehr verschiedenen Mitosen der Gewebe des Hundes sowie auch auf die Amitosen unter Beifügungen von Abbildungen eingehen. Man wird sich die Entstehung von vielwerthigen Chromosomen am besten in der Weise vorstellen, dass im Knäuelstadium der längsgespaltene Chromatinfaden in wesentlich weniger Segmente in der Querrichtung zerlegt wird als bei den gewöhnlichen Mitosen der Somazellen. Für eine Annahme, dass die geringe Zahl der Chromosomen durch einen Reduktionsvorgang oder Chromatintrophie hervorgerufen sein könnte, ist nach meinen Präparaten nicht der geringste Anhaltspunkt vorhanden.« (Vgl. Fig. 12 dieser Arbeit.)

sein. Finden sich nun aber in einem Gewebe Kerntheilungsfiguren und Kernformen vor wie bei den Leukocyten, so liegt immer der Verdacht nahe, dass es sich da um nicht ganz normale oder aberrante Verhältnisse handeln kann.

In seiner vor Kurzem erschienenen Arbeit (Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XLIV) hat MEVES eingehend eine Metamorphose der Attraktions-sphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa* geschildert, die im Wesentlichen darin bestehe, dass die Sphäre gegen Ende des Sommers und im Anfange des Herbstes in Körnerhaufen übergeht, aus welchen dieselbe, wie derselbe Autor schon früher behauptet hatte, sich im Frühjahr wieder aufbauen soll. Gegen diese Ansicht haben NICOLAS und ich (2) bereits früher protestirt. Diese neue Arbeit von MEVES, in welcher die bereits früher ausgesprochene Auffassung eingehender begründet wird, kommt für die Amitosenfrage kaum in Betracht, denn wenn, wie MEVES es annimmt, die polymorphen Kerne überhaupt zur Amitose keine Beziehung haben, vielmehr im Frühjahr sich wieder abrunden und in Mitose treten, so folgen eben die Mitosen nicht auf Amitosen und dieser Punkt ist ja in erster Linie zu beweisen, wenn man an eine regeneratorsche Bedeutung der Amitose glaubt. Ob nun aber wirklich die Veränderungen, welche die Sphäre Hand in Hand mit der Umwandlung des polymorphen Kernes in einen runden durchmachen soll, so sind, wie es MEVES schildert, ist mir sehr wenig wahrscheinlich, da ich, wie bereits oben betont wurde, der Ansicht bin, dass der größte Theil der polymorphen Kerne im Herbst und Winter degenerirt, nachdem dieselben zum Theil noch Amitosen erfahren haben. Eine Abrundung im Frühjahr konnte ich nur für eine beschränkte Anzahl polymorpher Kerne zugeben, bei denen offenbar die Kerne sich noch rechtzeitig vor einer Degeneration erholt hatten. Dass die Bilder, welche MEVES von seiner Sphärenmetamorphose gegeben hat, richtig sind, will ich keineswegs bestreiten, ich beweifle aber sehr, dass die Reihenfolge der Bilder, wie sie MEVES zusammengestellt hat, die richtige ist. Da man aber lediglich auf Kombiniren der Befunde angewiesen ist, dürfte eine definitive Entscheidung in dieser Frage schwer zu geben sein; auf jeden Fall kann man die Bilder auch in einer anderen Reihenfolge gruppiren und demgemäß auch anders deuten. Nach MEVES soll der neue Aufbau der Sphären nach dem Zerfall in derselben Weise wieder so vor sich gehen, wie auch der Zerfall eingetreten ist, und mit dem Konsolidiren der Sphären aus ihren Zerfallstücken soll auch die Abrundung der Kerne erfolgen. Mit demselben Rechte kann man aber auch die Präparate so deuten, dass sämtliche Bilder, welche angeblich den Wiederaufbau der Sphäre und die Abrundung der Kerne

zeigen, umgekehrt als beginnende Zerfallerscheinungen der Sphäre mit zunehmendem Polymorphwerden der Kerne interpretirt werden. Für letztere Ansicht sprechen mehrere Gründe. In ein und demselben Hoden sind die Zerfallerscheinungen und eben so die Konsolidierungsvorgänge der Sphären keineswegs bei allen in Rede stehenden Zellen gleichzeitig in demselben Stadium vorhanden, so dass beispielsweise im Herbst die Zerfallerscheinungen in ihren verschiedenen Phasen bis gegen Ende des Winters allein zu konstatiren wären und dann gegen Frühlingsanfang die Konsolidierungsvorgänge zur Beobachtung kämen, vielmehr findet man im Herbst wie Winter und im Frühjahr alle Phasen von Kern- und Sphärenveränderungen im gleichen Hoden neben einander vor. Im Winter sind allerdings nach meinen Beobachtungen die Degenerationserscheinungen der polymorphen Kerne, die von einer Degeneration der Sphäre begleitet sein können aber nicht begleitet zu sein brauchen, in großer Zahl vorhanden, im Frühjahr sieht man dagegen viel mehr runde als polymorphe Kerne, da letztere zum großen Theil bereits degenerirt sind, aber auch im Frühjahr, ja auch im Sommer, findet man noch polymorphe Kerne, da auch in diesen Jahreszeiten noch Kerne zu Grunde gehen, welche den Winter überstanden hatten. Gegen die Auffassung von MEVES spricht ferner der Umstand, dass ich in völliger Übereinstimmung mit NICOLAS auch in Zellen mit ganz exquisit polymorphen Kernen ganz unzweideutige intakte Sphären mit ein oder meist zwei Centrosomen in überaus zahlreichen Fällen auffand (vgl. Fig. 40). In einzelnen Fällen war allerdings die Sphäre zerfallen, dann war aber auch der gesammte Kernhabitus ein so verkommener, dass an einer gleichzeitig erfolgenden Degeneration von Kern und Sphäre gar kein Zweifel sein konnte.

Wenn nun MEVES behauptet (l. c. p. 127), dass er in Zellen mit polymorphen Kernen einen scharf kontourirten hellen Körper, welcher unzweifelhaft eine intakte Sphäre war, beim Salamander niemals beobachtet habe, so ist dies ein entschiedener Irrthum. Derselbe Autor möchte die von mir (2a) beschriebenen und erwähnten Körper nicht als Sphären, sondern als Einschlüsse der Zelle ansehen, über deren Bedeutung er einstweilen keine Angaben machen könne; besondere Differenzirungen in ihrem Inneren konnte er nicht erkennen, eben so sah er sie niemals von einer Strahlung umgeben. »Es können nur diese Körper sein, welche neuerdings vom RATH im Salamanderhoden in Zellen mit Körnerhaufen gefunden und für Sphären angesehen hat. Der sehr erhebliche Unterschied dieser Körper gegenüber den Sphären in den Zellen mit runden Kernen scheint vom RATH nicht aufgefallen zu sein. Dieselben waren mir schon zur Zeit meiner ersten

Mittheilung bekannt, jedoch habe ich dort ihrer ausdrücklich keine Erwähnung gethan. Dass es sich nicht um dieselben Körper handelt, welche ich als Sphären beschrieben habe, kann durchaus keinem Zweifel unterliegen.«

Da nun nach meinen Präparaten auch nicht der geringste Zweifel darüber sein kann, dass diese Körper neben den polymorphen Kernen mit Körnerhaufen identisch sind mit jenen bei runden Kernen, und eben so deren Sphärennatur gar nicht angezweifelt werden kann, eben so wenig wie die Centrosomennatur der meist in der Zweizahl vorhandenen Körner in diesen Körpern (vgl. die Tafeln I, II u. III), glaube ich annehmen zu dürfen, dass die von MEVES in Anwendung gebrachten Methoden nicht immer gleichmäßig gute Resultate geliefert haben; meine Angaben sind neuerdings auch von DRÜNER (33 a) im Gegensatz zu MEVES bestätigt worden. Wenn nicht etwa in Folge des Lichtdruckes die MEVES'schen Abbildungen bedeutend matter sind und weniger erkennen lassen als die Originalzeichnungen, so geben mir meine Präparate auf jeden Fall wesentlich mehr Aufschlüsse.

Die ferneren Bedenken, die MEVES gegen meine Angaben erhoben hat, will ich ganz kurz besprechen. Zunächst wird für die polymorphen Kerne angeführt, dass sie keine Veränderungen des Kernbaues erkennen lassen, welche als degenerativ gedeutet werden könnten. »Die Veränderung der Form aber ist an und für sich kein Degenerationszeichen; sie findet genügende Erklärung (HERMANN) durch die von O. SCHULTZE aufgestellte Hypothese, der sich übrigens auch vom RATU anschließt, dass der Kern durch Oberflächenvergrößerung seinem Nahrungsbedürfnisse nachkommt.« Ich bleibe bei meinen früheren Angaben, dass die Degenerationserscheinungen der polymorphen Kerne im Spätherbste und Winter so unverkennbare und typische sind und der Kernhabitus dieser Zellen ein so verkommener ist, dass von einem Ausglätten der Einbuchtungen durchgängig keine Rede sein kann. Es ist nun ein Irrthum von Seiten MEVES, wenn dieser Autor annimmt, dass ich nur wegen der äußeren, gelappten und polymorphen Form der Kerne von einem verkommene Habitus sprach, vielmehr waren es gerade die Zerfallserscheinungen der Kernbestandtheile selbst, welche mich auf eine unverkennbare Degeneration hinwiesen.

Eine genauere Beschreibung dieser Degenerationserscheinungen habe ich nicht gegeben, da dieselben doch nur an der Hand einer größeren Zahl farbiger, sorgfältiger Abbildungen verständlich gemacht werden können. Ich habe beiläufig bemerkt wiederholentlich darauf hingewiesen, dass die Degenerationserscheinungen der Zellen und ihrer Kerne in einer außerordentlich verschiedenen Weise verlaufen,

so dass es eine dankbare Aufgabe wäre, diese verschiedenen Degenerationsformen, wie sie an bestimmten Zellkategorien auftreten, zu einem besonderen Studium zu machen, da eine Anzahl von Autoren der Ansicht zu sein scheint, dass es nur wenige Erscheinungen der Zell- und Kerndegeneration giebt, von denen die sogenannte chromatolytische Kerndegeneration die bekannteste ist. MEVES bespricht übrigens selbst auf p. 165 u. ff. einige typische Degenerationserscheinungen. Wenn aber genannter Autor hervorhebt, dass er ebenfalls an den Kernen der sogenannten Follikelzellen im Hoden und Ovarium des erwachsenen Thieres Zerklüftungen wahrgenommen habe, die häufig mindestens eben so hochgradig sind, wie diejenigen der Spermato gonien bzw. der Oogonien, so sagt er uns damit nichts Neues, da ich selbst in verschiedenen Arbeiten (2b, c, d) gerade die Degenerationserscheinungen der Follikelzellen (meine Randzellen) eingehend bei verschiedenen Thieren z. B. *Astacus*, *Salamandra* u. a. diskutirt habe. Diese Angaben sind MEVES offenbar entgangen.

Ob die polymorphen Kerne zur Amitose in Beziehung stehen oder nicht, kann nicht so leicht entschieden werden, ich erwähnte früher, dass viele polymorphe Kerne der Sexualzellen von Amphibien degeneriren, ohne dass eine Kerndurchschnürung an den Einbuchtungsstellen stattfindet, dass aber thatsächlich in manchen Fällen solche Durchschnürungen stattfinden, ist nach meinen Präparaten ganz sicher. Ich wies ferner darauf hin, dass ich zwischen polymorphen Kernen und solchen mit hantelförmiger Amitose eine ganze Kette von Übergangsformen gefunden habe und es mir »einstweilen« empfehlenswerth schien die polymorphen Kerne noch zu den Amitosen zu rechnen. Dem gegenüber betont MEVES, dass die neben den polymorphen Kernen vorkommenden Amitosen schon wegen des Verhaltens der Attraktions sphären scharf von diesen zu trennen sind. Nun giebt es aber, außer vielen anderen Formen der Amitose des Salamanderhodens z. B. mit Kernplattenbildung Fig. 37 auch solche Hantelformen, bei welchen die Sphäre keineswegs die charakteristische Ringform aufweist, vielmehr in gewöhnlicher Kugelform auftritt und diese Beispiele sind auf jeden Fall wesentlich zahlreicher, als die mit Sphärenring. Es kommt übrigens auch ganz darauf an, wie man den Begriff der polymorphen Kerne definirt. Rechnet man zu diesen nur die stark zerklüfteten und vielfach gelappten Kerne, so muss man für alle die anderen eigenthümlich gestalteten Kerne, die unverkennbare Amitosen zeigen und weder rund noch zerklüftet, noch hantelförmig sind, besondere Namen einführen. Es scheint mir, dass MEVES auf solche Übergangsformen zwischen exquisit polymorphen, runden und hantelförmigen Kernen nicht genü-

gend geachtet hat. Einseitig eingebuchtete Kerne sind beispielsweise recht häufig, eben so zweiseitig eingebuchtete, bei welchen aber die Einbuchtungen keineswegs einander genau gegenüberliegen, ferner knospenförmige Kernabschnürungen etc.

Meine früheren Studien über die polymorphen Kerne der Sexualzellen haben mich zu Resultaten geführt, die ich kurz in folgender Weise zusammengefasst habe.

Alle Zellen im Sexualapparat der Amphibien (und sämtlicher anderen Metazoen), welche maulbeerförmige oder polymorphe Kerne haben, gehören nicht in den Entwicklungscyklus der Samen- und Eizellen; sie sind weder an den Anfang noch an das Ende der Spermatogenese oder Ovogenese zu stellen; sie gehen allmählich zu Grunde und können höchstens für die übrigen sich normal entwickelnden Sexualzellen als Nährmaterial Verwendung finden. Es leitet die Maulbeerform unter keinen Umständen eine Mitose ein, sie deutet vielmehr darauf hin, dass die Zelle fernerhin keine Mitose mehr eingehen kann.

Man wird nun fragen, wie kommt es, dass MEVES, BENDA und NICOLAS der Ansicht sind, dass im Allgemeinen die polymorphen Kerne des Herbstes sich im Frühjahr abrunden, während nach meinen Angaben der größte Theil der polymorphen Kerne im Winter degenerirt? Es scheint mir sehr wohl möglich zu sein, dass diese Verschiedenheit der Angaben in einer Verschiedenheit des Untersuchungsmaterials begründet ist und die Thiere in wesentlich verschiedenen Existenzbedingungen gelebt haben. Ich habe zu meinen Untersuchungen stets frisch eingefangene Salamander benutzt, die ich selbst noch im November in genügender Zahl an geschützten Stellen unter Holzhaufen, in zugedeckten Springbrunnen, Sommerhäuschen und Kellern finden konnte; eben so hatte ich im Februar wieder frisches Material, im December und Januar musste ich mich dagegen mit Thieren begnügen, die ich im Oktober oder November in ein mit Moos und Steinen gefülltes Fass zur Überwinterung gebracht hatte. Ich habe nun außerdem Exemplare untersucht, die in der Gefangenschaft gefüttert wurden und reichlich Mehlwürmer gefressen hatten. Bei diesen gut genährten Thieren fand ich weitgehende Verschiedenheiten im Hoden. Von Thieren, die den ganzen Winter im Terrarium im gewärmten Zimmer lebten und gefüttert wurden, untersuchte ich in kurzen Intervallen stets einige den ganzen Winter hindurch; bei diesen Exemplaren war die Zahl der polymorphen Kerne wesentlich geringer als bei Thieren, die gehungert hatten und im Fass ihren Winterschlaf abhielten, ferner

waren die Degenerationserscheinungen der Zellen und Kerne viel seltener und lange nicht so auffallend, als bei den gefütterten Exemplaren. Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass bei Thieren, die ich im Sommer eingesetzt und gut gefüttert hatte, die Hoden im Oktober, ja noch im November viele Nachzügler in der Mitose aufwiesen, die bei Thieren, die dem Freien entnommen waren, bereits im September recht selten waren. Da ich nun aus verschiedenen Arbeiten von FLEMING ersehen habe, dass die Kieler Forscher ihre Salamander vom Händler beziehen, ist es keineswegs ausgeschlossen, dass die betreffenden Autoren Thiere zu ihrer Untersuchung benutzen, die unter wesentlich günstigeren Existenzbedingungen gelebt hatten und dem entsprechend weniger Degenerationserscheinungen an den Hodenzellen erkennen ließen, als meine Exemplare.

Bei den Larven von *Salamandra maculosa* haben wir in den Sexualzellen ganz ähnliche Verhältnisse kennen gelernt, wie beim ausgebildeten Thiere. Zur Winterszeit findet man in den Sexualzellen dieser Larven, welche bekanntlich im Uterus der Mutter überwintern, recht häufig polymorphe Kerne und viele unverkennbare Degenerationserscheinungen, wie ich es bereits in meiner früheren Arbeit (2d) eingehend beschrieb. Zumal wenn die Thiere ihren Dottervorrath völlig verzehrt haben, sind polymorphe und degenerirende Kerne überaus häufig zu finden, während bei Larven, die im Frühjahr ins Wasser abgesetzt wurden, und reichlich fressen, solche Kernformen nur selten vorkommen. In gleicher Weise sieht man Mitosen bei Thieren, die hungern, nur recht selten, während sie bei den ins Wasser abgesetzten Exemplaren bekanntlich in großer Zahl beobachtet werden. Schneidet man nun Salamanderlarven im Herbst oder Winter aus dem Uterus der Mutter und füttert dieselben, so findet man auch Mitosen in allen Geweben in großer Zahl und sind polymorphe Kerne und Degenerationserscheinungen viel seltener. Zur Vermeidung von Missverständnissen ist es daher dringend zu rathen, dass die Autoren, welche Angaben über Salamanderlarven machen, genau angeben, ob sie die Thiere aus den Bächen herausgefischt oder aus dem Uterus der Mutter herausgeschnitten und eventuell gefüttert haben.

