

Untersuchungen über den Bau der Zelle.

II. Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen«, ihre Entstehung und ihren Zerfall.

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**

aus Breslau.

Mit Tafel XVII—XIX.

Inhalt.

I. Einleitung	148
II. Beschreibender Teil	149
A. Sphären.	149
1) Struktur	153
2) Lage, Größe und Zahl	158
3) Teilung	160
4) Entstehung	160
5) Zerfall	162
B. Centrosomen	164
1) der Spinalganglienzellen des Frosches	164
2) der Spinalganglienzellen des Hundes	165
3) des Sympathicus des Frosches	169
4) der Spinalganglienzellen der Katze	174
III. Vergleichender Teil	174
IV. Erklärungsversuche der Befunde	198
1) durch Vergleich mit den Richtungskörperchen des Eies	201
2) durch Parasitismus	202
V. Zusammenfassung	214
Ausführliche Tafelerklärung	216

I. Einleitung.

»Der neueren Forschung ist es gelungen, noch einen weiteren Bestandteil der Zelle aufzudecken, der als ein nie fehlender, wesentlicher anzusehen ist: Das Archiplasma mit dem Polkörperchen (Centrosoma). Wir verdanken diese hochwichtige Entdeckung E. v. BENEDEN. Das Polkörperchen (Centrosoma, BOVERI) fand E. VAN BENEDEN bereits 1876. Später beschrieb er um dasselbe eine abgerundete Sphäre dunkler erscheinenden Protoplasmas als Attraktionssphäre und sprach bald darauf die Ansicht aus, daß die Attraktionssphären mit den Polkörperchen dauernde und wesentliche Bestandteile jeder Zelle wären — wenigstens so lange dieselbe sich in vermehrungsfähigem Zustande befindet, müssen wir wohl hinzufügen, denn es hat sich herausgestellt, daß diese Bildungen, soweit wir bis jetzt beurteilen können, wesentlich mit den Teilungsvorgängen der Zelle zu tun haben.«

Mit diesen Worten leitet WALDEYER in seinem Aufsatz: »Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle¹« das Kapitel über die Centrosomen und Sphären ein. Seitdem hat sich gezeigt, daß die Sphären resp. Centrosomen nicht nur in mitotisch sich teilenden Zellen vorkommen, sondern auch bei der Amitose, ja selbst bei Zellen, die sich überhaupt nicht mehr teilen, auftreten.

Die Bezeichnungen für die beiden Bildungen sind sehr wechselnde, statt des VAN BENEDENSEN Namens »Polkörperchen« führte BOVERI das Wort »Centrosoma« ein, das ich in folgendem beibehalten will; die Attraktionssphäre VAN BENEDENS nennt BOVERI Archiplasma. Der letztere Ausdruck wurde später in Archiplasma verbessert, während von andern Autoren für das gleiche Gebilde die Bezeichnung »Centrosphäre«, »Astrosphäre« oder kurz »Sphäre« (FLEMMING) angewandt wurde. Letzteren Namens will ich mich im folgenden auch stets bedienen.

Ich habe über die fraglichen Gebilde seit einer Reihe von Jahren Untersuchungen angestellt, und zwar bei einer Zellart, die sich weder mitotisch noch amitotisch teilt, nämlich bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere, speziell bei den Spinalganglien- und Sympathicuszellen des Frosches sowie bei den Spinalganglienzellen des Hundes und der Katze, und habe hier Sphären und Centrosomen getroffen, die nicht

¹ WALDEYER, Deutsche Mediz. Wochenschrift. 1895.

nur in ihrer Struktur, Lage und Zahl, sondern auch in ihrer Entstehung und bei ihrem Zerfall Verhältnisse aufweisen, die für Centrosomen und Sphären neu sind.

Meine Arbeit wird sich in drei Abschnitte gliedern, in einen ersten beschreibenden, in welchem ich möglichst objektiv meine Befunde darlegen und an der Hand von sehr genauen Zeichnungen erläutern will, in einen zweiten vergleichenden, welcher zeigen soll, daß die von mir gefundenen Bildungen auch wirklich den Sphären und Centrosomen der Autoren entsprechen, und in einen dritten und letzten, in welchem ich eine Erklärung der Befunde versuchen werde.

II. Beschreibender Teil.

A. Sphären.

Schon im Jahre 1898 veröffentlichte ich in meinem Aufsatz: »Die Ganglienzelle«¹ meine ersten Beobachtungen über die Sphären und ließ mich hier am Ende p. 724—727 über dieselben folgendermaßen aus: »LENHOSSEK² beschrieb vor einigen Jahren sehr eigenartige Bildungen in den Spinalganglienzellen des Frosches, welche er als Centrosomen resp. Sphären bezeichnete, und betonte, daß er als erster diese in Nervenzellen nachgewiesen habe. Er beschreibt sie als kuglige, homogene Gebilde, welche sich scharf gegen das Protoplasma der Ganglienzelle abheben, ja gegen dieses hin sogar durch eine Art Membran abgeschlossen scheinen und in ihrem Inneren ein stark sich färbendes, aber leicht verblässendes Zentralkorn enthalten, welches bei genauerem Zusehen sich stets aus feinsten Körnchen zusammengesetzt erweist. Ich habe mehr als ein Dutzend Frösche untersucht, von jedem mehrere Ganglien, und stets die LENHOSSEK'schen Bildungen gefunden. Aber mit Centrosomen und Centrosphären hat man es hier nicht im entferntesten zu tun. LENHOSSEK untersuchte dieselben besonders mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode, ich habe diese auch probiert und sie sehr gut gefunden, daneben aber auch andre Färbungen, besonders wieder die ZIMMERMANN'sche Doppelfärbung mit Jodgrün-Fuchsin angewandt, letztere wieder mit ganz besonderem Erfolge; denn mit ihr traten die vermeintlichen Centrosomen und -Sphären noch ungleich schärfer und

¹ Diese Zeitschr. Bd. LXIV, Heft 4.

² LENHOSSEK, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Archiv für mikr. Anat. 1895.

differenzierter hervor als bei dem HEIDENHAINschen Verfahren, so daß man weitere Einblicke in ihre Strukturverhältnisse gewinnt, zumal wenn man dieselben wieder mit Glyzerin statt in Harzen untersucht. Fixiert werden auch sie am besten mit Sublimat, nach Alkoholbehandlung treten sie sehr scharf im Ganglienzelleib hervor, doch erscheint ihre Struktur hier verwischt. Ich habe wiederholt die Ganglien quer durchschnitten, die eine Hälfte in Sublimat, die andre in Alkohol gehärtet, die aus jedem der beiden Stücke gefertigten Serienschritte zu 12—14 auf verschiedene Objektträger verteilt und diese sehr verschieden gefärbt, so bekam ich die mannigfaltigsten Vergleichsbilder der LENHOSSÉKschen Centrosphären. Untersucht man die fraglichen Gebilde auf feinen, in Glyzerin liegenden, mit Jodgrün-Fuchsin oder nach der HEIDENHAINschen Methode gefärbten Schnitten, so erkennt man, daß sie nicht homogen sind, wie sie LENHOSSÉK beschreibt, der sie offenbar in Harzen untersucht hat, sondern aus radiären, einzeln oft scharf hervortretenden Strahlen sich aufbauen, welche peripher d. h. gegen das Ganglienzellprotoplasma meist scharf abgesetzt sind und innen ebenfalls in kreisförmiger Linie in kurzer Entfernung von dem Zentralkorn aufhören, so daß das letztere im Zentrum eines hellen, meist sehr fein granulierten Hofes erscheint. Wer diese Präparate zum ersten Male sieht, schließt sich gewiß unbedingt der LENHOSSÉKschen Auffassung an. Untersucht man aber genauer, vor allem eine große Anzahl von Fröschen, so wird man bald eines andern belehrt. LENHOSSÉK gibt an, daß seine Zentrosomen nur in gewissen, mittelgroßen Ganglienzellen und hier stets genau im Mittelpunkte der Zellen vorkommen, während der Zellkern stets exzentrisch ist. Gewiß gibt es solche Zellen, aber die Zentrosphären kommen nicht nur in derartigen Zellen und nur zentral vor, sondern in allen Arten von Zellen, namentlich auch in den größten, und an allen möglichen Stellen des Zelleibes, sehr oft auch ganz peripher, ferner nicht nur in der Einzahl, sondern häufig zu mehreren bis zu acht, und nicht bloß im Zelleib, sondern auch im Zellkern, und schließlich, was die Hauptsache ist, nicht allein innerhalb der Ganglienzellen, sondern oft zahlreich auch zwischen denselben vor. Allerdings gilt dies nicht von allen Fröschen. Die untersuchten Tiere zeigten nach dieser Richtung sehr bedeutende Differenzen, ja selbst die verschiedenen Ganglien desselben Frosches variierten bisweilen hierin nicht unwesentlich. In manchen Ganglien traten die fraglichen Gebilde nur spärlich, lediglich innerhalb der Zelle und dann sehr oft nur in der Einzahl und in der von LENHOSSÉK beschriebenen zentralen

Lage auf. Solche Ganglien haben offenbar LENHOSSÉK zur Untersuchung vorgelegen. In andern Ganglien finden sich aber neben derartigen Ganglienzellen alle die oben geschilderten Variationen. Manche Ganglien sind durch sehr viel extracelluläre und verhältnismäßig wenig intracelluläre »Sternchen«, wie ich fernerhin die LENHOSSÉKschen Zentrosomen und Sphären kurz bezeichnen will, ausgezeichnet, bei andern überwiegen wieder weit die letztern. Öfter fand ich auch im Zellkern nicht nur ein, sondern mehrere Sternchen und in ganz verschiedener Ausbildung; bei den einen zeigten sich um das Zentralkorn nur Spuren einer Radienbildung, bei andern die Radien vollständig entwickelt; bisweilen traf ich daneben im Zellkern auch ein vollständig nacktes Zentralkorn. Bei Behandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin und besonders mit Jodgrün-Fuchsin nehmen die Sternchen eine viel dunklere Färbung als das Zellprotoplasma an, im erstern Fall eine bläuliche, im letztern eine rötliche oder bläulichrote an und treten dadurch als eigenartige Gebilde im Zelleib scharf hervor. Beim HEIDENHAIN'schen Verfahren erscheinen sie oft in blaßgelblichem Tone, beizt man nur wenig, so stechen sie namentlich scharf gegen die den Zelleib füllenden blaugefärbten Schollen ab, welche, wie schon bemerkt, an der Oberfläche der Sternchen plötzlich aufhören. Ungefärbt zeigen sie bald den Farbenton des Zellprotoplasmas, bald einen sehr starken metallischen Glanz und starkes Lichtbrechungsvermögen, besonders gilt das letztere vom Zentralkorn. Das metallische Aussehen behalten sie oft auch bei der HEIDENHAIN'schen Beizmethode und heben sich dann doppelt scharf gegen den Zellkörper ab. Daß Zentralkorn ist von LENHOSSÉK im wesentlichen richtig beschrieben worden. Oft erscheint es nicht in der Einzahl, sondern als Summe von feinen Körnchen. LENHOSSÉK behauptet, daß es stets einen Körnchenhaufen darstelle. Dies stimmt nicht. Es ist sehr häufig das Zentralkorn eine einzige, ziemlich große, stark lichtbrechende Kugel; der Farbenton, den es bei der HEIDENHAIN'schen Methode annimmt, ist zwar dunkel, aber anders als derjenige der Nucleolen. LENHOSSÉK betont richtig, daß das Zentralkorn sehr leicht verblaßt. Beizt man etwas länger, so ist das Zentralkorn schon in einem Stadium, in welchem die Schollen noch einen bläulichen Ton zeigen und die Nucleolen noch schwarz sind, meist schon ganz entfärbt. Bisweilen hält es aber den Farbstoff ziemlich lange zurück. Bemerkte sei noch, daß nach Alkoholhärtung die Strahlen vollständig verschwinden und die Sternchen als ganz homogene, kuglige Gebilde erscheinen mit sehr deutlichem, zentralen, hellen

Hofe und einem oder mehreren Zentralkörnern, genau entsprechend den Abbildungen und der Beschreibung LENHOSSÉKS. Was bedeuten nun die Sternchen? Kunstprodukte können es aus den verschiedensten Gründen nicht sein. Dagegen spricht zunächst die Tatsache, daß sie bei allen Fröschen und nach den verschiedensten Härtungsmethoden auftreten. Man könnte sie vielleicht für Kristallisationsprodukte halten, wenn nicht die Beobachtung vorläge, daß die Schollen der Zellkörper an ihrer Peripherie stets in kreisförmiger Linie und ganz normaler Anordnung aufhörten. Wie schon LENHOSSÉK nachgewiesen hat, sind die Sternchen eine nur den Spinalganglienzellen des Frosches eigentümliche Bildung und fehlen bei den Säugetieren ganz. Tatsache ist aber auch, daß sie nur innerhalb der Ganglienzellen oder in ihrer nächsten Umgebung, niemals aber in der Nervenfaserschicht auftreten. Bei gut konservierten Ganglien traf ich die extracellulären Sternchen öfter eingebettet in eine feinkörnige Masse, über deren Natur ich mir nicht klar werden konnte. Bisweilen schien es mir, als ob dieselbe den Rest von untergegangenen Ganglienzellen darstellte. Ich habe mir die denkbar größte Mühe gegeben, über das Wesen der Sternchen ins Klare zu kommen, und viel Zeit und Mühe auf ihr Studium verwandt, ich bin aber bezüglich derselben nur zu dem negativen, aber, wie ich glaube, nicht bedeutungslosen Resultate gekommen, daß sie auf keinen Fall auf Centrosomen zu beziehen sind. Centrosomen kommen also bei Ganglienzellen nicht vor, sowohl die DEHLERSchen als LENHOSSÉKsehen vermeintlichen Centrosomen haben sich als wesentlich andre Bildungen erwiesen. Und so glaube ich, daß auch noch in vielen andern Fällen die als Centrosomen beschriebenen Gebilde somatischer Zellen bei genauerer Untersuchung als solche sich nicht werden behaupten können, besonders aber bei denjenigen Zellen, die sich nicht mehr oder nur direkt teilen.«