Zum Schluss will ich noch erwähnen, dass in letzter Zeit E. Verson wieder mit Nachdruck für das Vorkommen von Amitosen in Sexualzellen (Hodenzellen von *Bombyx mori*) eingetreten ist. Bereits in früheren Arbeiten hatte derselbe Verfasser (13) behauptet, dass bei der Spermatogenese von *Bombyx mori* und anderen Lepidopteren die Kerne der Samenmutterzellen jedes Hodenfaches durch amitotische Theilung von einem einzigen großen Sexualkern sich herleiten, und

dass folglich amitotisch entstandene Kerne weiterhin sich mitotisch vermehren können. Gegen diese Auffassung haben H. E. ZIEGLER und ich (6) geltend gemacht, »dass Verson durch seine Beobachtungen nicht zu der Annahme genöthigt ist, dass die kleinen Zellen, welche er im jüngsten vorliegenden Stadium neben der großen Zelle in jedem Hodenfach bemerkt, durch amitotische Theilung von der großen Zelle herkommen; es erscheint eine Deutung zulässig, welche die Befunde Verson's mit denen von Rath's (bei *Astacus*) in Übereinstimmung bringen könnte, nämlich die Auffassung, dass die kleinen Zellen nicht die Abkömmlinge, sondern so zu sagen die Geschwister der großen Zelle sind, und dass sie durch successive mitotische Theilung die zahlreichen Samenbildungszellen erzeugen, während der Kern der großen Zelle, welche den Charakter einer Rand- oder Stützzelle hat, sich mehrfach amitotisch theilt. Demnach bleiben wir bei der Behauptung, dass Kerne, welche durch amitotische Theilung entstanden sind, nie mehr in mitotische Theilung eintreten«. In meiner Salamandra-Arbeit fügte ich dann hinzu, dass die Befunde Verson's auch eine andere Deutung zuließen als die vorhin gegebene und sagte, es ist immer misslich die Befunde anderer Autoren in anderer Weise zu interpretiren, wenn man keine eigenen Präparate über die betreffenden Objekte zur Kontrolle hat und obendrein die beigefügten Abbildungen wie in der Verson'schen Arbeit an Klarheit sehr zu wünschen übrig lassen. Es ist wohl denkbar, dass die Zelle, welche die Amitose zeigt, eine in Rückbildung begriffene Sexualzelle ist. Auch bei anderen Evertibraten und Vertebraten sind in Sexualzellen Amitosen beobachtet worden, doch gehen solche Sexualzellen, wie bereits oben betont wurde, unzweifelhaft zu Grunde. Es ist nun keineswegs ausgeschlossen, dass auch bei den Lepidopteren in manchen Sexualzellen Amitosen auftreten, diese Zellen werden sich dann aber auch sicherlich nicht zu befruchtungsfähigen Samenzellen entwickeln. Kurze Zeit später sprach sich Toyama Nogakushi auf Grund von Studien über dasselbe Objekt in einer vorläufigen Mittheilung dahin aus, dass die Verson'sche Zelle keine Keimzelle, sondern eine Fußzelle (supporting cell), also eine Stützzelle sei. Die Arbeiten von Ziegler und mir waren diesem Autor unbekannt. In seiner neuen Arbeit wendet sich nun Verson gegen mich und sagt: »Dass meine Abbildungen nicht geziert, oder wie man zu sagen pflegt, vervollständigt sind, gebe ich gern zu: sie sind eben den Präparaten treu nachgezeichnet und bringen schlimmsten Falls, wo die Gewebselemente zu gedrängt standen, eine geringere Anzahl derselben zur Darstellung, um die Klarheit des Bildes eben nicht zu stören. Was hingegen die

Art und Weise betrifft, über Objekte abzurtheilen, die man eingeständenerweise gar nicht kennt, lässt sich nicht leugnen, dass die von O. vom RATH beliebte Methode sehr billig zu stehen kommt: ob sie auch recht erbaulich sei, das überlasse ich dem Leser sich selber zurechtzulegen.« Im Übrigen hält Verson an seiner Behauptung auch gegen Toyama (den er irrthümlich Nogakushi nennt, während dies Wort so viel ich weiß ein Titel ist), fest, dass die betreffende Zelle eine Keimzelle ist, und dass er neun Kerne mit eingeschnürtem oder fragmentirtem Kerne gezählt habe. Mittlerweile ist die definitive Arbeit von Toyama (14) erschienen, in welcher der Verfasser in Bezug auf die in Rede stehende Zelle zu dem Resultate kommt, »that Verson's cell is not a genital cell as Verson states, but it is a supporting cell connecting all the younger genital elements with the wall of the testicular follicle and probably nourishing them. This confirms the assumption of Ziegler and vom Rath, who says that „es erscheint eine Deutung zulässig, welche die Befunde von Verson mit denen von vom Rath in Übereinstimmung bringen könnte, nämlich die Auffassung, dass die kleinen Zellen nicht die Abkömmlinge, sondern so zu sagen die Geschwister der großen Zelle (Verson's cell) sind, und dass sie durch successive mitotische Theilung die zahlreichen Samenbildungszellen erzeugen, während der Kern der großen Zelle, welche den Charakter einer Rand- oder Stützzelle hat, mehrfach sich amitotisch theilt“. Verson's cell may therefore be safely assumed to be a supporting cell of the testicular follicle, and is also to be seen in the blind end of an egg tube as is shown in fig. 44 and in quite young stages, it is very difficult to distinguish the male and the female elements except by the external shape of the follicle as already described«. Ferner bemerkt K. Toyama in einer Anmerkung auf p. 6: The cells which divide amitotically in the genital follicles of the silk-worm do not belong to the cycle of sexual cells as above described and this confirms the opinion of vom Rath who says that. »Den Mitosen gegenüber haben die Amitosen durchweg einen mehr oder weniger deutlich erkennbaren degenerativen Charakter etc.«

Die Abbildungen, welche K. Toyama seiner Arbeit beigelegt hat, sprechen sehr zu Gunsten der Deutung, die dieser Autor seinen Befunden gegeben hat. Wenn ich nun in meiner Salamanderarbeit, II. Theil, p. 155 sagte, dass die Angaben Verson's nur mit größter Vorsicht aufgenommen werden dürfen, da gegen die Richtigkeit derselben große Bedenken erhoben werden müssen, so war diese Mahnung, wie aus der Untersuchung von Toyama hervorgeht, sicherlich berechtigt. Wenn Verson meine Kritik wenig erbaulich findet, so kann ich nur

erwidern, dass ich nicht zur Erbauung der Leser die Resultate meiner Studien veröffentliche, sondern zur Klarlegung wissenschaftlicher Streitfragen; im Übrigen habe ich in einem streng sachlichen und keineswegs unhöflichen Tone geschrieben. VERSON hätte auf jeden Fall besser daran gethan seine Deutungen schärfer zu begründen, als seiner persönlichen Entrüstung über meine Interpretirung in dieser Weise Ausdruck zu verleihen.

Aus der gesammten Diskussion über die Amitosenfrage ergibt sich von selbst, dass ich an meiner Auffassung auch nicht das geringste ändere.

III. Theil. Bemerkungen über die Zahl, Lage und Bau der Centrosomen und Sphären bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Kernen.

Schon in einem früheren Aufsätze (2d) habe ich eine Reihe von Angaben über das Verhalten der Centrosomen und Sphären bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Kernen gemacht, die ich jetzt auf Grund fremder und eigener Beobachtungen erweitern kann. Es liegt nun aber keineswegs in meiner Absicht hier ein kritisches Referat der großen Zahl von Arbeiten, welche in letzter Zeit über Centrosomen und Sphären erschienen sind, geben zu wollen, ich will nur aus einigen Arbeiten gewisse Punkte herausgreifen, die für den hier vorliegenden speziellen Zweck von Wichtigkeit sind.

In Übereinstimmung mit FLEMMING behalte ich auch fernerhin die Bezeichnungen Centrosom (= Centralkörper) und Sphäre (= Archoplasma, Archiplasma, Astrosphäre) bei, da mir kein Grund vorzuliegen scheint, dieselben mit anderen zu vertauschen.

Von den Arbeiten, welche hier in erster Linie in Betracht kommen, verdient die von M. HEIDENHAIN »Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma« (Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII, 1894) ganz besondere Beachtung, da sie außer einer großen Zahl interessanter empirischer Befunde, eine Discussion sämmtlicher auf die Centrosomen und Sphären bezüglichen Streitfragen enthält. Im Anschluss an die HEIDENHAIN'sche Arbeit will ich dann einige abweichende Auffassungen anderer Autoren besprechen. Zu meinem Bedauern konnte HEIDENHAIN meine Salamandra-Untersuchungen (2d) nicht mehr benutzen, da dieselben kurz vor dem Abschluss seines Manuskriptes erschienen.

Bevor ich nun die hierher gehörigen HEIDENHAIN'schen empirischen Resultate und theoretischen Betrachtungen bespreche und mit anderen Angaben vergleiche, will ich in Kürze die wichtigsten meiner eigenen

diesbezüglichen früheren Resultate wiederholen. Ich sprach mich zunächst über das Verhalten der Sphären und ihrer Centrosomen bei den Amitosen der Sexualzellen von *Salamandra maculosa* und anderen Amphibien im Speciellen und dann über das Verhalten der Centrosome während der Ruhe der Kerne im Allgemeinen wie folgt aus:

Seit der wichtigen Entdeckung E. VAN BENEDEN'S (4), dass die Attraktionssphäre und ihr Centralkörper (Centrosoma) ein permanentes Organ der Zelle ist und eine allgemeine Verbreitung bei allen Zellarten hat (mindestens bei solchen, die sich mitotisch theilen), sind bekanntlich in einer Reihe von Fällen auch bei ruhenden Zellen mit bläschenförmigem Kerne ein oder zwei Centrosomen, die manchmal von einer deutlichen Strahlung umgeben waren, beschrieben worden. Was lag nun näher, als auch bei Amitosen das Vorkommen und Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen eingehend zu studiren, durfte man doch erwarten, durch sorgfältige Beobachtungen wichtige Aufschlüsse über eine etwaige Beteiligung dieser Gebilde bei der amitotischen Kerndurchschnürung zu erhalten.

Wenn nun aber einstweilen die auf diesem Gebiete erzielten Resultate immer noch recht dürftige sind, so liegt dies einerseits an der Kleinheit der in Rede stehenden Körper, andererseits an der Schwierigkeit geeignete Konservierungs- und Färbungsmittel ausfindig zu machen. Die zur Zeit üblichen Methoden sind bekanntlich für diesen speciellen Zweck nicht völlig ausreichend, und es gelingt meist nur in besonders glücklichen Fällen die Attraktionssphären und Centrosomen bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Kernen mit befriedigender Deutlichkeit zur Anschauung zu bringen.

Die besten Präparate erhielt ich durch längere Behandlung mit der FLEMMING'schen Flüssigkeit oder der HERMANN'schen Lösung, sowie durch die von mir angegebenen Mischungen von Pikrinessigsmiumsäure und zumal der von Pikrinessig-Platinchloridosmiumsäure. Die Färbung mit Safranin-Gentian-Orange nach FLEMMING glückte mir nur in seltenen Fällen, dagegen gaben mir Hämatoxylinfärbungen gute und klare Bilder (cf. I. Theil, p. 102)¹. Beiläufig möchte ich hier bemerken, dass bei den Amitosen der Sexualzellen, die als Attraktionssphären und Centrosomen interpretirten Körper durchgängig viel klarer zur Anschauung kommen als bei Somazellen und hier oft ohne Anwendung complicirter Metho-

¹ Die HEIDENHAIN'sche Methode scheint für den vorliegenden Zweck die sichersten Resultate zu liefern. Ich habe dieselbe für diese Objekte nicht mehr in Anwendung bringen können, da meine Präparate beim Erscheinen der letzten Arbeit HEIDENHAIN'S (15 d) bereits fertig gestellt waren. Bei anderen Objekten habe ich aber seit dieser Zeit mit dieser Methode gute Erfolge gehabt.

den erkannt werden können. Wenn ich nun im Folgenden einige meiner über das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen bei der Amitose gemachten Beobachtungen bekannt gebe, so geschieht es nur deshalb, weil ich in meinen Abbildungen vielfach Körper eingezeichnet habe, die sehr wohl als Attraktionssphären, beziehungsweise Centrosomen, gedeutet werden können. Im Übrigen habe ich die Überzeugung gewonnen, dass wir erst ein viel größeres vergleichendes Material beibringen müssen, ehe wir in dieser interessanten Frage zu einem entscheidenden Urtheil berechtigt sind. Ein flüchtiger Blick auf meine Abbildungen genügt, um eine große Mannigfaltigkeit in der Gestalt, Lagerung, Zahl und Anordnung der Attraktionssphären und Centrosomen erkennen zu lassen, so dass von einem einheitlichen Verhalten dieser Gebilde auch bei dem gleichen Gewebe desselben Thieres gar nicht die Rede ist, geschweige denn an eine Gleichmäßigkeit des Verhaltens bei den Amitosen der Sexualzellen und der Soma- zellen gedacht werden kann.

Bevor ich nun zu meiner speciellen Beschreibung übergehe, will ich daran erinnern, dass auch bei den Mitosen das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen nicht immer genau das gleiche ist. Beispielsweise sind die Angaben über den feineren Bau der Attraktionssphären und Centrosomen der Mitosen von *Salamandra maculosa* einigermaßen von denen bei *Ascaris megalocephala* verschieden, ja die diesbezüglichen Befunde von BOVERI (7), VAN BENEDEN (4), BRAUER (8) bei Mitosen der Sexualzellen von *Ascaris megalocephala* stimmen keineswegs genau mit einander überein¹. Wir wissen ferner, dass Attraktions-

¹ Die Centrosomen von VAN BENEDEN und NEYT sollen aus einem Häufchen kleiner Körner bestehen und von einem hellen Hof umgeben sein, der als Markschrift (zone médullaire) bezeichnet wird (cf. BOVERI). Die Markschrift wäre nach den belgischen Autoren von spärlichen radialen Fädchen durchzogen, die sich an das Centralkörperchen ansetzen. Letztere Angabe konnte BOVERI auf Grund eigener Untersuchungen desselben Objekts nicht bestätigen (l. c. p. 760), indem die radialen Fädchen auf seinen Präparaten nicht sichtbar waren. Ob das Centrosoma der belgischen Forscher dem ganzen aufgequollenen Centrosoma BOVERI's oder nur dem centralen Korn desselben entspricht, lässt BOVERI unentschieden. Über Gestaltsveränderungen der Centrosomen während des Verlaufs der Mitose macht BOVERI folgende Angaben. Die Centrosomen sind zur Zeit, wo nur eine Archoplasmakugel im Ei besteht, sehr klein, quellen aber, während das Archoplasma in zwei Kugeln sich spaltet, auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen während der Ausbildung der Spindel als relativ große blasse Kugel mit einem kleinen Korn im Centrum. Wenn der Process der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Größe ab. Das centrale Korn im BOVERI'schen Centrosoma wurde auch von BRAUER bei *Ascaris megalocephala* gefunden. VAN BENEDEN unterscheidet den kompakten centralen

sphären und Centrosomen vom Beginn der Spindelfigur bis zur Rückkehr in das Ruhestadium der Tochterkerne aus dem Dispirem bedeutende Veränderungen in Größe und Gestalt erfahren können. Dass übrigens die Centrosomen keineswegs immer rund sind, wurde bereits von FLEMMING hervorgehoben, bei Leukocyten fand genannter Autor häufig länglich geformte Centrosomen. In neuester Zeit hat ZIMMERMANN in Pigmentzellen von Fischflossen längliche und stabförmige Centrosomen gefunden; die Attraktionssphären zeigten dem entsprechend gleichfalls erhebliche Abweichungen vom gewohnten Schema.

Fragen wir jetzt, wie eigentlich der Bau einer typischen Attraktionssphäre nebst Centrosoma beschaffen ist, so ist zur Zeit eine definitive Antwort nicht gut zu geben, da bei so sorgfältig untersuchten Objekten wie *Ascaris megaloccephala* und *Salamandra maculosa* gewisse Verschiedenheiten vorzukommen scheinen.