Ich gab zur Erläuterung dieser Verhältnisse damals nur eine schematisch gehaltene Textfigur. Ich habe meine Studien inzwischen weiter fortgesetzt, ich bin dabei auf viele neue wichtige Punkte aufmerksam geworden und daher heute in der Lage meine ersten Angaben zu erweitern resp. nach mancher Richtung zu korrigieren.

Die auf Taf. XVII abgebildeten Zellen entstammen Spinalganglien des Frosches, welche größtenteils mit Sublimat gehärtet und teils mit Hämatoxylin oder Boraxkarmin gefärbt, teils mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin-Beizmethode behandelt, teils einer Doppelfärbung mit Jodgrün-Fuchsin unterworfen worden waren, wobei sowohl durch Glycerin als auch durch absoluten Alkohol differenziert

wurde¹. Alkoholhärtung zerstört, wie schon oben in dem Zitat bemerkt, die feineren Strukturverhältnisse der Sphären (vgl. Fig. 23, Taf. XVII).

Betonen muss ich auch heute wieder die Notwendigkeit die Schnitte in Glycerin zu untersuchen, da auf Kanadabalsampräparaten der eigentliche Bau der Sphären meist nur sehr undeutlich, oft überhaupt nicht hervortritt.

1. Struktur der Sphären.

Fig. 1 (Taf. XVII) stellt einen Schnitt durch eine mittelgroße Ganglienzelle aus einem Spinalganglion des Frosches nach Sublimatfixierung und Behandlung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin dar. Wie bekannt, enthalten viele Ganglienzellen der Wirbeltiere in ihrem Zelleibe eine große Menge intensiv färbbarer, sehr verschieden großer und gestalteter Brocken, das sind die »NISSL'schen Schollen«. Die Zelle (Fig. 1) ist eine solche Schollenganglienzelle. Sie zeigt eine Sphäre (*sph*) etwa in der Lage, welche LENHOSSÉK für die Sphären der Ganglienzellen als typisch angiebt (vgl. hierüber p. 149—152 das Citat aus meiner Arbeit: »Die Ganglienzelle« und auf Taf. XIX die Fig. 18, welche eine Kopie einer diesbezüglichen LENHOSSÉK'schen Figur ist). Die Sphäre (*sph*) setzt sich aus drei deutlich gesonderten Teilen zusammen: aus einem zu innerst gelegenen, noch dunkler schwarz wie die Schollen gefärbten Zentralkorn, das in seinem Innern heller als an seinem Rande erscheint; aus einem ziemlich weiten hellen, aber deutlich gefärbten, das Zentralkorn umgebenden Hof, und drittens aus einer den größten Abschnitt der Sphäre ausmachenden peripheren Partie, welche einen gelblichen Ton zeigt und deutlich Radiärfasern und eine Zwischensubstanz unterscheiden läßt. Sieht man genauer zu, so überzeugt man sich, daß das gelbe Aussehen der Rindenpartie durch die Radiärfasern, die oft mehr oder weniger deutlich gekörnt erscheinen, bedingt wird, während die Zwischenmasse derselben im Ton mit dem hellen, das Zentralkorn umgebenden Hof übereinstimmt. Die gelblichen Radiärfasern sind sowohl nach innen gegen den hellen Hof, als nach außen gegen das die dunkelschwarzen Schollen enthaltende Zellprotoplasma scharf kreisförmig abgesetzt.

Fig. 2 zeigt uns ebenfalls eine deutliche Sphäre (*sph*). Diese liegt

¹ Vgl. Ausführlicheres hierüber: ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Methodisches. p. 498—500. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

aber etwas anders als in Fig. 1. Wie ich schon früher¹ ausführlich beschrieben habe, enthalten die Ganglienzellen der Wirbeltiere oft eine periphere, mehr oder weniger breite, meist aber am Abgange des Nervenfortsatzes stärker entwickelte Zone, welche ganz frei von Nisslschen Schollen ist und feinkörnig oder feinfibrillär und deshalb viel heller als das zentrale schollenhaltige Zellprotoplasma erscheint. In Fig. 2 liegt die Sphäre in dieser peripheren Schicht und sticht darum doppelt scharf hervor. Die Serie, welcher die Zelle Fig. 2 entstammt, hatte ferner nicht die HEIDENHAINsche Beizmethode erfahren, sondern war mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin gefärbt worden. Die Sphäre hat etwa den gleichen dunkelblauen Ton wie die Schollen und läßt wieder die schon für Fig. 1 beschriebenen drei Abteilungen, nämlich Zentralkorn, hellen Hof und radiär gestreifte Rindenzone unterscheiden, weist aber in einzelnen mehrere Modifikationen gegenüber der Sphäre von Fig. 1 auf. So erscheint das Zentralkorn noch deutlicher ringförmig und, was die Hauptsache ist, in mehrere kleine Stücke zerklüftet, der helle Hof ist verhältnismäßig kleiner, die streifige Rindenzone aber breiter als in der Sphäre der Fig. 1. In der Rindenzone (Fig. 2) erscheinen die Radiärfasern nicht überall mit gleicher Deutlichkeit, besonders im Innern sind sie stellenweise ganz verwischt, so daß hier die Sphäre fast homogen aussieht. Andererseits zeigen die Radiärfasern an ihrem äußern Ende oft, so besonders auf der rechten Seite der Sphäre, sehr deutliche Verdickungen, welche wie ein gröberer Körnchenkranz die Sphäre umhüllen, und sie doppelt scharf gegen das helle feinkörnige Protoplasma der Ganglienzelle abstecken lassen.

Eine gleiche Lage wie in der eben beschriebenen Fig. 2 haben die Sphären (*sph*) in den beiden Figg. 13 und 14, d. h. auch hier befinden sie sich in der peripheren feinkörnigen, schollenfreien, hellen Partie des Zelleibes. Die Ganglienzellen der Figg. 13 und 14 sind ebenso wie diejenigen von Figg. 9—12 mit Jodgrünfuchsin gefärbt und durch Glycerin differenziert worden². Die Sphären zeigen sich wieder etwa in gleichem Tone wie die Schollen gefärbt, wie ich dies schon für die Fig. 2 betont habe, nur daß sie hier nicht schwarz wie in letzterer, sondern deutlich rot aussehen. Die Sphären der Figg. 13 und 14 zeigen wieder gegenüber denen von Fig. 1 und 2 bemerkens-

¹ Vgl. außer meiner Arbeit »Die Ganglienzelle« (l. c.) auch meine beiden Aufsätze: »Ganglienzelle und Neuroglia« (Archiv f. mikr. Anat. 1893) und Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punktsubstanz und Neuroglia (Ebenda 1895).

² Vgl. oben p. 152/153.

werte Einzelheiten. So enthält die Sphäre der Fig. 14 nicht ein einziges, sondern mehrere Zentralkörner, nämlich drei größere von etwa gleichem Durchmesser und ein kleineres. Ein heller Hof ist nicht zu unterscheiden, sondern die vier Zentralkörner nehmen in ihrer Gesamtheit einen Raum von etwa den Dimensionen des hellen Hofes der Sphäre in Fig. 1 und 2 ein und stoßen direkt an die Radiärfasern der mächtigen Rindenpartie, welche einzeln überall sehr deutlich zu unterscheiden und am äußeren Ende wieder teilweise knopfartig verdickt sind. Die Sphäre der Fig. 13 enthält nur ein einziges Zentralkorn genau von demselben Bau wie in Fig. 1, d. h. es zerfällt in eine dunklere (rote) Rindenzone und in ein helleres (mehr rosa aussehendes) Zentrum; ferner tritt in der Sphäre der Fig. 13 in der Umgebung des Zentralkornes genau wie bei Fig. 1 ein großer heller Hofraum auf, welcher eine mehr violette Farbnuance aufweist. Besonders interessant ist aber die Rindenzone, insofern sie eine außerordentlich deutliche körnige Struktur aufweist. Die Körnchen sind zum größten Teil deutlich radiär zu Fasern angeordnet, teilweise (besonders auf der rechten Seite) aber fast regellos, ohne reihenweise Lagerung. Die Radiär-Fasern resp. -Körnchen sind deutlich rot gefärbt, während die Zwischensubstanz einen gleichen violetten Schimmer zeigt wie der das Zentralkorn umhüllende weite Hof. Die die Sphäre einschließenden feinen Körnchen des Protoplasmaleibes der Ganglienzelle sind ungleich blasser als die Radiär-Fasern resp. -Körnchen der Sphäre, infolgedessen die letztere sehr scharf hervortritt. Sehr bemerkenswert in dieser Fig. 13 ist ferner die Beobachtung, daß die blassen Körnchen des Ganglienzelleibes in der nächsten Umgebung der Sphäre stellenweise deutlich zum Zentralkorn der Sphäre radiär gelagert sind, so daß sie fast wie eine direkte Fortsetzung der Radiärfasern der Sphäre selbst erscheinen.

Die Sphäre der Fig. 10 stimmt im wesentlichen mit derjenigen der Fig. 14 überein, gleich dieser enthält sie mehrere Zentralkörner, ein großes und zwei kleinere, und läßt offenbar im Zusammenhang damit wieder jede Andeutung eines Hofes vermissen.

Betont sei, daß auch die in der Mehrzahl auftretenden Zentralkörner der Figg. 10 und 14 genau wie das in der Einzahl vorhandene der Figg. 13 und 1 mehr oder weniger deutlich ringförmig aussehen, d. h. eine dunkelrote Randzone scharf gegen ein helleres Zentrum sich abheben lassen.

Figg. 15—22 entstammen alle demselben Spinalganglion eines Frosches. Dasselbe war in eine Schnittserie zerlegt worden, welche

auf zwei verschiedene Objektträger verteilt, mit Jodgrünfuchsin gefärbt und durch Glycerin differenziert wurde. Die Figg. 15—18 sind dem einen, Figg. 19—21 dem andern Objektträger entnommen worden. Die Schnitte Figg. 15—18 sind durch langes Liegen in Glycerin sehr stark verblaßt, die Schnitte Figg. 19—22 waren in demselben Maße verblaßt wie in Figg. 15—18, wurden aber ein zweites Mal einer Doppelfärbung mit Jodgrün-Fuchsin unterworfen. Der schollenhaltige Zelleib zeigt in letzteren (Figg. 19—21) etwa denselben roten Farbenton wie in den nur einmal mit Jodgrün-Fuchsin gefärbten Zellen der Figg. 9—14, die Sphären sehen in den Figg. 19—21 aber ganz anders aus, nämlich mehr grünlich.

Das ganze Ganglion, dem die Ganglienzellen der Figg. 15—22 angehören, war durch außerordentlich viel Sphären charakterisiert, vor allem aber dadurch interessant, weil die Sphären sich auf allen Stadien des Austritts aus den Ganglienzellen zeigten und zum großen Teil ganz außerhalb der letzteren auftraten. Diese intercellulären (resp. extracellulären) Sphären ließen nun noch viel deutlicher als die intracellulären ihre eigentliche Struktur auf den Glycerinschnitten erkennen.

In Fig. 22 *a—d* sind vier solcher freier, d. h. extracellulärer Sphären äußerst naturgetreu wiedergegeben.

Fig. 22 *c* läßt ganz ähnlich wie Fig. 1 und Fig. 13 Zentralkorn, hellen Hof und periphere Radiärzone unterscheiden, nur mit dem Unterschiede, daß nicht ein, sondern vier Zentralkörner auftreten: drei von ungefähr gleichem Durchmesser (etwa von demselben wie in Figg. 1 und 13), das vierte kleiner. Der das Zentralkorn umgebende Hof ist hellviolett und setzt sich deutlich in die Rindenpartie als Zwischensubstanz der Radiärfasern fort. Die letztern erscheinen wieder mehr oder weniger deutlich gekörnt und im Gegensatz zu der rein violetten Zwischensubstanz in grünlichem Tone, welcher besonders an ihren wieder verdickten Enden deutlich zu Tage tritt. Diese peripheren Verdickungen der Radiärfasern verschmelzen oft direkt miteinander, so daß man stellenweise statt des Körnchenkranzes eher den Eindruck einer Membran gewinnt, welche die Sphäre nach außen abschließt.

Noch schärfer treten diese Strukturen in der Fig. 22 *d* hervor, welche einen Teil einer Sphäre bei noch stärkerer Vergrößerung, als sie Fig. 22 *a—c* zeigen, darstellt. Die Radiärfasern erscheinen hier deutlich als Reihen von Körnchen, von denen die äußersten wieder die dicksten sind und gleichzeitig den für die Radiär-Fasern resp.