In Übereinstimmung mit FLEMMING und HERMANN habe ich in den verschiedenen Geweben von *Salamandra maculosa* eben so wie bei vielen anderen von mir untersuchten Vertebraten und Evertrebraten stets nur einen relativ einfachen Bau der in Rede stehenden Gebilde gefunden. Das Centrosoma von *Salamandra* war von einem Strahlenkranz umgeben, der in vielen Fällen nicht bis an das Centrosoma heranreicht, vielmehr einen hellen Hof um letzteres frei lässt, welcher der Zone medullaire VAN BENEDEN's entsprechen dürfte; in manchen Fällen treten aber die Strahlen direkt an das Centrosoma an. Von einem centralen Korn im Centrosoma, wie es von BOVERI bei *Ascaris megaloccephala* gefunden wurde, eine Beobachtung, die durch die Bestätigung von Seiten BRAUER's über jeden Zweifel erhaben ist, habe ich bei meinen Objekten bis jetzt nichts wahrnehmen können, ferner konnte ich niemals im Strahlensystem einen kompakteren centralen Bereich und einen peripher fibrillären, wie es VAN BENEDEN bei *Ascaris megaloccephala* beschreibt, erkennen. Im Gegensatz zu meinen Befunden stehen die Angaben von MOORE, der bei Sexualzellen von Salamanderlarven, die aus dem Mutterthier herausgeschnitten waren, in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage Sphärenbilder gefunden hat, die den von VAN BENEDEN bei *Ascaris megaloccephala* beschriebenen direkt zu vergleichen wären. »By whatever means it has been brought into view,

Bereich des Strahlensystems als sphère attractive von den peripheren Fibrillen, in gleicher Weise wird in einer späteren Arbeit von VAN BENEDEN und NEYT diese Trennung festgehalten, wozu nach BOVERI kein Grund vorliegt, da beide Theile aus der ursprünglich kompakten gleichmäßig körnigen Archoplasmakugel hervorgegangen sind. Die peripheren feinen Fächchen repräsentiren nach BOVERI nur die modificirte Rindenschicht dieser Kugel.

there is always presented in this particular phase of cell life one or two central bodies, immediately surrounded by the light zone, 'medullary corpuscule' of VAN BENEDEN, across which can be traced a few broad radial bands, putting the central body (or bodies) in connection with a large and pale granulous sphere, the archoplasm, the radiation of whose granules is centred to the 'medullary zone' as a whole, and not directly towards the central body, as in the 'spheres' of VAN BENEDEN. The further relation of these constituent parts and the general protoplasmic radiation of the cell are identical with that obtaining in the segmentation spheres of *Ascaris*. As I have already said, all these parts are never visible at once in any attraction-sphere of FLEMMING etc. «

In wie weit diese auf *Salamandra maculosa* bezüglichen abweichenden Angaben auf Konservierungs- und Färbungsverschiedenheiten zurückzuführen sind, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

Haben wir so eine große Mannigfaltigkeit in der Größe und Gestalt der Attraktionssphären und Centrosomen bei Mitosen kennen gelernt, darf es uns um so weniger wundern, bei der Amitose noch mehr Besonderheiten zu begegnen.

Bedenkt man, dass in allen Fällen der Amitose die Kerne einen mehr oder weniger auffallenden degenerativen Habitus verrathen, so ist es wohl begreiflich, dass auch die Attraktionssphären und Centrosomen regressive Veränderungen eingegangen sind. Ob aber die Ursache der Amitose durch Veränderungen des Kernes oder durch solche der Attraktionssphären und Centrosomen bedingt ist, kann erst entschieden werden, wenn festgestellt ist, welchen aktiven Antheil Attraktionssphären und Centrosomen bei Kerntheilungsvorgängen nehmen.

Wir haben festgestellt, dass bei den Amitosen der Sexualzellen und auch bei denen der Somazellen von Amphibien eine große Mannigfaltigkeit der Gestalt, Größe, Zahl und Anordnung der Attraktionssphären und eben so der Centrosomen beobachtet wurde.

Ob aber für jede bestimmte Form oder Unterabtheilung der Amitose ein besonderes Verhalten der Attraktionssphäre charakteristisch ist, bleibt zunächst unentschieden; dass eine Theilung der Attraktionssphäre bei der Amitose stattfinden kann, ist nach meinen Präparaten (Fig. 9, 11, 12 a, c, f) sicher; ob sie aber immer stattfinden muss, ist unwahrscheinlich. Man findet zwar häufig bei Amitosen zwei Centrosomen von nur einem gemeinsamen Strahlenkranz umgeben, in solchen Fällen ist es aber keineswegs ausgeschlossen, dass bei einem weiteren Auseinanderrücken der Centrosomen auch noch eine Theilung der Attraktionssphäre stattfinden kann. Bereits früher habe ich diesbezügliche Abbildungen von Kernen von Randzellen (Follikelzellen) aus

dem Hoden von *Gryllotalpa* gegeben; neben dem einen Kern, der im typischen Ruhestadium war, lagen zwei winzige Centrosomen ohne Spur einer Strahlung; neben dem anderen Kern lagen in einer Einbuchtung, die auf Amitose hindeutete, zwei Centrosomen, welche von einer gemeinsamen deutlichen Strahlung umgeben waren. Niemals habe ich bei dem gleichen Objekte in den Randzellen, die häufig Amitose erkennen ließen, zwei Attraktionssphären auffinden können (34 c). Bei den Amitosen von Sexualzellen des Salamanders und der Tritonen habe ich häufig nur eine aber recht große Sphäre mit Strahlung gesehen; nicht selten fand ich aber auch zwei kleinere Attraktionssphären, die gleichfalls eine deutliche Strahlung erkennen ließen (cf. Tafel VIII).

Bei polymorphen Kernen des Regenerationsfeldes von *Salamandra maculosa* konnte ich mehrfach eine größere Zahl kleiner Sphären zählen, die in den verschiedenen Einbuchtungen gelegen waren. Man wird daran denken können, dass die größere Zahl von Sphären aus einer großen Sphäre durch Theilung, beziehungsweise Zerfall derselben entstanden ist, ob aber aus einer solchen Anzahl von Sphären sich wieder eine große Sphäre rekonstituieren kann, erscheint mir wenig wahrscheinlich.

Die Frage, ob die Attraktionssphären und Centrosomen bei den Amitosen eine ganz bestimmte Lage in der Zelle einnehmen, ist noch nicht entschieden, ich glaube aber nicht daran. Bei eingebuchteten Kernen findet man diese Gebilde allerdings meistentheils in den Einbuchtungen gelegen, zumal bei einseitig eingebuchteten Kernen, eben so liegen bei Ring- und Lochkernen die Centrosomen und ihr Strahlenkranz recht häufig im Inneren des Ringes oder Loches; ich habe aber häufig genug Ausnahmen von diesem scheinbar regelmäßigen Verhalten feststellen können.

Wenn man die Amitose überhaupt für etwas Degeneratives hält, so erscheint es keineswegs auffallend, dass das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen keine deutliche Gesetzmäßigkeit zeigt; während in der Mitose die größte Regelmäßigkeit herrscht, ist das, was man Amitose nennt, kein scharf bestimmter Vorgang, und demgemäß sind auch die Befunde so verschiedenartig.

In Betreff näherer Einzelheiten über die Gestalt und die Lageverhältnisse der Attraktionssphären bei Ringkernen des Salamanderhodens verweise ich auf eine jüngst erschienene Arbeit von MEVES; ich möchte hier nur daran erinnern, dass ich bereits betont habe, dass Ringkerne zwar sehr gut im Anschluss an eine nicht völlig normal verlaufende Mitose entstehen können, dass aber späterhin die so entstandenen Tochterkerne sich höchst wahrscheinlich nur noch amitotisch theilen werden.

Wenden wir uns jetzt zu einer Besprechung der uns hier näher interessirenden Punkte der Arbeit HEIDENHAIN's. Das HEIDENHAIN'sche Material bezieht sich durchweg auf Leukocyten, Lymphocyten und Megacaryocyten. Untersucht wurden die Leukocyten der Darmwand des Salamanders, die Lymphocyten des Knochenmarks des Kaninchens und besonders die einkernigen Riesenzellen. Für die letzte Arbeit (15 d) war das rothe Knochenmark des Kaninchens das wichtigste Untersuchungsobjekt. Nebenher wurden noch andere Gewebsformen studirt, z. B. die Milz vom Kaninchen, die Lymphdrüsen und Darmwand vom Hunde. Ferner zog HEIDENHAIN ältere und neuere Präparate vom Salamander und dessen Larve heran, sowie Gewebe von Proteus, bei welchem die Lymphocyten und Phagocyten der Niere und Leber eine eingehende Beachtung fanden. Die gesammten Untersuchungen dieses Autors beziehen sich somit auf eine einzige Zellgruppe, die man kurz als Leukocyten bezeichnen kann.

In ruhenden Lymphzellen fand HEIDENHAIN der Regel nach zwei Centrosomen, häufig aber noch ein drittes, weniger intensiv gefärbtes Körperchen (Nebenkörperchen). Die beiden Centrosomen sind schon unmittelbar nach ihrer Theilung ungleich groß. Bei den regulären großen sessilen Leukocyten des Knochenmarks fand derselbe Autor an jener Stelle, wo der Regel nach ein oder zwei Centrosomen vermuthet werden konnten, nicht nur zwei oder drei, sondern vier kugelige Körper, zwei nach Art der Centrosomen tief schwarz tingirt, die beiden anderen viel heller. Es finden sich »in der Mitte der Astrosphäre der Leukocyten nicht bloß zwei, drei oder vier färbare Körperchen, sondern diese treten durch Vermittelung einer andersartigen Substanz zu einem einheitlichen Komplex zusammen, welcher bei seinem zwar wechselnden, aber gesetzmäßigen Aufbau als ein stets, doch in ähnlicher Weise wiederkehrendes Strukturgebilde einfacher Art sich vorstellt. Dieses Gebilde, als ein Ganzes betrachtet, bezeichne ich weiterhin als das Mikrocentrum der Zelle«. Die Centrosomen sollen so entstehen, dass stets eines am anderen durch Knospung hervorgeht. Bei den Riesenzellen kommen die Centrosomen in großer Anzahl vor, die in Gruppen und oft so dicht neben und über einander liegen, dass eine Zählung unmöglich wird. Es wird unterschieden zwischen einer Centralkörper-Hauptgruppe im Endoplasma und Centralkörpernebengruppen in der Innenschicht des Exoplasmas. In Betreff näherer Einzelheiten verweise ich auf die Originalarbeit. Aus seinen Färbungsergebnissen schließt dann HEIDENHAIN p. 656: »dass den Centralkörpern irgend eine im chemischen Sinne spezifische Substanz zukommen muss, welche an anderen Orten der Zelle nicht vorhanden ist und dass die Centrosomen

ihrer Materie nach Dinge sui generis sind«. Derselbe Autor giebt dann (p. 637) folgende Charakteristik der Centrosomen: Centrakörper sind scharf umgrenzte solide (durch Eisenhämatoxylin unter Umständen färbare) Granula von sehr geringer Größe. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimiliren, zu wachsen und sich durch Knospung zu vermehren. Sie zeigen in hohem Maße die Neigung Gruppen zu bilden, wobei sie innerhalb der Gruppe durch eine bei Gelegenheit ihrer Vermehrung zwischen ihnen sich ausspinnende Substanz an einander gekettet sind. Sie können entweder für sich allein oder als Gruppe vereinigt die Ursprungspunkte für die Fäden eines centrirten Systems abgeben«. Ob man nun die Centrosomen (mit VAN BENEDEN) als Organe der Zelle bezeichnen darf oder nicht, ist von FLEMMING (9, p. 84) in folgender Weise besprochen worden: »Dass man die Centrosomen nach VAN BENEDEN Organe der Zelle nennt, scheint mir nach allem jetzt Vorliegenden zulässig; dass sie »permanent« Organe derselben sind, erscheint gleichfalls möglich, wenn man den Ausdruck nicht ganz streng fasst, sondern berücksichtigt, was ich im vorigen Bericht betont hatte, dass sie physiologische Veränderungen durchmachen können. Es kann aber nach den jetzigen Kenntnissen eben so wenig wie damals sicher behauptet werden, dass sie stets und in allen Zellenarten persistiren und stets und überall gleiche und bestimmte Funktion haben. Das würde an ihrem Titel als Organe der Zelle nichts ändern, denn es giebt ja recht viele Organe, die nur zeitweilig fungiren.« Mit HEIDENHAIN halte ich die Centrosomen für Gebilde, die eine andere chemische Beschaffenheit haben als das Zellplasma, ich möchte sie auch mit VAN BENEDEN als Organe der Zelle ansehen, einstweilen allerdings mit der eben citirten FLEMMING'schen Einschränkung.

In Betreff der Sphäre herrscht unter den Autoren immer noch eine große Meinungsverschiedenheit, die nach meiner Überzeugung einerseits durch das jeweilige Untersuchungsobjekt, andererseits durch die Methode der Konservirung und Färbung hervorgerufen ist. Hier ist es ganz besonders nothwendig, vergleichende Untersuchungen bei möglichst verschiedenen, aber auch besonders günstigen Objekten vorzunehmen, und stets mehrere bewährte Methoden in Anwendung zu bringen.

Nach HEIDENHAIN würde die Astrosphäre sehr wahrscheinlich überhaupt nicht als irgend ein besonderer Körper imponiren, wenn nicht die von dem Centrosoma (oder Mikrocentrum) nach allen Richtungen hin ausstrahlenden, in sich kontinuierlichen Radiärfäden die Gewohnheit hätten, an einer bestimmten Stelle ihres Verlaufes, welche überall die gleiche oder sich entsprechende ist, zu einem Mikrosoma von be-

sonderem Umfang anzuschwellen. Hierdurch wird ein Mikrosomenstratum gebildet, welches in den Fällen der regelmäßigsten Gestaltung die Form einer Kugeloberfläche haben kann (VAN BENEDEN'sches Mikrosomenstratum). Wo das Mikrosomenstratum fehlt, kann nach diesem Autor von einer Astrosphäre keine Rede sein. »Die Astrosphäre steht und fällt mit dem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum.« Ein Mikrosomenstratum sei in den Mitosen der Gewebezellen der Wirbelthiere innerhalb der radiären Strahlen, welche zumal auf den Aster- und Dyasterstadien mit Leichtigkeit zu beobachten sind, von Niemand nachgewiesen worden. »Die VAN BENEDEN'sche sphaère attractive ist mithin durchaus nicht etwa eine konstante Eigenthümlichkeit der centrirten Systeme, sondern sie erscheint nur als ein ganz specielles vereinzelttes Vorkommen, und auch beim Leukocyten ist sie nur während der Zellenruhe, nicht aber während des Ablaufes der Mitose vorhanden. Wenn VAN BENEDEN nicht bloß für den Centrankörper, sondern auch für die Sphäre behauptet, dass sie ein konstantes Organ der Zelle sei, so kann ich dem nicht zustimmen (l. c. p. 639 u. 640).«

Es wird ferner ausgeführt, dass die Astrosphäre, wo sie überhaupt vorkommt, kein besonderes Organ sei; auch PLATNER, der im reifen Ei von *Aulastomum gulo* nur das »nackte Centrosoma« gefunden hatte, betrachtet die Sphäre nicht als nothwendige Umhüllung des Centrosoma. HEIDENHAIN meint, dass der Ausdruck Sphäre nur als eine topographische Bezeichnung Geltung haben kann.

»Die Astrosphäre hat keine Selbständigkeit und ist kein Organ mit demselben Titel des Rechts wie der Kern und ist keine konstante Eigenthümlichkeit weder der Zelle, noch auch der centrirten Systeme. Eine Astrosphäre kommt dadurch zu Stande, dass die inneren Enden der Fäden eines centrirten Systems in sekundärer Weise durch das Auftreten eines VAN BENEDEN'schen Körnerstratoms gegen die übrigen Zellbestandtheile hin abgesetzt werden (l. c. p. 644).«

In einem folgenden Kapitel wird dann von HEIDENHAIN der Archoplasmabegriff diskutirt und ausgeführt, dass das Archoplasma keine Substanz von specifischer Qualität, sondern ein Theil des Cytomitoms ist. Es wird gegen die Auffassung BOVERI's Stellung genommen, wonach das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandtheilen verschiedene Substanz repräsentirt.

Bei einer bestimmten Einwirkung der Pikrinessigsäure auf das Ei verquellen nach BOVERI alle Bestandtheile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacuolisirten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält. HEIDENHAIN behauptet dagegen:

man kann auf keine Weise zeigen, dass die von den Centrakörpern ihren Ausgang nehmenden Radiensysteme von der übrigen Zellsubstanz verschieden und unabhängig sind. Vielmehr zeigen mir unter Anwendung schonender Methoden die Leukocyten und Riesenzellen, dass die Radiensysteme mit einem großen, ja vielleicht sehr großen Theile des Zellenprotoplasmas identisch sind. Die geforderte Isolation des Archoplasmas kann überhaupt erst scheinbar, wie wir behaupten, durch die Anwendung eines offenbar so sehr stark »differenten« Mittels erzeugt werden, wie es die Pikrinessigsäure ist: durch diese werden zunächst große Theile der Zelle vollkommen zerstört und es bleibt lediglich derjenige Antheil des Protoplasma übrig, der so wie so ungemein dicht gebaut ist und dem Herzudringen der Reagentien die relativ größten Schwierigkeiten bereiten muss. Wenn aber bewiesen werden soll, dass diese Protoplasmaüberbleibsel eine (qualitativ) spezifische Substanz seien, dann darf zur Beweisführung nicht wiederum die Pikrinessigsäure herangezogen werden, durch die es überhaupt erst gelang, jene Masse als etwas scheinbar Besonderes zu isoliren, was doch sonst auf keine Weise möglich ist, wenigstens wenn schonend vorgegangen wird. — Wenn die radiären Systeme während der Mitose eine so große Rolle spielen, so ist das nicht auf eine besondere Qualität der Substanz, sondern nur auf die in ihnen vorliegende besondere Form der morphologischen Anordnung und ihre vielleicht dauernde, vielleicht auch nur vorübergehende, besondere Art der Verknüpfung mit anderen Zellbestandtheilen zurückzuführen.