-Körnchen typischen grünlichen Ton am deutlichsten erkennen lassen.

Noch instruktiver als Fig. 22 *c* und *d* ist Fig. 22 *a*. Bei ihr treten die Radiär-Fasern resp. -Körnchen in der Sphäre quantitativ stärker zurück, größere Partien der Rindenzone sieht man teils ganz frei von denselben, teils nur spärlich mit ihnen besetzt. Hier kann man über allem Zweifel deutlich die schon oben für die Fig. 22 *c* betonte Tatsache beobachten, daß die den Hof ausmachende violett färbbare Substanz sich in die von den Radiärfasern durchsetzte Rindenpartie fortsetzt, oder besser gesagt, daß diese Substanz die eigentliche Grundsubstanz der Sphäre darstellt, welche in der Umgebung des Zentralkornes nur darum schärfer als Hof hervortritt, weil sie hier frei von den Körnchen ist, welche sich in der Rindenpartie der Sphäre zu den Radiärfasern zusammenlegen. Treten statt eines Zentralkornes mehrere in dichter Lagerung auf, dann füllen sie meist den ganzen im Innern der Radiärzone gelegenen Abschnitt der Sphäre aus. In diesem Falle entzieht sich auch hier die violette homogene Grundsubstanz der Beobachtung, d. h. ein Hof kommt nicht zur Unterscheidung (vgl. Figg. 10, 14). Die grünlichen Körnchen der Randzone selbst weisen in der Fig. 22 *a* eine sehr große Regellosigkeit in ihrer Anordnung auf. Meist sind sie zwar radiär nebeneinander gelagert, die aus ihnen so entstehenden Radiärfasern zeigen aber eine sehr verschiedene Länge, manche bestehen nur aus wenig Körnchen, manche reichen dagegen tief ins Innere und bis zu dem Zentralkorn. Das letztere erscheint stark zerklüftet in kleinere Stücke, welche sich nur unvollständig voneinander gelöst zu haben scheinen.

Wieder ein ganz andres Bild der Sphäre zeigt die Fig. 22 *b*. Hier sieht das ganze Innere der Sphäre fast wie homogen aus, nur am Rande treten grünliche Körnchen resp. kurze Körnchenreihen deutlicher hervor, nach innen zu werden diese aber immer undeutlicher. Eine ähnliche Beobachtung haben wir schon für die Sphäre der Fig. 2 konstatiert. In der Sphäre der Fig. 22 *b* vermißt man aber auch jedes Zentralkorn und ebenso eine Hofpartie.

Neben den eben geschilderten Sphären (Fig. 22 *a—d*) traf ich in dem zugehörigen Ganglion sowohl innerhalb wie außerhalb der Ganglienzellen alle möglichen Zwischenformen.

Sämtliche bisher beschriebenen Sphären entstammen Ganglienzellen, die mit Sublimat gehärtet waren. Fig. 23, Taf. XVII stellt

dagegen eine mit Alkohol fixierte Spinalganglienzelle des Frosches dar. Alkohol konserviert, wie oben schon öfter betont, die Ganglienzellen ungleich schlechter als Sublimat, und so können wir uns auch nicht wundern, daß die Sphäre in Fig. 23 ihre feinere Struktur nicht unterscheiden läßt. Man kann zwar auch ein ganz feines Zentralkorn, einen Hof und eine Rindenpartie erkennen, die letztere erscheint aber ganz verschwommen, wie homogen, ohne Andeutung der Radiär-Fasern resp. -Körnchen. Nur die äußeren Verdickungen der letztern treten deutlich hervor, aber auch nicht als Körnchenkranz, sondern als fast homogene, geschlossene Membran von etwas anderm Tinktionsvermögen als die innern Teile der Sphäre.

Die so verschiedene Färbung der Sphären einerseits in den stark verblaßten Ganglienzellen der Figg. 15—18, anderseits in den ein zweites Mal mit Jodgrün-Fuchsin gefärbten Ganglienzellen der Figg. 19—21 erkläre ich mir in folgender Weise. Ich betonte oben bei Besprechung der Fig. 22 *a—d*, daß die Grundsubstanz, welche besonders als Hof deutlich hervortritt, ein wesentlich andres Färbungsvermögen als die radiären Strahlen der Rindenzone aufweist: während jene rein violett aussieht, erscheinen diese im grünlichen Tone, welcher besonders an ihren verdickten Enden an der Peripherie der Sphäre deutlich zu Tage tritt. Wahrscheinlich wird der letztere bei intensiverer Färbung der Grundsubstanz, wie das in den Figg. 19—22 der Fall ist, durch diese stark verdeckt, während umgekehrt bei Verblässung der Grundsubstanz, wie sie in den Ganglienzellen der Figg. 15—18 durch das lange Liegen in Glycerin erfolgte, der eigentlich grünliche Ton der Radien resp. der diese zusammensetzenden Körnchen scharf hervortritt. Bemerken muß ich aber, daß selbst bei ganz gleich behandelten Objekten die Färbung der Sphären bisweilen eine wechselnde war, so erschienen sie auf den mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode behandelten Schnitten bald deutlich gelblich, wie dies Fig. 1, Taf. XVII zeigt, bald fast in demselben Farbenton wie die Schollen, ebenso bei nur einmaliger Jodgrünfuchsinfärbung bald rot gleich den Schollen (Figg. 9—14) bald mehr violett oder jedenfalls anders gefärbt als der Zelleib.

2. Lage, Größe und Zahl der Sphären.

Fig. 1 zeigt uns die Sphäre, wie schon oben (p. 153) bemerkt, etwa in der Gegend der Ganglienzelle, welche LENHOSSÉK¹ als die

¹ l. c.

typische angibt, d. h. entsprechend der Kopie Fig. 18 der Tafel XIX. Wie ich aber bereits in meiner ersten diesbezüglichen Mitteilung (vgl. oben das Zitat auf p. 149—152) hervorgehoben habe, sind erstens die Sphären nicht an Ganglienzellen einer bestimmten Größe gebunden, sondern sie kommen in allen möglichen Zellformen vor, und ist zweitens ihre Lage in den Ganglienzellen eine sehr wechselnde. Oft liegt die Sphäre in dem oben beschriebenen peripheren schollenfreien, feinkörnigen resp. feinfaserigen, durch hellen Farbenton hervorstechenden Abschnitt des Ganglienzelleibes, wie uns das die Figg. 2, 13 und 14 demonstrieren. Auch Fig. 10 zeigt die Sphäre nicht an dem von LENHOSSÉK angegebenen Punkte. Im stärksten Gegensatze zu der LENHOSSÉKschen Auffassung tritt die Sphäre aber in Fig. 11 (Taf. XVII) auf, nämlich am äußersten Ende der etwas langgestreckten Zelle.