Aus dem Gesagten ergibt sich nun von selbst, dass HEIDENHAIN sich im Strahlensystem eine Astrosphäre ohne Centrosoma nicht vorstellen kann. »Fehlt der Ursprungspunkt für die Radiärfäden, fehlt das Centrosoma oder Mikrocentrum, dann ist auch diese Sorte von morphologischer Anordnung unmöglich, ja es kann der Fall überhaupt nicht vorkommen, dass wir Astrosphären finden würden, welche keinen Centrakörper enthalten.« — »Nur auf Grund der eigenthümlichen Anlage des Archoplasmabegriffes konnte BOVERI behaupten, dass in der unbefruchteten Eizelle die diesem entsprechende spezifische Substanz vorhanden wäre, das Centrosoma aber fehle; dieses sollte erst durch das Spermatozoon in das Ei hineingetragen werden.«

Bekanntlich hatte das Studium desselben Objectes, nämlich *Ascaris megalcephala*, VAN BENEDEN und BOVERI zu einer ganz verschiedenen Beurtheilung der Sphäre geführt. Nach VAN BENEDEN ist die Sphäre ein morphologisch von dem Zellplasma unterscheidbares Element, welches zwar auf das intimste mit dem Zellplasma in Zusammenhang steht, aber immerhin ein differenzirtes Stück des protoplasmatischen Gerüst-

werkes (du treillis protoplasmique) repräsentirt. Ferner giebt dieser Autor an, dass die Sphäre während der ganzen Entwicklung der Zelle neben dem Kern persistirt und sich in zwei Tochttersphären theilt, von denen je eine zu einer Tochterzelle sich begiebt. Nach BOVERI besteht die Sphäre aus einer Kugel von Körnern; bei dem Auftreten der Strahlungen soll die Masse dieser Körner abnehmen, indem dieselben sich in radiär angeordnete Strahlen umwandeln. Die Substanz, welche die Körner und Strahlen bildet, wird Archoplasma genannt. Während des Äquatorialplattenstadiums soll die Sphäre gegen den Zellkörper nicht scharf abgesetzt sein, dagegen wäre die Sphärensubstanz in Form des Strahlensystems durch fast die ganze Zelle verbreitet. Mit Recht weist ein Schüler VAN BENEDEN'S, VICTOR HERLA, darauf hin, dass das Archoplasma BOVERI'S und die Attraktionssphäre BOVERI'S zwar während des Ruhezustandes der Zelle, aber nicht während des Äquatorialplattenstadiums gleichbedeutend ist. Nach BOVERI setzt die in Strahlen umgewandelte Sphäre das ganze Strahlensystem, den ganzen Aster zusammen, nach VAN BENEDEN bildet die Attraktionssphäre aber nur den centralen Theil des Strahlensystems und die peripheren Strahlen sind von dem netzigen Zellplasma gebildet. Auf gut gefärbten Präparaten habe ich in Übereinstimmung mit VAN BENEDEN und HERLA bei Mitosen von *Ascaris megaloccephala bivalens* deutlich innerhalb des Strahlensystems eine centrale Zone erkannt, welche als Sphäre im Sinne VAN BENEDEN'S gedeutet werden kann. Bei den Mitosen der Urgeschlechtszellen, bei Thieren vor der geschlechtlichen Differenzirung, eben so bei den Mitosen der Urei- und Ursamenzellen, konnte ich dagegen einen morphologisch unterscheidbaren Körper im Strahlensystem bis jetzt nicht finden. Besonders schön erkennt man die aus Körnern bestehende Sphäre während der Ruhe des männlichen und weiblichen Pronucleus.

Zuerst sieht man zwischen diesen beiden Kernen nur eine große scharf tingirte, aus Körnern bestehende Kugel liegen, dann gewahrt man zwischen beiden sich nahe anliegenden Kernen in je einer Einbuchtung eine Sphäre ohne Strahlung. Die Kerne wandern dann beide nach der Peripherie und jeder derselben tritt für sich in die Prophase der Mitose ein. An den Sphären wird die Strahlung sichtbar, der centrale Theil wird kleiner, die Strahlen länger und die Chromosomen beider Kerne treten in einer gemeinsamen Spindelfigur zusammen, in welcher häufig die männlichen und weiblichen Schleifen deutlich getrennt bleiben; je mehr die Spindel sich jetzt von der Peripherie her dem Eicentrum nähert, wächst auch die Strahlung heran, so dass schließlich thatsächlich das ganze Ei von den beiden Strahlungen der

Spindelpole eingenommen wird. Bei der gewöhnlichen Mitose der ersten Furchungsspindel sah ich bei *Ascaris megalcephala bivalens* dann immer noch deutlich den von E. VAN BENEDEN als Attraktionssphäre gedeuteten Körper in dem centralen Theil jedes Strahlensystems liegen, der allerdings wesentlich kleiner war als zu Beginn der Mitose.

Für *Ascaris megalcephala* muss ich folglich angeben, dass die Sphäre im Sinne VAN BENEDEN's sowohl während der Ruhe, als auch während der Mitose als ein vom übrigen Zellplasma leidlich scharf abgesetzter Körper wahrgenommen werden kann, aber keineswegs bei sämtlichen Mitosen deutlich innerhalb der Strahlung sichtbar ist.

Bei den Amphibien: *Salamandra mac.*, Triton, *Rana*, *Bufo vulgaris* ist bei den ruhenden Sexualzellen eine Sphäre vielfach außerordentlich scharf als ein mit einer dicken Membran versehener Körper, der ein oder zwei Centrosomen in seinem Inneren birgt, wahrnehmbar (vgl. Fig. 39 u. 41). Bei den Mitosen sowohl der Sexualzellen als Somazellen ist dagegen nur in seltenen Fällen innerhalb der Strahlung eine centrale dunkler tingirte, das Centrosom umgebende Zone bemerkbar, die eventuell als Sphäre im Sinne VAN BENEDEN's gedeutet werden kann. Also auch bei Amphibien kann die Sphäre als ein oft scharf abgesetzter Körper erkannt werden, es ist aber eben so wenig bei letzteren wie bei *Ascaris* als Regel zu betrachten.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Ascaris megalcephala* fand ich, was den Bau der Sphären angeht, bei Seeigeln, von denen ich besonders die Befruchtung und Furchung der Eier von *Echinus microtuberculatus* am lebenden wie konservirten Material studirte.

Auf die in letzter Zeit viel umstrittene Frage, ob nur der Spermakern oder nur der Eikern oder beide Pronuclei oder keiner von beiden Centrosomen hat, will ich hier nicht näher eingehen und nur bemerken, dass kurze Zeit nach dem Eindringen des Spermatozoons (bei künstlicher Befruchtung), wenn der Spermakern noch weit von dem excentrisch gelegenen Eikern entfernt ist, auf meinen Präparaten der Spermakern zwei Centrosomen zeigte. Wenn ein zweiter Spermakern (Polyspermie) in das Ei eingedrungen war, zeigte dieser überzählige Spermakern zwei deutliche, einander gegenüberliegende Strahlungen mit Centrosomen. Schwieriger liegen die Verhältnisse beim Eikern; nur auf einigen Präparaten sah ich neben demselben und zwar auf der dem Spermakern abgewendeten Seite zwei winzige durch einen blassen Faden (Linin?) verbundene Körper, die als Centrosomen gedeutet werden können. Die Möglichkeit einer doppelten Befruchtung war bei diesen Präparaten nicht völlig ausgeschlossen. Die erste Furchungsspindel erscheint stets excentrisch; sie steht zuerst schräg

und begiebt sich dann erst nach dem Eicentrum, wobei wichtige Veränderungen an der Sphäre vor sich gehen, die ich mit Anwendung verschiedener Konservierungs- und Färbungsmittel beim konservirten wie beim lebenden Objekte studirte. Bei einer Konservirung mit meinem Gemisch von Pikrinessig-Platinchloridosmiumsäure sah ich auf Schnitten, sowohl bei gefärbten Präparaten als solchen, die mit Holzessig und Methylalkohol ohne Farbe nachbehandelt waren, genau die gleichen Sphärenbilder. Eine Färbung mit Safranin, Hämatoxylin und Orange ist besonders empfehlenswerth. Um das dunkel tingirte Centrosoma bemerkte ich niemals einen hellen Hof, vielmehr traten die Sphärenstrahlen direkt an das Centrosoma an. Bei einer Behandlung mit Pikrinessigsublimat (cf. p. 3) war dagegen stets ein scheinbarer heller Hof bemerkbar, der allerdings auch gefärbt war, aber die Farbstoffe weniger energisch angenommen hatte. Man kann übrigens hier darüber streiten, ob man ein großes Centrosoma mit Centralkorn oder ein winziges Centrosoma mit gefärbtem hellen Hof vor sich hat. Ich gedenke demnächst auf die gesammte Streitfrage zurückzukommen.

Innerhalb des Strahlensystems, welches das Centrosom umgiebt, erkannte ich zu allen Zeiten eine centrale dichtere Zone mit strahlenförmiger Anordnung und eine periphere lockere Abtheilung von Strahlen, die aus der kompakten Zone herausgingen. Zu Beginn der Mitose ist die centrale Zone ungleich voluminöser, als zur Zeit des Äquatorialplattenstadiums, indem die Strahlen der peripheren Zone auf Kosten der centralen wachsen. Wenn nun die Spindelfigur, die bei Beginn der ersten Furchung zuerst excentrisch und schräg lag (bei den ferneren Furchungen haben wir genau dieselben Lageveränderungen der Spindel, wie Metamorphosen der Sphäre selbst), sich genau in das Eicentrum eingestellt hat, ist die centrale Zone relativ klein geworden, während die Strahlen bis an die Zellmembran reichen; im Äquator überkreuzen sich die Polstrahlungen wie bei *Ascaris*. Ich glaube nun, auf Grund meiner Beobachtungen am lebenden Objekte, dass die gesammte Strahlung nicht nur aus eigentlicher Sphärensubstanz besteht, sondern dass auch das gewöhnliche Zellplasma an dieser Strahlung Theil genommen hat, so dass Sphärenstrahlen und gewöhnliche Plasmastrahlen direkt in einander übergehen.

Bei der Zellruhe sind allerdings die gewöhnlichen Plasmastrahlen nicht deutlich als solche kenntlich, während ich Sphärenstrahlungen auch bei Furchungszellen mit völlig ruhenden Kernen deutlich neben den Kernen erkennen konnte; eben so sah ich in den Blastomeren gleich bei Beginn der Mitosen beim ersten Spirem innerhalb der Sphären, die einander gegenüber lagen, deutliche Centrosomen. So-

wohl bei *Ascaris* als bei *Echinus microtuberculatus* habe ich die Überzeugung gewonnen, dass das Strahlensystem für die Zelltheilung mechanisch von größerer Wichtigkeit ist, als bisher angenommen wurde, und bei einer neuen Durchsicht meiner Amphibienpräparate fand ich, dass auch bei *Salamandra*, *Triton* u. a. die Strahlen bei der Mitose viel länger sind, als ich es früher gedacht hatte. Bei der Amitose ist das Strahlensystem dagegen bei den oft sehr deutlich hervortretenden Sphären oft recht rudimentär, und es ist wohl möglich und sogar wahrscheinlich, dass dies der Grund ist, wesshalb, wenigstens nach meinen Präparaten, so selten auf die amitotische Kerntheilung Zelltheilung folgt.

Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass unter den völlig normalen Eiern von *Echinus* auch viele mit Abnormitäten auftreten; Polyspermie ist recht häufig.

Über die Sphären bei Drüsenzellen habe ich bereits im ersten Theile meiner Arbeit berichtet; hier erschienen dieselben als scharf umschriebene, dunkel tingirte Kugeln, die mehrere Körner (Centrosomen) enthalten können (vgl. Fig. 4 bis 10).

Auch über Leukocyten, Lymphocyten und Riesenzellen bei verschiedenen Vertretern der Mammalia, Aves, Reptilia und Amphibia habe ich eingehende Studien angestellt und einerseits den Kerntheilungsvorgängen, andererseits dem Verhalten der Sphären und Centrosomen bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Zellen beziehungsweise Kernen besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Besonders wichtige Präparate stellte ich von den verschiedensten Gewebezellen der Larven von *Salamandra* und *Triton* her, indem die in toto konservirten und gefärbten Thiere zerzupft und feinere Membranen aus den verschiedensten Körpergegenden (Bauchfell, Bindegewebe) in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Die Konservirung erfolgte bei den Amphibien mit meiner oben erwähnten Mischung von Pikrinessig- mit Platinchloridosmiumsäure und Nachfärbung mit Safranin und DELAFIELD'schem Hämatoxylin oder durch Nachbehandlung mit unreinem Holzessig und Hämatoxylinfärbung. Die auf Warmblüter bezüglichen Präparate (Milz und Knochenmark des jungen Hundes, der Maus, des Kaninchens, Meerschweinchens u. a.) hatte ich bereits vor längerer Zeit durch Konservirung mit Pikrinessigosmiumsäure und Hämatoxylinfärbung angefertigt und eine Reihe instruktiver Abbildungen entworfen. Ich sah von einer Publikation meiner Befunde ab, da meine einfachen Zeichnungen von den brillanten Bildern der mittlerweile erschienenen HEIDENHAIN'schen Arbeit bei Weitem übertroffen wurden. Wenn ich trotzdem einige meiner alten Zeichnungen hier beigefügt habe, so geschieht es einestheils weil diese Figuren für die Kerntheilungsvor-

gänge und zumal die Amitose (siehe oben) von Wichtigkeit sind, anderntheils weil sie beweisen, dass man auch mit einer überaus einfachen und von der HEIDENHAIN'schen Methode principiell verschiedenen Behandlungsweise ziemlich ähnliche Resultate erzielen kann. Selbstverständlich gebe ich gern zu, dass die HEIDENHAIN'sche Methode für diesen und viele andere Zwecke, zumal aber für das Studium des Zellplasmas allen anderen bis jetzt bekannten Verfahren entschieden überlegen ist. Fig. 12 bezieht sich auf Leukocyten der Milz eines jungen Hundes. Von demselben Individuum habe ich auch das Knochenmark untersucht und so ähnliche Bilder vor Augen gehabt wie bei der Milz, dass ich von einer Wiedergabe meiner diesbezüglichen Zeichnungen abgesehen habe.

Alle übrigen auf Leukocyten bezüglichen Abbildungen stammen aus dem Bindegewebe oder Bauchfell von Larven von *Salamandra maculosa* oder *Triton palmatus*. Wenn es nun auch nicht absolut sicher ist, dass alle Figuren 13—27 wirklich Leukocyten darstellen, so ist es mir doch im höchsten Grade wahrscheinlich, bei den meisten sicher. Wie ich übrigens bereits früher angab (2) sah ich mehrfach in einer Zelle mehr wie zwei Centrosomen, hin und wieder deren vier. Bei den nicht selten auftretenden multipolaren Mitosen kann die Zahl der Centrosomen eine recht große sein, wie beispielsweise aus Fig. 12a hervorgeht. Gruppen von Centrosomen, wie sie HEIDENHAIN abgebildet hat (Haupt- und Nebengruppen von Centrankörpern), sind mir zwar auch hin und wieder begegnet, doch habe ich damals nicht an das Vorkommen einer so hervorragenden Zahl von Centrosomen gedacht und in Fällen, in welchen derartige oder ähnliche Körnerhaufen auftraten, habe ich den Verdacht, es möge sich um Kunstprodukte handeln, die durch Behandlung mit Osmiumgemischen hervorgerufen sein könnten, nicht ausschließen wollen. Ich habe übrigens bei genauerer Anwendung der HEIDENHAIN'schen Vorschrift bei manchen in letzter Zeit untersuchten Objekten, so beispielsweise bei den eben befruchteten Eiern von Seeigeln, z. B. *Echinus microtuberculatus*, häufig im Dotter dunkel tingirte Körner gesehen, welche Centrosomen zum verwechseln ähnlich waren, es ist somit auch bei dieser Methode eine Täuschung möglich. In Betreff der multipolaren Mitosen möchte ich hier noch bemerken, dass ich dieselben auch recht häufig in völlig normalen anderen Geweben, z. B. im Hoden von Vertebraten (*Salamandra*, *Triton*) und Evertbraten (*Astacus*) antraf; eben so aber überaus häufig bei den Furchungsstadien der Eier von Seeigeln und *Ascaris megaloccephala* zwischen völlig normalen Eiern normaler Thiere. Ich habe hier eine solche Abbildung aus dem Hoden eines normalen *Astacus* gegeben (Fig. 31). Ich glaube, dass von den multipolaren Mitosen, bei welchen

gar nicht einmal immer sämtliche Phasen der Karyokinese durchgemacht werden und auf welche auch im günstigsten Falle gar keine Zelltheilung folgt, sehr viele einem mehr oder weniger schnell eintretenden Untergang geweiht sind.

Auf Grund meiner vergleichenden Untersuchungen über die Sphäre bei Drüsenzellen (Anilocrakopf, Leber von Porcellio), Leukocyten, Lymphocyten, Riesenzellen bei den verschiedensten Evertebraten, sowie meiner Studien über die Sexualzellen von *Echinus microtuberculatus*, *Astacus*, *Ascaris megaloccephala*, *Salamandra maculosa*, *Triton palmatus*, *Bufo vulgaris*, *Rana esculenta* und *Rana fusca*, sowie vieler anderer Vertebraten und Evertebraten kann ich nach dem eben Gesagten weder der HEIDENHAIN'schen noch der BOYER'schen Auffassung über die Natur der Sphäre beipflichten, vielmehr habe ich mir eine Ansicht gebildet, welche der von ED. VAN BENEDEN näher steht. Ob die Sphärensubstanz von dem Zellplasma chemisch verschieden ist, lasse ich dahingestellt sein. Mir scheint die Sphäre nur ein modificirter Theil des Zellplasmas zu sein, der sich durch eine größere Dichtigkeit auszeichnet, aber mit dem übrigen Zellplasma in direktem Zusammenhang und intimster Beziehung steht. Die Abgrenzung der Sphärensubstanz gegen das Zellplasma kann in gewissen Fällen eine deutliche sein, so dass man beim konservirten Material die Sphäre als einen im Zellplasma liegenden distinkten Körper wahrnimmt, z. B. Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra*, Leberzellen von *Porcellio*, ferner bei runden und manchen polymorphen Kernen der Sexualzellen von Amphibien (Fig. 40), während in anderen Fällen eine solche scharfe Abgrenzung zwischen Zellplasma und Sphärensubstanz nicht nachweisbar ist, z. B. bei vielen Leukocyten, Lymphocyten und Riesenzellen von Warmblütern. Das Strahlensystem im Äquatorialplattenstadium (Aster) und Dyasterstadium der Mitose besteht vielfach (immer?) nicht nur aus Sphärensubstanz sondern auch aus radiär auf die Sphäre centrirtem Zellplasma (Plasmastrahlen) und gehen die Sphärenstrahlen und Zellplasmara dien oft ohne sichtbare Grenze unmerklich in einander über. Ist das Zellplasma feinkörnig oder finden sich Einschlüsse im Zellplasma, so kann bei der Mitose die Strahlung des Zellplasmas überaus deutlich sein und die gesammte Zelle einnehmen.

In Betreff einer Kontinuität von Plasmastrahlen und Sphärenstrahlen stimme ich im Wesentlichen einer HEIDENHAIN'schen Auffassung bei. Dieser Autor fand, dass bei Leukocyten ein Theil der Fäden des Fadengerüstes des Zellkörpers auch außerhalb der Zelltheilung (Zellruhe) mit den Sphärenstrahlen in Kontinuität steht und mit ihnen ein einheitliches Radiensystem bildet. Die zur Sphäre centrirten, radiär angeordneten

Fila werden als organische Radien der Zelle bezeichnet. Eine zur Sphäre konzentrische Anordnung im Zellenleib wird durch eine konzentrische Vertheilung der Mikrosomen der organischen Radien erklärt. Wie ein Blick auf meine Abbildungen (Fig. 24, 25, 28, 29, 30, 32, 35, 38) lehrt, habe ich ganz ähnliche Bilder bei Leukocyten und Sexualzellen von Amphibien vor Augen gehabt, und ist in den eben erwähnten Abbildungen stets ein deutliches Mikrosomenstratum zu erkennen. Man wird auch die in Fig. 12—20 um die Centrosomen gezeichneten Kreise als solche Mikrosomenstrata auffassen dürfen und ist das innerhalb der Kreise gelegene Plasma stets dunkler tingirt als das außerhalb dieser Kreise befindliche Zellplasma. Man kann den durch den Kreis abgegrenzten Plasmatheil unbedenklich als Sphäre bezeichnen. Eine von den Sphären ausgehende Strahlung wurde in Fig. 21, 23, 24, 25 abgebildet. Auch sind mir bei einigen Präparaten zwei Mikrosomenstrata zur Anschauung gekommen, z. B. Fig. 28, 32, 35, 38. Selbstverständlich kommen solche Bilder, welche, wie Fig. 32, deutlich das gesammte Strahlensystem zeigen, nur bei solchen Präparaten vor, die mit einer Flüssigkeit konservirt wurden, welche das Plasma des Zellleibes nicht zu sehr alterirt; ich habe solche Bilder bei Konservirung mit meinen Mischungen nur dann gesehen, wenn ich die Pikriessig-Platinchlorid-osmiumsäure stark mit Pikrinsäure verdünnte. Bei allen Konservirungsflüssigkeiten, welche viel Essigsäure enthalten, kommen dagegen Bilder, welche die feinere Struktur des Zellplasmas erkennen lassen, nicht vor, da das gesammte Plasma zu einer fast homogen erscheinenden Masse verquillt.

Beiläufig erwähne ich hier noch, dass nach MOORE (19) in einer neuen Arbeit über die Spermatozoidenbildung bei Säugethieren angeführt wird, dass in den Spermatozyten der Ratte die Centrosomen außer der Theilung außerhalb der Sphäre (Archoplasma) gefunden wurden. Dieser Befund steht mit der HEIDENHAIN'schen Auffassung über die Sphäre in schroffem Widerspruch.

Über die Lage der Sphäre und Centrosomen im Zellplasma habe ich meinen früheren Angaben nicht viel hinzuzufügen. In allen von mir beobachteten Fällen sowohl bei Sexualzellen als bei Somazellen (auch bei Leukocyten) kann von einer gesetzmäßigen Lage dieser Gebilde in Beziehung zum Kern gar keine Rede sein; dies ist auch von HEIDENHAIN für seine Objekte (Leukocyten, Lymphocyten, Riesenzellen) ausgesprochen worden. Wohl giebt es gewisse Lagerungsverhältnisse der Sphären, welche bei bestimmten Kernformen mit einiger Regelmäßigkeit gefunden werden und es ist keineswegs ausgeschlossen, dass die Sphären bei bestimmten Formen der Amitose auch einen ak-

tiven Einfluss auf die Kerntheilung ausüben können. Ob sich die Sphäre bei der Amitose theilt oder nicht, ist weder mit ja noch mit nein zu beantworten. Früher hatte FLEMMING bei der Beschreibung der Leukocyten des Salamanders sich dahin ausgesprochen, dass bei der Fragmentirung dieser Zellkerne eine Theilung der Sphäre nicht erfolgt, weil sich vielfach in Zellen mit abgeschnürten Kernen, deren Habitus zeigte, dass die Abschnürung erst kürzlich geschehen war, ganz sicher nur eine Sphäre fand und dasselbe auch in Zellen mit sehr langen abgeschnürten Kernbrücken stets der Fall war (in diesen Fällen liegt die Sphäre in auffälliger Weise in der Nähe der Abschnürungsstelle). Es hat dann HEIDENHAIN in zwei unter sehr vielen Fällen in einem zweikernigen Leukocyten doppelte Sphären mit dazwischen gelagerter Spindel gesehen. FLEMMING und HEIDENHAIN stimmen darin überein, dass eine Verdoppelung der Sphäre und ihres Centralkörpers bei einer Fragmentirung des Kernes zum wenigsten bei den Leukocyten nicht mitspielt. FLEMMING betont aber ausdrücklich, dass bei einer auf die Amitose erfolgenden Zelltheilung selbstverständlich eine Theilung der Sphäre vorausgesetzt werden müsse. Ich habe das Vorkommen von zwei und mehr Sphären in einer Zelle bei meinen Objecten schon in meiner früheren Arbeit hervorgehoben; bei zweikernigen Zellen ist das Vorkommen von zwei Sphären keine Seltenheit. Auf jeden Fall erfolgt bei der Amitose auf eine Sphärentheilung keineswegs unbedingt auch eine Zelltheilung. Mir scheinen überhaupt solche Zelltheilungen bei der Amitose viel seltener zu sein, als es angegeben wird. Eine mit einer Kerneinschnürung Hand in Hand gehende Zelleinschnürung braucht eben so wenig zu einer Zelltheilung zu führen, wie eine Kerneinschnürung zu einer Kerndurchschnürung. In Betreff der Ringkerne (siehe p. 46) möchte ich hier bemerken, dass die Sphäre nicht immer dem Loch gegenüber, sondern auch, wie bereits in meinem früheren Aufsätze angegeben wurde, häufig in der Öffnung des Ringes selber liegt. Wenn daher HEIDENHAIN vermuthet, dass man bei einer Untersuchung einer größeren Anzahl Zellen mit ringförmigen Kernen höchst wahrscheinlich finden würde, dass die Sphäre auch unter Umständen in der Öffnung des Ringes selber liegen könne, so habe ich bereits vorher die Thatsache dieser Lagerungsverhältnisse der Sphäre bei Sexualzellen und Somazellen konstatiren können. HEIDENHAIN erwähnt ferner, dass er neben Kernen mit polymorphem und vieltheiligem Kern auch in großer Menge solche mit kugeligem Kern und gut gefärbter Sphäre zu Gesicht bekam und es auffallend war, dass die Sphäre in der ungeheueren Mehrzahl der Fälle direkt der Kernoberfläche anliegt und dabei sehr oft die Kernmembran um ein Geringes

eindrückt, so dass eine kleine Delle entsteht. Dieser Autor weist übrigens auch darauf hin, dass schon FLEMMING die Bemerkung gemacht habe, dass nicht immer die Sphäre in der Nähe des Kernes und an den typischen Orten zu finden ist.

In Bezug auf eine Unregelmäßigkeit der Lage der Sphären dem Kern gegenüber, stehen daher meine Befunde mit denen von HEIDENHAIN und FLEMMING in bestem Einklang.

Über das Verhalten der Centrosomen während der Ruhe der Kerne.

Über das Verhalten der Centrosomen während der Ruhe der Kerne habe ich mich früher folgendermaßen ausgesprochen: Während der größte Theil der Autoren die Auffassung vertritt, dass die Centrosomen nach Beendigung einer Mitose im Zellplasma verbleiben und somit keine eigentlichen Kernbestandtheile sind, hat bekanntlich O. HERTWIG die Ansicht geäußert, »dass die Centrankörperchen für gewöhnlich Bestandtheile des ruhenden Kernes selbst sind, indem sie nach der Theilung in seinen Inhalt eintreten und bei der Vorbereitung zur Theilung in das Protoplasma wieder austreten. Das oder die Centrankörperchen verbleiben nur in ganz bestimmten Fällen, während der Kernruhe im Zellplasma und stellen gewissermaßen einen Nebenkern neben dem Hauptkern dar«.

Zu Gunsten dieser Auffassung spricht eine interessante Beobachtung von BRAUER (17), dem es beim Studium der Spermatogenese von *Ascaris megalcephala* gelang, nicht nur das Centrosoma im ruhenden Kern nachzuweisen, sondern auch die Theilung des Centrosomas im Kerne und den Austritt der beiden Tochtercentrosomen aus dem Kern in das Zellplasma festzustellen. Nach BRAUER hat »der bisher stark betonte Gegensatz zwischen Centrosom und Kern keine Berechtigung mehr«.

Wenn ich nun auch an der Richtigkeit der BRAUER'schen Beobachtungen nicht zweifle, so möchte ich doch auf diesen einzelnen Befund hin die Streitfrage keineswegs als endgültig entschieden ansehen.

Dass in vielen Fällen die Centrosomen auch während der Ruhe der Kerne im Zellplasma verbleiben und nicht in den Kern eintreten, darf als sicher gelten, und ist ja auch von O. HERTWIG für besondere Fälle zugegeben worden. Es liegt nicht in meiner Absicht alle derartigen von den Autoren in neuester Zeit beobachteten Beispiele hier anzuführen, ich möchte nur einige eigene Befunde in Kürze mittheilen, welche meine Bedenken rechtfertigen.

In Übereinstimmung mit FLEMMING sah ich häufig bei Leukocyten

des Feuersalamanders und der Tritonen, eben so aber auch bei fixen Zellen der Epithelien und Endothelien derselben Thiere neben dem ruhenden bläschenförmigen Kern ein oder zwei unverkennbare Centrosomen.

Die Lage dieser Centrosomen ist eine wechselnde; ich fand sie beispielsweise bei länglichen Zellkernen aus der Haut von Salamandra- und Tritonlarven recht häufig an einer Spitze des Kernes, hin und wieder aber auch an einer Längsseite. In einigen Fällen konnte ich nur ein einziges meist größeres Centrosom auffinden, meistens aber erkannte ich deren zwei, die vermuthlich durch Theilung des einen größeren entstanden waren.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Somazellen konnte ich bei Sexualzellen konstatiren. Nicht selten fand ich bei Ursamenzellen und indifferenten Keimzellen von Amphibien (Salamandra, Triton, Rana) neben dem völlig ruhenden bläschenförmigen Kern einen größeren oder zwei kleinere kugelige Körper, die man als Sphären deuten kann. Ein dunkles Korn innerhalb dieser Kugeln, welches in einigen allerdings seltenen Fällen wahrgenommen werden konnte, dürfte ein Centrosoma darstellen. Bei meinen Objekten erfolgt also auf jeden Fall die Theilung der Sphäre und des Centrosomas nicht im Kern, wie es BRAUER für *Ascaris megaloccephala* angiebt, sondern im Zellplasma außerhalb des Kernes.

Meine Beobachtungen an Sexualzellen bei Evertebraten haben genau das gleiche Resultat ergeben.

Auf Schnittserien durch den Hoden von *Astacus* sind mir vielfach Ursamenzellen und Samenmutterzellen zur Anschauung gekommen, in welchen neben dem völlig ruhenden runden und in jeder Beziehung normalen Kern eine oder zwei Kugeln, die manchmal eine Verbindung erkennen ließen, gelegen waren. Diese Kugeln wird man als Sphären oder Nebenkerne deuten dürfen. Von besonderem Interesse aber ist der Umstand, dass ich in vielen Fällen im frisch zerzupften *Astacus*-hoden dieselben Körper neben dem Kerne erkennen konnte, wenn das Licht abgeblendet wurde.

Bei einer flüchtigen Färbung von frischen Hodenstückchen mit Methylenblau tingirt sich das Zellplasma sehr schnell und intensiv, und dann fallen die nicht gefärbten in der Einzahl oder Zweizahl vorkommenden Körper sehr deutlich auf.

Ich glaube, dass nach den angeführten Beispielen ein Eintreten der Centrosomen nach der Mitose in den Kern und ein Austreten der innerhalb des Kernes getheilten Centrosomen in das Zellplasma bei Beginn einer neuen Mitose sicherlich nicht als allgemein gültige Regel

angesehen werden darf, da ein solches Verhalten nicht einmal für alle Sexualzellen zutrifft.

Gesetzt aber den Fall, dass bei Sexualzellen, die sich bekanntlich häufig recht schnell hinter einander theilen, die Centrosomen nach der Mitose regelmäßig wieder in den Kern zurücktreten würden, so dürfte man ein solches Verhalten bei Somazellen, bei welchen auf jede Mitose gewöhnlich ein längeres Ruhestadium des Kernes folgt, mit um so größerer Wahrscheinlichkeit erwarten.

Wie ich aber bereits oben betonte, trifft dies bei Leukocyten und fixen Gewebszellen des Salamanders und anderer Amphibien keineswegs zu, wenigstens nicht in allen Fällen. Bei Amitosen sind die in Rede stehenden Verhältnisse besonders schwer nachzuweisen, man kann auch ruhenden Kernen keineswegs stets mit Sicherheit ansehen, ob sie sich fernerhin mitotisch oder amitotisch theilen werden, nach meinen Präparaten aber ist es so gut wie ausgeschlossen, dass nach einer Amitose die Centrosomen in die Tochterkerne eintreten. Die Frage von der Herkunft der Centrosomen und ihr Verhalten während des Ruhezustandes des Kernes bedarf nach der vorstehenden Auseinandersetzung noch eingehender vergleichender Studien.

Seit dieser Zeit ist die definitive Arbeit von BRAUER erschienen und der in Rede stehende Befund eingehend diskutirt worden; so viel ich weiß ist aber bis jetzt bei Thieren kein anderes Beispiel dafür bekannt geworden, dass die Centrosomen während der Zellruhe im Kerne liegen und bei dem Beginn der Mitose aus demselben in das Zellplasma austreten.

Da nun die Frage von der Herkunft der Centrosomen und ihr Verbleiben während der Zellruhe in neuester Zeit bei der Wichtigkeit dieser Streitfrage zumal für die Theorien der Befruchtung schon vielfach diskutirt wurde, z. B. von WALDEYER (Antrittsrede beim Kongress der Anat. Gesellsch. Göttingen 1893), von FLEMMING (Referat über die Zelle, Wiesbaden 1894), will ich meinerseits von einer neuen Besprechung absehen. Mir scheint es, dass man einstweilen nicht berechtigt ist, auf diesen wenigstens bei Thieren alleinstehenden Befund hin, allgemeine Schlüsse zu ziehen, zumal demselben so viele entgegengesetzte gegenüber stehen. Ich selbst habe Sphären und Centrosomen bei den Sexualzellen von *Salamandra maculosa* und *Triton palmatus* zu allen Zeiten der Entwicklungsphasen bei den völlig ruhenden Zellen neben den Kernen im Zellplasma gesehen, eben so bei vielen Drüsenzellen, bei Leukocyten und stets bei amitotischen Theilungen, ferner bei den völlig ruhenden Furchungszellen von *Ascaris megaloccephala* und *Echinus microtuberculatus*.