Was jedoch die Hauptsache ist, die Sphären erscheinen nicht nur im Zelleibe, sondern auch im Zellkern, ferner sehr häufig nicht in der Einzahl, sondern zu vielen, ja sehr vielen und in sehr wechselnder Größe, schließlich, was das allerauffälligste ist, auf allen Stadien der Auswanderung aus der Zelle und oft in sehr großer Menge extracellulär, d. h. als freie ganz selbständige Gebilde. So zeigt uns Fig. 9, (Taf. XVII) eine deutliche Sphäre (*sph*) im Innern des Kerns, Fig. 3 zwei Sphären von etwa gleichem Durchmesser, aber mit etwas verschieden gebautem Zentralkorn, im Zelleib dicht nebeneinander, Fig. 12 drei Sphären in ganz verschiedener Lage und etwas differierend in der Größe. Besonders aber sind die Ganglienzellen der Figg. 15—21, welche, wie oben schon bemerkt worden ist, sämtlich demselben Ganglion entstammen, reich an Sphären der mannigfaltigsten Art. In Fig. 20 treten ganz peripher in der Ganglienzelle sechs Sphären von wechselndem Durchmesser und eine extracelluläre, aber noch dicht neben der Zelle gelagerte Sphäre auf. Die Ganglienzelle Fig. 19 enthält noch bedeutend mehr Sphären, sie liegen hier vorwiegend im Kern, stellenweise dicht gedrängt, zum Teil aber im Zelleib, oder auf den Grenzregionen von Kern- und Zellkörper und variieren außerordentlich in der Größe, worauf ich gleich ausführlich zurückkommen werde. In Fig. 21 ist der Ganglienzellkern vollgepfropft mit mittelgroßen bis ganz kleinen Sphären. In Fig. 18 sehen wir meist große Sphären, aber in sehr wechselnder Lage: eine im Kern, eine zweite außerhalb des Kerns aber noch dicht neben ihm, wieder andre (bei *a* und *b*) paketweise dicht beieinander liegend und zwar am äußersten Rande der Ganglienzelle, teilweise schon im Austritt begriffen, schließlich zwei Sphären (bei *c* und *d*) außerhalb

der Zelle in kurzer Entfernung von derselben. Ebenso ist die Ganglienzelle Fig. 15 erfüllt von vielen Sphären der verschiedensten Größe und Lage: eine derselben liegt am Fortsatz, ob sie diesem eingelagert oder nur dicht aufgelagert war, ließ sich nicht entscheiden. Jedenfalls trifft man aber oft Sphären direkt am Fortsatzgrunde. Eine sehr große Sphäre liegt in Fig. 15 außerhalb der Zelle links unten von ihr. Besonders reich an solchen extracellulären Sphären sind die Figg. 16 und 17. Die Sphären weisen in diesen beiden Figuren wieder die denkbar größten Verschiedenheiten auf, sowohl was ihre Größe, Lage und Struktur betrifft, als auch namentlich bezüglich der Entwicklung des Zentralkorns und des dieses umgebenden hellen Hofes.

3. Teilung der Sphären.

Die eben besprochenen Figuren, besonders Figg. 15—18, zeigen Bau- resp. Lageverhältnisse der Sphären, welche auf eine Teilung derselben schließen lassen. Namentlich instruktiv nach dieser Richtung sind die extracellulären Sphären der Fig. 17. Oft sind die Sphären hier nicht kugelig, sondern, wie z. B. bei *a*, in die Länge gezogen, gleichzeitig sind dann die Strahlen der Rindenpartie nicht um ein kugeliges, sondern um ein mehr längliches Zentrum radiär gestellt, und die Zentralkörner, wenn solche sichtbar sind, weit voneinander gerückt. Die Sphäre erscheint aber noch als etwas Einheitliches. Bei *b*, *c*, *d*, *e*, *f* der Fig. 17 sehen wir die Teilung schon weiter fortgeschritten und statt der einen Sphäre zwei schon mehr oder weniger selbständige Sphären dicht nebeneinander, mit ihren Radiärfasern oft noch tief ineinandergreifend. Die Teilstücke sind nicht immer gleich groß, sondern es schnüren sich nicht selten knospenartig kleine Stücke von einer Muttersphäre ab. Ganz ähnliche Verhältnisse weisen die intracellulären Sphären der Fig. 18 auf: bei *a* sehen beide Sphären wie ineinandergeschoben aus, bei *b* liegen drei dicht zusammen und bilden noch eine einheitliche Gruppe. Derartig trifft man die Sphären oft zu mehreren eng miteinander verbunden und scheinbar ineinander verwickelt. Wahrscheinlich kann eine Muttersphäre sich gleichzeitig auch in mehrere Stücke teilen, welche längere Zeit noch mehr oder weniger eng zusammenhängen.

4. Entstehung der Sphären.

Ich habe schon öfter betont, daß die Sphären in sehr verschiedener Größe auftreten. Je kleiner sie werden, desto mehr

schwindet der oben beschriebene Bau derselben. Sehr instruktiv in dieser Beziehung sind die Ganglienzellen der in Figg. 4—8 (Taf. XVII) wiedergegebenen Serie. Fig. 8 zeigt uns im Innern des Kerns eine große typisch geformte Sphäre, neben dieser aber eine Unmasse kleiner meist mehr oder wenig deutlich ringförmiger Bildungen von etwa der Größe des Zentralkornes der großen Sphäre, schließlich kleinste ganz kompakt erscheinende Kügelchen. Die Ganglienzellen Figg. 7—4 enthalten in ihren Kernen alle möglichen Übergangsformen zwischen den großen typischen Sphären und den kleinen eben beschriebenen Ringen resp. kompakten Kügelchen. Fig. 7 weist im Kern mehrere mittelgroße Sphären auf, die noch deutlich die Radiärzone und den Hof, teilweise mit Zentralkorn, erkennen lassen. Im unteren Kern der Fig. 6 sind die Sphären kleiner als in Fig. 7, aber noch deutlich am Rande radiär gestreift und innen hell, der obere Kern der Fig. 6 zeigt Sphären von noch geringerm Durchmesser, daneben durch alle Zwischenformen mit ihnen verbunden, wieder kleinere durchweg gleichmäßig gebaut aussehende Kügelchen. Bei genauerem Zusehen — die Fig. 6 gestattet Lupenvergrößerung — erkennt man, daß die ringförmigen Sphären in ihrer dunklen peripheren Zone und die kleinen Kügelchen durchweg aus kleinsten Körnchen bestehen. Bemerkenswert in diesem oberen Kerne der Fig. 6 sind feine fadenartige Bildungen, welche den Kern allenthalben durchziehen und aus gleich kleinen Körnchen sich zusammensetzen, wie die Ringe resp. die kompakten Kügelchen. Fig. 5 läßt im Kern nur einige wenige ringförmige noch sphärenartig aussehende Bildungen erkennen, daneben aber eine Unmasse kleiner und kleinster kompakter Kügelchen. Fig. 4 zeigt die intranucleolären Kügelchen durchschnittlich am kleinsten, dagegen den Zelleib wieder durchsetzt von etwas größeren ringförmigen Gebilden von etwa dem Durchmesser des Zentralkornes der großen Sphären, z. B. derjenigen in Fig. 1.

Betrachtet man die Fig. 8—4 in umgekehrter Reihenfolge, d. h. geht man nicht von Fig. 8, sondern von Fig. 4 aus, so können wir die Figg. 4—8 als verschiedene Entwicklungsstufen der Sphären auffassen, diese würden dann in ihrer Entstehung auf kleinste Kügelchen zurückgehen, je größer diese werden, desto mehr kommt eine helle Innenzone und dunkle Rindenzone zur Differenzierung, welche letztere in Körnchen zerfällt, die mit zunehmendem Durchmesser der Sphäre immer deutlicher radiär sich anordnen, während

gleichzeitig im Zentrum der hellen Innenzone ein dunkles Zentralkorn zur Differenzierung kommt, das später in mehrere zerfallen kann. Die Entwicklung der Sphären würde also im Kern erfolgen.

Bemerkenswert ist, daß in den die eben geschilderten jüngsten Entwicklungsstadien der Sphären enthaltenden Ganglienzellen größere, vollständig ausgebildete Sphären in der Regel fehlen.

5. Zerfall der Sphären.

In den Figg. 15—17 kommen ebenfalls überall den großen Sphären vollständig gleich gefärbte, d. h. auch durch grünliche Farbe in den Ganglienzellen scharf hervorstechende Kügelchen vor. Die Verhältnisse liegen hier aber wesentlich anders als in den Figg. 4—8. Zunächst kommen in den Figg. 15—17 neben den kleinen grünlichen Kügelchen allenthalben und meist in sehr bedeutender Anzahl große typisch gebaute Sphären vor, zweitens treten die kleinen Kügelchen nicht im Kern, sondern fast ausnahmslos in der Zelle auf, drittens zeigen sich hier die großen Sphären in deutlichem Zerfall begriffen. Wir haben es hier also offenbar nicht mit einer Entstehung der Sphären, wie in den Figg. 4—8, sondern mit der Auflösung derselben zu tun, und die kleinen Kügelchen sind nicht die ersten Entwicklungsstadien, sondern die Zerfallsprodukte der Sphären. So wenigstens lassen sich die in den Figg. 15—17 wiedergegebenen Verhältnisse in der natürlichsten Weise erklären.

Der Zerfall der großen Sphären ist ein sehr mannigfaltiger, die verschiedenen Modifikationen desselben werden am besten durch die ganz naturgetreu wiedergegebenen Abbildungen Figg. 15—17 erläutert. Die aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Kügelchen sind bald größer, bald kleiner, bald liegen sie isoliert, bald zu mehreren oder vielen in sehr verschieden gestalteten Paketen vereinigt, oft perlschnurartig hintereinander gereiht; nicht selten erscheinen die kleinen Auflösungsprodukte der Sphären nicht kugelig, sondern mehr langgestreckt und kurz stäbchenförmig.

Fig. 16 zeigt uns auch im Kern der linken großen Ganglienzelle solch ein kleines grünliches Auflösungskügelchen. Wahrscheinlich wandern also später die Zerfallsprodukte der Sphären in den Kern, wenn nicht schon in letzterem eine Auflösung der großen Sphären erfolgen kann. Wir würden dann folgenden vollständig geschlossenen Entwicklungszyklus für die Sphären konstatiert haben: die kleinen, meist kugeligen Zerfallsprodukte

der Sphären treten aus dem Zelleib in den Kern über und entwickeln sich hier allmählich in der oben angegebenen Weise zu großen Sphären, diese kehren in den Zelleib zurück und lösen sich in kleine Kügelchen auf, die ihrerseits wieder in den Kern wandern und hier eine neue Sphärengeneration aus sich erzeugen.

Da die großen Sphären oft, besonders dann, wenn die Ganglienzellen selbst stark erfüllt von ihnen sind, extracellulär auftreten, so müssen wir folgern, daß auch außerhalb der Ganglienzellen ein Zerfall der Sphären erfolgen kann und die Zerfallskügelchen dann in den Zelleib, resp. in den Zellkern zurücktreten.

Sehr instruktiv für die allmähliche Entstehung der Sphären im Kern sind auch die beiden Figg. 19 und 21. Die letztere enthält die verschiedensten Entwicklungsstadien der Sphären, aber alle auf den Kern beschränkt; in Fig. 19 treten dagegen, wie schon oben bemerkt, solche auch an der Grenze von Kern und Zelleib auf, ja selbst ganz junge Entwicklungsstadien finden sich schon direkt im Zelleib. Wir dürfen demnach annehmen, daß bisweilen, wahrscheinlich aber ausnahmsweise, die jungen ringförmigen Stadien erst im Zelleib zu den definitiven Sphären heranwachsen. Als solche frühe Entwicklungsstufen von Sphären können daher wohl auch die vielen extranucleolären kleinen ringförmigen Bildungen (*sph*) in Fig. 4 aufgefaßt werden. Wahrscheinlich stellen die sechs ganz verschieden großen intracellulären Sphären der Fig. 20 ebenfalls verschiedene Entwicklungsstadien dar.

Betont sei noch folgendes: wir trafen oft ausgebildete Sphären im Kern. Diese zeigten stets einen ganz wesentlich andern Farbenton als das Nuclein und die Nucleolen, besonders deutlich bei Jodgrünfuchsinbehandlung (vgl. Figg. 9, 16, 18, 19, 21, 24). Die Ausbildung der Sphären, welche, wie wir wissen, im Kern heranwachsen, kann also weder auf Kosten des Nucleins noch der Nucleolarsubstanz stattfinden, sondern muß von den, den Ausgangspunkt der Entwicklung darstellenden, kompakten kleinen Kügelchen, wahrscheinlich durch eine Art Sprossungsproceß, erfolgen. Deshalb braucht auch die Entwicklung der Sphären nicht auf den Kern beschränkt zu sein, wie wir dies eben für die Fig. 19 konstatiert haben.