Eine Beziehung der Centrosomen zur Nucleolarsubstanz¹ halte ich für völlig ausgeschlossen, um so mehr, als ich häufig sowohl bei *Gryllotalpa*, bei *Salamandra maculosa* u. a. in den Hodenzellen, im Spiremstadium, wenn die Centrosomen deutlich außerhalb der Kerne zu erkennen waren, noch zwei Nucleolen im Kern habe erkennen können; dieselben lassen sich bei guter Färbung auch im späteren Spiremstadium noch nachweisen, ich sah sie häufig bei Ei- und Samenzellen noch dann, wenn die bekannten Vierergruppen vor den beiden letzten Theilungen (Reifungstheilungen) bereits gebildet waren.

HEIDENHAIN sprach sich über die Herkunft der Centrosomen folgendermaßen aus: Wir wissen jetzt zwar ganz genau, dass bei einer Reihe von Zellformen die Centrankörper dauernd ihre Lage im Protoplasma haben, allein sie könnten ja auch während der Ontogenese der betreffenden Zellenspecies aus dem Kern herausgetreten sein, um für die Zukunft im Protoplasma stationär zu werden. Wenn nun aber auch auf die Erörterung der Frage, wo denn die Centrosomen bei Gelegenheit der Mitose zuerst aufzutreten pflegen, nach manchen Richtungen hin Gewicht zu legen ist, so muss ich doch betonen, dass mit Bezug auf das ursprüngliche Heimatsrecht der Centrankörper hierbei nichts herauskommen wird. Denn setzen wir selbst den Fall, dass man die Centrosomen bei Beginn der frühesten mitotischen Veränderungen der Regel nach im Kern selbst treffen würde, was ja immerhin möglich ist, so könnte sich die Sache doch noch so verhalten, dass diese Lage im Laufe der Phylogenese sekundär erworben wurde, denn seitdem bei den Einzelligen die indirekte Theilung als eine neue Errungenschaft erworben wurde, sind geradezu ungeheure Zeiträume verstrichen und die ursprünglichen Verhältnisse könnten sich mithin von Grund aus verändert haben. Daher sind auch für die Heimatfrage jene schönen Entdeckungen BRAUER'S nicht zu verwerthen, durch welche wir in den

¹ V. WASIELEWSKI (Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megaloccephala*, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI, 1893) glaubt bei seinen Studien über die Sexualzellen der Keimzone von *Ascaris megaloccephala*, bei den Theilungsvorgängen zwischen Nucleolen und Centrosomen, wenn nicht eine Identität beider Gebilde, so doch einen Zusammenhang zwischen beiden, festgestellt zu haben. Ferner behauptet der Botaniker G. KARSTEN (Die Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.), dass bei den Mitosen des sporogenen Gewebes von *Psilotum triquetrum* die Centrosomen aus dem Kern entstehen und sich von den zwei Nucleolen herleiten. Die beiden Nucleolen sollen nach dem Schwinden der Kernmembran aus dem Kern herausrücken und zu Centrosomen werden, um dann nach der Mitose wieder von den beiden Tochterkernen aufgenommen zu werden.

Besitz der Kenntnis kamen, dass bei *Ascaris megaloccephala univalens* während der Spermatogenese die Centrosomen zeitweilig im Kern eingeschlossen gefunden werden. BRAUER freilich wehrt sich dagegen, dass diese Lagerung im Kernraum nur eine vorübergehende, zeitweilige, durch äußere Ursachen bedingte sein könnte, und er mag ja vielleicht auch Recht haben: allein seine Argumentation ist eine irrige. Hören wir den Autor selbst: »Wo man bisher das Centrosoma außerhalb des Kernes gefunden hat, ist es stets von einer Strahlung, beziehungsweise Archoplasma bekleidet gewesen; dagegen in allen Fällen, wo man das Centrosoma wohl während und kurz vor der Theilung, aber nicht in der Zwischenzeit zwischen zwei Theilungen außerhalb des Kernes gefunden hat, hat man keine Strahlung beobachtet, und desshalb halte ich den Schluss für berechtigt, dass, weil die letztere fehlte, auch das Centrosoma im Protoplasma fehlte.« Diese Art zu schließen ist ganz unmöglich aus dem einfachen Grunde, weil es unter allen Umständen leichter ist die Centrosomen zu färben als die Strahlungen sichtbar zu machen. Sehr oft sieht man die Centrosomen in den Zellen, während man von den radiären Systemen nichts erkennen kann, daher ist es nicht erlaubt zu folgern, dass, weil man die Strahlungen nicht fand, auch kein Centrosom im Protoplasma vorhanden sein konnte.

Gegen die Argumente, welche O. HERTWIG zu Gunsten der Zugehörigkeit der Centrosomen geltend macht, erhebt HEIDENHAIN folgende schwerwiegende Bedenken:

Erstens führt HERTWIG an, dass man in der ruhenden Zelle, wenige Fälle ausgenommen, im Protoplasma etwas den Centrosomen Entsprechendes nicht auffinden kann. Hierauf bemerkt HEIDENHAIN, dass zur Zeit als HERTWIG diesen Satz schrieb und drucken ließ, etwas den Centalkörperchen »Entsprechendes« im Kern überhaupt noch nicht aufgefunden war und dass der BRAUER'sche Fall bis dato der einzige ist, in welchem die Centrosomen im Kernraum gefunden wurden. Zweitens betont HERTWIG: dass bei Beginn der Theilung die Polkörperchen unmittelbar an der Kernmembran auftreten und dann erst weiter vom Kern weg in das Protoplasma hineintrücken. Hiergegen ist nach HEIDENHAIN geltend zu machen, dass die Lage der Centalkörper in der Nähe der Kernoberfläche rein sekundär zu Stande kommt und dass dadurch nicht die geringste substantielle Beziehung zwischen Centalkörpern und Kern an die Hand gegeben wird. Drittens: meint HERTWIG, dass bei dem Auftreten der Polkörperchen die Kernmembran häufig eingefallen ist, als ob aus einer kleinen Öffnung Kernsaft ausgetreten sei. Hierbei erübrigt (nach HEIDENHAIN) nur die Frage, wo dies denn eigent-

lich »häufig« der Fall sein soll. Auch verweist HEIDENHAIN auf seine obige Angabe: wenn selbst der Regel nach die Centrosomen bei Zellen der Metazoen im Kern getroffen werden sollten, so könne diese Lage doch auch erst sekundär im Laufe der Phylogenese erworben sein. Viertens sagt HEIDENHAIN, lesen wir bei HERTWIG, »dass bei manchen Objekten das Auftreten der Polkörperchen mit dem Zerfall der Nucleolen zeitlich zusammenfällt. Hier verweise ich zunächst auf das vorstehende Kapitel über die Substanz der Centrosomen. Dann mache ich darauf aufmerksam, dass Zellen, die im Ruhezustand schon die Centrosomen im Protoplasma beobachten lassen, doch auch die Nucleolen im Kern zeigen (Riesenzellen und Leukocyten). Außerdem mag es ja sein, dass bei manchen Objekten im Anfange der Mitosen die Nucleolen in Theilstücke zerfallen, indessen habe ich an dem von mir untersuchten Materiale nie etwas davon gesehen und ich bestreite das allgemeine Vorkommen dieses Zerfalles der Nucleolen.«

Man wird diese von HEIDENHAIN gegen HERTWIG erhobenen Bedenken größtentheils theilen müssen.

Wenn aber M. HEIDENHAIN (15d) bei der Besprechung der Centrosomen und Centralspindeln des Vergleiches halber die Infusorien beizieht und die Hoffnung ausspricht, dass mit seinen diesbezüglichen Auseinandersetzungen auch andere Untersucher sich werden befreunden können, so muss ich dies von meinem Standpunkte aus entschieden bezweifeln; ich vermuthe vielmehr, dass HEIDENHAIN mit diesen Auseinandersetzungen auf allgemeinen Widerspruch stoßen wird. Die wichtigsten, uns näher interessirenden Sätze sind folgende:

»Die aus dem Mikronucleus der Infusorien entstehende Spindel mit durchgehenden Fasern ist identisch mit der Centralspindel HERMANN'S, deren Existenz bei allen thierischen Zelltheilungen wahrscheinlich ist; sie wird zum mindesten als Rudiment sich bei Gelegenheit der ersten Entstehung der Spindelfigur überall nachweisen lassen.

Die in dem Mikrocentrum der Lymphocyten enthaltene »achromatische« Substanz, welche eine primäre Centrodosome bewerkstelligt und aus sich die Centralspindel hervorgehen lässt, ist gleichwerthig mit eben jenen achromatischen Bestandtheilen des Mikronucleus der Infusorien, welche bei diesen die Spindel aus sich entstehen lassen.

Der Makronucleus oder Hauptkern der Infusorien entspricht dem Kern der Zellen der Metazoen.

Die achromatische Substanz des Mikronucleus oder Nebenkerns der Infusorien ist bei den Zellen der Metazoen verschwunden.

Die bei der Theilung der Mikronuclei von diesen gelieferten Chromosomen werden in den Zellen der Metazoen vermöge eines Ablösungsvorganges nunmehr von dem Makronucleus, d. h. dem Zellkern der Autoren, geliefert.«

Will man wirklich, um mit HEIDENHAIN zu reden, über die ursprüngliche Zugehörigkeit der Centrosomen bei der Mitose etwas Genaueres erfahren, als bei den Metazoen möglich ist und zu den Einzelligen hinabgehen, in deren Kreise die Mitose ursprünglich erworben wäre (l. c. p. 685), so darf man doch sicherlich nicht die Infusorien zum Ausgangspunkt seiner Spekulationen machen. Bekanntlich bilden diese eine für sich abgeschlossene, höchst complicirte Gruppe der Einzelligen, von welchen gewiss Niemand die Metazoen herleiten will; sie sind ein blind auslaufender, eigenartig differenzirter Zweig des Protozoenstammes. Wenn nun auch bis jetzt bei den Mikronuclei der Infusorien keine Centrosomen mit Sicherheit gesehen wurden und auch HEIDENHAIN sich mit seiner bewährten Technik vergeblich bemühte, ihre Existenz nachzuweisen, so ist damit noch lange nicht bewiesen, dass sie wirklich fehlen. Auch ich habe bis jetzt vergeblich mit den besten, mir bekannten Methoden dieselben zu erkennen versucht. Bei der Kleinheit der gesammten Kerntheilungsfiguren ist es aber gar nicht so sehr zu verwundern, dass Centrosomen nicht gesehen werden, ist es doch häufig schon schwer genug, sich von dem Vorhandensein der Chromosomen zu überzeugen. Ich habe auch vergeblich bei den Makronuclei nach Centrosomen gesucht und ich glaube doch, dass man mit Recht auch bei diesen Kernen Centrosomen erwarten darf. Einen Vergleich der Spindel des Mikronucleus der Infusorien mit der Centralspindel der Metazoen halte ich für eben so verfehlt wie unberechtigt. Für die Auffassung vollends, dass der Makronucleus (der vegetative Kern) der Infusorien dem Kern der Metazoen¹ entsprechen soll, ist überhaupt kein plausibler Grund ausfindig zu machen. Warum sollte sich auch die Mitose der Mikronuclei der Infusorien anders verhalten als die Mitose bei anderen Protozoen mit nur

¹ Die Theilung der Centrosomen der Metazoen wäre demnach ein der Theilung der Mikronuclei der Infusorien gleichbedeutender Vorgang, bei dem nur das Chromatin (nämlich die Hauptsache) fehlt. Vielleicht, sagt HEIDENHAIN, entsprechen die stäbchenartigen Körper, welche PLATNER und HERMANN in der Cirkumferenz der Centralkörper im Inneren der Astrosphäre fanden, und welche bei Gelegenheit der Mitose sich theilen, rudimentären Chromosomen, so dass hier vielleicht die Überreste des Chromatins des Mikronucleus vorliegen. Ich habe selbst die in Rede stehenden Stäbchen gesehen; obschon sie sich dunkel färben, ist es mir sehr fraglich, ob sie mit dem Chromatin in Beziehung stehen.

einem Kern, die ihrerseits mit den Mitosen der Metazoen in so auffallender Weise übereinstimmt.

Wie ich übrigens nach Abschluss meines Manuskriptes ersehe, hat schon DRÜNER in einer eben erschienenen Schrift gegen diese HEIDENHAIN'sche Anschauungsweise schwerwiegende Bedenken erhoben¹.

Beiläufig möchte ich hier noch erwähnen, dass BRAUER (17) die Theilung der Centrosomen eine amitotische nennt. »Das Centrosom ist gewissermaßen ein Kern im Kern, der sich wenigstens bei *Ascaris* amitotisch theilt.« Gegen diesen Ausdruck muss ich entschieden protestiren. Die Bezeichnung Amitose ist für einen bestimmten Kerntheilungsmodus acceptirt, welcher dadurch charakteristisch ist, dass eine schleifenförmige Anordnung des Chromatins, wie wir es von den Prophasen der Mitose her kennen, nicht stattfindet. Bei den Centrosomen ist nun von Chromatin bekanntlich gar keine Rede, es kann so-

¹ Gegen die Auffassung HEIDENHAIN's spricht ferner eine in dieser Zeitschrift Bd. LVIII, 4. Heft, Ende 1894 erschienene Arbeit von Jos. ROMPEL, betitelt, »Kentrochona Nebaliae n. g. n. sp., ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma«. Der Verfasser glaubt bei seinen Untersuchungen über dieses Infusor auch das Centrosoma aufgefunden zu haben. »Das bereits für mehrere einzellige Organismen nachgewiesene Centrosom tritt (aus dem Dargelegten) auch bei Infusorien auf. Es dürfte hier, so weit ich die Litteratur kenne, zum ersten Mal das Vorhandensein des Centrosoms bei dieser Protozoengruppe dargethan sein. Die Zukunft wird entscheiden müssen, ob das Centrosom bei den Infusorien allgemein verbreitet ist etc.« In Betreff der Verwandtschaft der Mikronuclei der Infusorien mit den Centrosomen [die von BÜTSCHLI (Protozoen, III. Abth.) angeregte Frage] äußert sich ROMPEL wie folgt: »Die Frage scheint durch die Untersuchungen bei *Kentrochona* eine verneinende Antwort zu erfahren, da nebst den Centrosomen, welche von ganz bestimmtem Aussehen sind, ganz bestimmte Beziehungen zu dem sich theilenden Kerne zeigen und schwach färbbar sind, ein ganz andersartiger Ersatzkern vorhanden ist, der eine sehr ausgesprochene Färbbarkeit besitzt. Diese Auffassung wird durch die Thatsache, dass *Spirochona gemmipara* nach R. HERTWIG drei Ersatzkerne besitzt, wohl kaum alterirt werden. Denn die Annahme, dass im Vergleich zu den drei Ersatzkernen der *Spirochona* zwei davon während der Kerntheilung als Centrosomen funktionieren, während der dritte konstant seine Lage entfernt vom Großkern beibehält, dürfte doch eine sehr gewagte sein.« Gegen den HEIDENHAIN'schen Vergleich der Mikronuclei der Infusorien mit den Centrosomen der Metazoen bemerkt am Schlusse seiner Arbeit ROMPEL noch Folgendes: »Wenn meine Beobachtung, dass bei einem Infusor nebst dem Ersatzkern auch Centrosomen vorkommen, sich bei weiterer Untersuchung als richtig erweist, so ist klar, dass die von BÜTSCHLI begründete, von HEIDENHAIN ausführlich dargelegte Hypothese, wonach die Centralkörper mit dem Mikronucleus der Infusorien in verwandtschaftlicher Beziehung stehen, nicht haltbar ist.« Ob die Deutung, welche ROMPEL seinen Befunden gegeben hat, die richtige ist, möchte ich einstweilen dahingestellt sein lassen.

mit eine schleifenförmige Umlagerung derselben auch nicht stattfinden und hat somit der lediglich auf das Chromatin bezügliche Ausdruck hier gar keine Berechtigung.

Zum Schluss möchte ich nicht unterlassen, in Kürze darauf hinzuweisen, dass in neuester Zeit Gebilde, die im Zellplasma neben dem Kern gefunden werden, von manchen Autoren direkt mit den Centrosomen und Sphären verglichen werden, ich meine die »Nebenkerne« der Samenzellen und die »Dotterkerne« der Eizellen. Ohne hier weiter auf die diesbezügliche Litteratur einzugehen, will ich nur bemerken, dass ein solcher Vergleich nur ein sehr bedingtes Recht beanspruchen kann, da einerseits unter der unglücklichen Bezeichnung »Nebenkern« und andererseits unter dem ebenfalls ungeeigneten Ausdruck »Dotterkern« Gebilde verstanden werden, die genetisch oft die größten Verschiedenheiten aufweisen. Es unterliegt keinem Zweifel, dass als »Nebenkern« in Samenzellen vielfach Gebilde beschrieben werden, die man mit Recht zur Zeit Sphären (und Centrosomen) nennen wird; es sind aber als »Nebenkerne« auch solche Gebilde bekannt geworden, die sicherlich mit Sphären (und Centrosomen) nicht das mindeste zu schaffen haben, sondern Zelleinschlüsse *sui generis* sind; dasselbe gilt vom Dotterkern der Eizellen. Auch unter den sogenannten »Dotterkernen« giebt es solche, die sicherlich mit Sphären (und Centrosomen) gar nicht in Beziehung stehen, während es bei anderen wenigstens möglich ist. Es wird sich nach dem Gesagten empfehlen, sowohl mit der Bezeichnung Nebenkern als Dotterkern möglichst vorsichtig umzugehen und nicht schlechthin Nebenkerne und Dotterkerne mit Sphären und Centrosomen zu homologisiren.

An anderem Orte gedenke ich mich über Sphären und Centrosomen baldigst eingehender aussprechen zu können, als es mir hier möglich war.

Neapel, den 31. März 1895.

Litteraturverzeichnis¹.

1. MANILLE IDE, a) Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacés edriophthalmes. La Cellule. Tome VII.
b) Le tube digestif des Edriophthalmes. La Cellule. Tome VIII.
2. O. VOM RATH, a) Über eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins. Zool. Anz. Nr. 334. 1890.
b) Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anz. 1891 Nr. 373—375.
c) Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulg.* Archiv f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.
d) Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra mac.* I. u. II. Theil. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.
e) Über die Konstanz der Chromosomenzahl bei Thieren. Biolog. Centralbl. 1894 Bd. XIV. Nr. 13.
3. E. LOENBERG, Kernstudien. Förenings Föreläsningar. Bd. IV. 1892.
4. A. KNÜPPEL, Über Speicheldrüsen von Insekten. Archiv f. Naturg. 1886.
5. H. E. ZIEGLER, a) Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.
b) Die biologische Bedeutung der amitotischen Kertheilung im Thierreich. Biol. Centralbl. 1894.
c) Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere. Festschrift f. A. WEISMANN. Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg. 1894.
6. H. E. ZIEGLER u. O. VOM RATH, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
7. J. FRENZEL, a) Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1894.
b) Die nucleoläre Kernhalbierung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1894.
c) Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebse und die amitotische Zelltheilung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
8. A. GRUBER, Amöben-Studien. Berichte d. naturf. Gesellsch. Freiburg. (Festschr. f. A. WEISMANN.) 1894.
9. W. FLEMMING, a) Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XVI. 1878.
b) Fortsetzung von a. Ebenda. Bd. XVIII. 1880.
c) Fortsetzung. Ebenda. Bd. XX. 1884.
d) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882.

¹ Es liegt keineswegs in meiner Absicht hier ein ausführliches Litteraturverzeichnis sämtlicher Arbeiten über Amitose oder solcher über das Verhalten der Centrosomen und Sphären bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Zellen geben zu wollen, vielmehr werden nur Arbeiten aufgeführt, die im Text besprochen wurden. In Betreff der übrigen Litteratur verweise ich in erster Linie auf die beiden letzten Jahresreferate FLEMMING's in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von MERKEL und BONNET. Wiesbaden 1893 u. 1894.

Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach etc. 85

- W. FLEMMING, e) Zur Orientirung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell- und Kerntheilung. Zool. Anz. Nr. 216. 1886.
f) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
g) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Ebenda. Bd. XXXVII. 1891.
h) Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. VI. Jahrg. Nr. 3. 1891.
i) Über Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
k) Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. Ebenda. Bd. XXXIV. 1889.
l) Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., herausgeg. von MERKEL u. BONNET. Bd. II. 1892. Wiesbaden 1893.
m) Morphologie der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Ebenda. Bd. III. 1893. Wiesbaden 1894.
10. M. A. NICOLAS, a) Les sphères attractives et le fuseau achromatique dans le testicule adulte, dans la glande génitale et le rein embryonnaire de la Salamandre. Extrait des Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. 1892.
b) Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. Ebenda. 1892.
c) Les bourgeons germinatifs dans l'intestin de la larve de Salamandre. Bibliographie anatomique. 1894.
11. A. SABATIER, De la spermatogénèse chez les Crustacés décapodes. Travaux de l'institut de Zoologie de Montpellier. 1893.
12. PH. KNOLL, Über Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wiss. 1893.
13. E. VERNON, a) Altre cellule glandulare di origine postlarvale. Padova 1892.
b) La Spermatogenesis nel Bombyx mori. Padova 1889.
c) Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung. Biol. Centralbl. 1891.
d) Zur Spermatogenesis der Seidenraupe. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
14. K. TOYAMA, On the Spermatogenesis of the Silk Worm. Bulletin of the Agricultural College Tokyo Japan 1894. Eine vorläufige Mittheilung dieser Arbeit erschien im Zool. Anzeiger Nr. 438.
15. M. HEIDENHAIN, a) Über die Centralkörperchen und Attraktionssphären der Zellen. Anat. Anzeiger 1891.
b) Über Kern und Protoplasma. Leipzig 1892.
c) Die Riesenzellen des Knochenmarks und ihre Centralkörper. Würzburger Sitzungsberichte 1892.
d) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.
16. TH. BOVERI, a) Zellstudien. Heft 1. 1887.
b) Zellstudien. Heft 2. 1888.
17. BRAUER, a) Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosoms. Biol. Centralbl. 1893.
b) Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris meg.* Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
18. V. KOSTANECKI, Über Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugethierleber.

19. JOHN E. S. MOORE, a) On the relationship and rôle of the archoplasm during mitosis in larval salamander. *Quart. Journ. of micr. scienc.* Bd. XXXIV. 1893.
 b) Some Points in the Spermatogenesis of Mammalia. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.* 1894.
20. FR. MEVES, a) Über amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders. *Anat. Anz.* 1894.
 b) Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne und die bei ihnen zu beobachtenden Lagen und Gestalten der Attraktionssphäre. *Inaug.-Diss.* Kiel 1893.
 c) Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XLIV. 1894.
21. FR. REINKE, a) Untersuchungen über das Verhältnis der von ARNOLD beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. *Kiel* 1891.
 b) Zellstudien. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XLIII. 1894.
22. E. VAN BENEDEN, a) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. *Gand et Leipzig*, 1883.
 b) Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. *Archives de Biologie.* Tome IV. 1883.
 c) Idem u. JULIN, La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bull. Acad. roy. des sciences etc.* 1884.
 d) Idem u. NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire caryokinétique chez l'Ascaris de cheval. *Le Moniteur Belge.* 1887.
 e) Idem u. NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bulletin de l'Acad. royale Belgique.* III. série. T. XIV. 1887.
23. E. GÖPPERT, Kerntheilung durch indirekte Fragmentirung in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber. *Archiv f. mikr. Anat.* 1891.
24. V. LA VALETTE ST. GEORGE, a) Über die Genese der Samenkörper. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. III. 1867.
 b) Spermatologische Beiträge. 4. bis 5. Mittheilung. *Ebenda.* 1885—1887.
 c) Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. *Ebenda.* 1887.
 d) Über innere Zwitterbildung beim Flusskrebs. *Ebenda.* Bd. XXXIX. 1892.
25. F. HERMANN, a) Über regressive Metamorphose des Zellkerns. *Anat. Anz.* 1888.
 b) Beiträge zur Histologie des Hodens. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. XXXIV. 1889.
 c) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. *Ebenda.* Bd. XXXVII.
 d) Die postfötale Histiogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. *Ebenda.* Bd. XXXIV. 1889.
26. M. NUSSBAUM, a) Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. *Archiv für mikr. Anat.* Bd. XVIII.
 b) Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung etc. *Ebenda.* Bd. XXIII.
27. LOEWIT, a) Über amitotische Kerntheilung. *Biol. Centralbl.* 1894.
 b) Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. *Archiv f. mikr. Anat.* 1894.
28. VAN DER STRICHT, a) Contribution à l'étude de la sphère attractive. *Extrait des Bulletins de l'Academie royale de Belgique.* T. XXIII. 1892.

- VAN DER STRICHT, b) Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. *Archive de Biologie*. T. XII. 1892.
- c) Le développement du sang dans le foie embryonnaire. *Archive de Biologie*. T. XI. 1894.
- d) Recherches sur la structure et la division des cellules géantes. *Verhandl. des X. Internat. Kongresses zu Berlin*. 1890.
- e) Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant. *Extrait des annales de la société de médecine de Gand*. 1894.
- f) Nouvelles recherches sur la formation des globules blancs et des globules rouges. *Ebenda*. 1892.
- g) Division mitosique des érythroblastes et des leucoblastes à l'intérieur du foie embryonnaire. *Anat. Anzeiger* 1894.
- h) Nature et division mitosique des globules blancs des mammifères. *Verhandlungen der anat. Gesellsch.* 1893.
29. BENDA, Zellstrukturen und Zelltheilungen des Salamanderhodens. *Verhandl. der anat. Gesellsch.* 1893.
30. WALDEYER, Eröffnungsrede der Anatomen-Versammlung in Göttingen. 1893.
31. JOHNSON, Amitosis in the embryonal envelopes of the scorpion. *Bull. of the museum of compar. Zoology Harvard College*. V. 1894.
32. C. CLAUS, a) Die Halocypriden des atlantischen Oceans und Mittelmeeres. *Wien* 1894.
- b) Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserstracoden. *Arb. d. Zoolog. Institut. in Wien*. 1892.
- c) Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* etc. *Ebenda*. 1892.
33. L. DRUENER, a) Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursachen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XXVIII. 1894.
- b) Zur Morphologie der Centralspindel. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1894.
34. G. KARSTEN, Die Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. *Berichte der deutschen botan. Gesellschaft*.
35. PH. NICOGLU, Über die Hautdrüsen der Amphibien. *Diese Zeitschr.* Bd. LVI. 1893.
36. OPPEL, Unsere Kenntnis über die Entstehung der rothen und weißen Blutkörperchen (Referat). *ZIEGLER'S Centralblatt f. allgem. Pathol.* 1892.
37. B. SOLGER, Zelle und Zellkern. in: *Thiermedizinische Vorträge*. Leipzig 1892.
38. PLATNER, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungers. *Archiv für mikr. Anat.* Bd. XXXIII. 1889.
39. CHUN, Über die Bedeutung der direkten Kerntheilung. *Sitzungsber. aus d. Schr. d. Physik.-Ökon. Ges. Königsberg*. 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I—III.

Fig. 4. Eine Drüsenrosette aus dem Kopfe von *Anilocra mediterranea*. Die peripheren Zellen sind mit *a*, *b*, *c*, *d* und *e* bezeichnet. In der Mitte der Rosette liegt eine kleine Centralzelle (*cz*). Die Kerne der peripheren Zellen zeigen die

eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins; letztere ist bei der Centralzelle niemals vorhanden. In Zelle *d* ist mit *st.Th* eine Sterntheilungsfigur bezeichnet. Nucleolen = *nucleol*, Sekret = *s*, Neurilemmkerne = *nl*, Bindegewebskerne = *bg*, Sphären = *sph*. Vergr. etwa 4500.

Fig. 2. Schema einer Sterntheilung. *a*, ungetheilter Stern; *b*, beginnende Theilung mit Centrenverdoppelung; *c*, biskuitförmige Centren; *d*, letzte Phase der Theilung. Die beiden Tochtersterne stehen nur noch durch einen chromatischen Strang in Verbindung; dieser verschwindet und beide Tochtersterne bleiben durch feine Lininfäden, die auch fernerhin persistiren, in loser Vereinigung.

Fig. 3. Eine Drüsenzelle des Kopfes von *Jone thoracica* ♀ nach MANILLE IDE kopirt.

Fig. 4. Zelle einer Drüsenrosette von *Anilocra* mit gegabeltem Ausführungsgang (die Sphäre war auf dem Präparate auffallend deutlich zu erkennen). In jedem Kern eine Sterntheilung. Vergr. etwa 4500.

Fig. 5. Eine Drüsenzelle von *Anilocra* mit vielen chromatischen Sternen des Kernes. Es sind drei Sekretansammlungen (*s*) bemerkbar. In einem dieser Tropfen (*s'*) sind überaus feine haarförmige Gänge, welche in den intracellulären Ausführungsgang einmünden, sichtbar. Die übrigen Bezeichnungen wie vorhin. Vergr. etwa 4500.

Fig. 6, 7, 8. Verschiedene Stadien normaler Zell- und Kerndegeneration aus dem vorderen Theile des Kopfes von *Anilocra*. In Fig. 6 ist die beginnende Degeneration dargestellt, die in Fig. 7 an der Beschaffenheit der chromatischen Sterne, der dunklen Tingirung der Kerne etc. kenntlich ist. In Fig. 8 zeigt der Kern bereits einen verkommenen Habitus. Das Chromatin ist verklumpt und an eine Kernseite herangedrängt, während der übrige Theil des Kernes mit Sekret erfüllt ist. Vergr. etwa 4500.

Die Figuren 9 und 10 stellen Zellen der Leberschläuche von *Porcellio scaber* dar. In Fig. 9 sind zwischen den beiden Kernen, die Amitose mit Kernplattenbildung zeigen, zwei Sphären zu sehen. In Fig. 10 habe ich nur Kerne, die Amitosen mit Kernplattenbildung erkennen ließen, mit den Sphären abgebildet, ohne die Zellen auszuzeichnen. In Fig. 10 *b* erkennt man den Anfang der Kernplattenbildung, die in Fig. 10 *a* noch nicht sichtbar ist. In Fig. 10 *c* und 10 *f* ist der Verlauf der Kernplattenbildung besonders deutlich; die Tochterkerne berühren einander fast noch mit parallelen Trennungsf lächen. Die Abbildungen sind nach verschiedenen Schnitten zusammengestellt, welche die Sphären besonders deutlich erkennen ließen. Vergr. etwa 4500.

Fig. 11. Kerne von Follikelzellen aus der Zwitterdrüse von *Helix pomatia* mit verschiedenen Formen der Kernplattenbildung. Vergr. etwa 4500.

Fig. 12. Sämmtliche Abbildungen sind Zellen von Schnitten durch die Milz eines jungen Hundes. *a, b, c, d, f, g, h* stellen Bilder von multipolaren Mitosen dar, *e* und *k* sind scheinbar normale Mitosen mit auffallend geringer Chromosomenzahl, während in *i* die Chromosomenzahl auffallend groß ist. Die übrigen Figuren sollen in erster Linie die Lageverhältnisse der Centrosomen, beziehungsweise Sphären zeigen. *mstr* = Mikrosomenstratum. Vergr. etwa 4500.

Fig. 13—22, ferner 26 u. 27 stellen Leukocyten aus dem Bauchfell der Salamanderlarve mit ruhenden und sich amitotisch theilenden Kernen dar. Vergr. etwa 4500.

Fig. 23—25. Leukocyten des Bauchfells der Larve von Triton. Vergr. etwa 4500.

Fig. 28 u. 29. Vielkernige Sexualzellen des Hodens von *Bufo vulgaris*. Vergr. etwa 1500.

Fig. 30. Ein kleiner Hodenfollikel mit drei Zellen aus dem Hoden von *Bufo vulgaris*. Vergr. etwa 1500.

Fig. 31. Eine multipolare Mitose aus dem Hoden von *Astacus fluviatilis*. Vergr. etwa 1500.

Fig. 32, 33 u. 36. Spermatogonien aus dem Hoden von *Rana esculenta*. Vergr. etwa 1500.

Fig. 34 u. 35. Zellen aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Vergr. etwa 1500.

Fig. 37. Spermatogonie aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Der Kern zeigt Amitose mit Kernplattenbildung. Vergr. etwa 1500.

Fig. 38, 39, 41. Spermatogonien aus dem Hoden von *Salamandra maculosa* mit runden Kernen und deutlichen Sphären und Centrosomen. Vergr. etwa 1500.

Fig. 40. Polymorpher Kern einer Spermatogonie von *Salamandra maculosa* mit Körnerhaufen im Zellplasma; deutliche intakte Sphäre mit zwei Centrosomen. Vergr. etwa 1500.

Fig. 6.

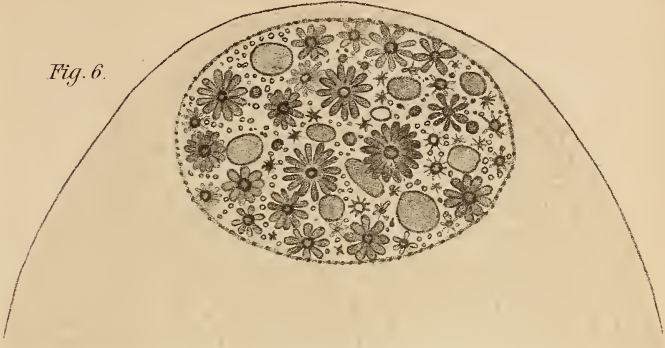


Fig. 7.

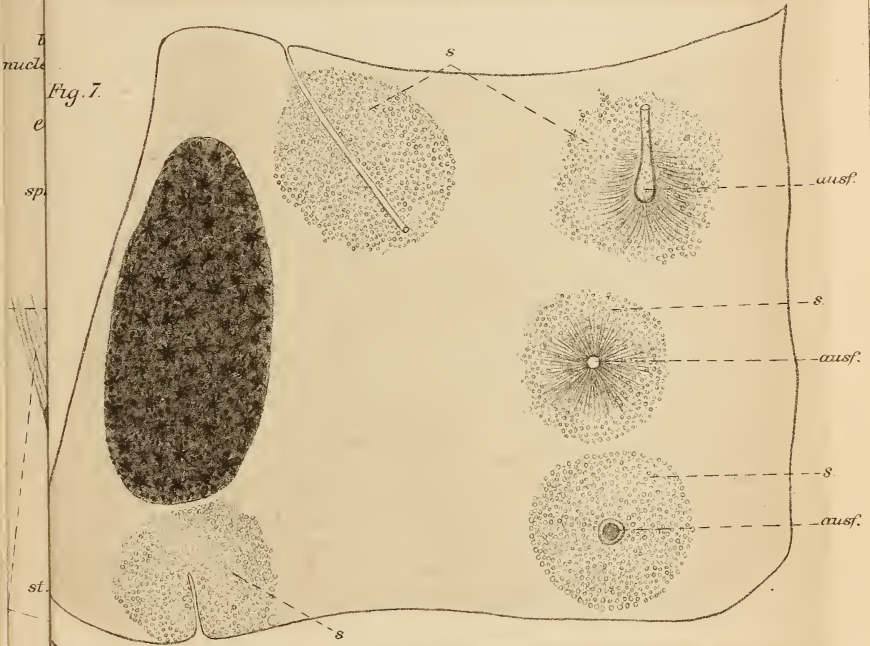
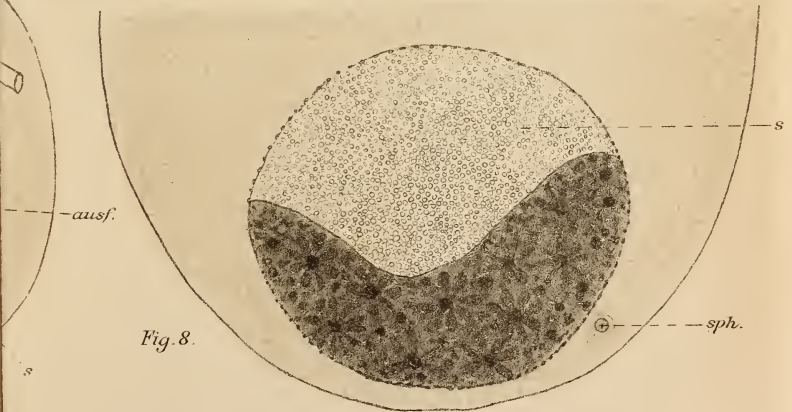
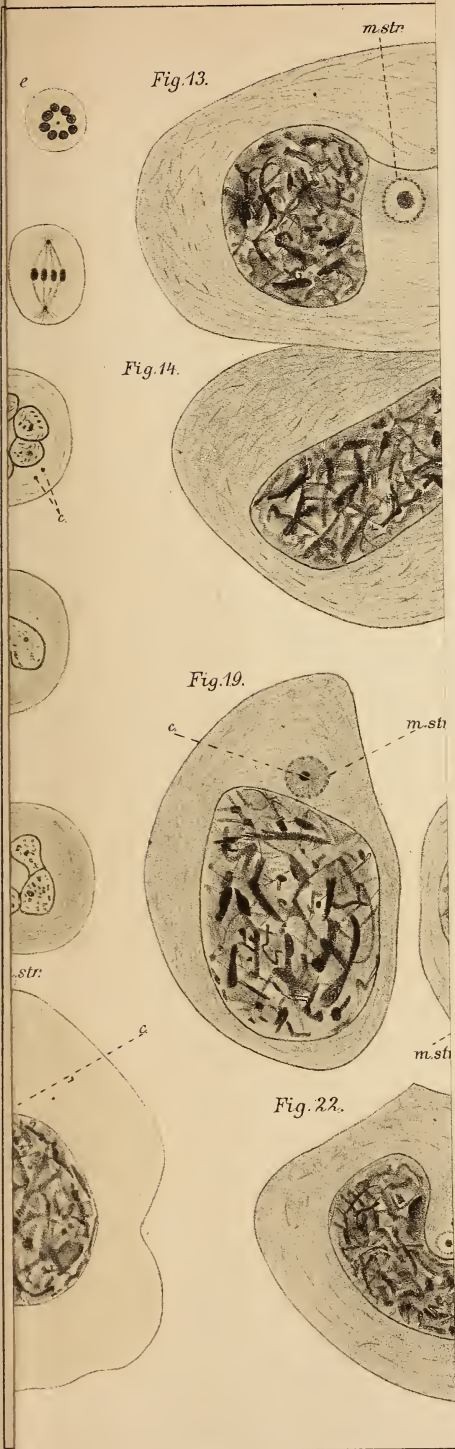
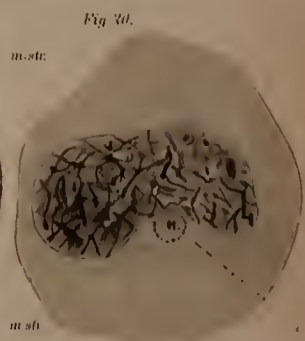
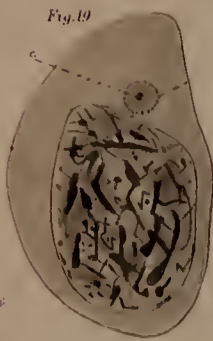
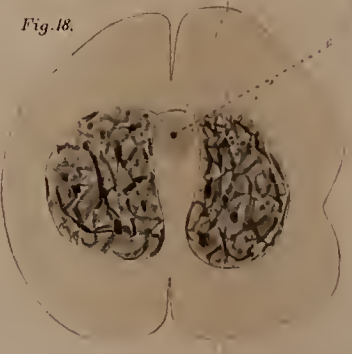
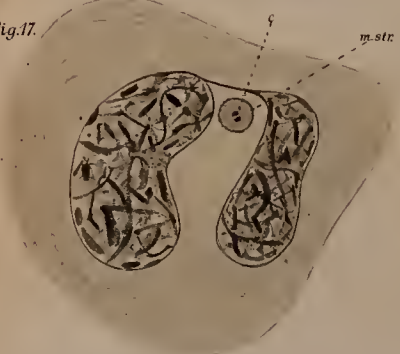
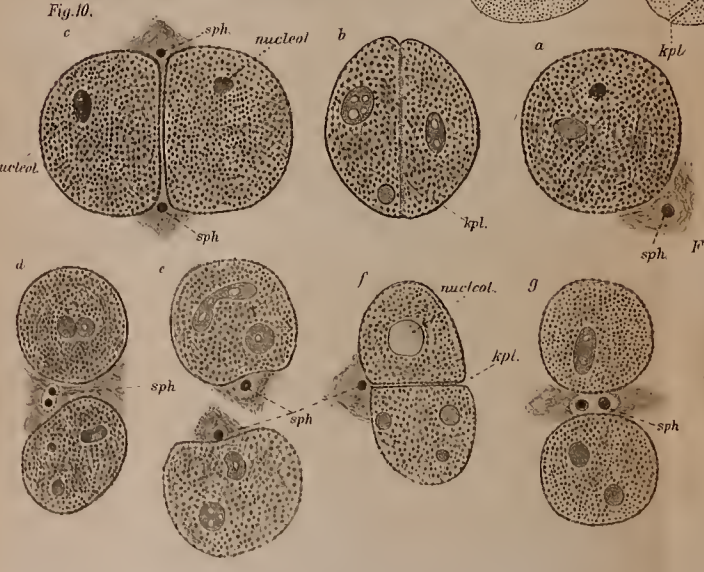
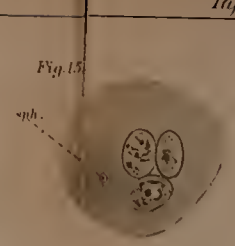
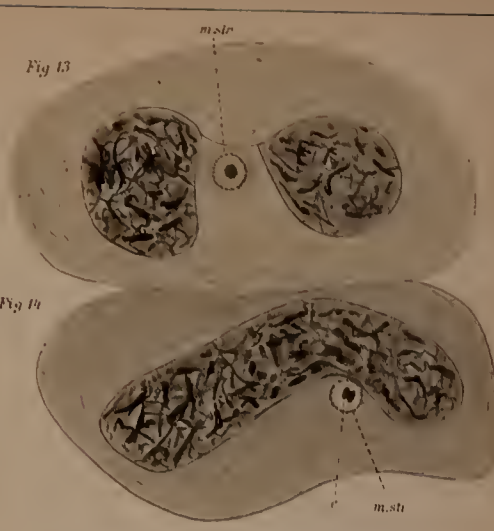
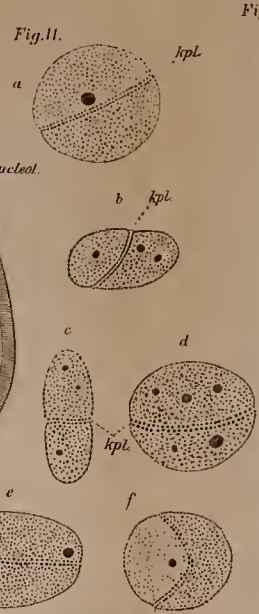
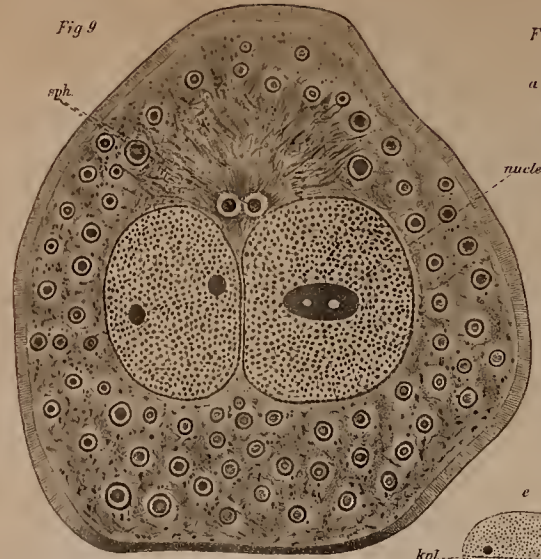


Fig. 8.





h



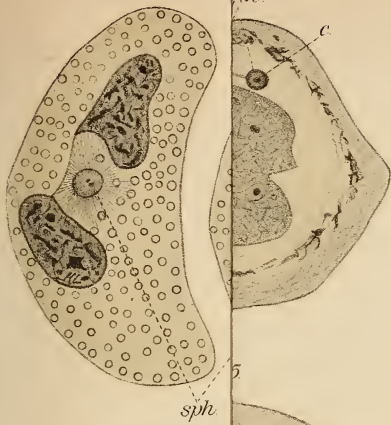


Fig. 39.

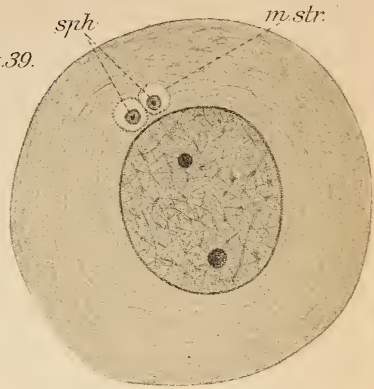


Fig. 40.

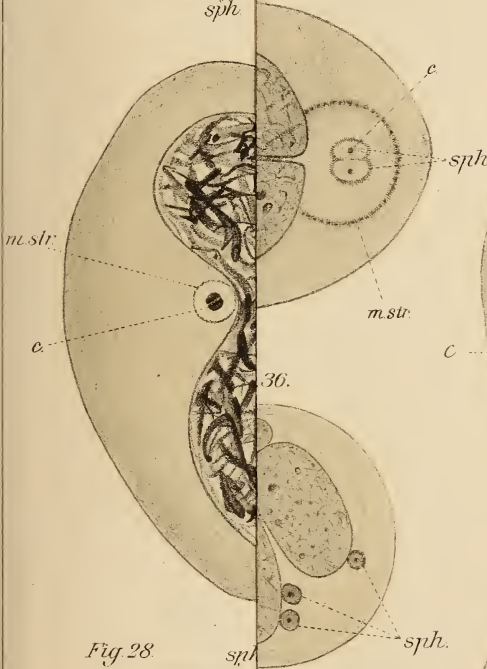


Fig. 28.

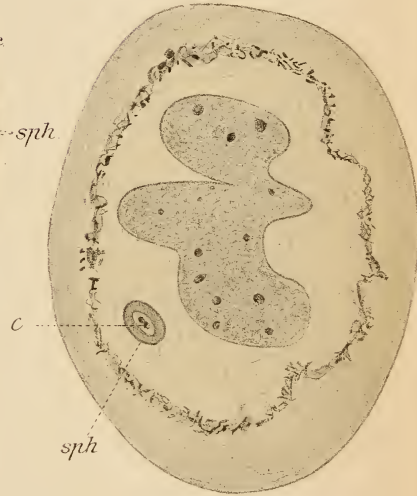
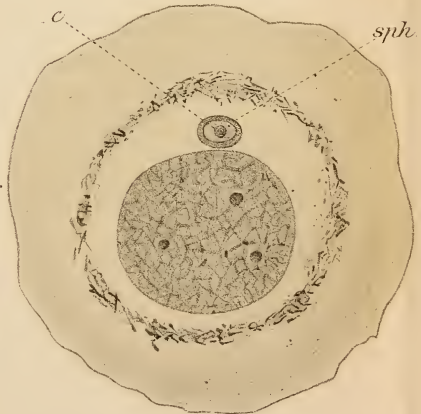
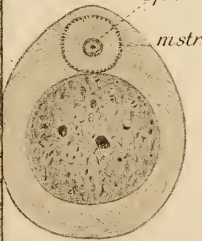
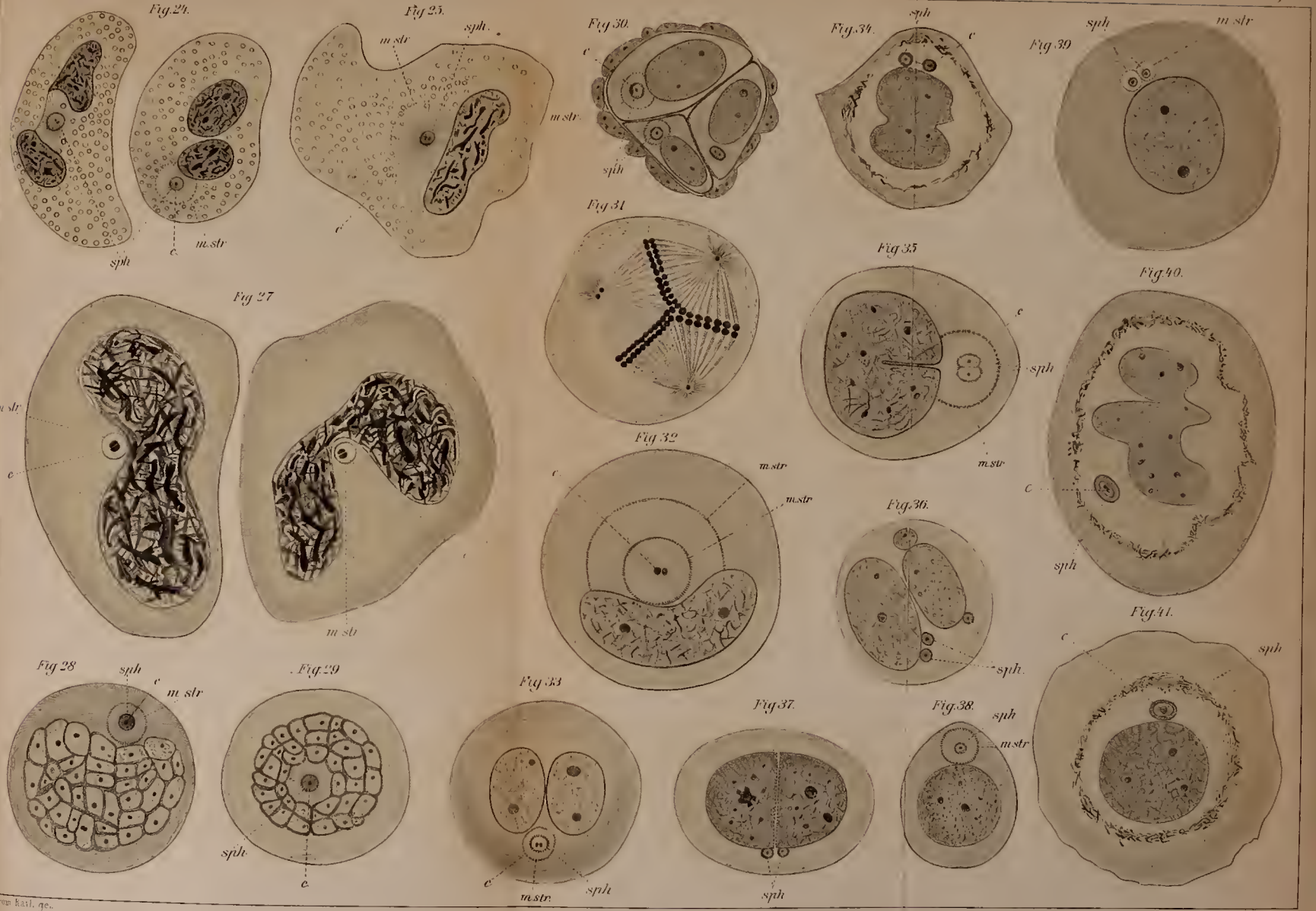


Fig. 41.



Fig. 38.





von Karl, ge.