Die frühesten kugel- oder ringförmigen Entwicklungsstadien der Hämatoxylinpräparate, wie wir sie besonders in den Figg. 4, 5, 8 treffen, haben fast das Aussehen von Nucleolen und sind von mir

lange Zeit als solche aufgefasst worden, bis einerseits meine eingehenden Kernstudien¹, anderseits die Auffindung der verschiedenen Zwischenstadien bis zu den zweifellosen Sphären (vgl. Figg. 6, 7) mich bezüglich der Deutung der fraglichen Gebilde auf den richtigen Weg wiesen (vgl. unten p. 171 das über die Centrosomen Gesagte).

B. Centrosomen.

Außer den Sphären kommen in den Spinalganglienzellen des Frosches, allerdings seltener, noch freie Centrosomen vor, bisweilen zusammen mit den Sphären in einer und derselben Ganglienzelle. Dieselben stimmen im Bau, in der Größe wie im Färbungsvermögen genau mit dem Zentralkorn der Sphären überein. Fig. 9 zeigt uns ziemlich genau in der Mitte des Ganglienzelleibes ein solches freies Centrosoma (*ct*), das nach jeder Richtung dem Zentralkorn der Sphären (*sph*) in Fig. 9 und 12 gleicht, wie dieses zeigt das Centrosoma eine intensive Rotfärbung, ferner dunkler tingierte Randzone und helleres Zentrum.

Die freien Centrosomen treten bald in der Einzahl, bald zu vielen in der Ganglienzelle, und zwar in der Regel im Zelleib derselben, bisweilen aber auch im Kern, auf, in sehr vielen Fällen fehlen sie ganz. Fig. 24 der Taf. XVII zeigt uns acht etwa ringförmig erscheinende Centrosomen, und zwar in ganz verschiedener Lage, drei im Zelleib, fünf im Kern; um eins der letzteren findet sich noch ein deutlicher Strahlenkranz, der durch rotes Aussehen gegenüber dem violetten Kerninhalt absticht, das Centrosoma bildet hier also noch das Zentrum einer Sphäre; bei den andern intranucleären Centrosomen der Fig. 24 treten teilweise ebenfalls noch Andeutungen einer solchen hervor. Die Fig. 24 beweist also, daß die freien Centrosomen dem Zentralkorn der Sphäre entsprechen.

Die Zentralkörner der Sphären erscheinen nicht immer ringförmig, sondern bisweilen als mehr kompakte, öfter in kleinere Stücke zerfallene Kugeln, so z. B. in Fig. 3 bei der oberen Sphäre, in Figg. 22a, 20 usw. Dasselbe gilt von den freien Centrosomen. Auch sie sehen oft wie Vollkugeln aus.

Besonders deutlich treten die Centrosomen in den Zellen bei der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin-Beizmethode auf, mit Hilfe deren die Centrosomen in den letzten Jahren von den Autoren allgemein studiert worden sind. Die Figg. 19—21 der Taf. XVIII zeigen uns

¹ Vgl. ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

drei in dieser Weise behandelte Spinalganglienzellen des Frosches. Bei starker Beizung gibt der Zelleib wie der Kern fast ganz das Schwarz ab, dunkel gefärbt bleiben nur die Nucleolen und die Centrosomen, welche letztere dann in dem hellen Zelleib ungemein scharf hervorstechen, zumal wenn sie, wie in Fig. 19—21, nicht Ringe, sondern Vollkugeln darstellen.

Treten die Centrosomen nur in der Einzahl auf, dann haben sie nicht selten die zentrale Lage im Zelleib, wie sie DEHLER¹ für die Centrosomen der sympathischen Ganglienzellen des Frosches angibt, worauf ich unten noch ausführlicher zurückkomme (vgl. auf Taf. XIX, Fig. XV, welche eine Kopie einer DEHLERSchen Abbildung ist). Wie DEHLER die Centrosomen, so hat auch LENHOSSÉK die Sphären stets ins Zentrum der Ganglienzellen verlegt (vgl. oben p. 150 ff. und unten p. 175 ff.). Wie aber die letzteren überall im Zelleib auftreten und nicht nur in der Einzahl, was LENHOSSÉK glaubte, so finden sich auch die freien Centrosomen allenthalben im Zelleib der Ganglienzellen, bisweilen in größerer Anzahl, andererseits vermißt man sie in vielen Ganglienzellen ganz.

Centrosomen von genau derselben Art, wie wir sie eben vom Frosch kennen gelernt haben, aber ungleich häufiger wie hier, kommen in den Spinalganglienzellen der Säugetiere vor, unter denen ich sie besonders beim Hund und der Katze studiert habe. Für den Hund lagen mir als Untersuchungsobjekte ein junges Tier von 8 Wochen, von welchem ich so ziemlich sämtliche Spinalganglien in Schnitte zerlegt habe, sowie ein ausgewachsenes Exemplar vor. Die folgenden Angaben beziehen sich vorwiegend auf den ersteren.

Bemerkenswert ist zunächst, daß bei den Säugetieren nur freie Centrosomen, niemals aber Sphären auftreten. Dies ist schon von LENHOSSÉK betont worden, welcher am Ende seiner Arbeit² auf p. 367 folgendes schreibt: »Nachdem es mir gelungen war, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches aufzufinden, habe ich es nicht unterlassen, auch die Spinalganglien einiger Säuger auf diese Verhältnisse mit der HEIDENHAINschen Methode zu prüfen. Ich habe hierzu namentlich die Spinalganglien von Hund und Katze benutzt. Das Ergebnis war nun ein vollkommen negatives. Die Zellen sind beim Säuger wesentlich anders gebaut als beim Frosche, aber auch

¹ DEHLER. Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzelle des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. 1895.

² l. c.

hier besteht manchmal eine konzentrische Anordnung des Protoplasmas, wenn auch viel schwächer ausgesprochen als bei dem letzteren. Der Mittelpunkt der konzentrischen Kreislinien wird aber stets vom Kern gebildet. Dieser liegt auch, so weit ich sehe, immer im Mittelpunkt der Zelle. Centrosom und Sphäre sind nicht nachzuweisen.*

Ebenso wie LENHOSSÉK die freien Centrosomen in den Spinalganglienzellen des Frosches übersehen hat, sind ihm auch die gleichen Bildungen in der Säugetierganglienzelle entgangen.

Die freien Centrosomen der Säugetierganglienzellen zeigen eine ganz auffallende Übereinstimmung mit denen der Froschganglienzelle, sowohl in der Größe, Zahl und Lage, wie im Bau und in der Färbung, so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß wir es mit identischen Gebilden zu tun haben. Nur muß ich betonen, daß ich sie beim Hunde, besonders dem jungen, viel regelmäßiger in den Ganglienzellen fand als beim Frosch, in manchen Ganglien fehlten sie aber auch beim Hunde ganz. Sehr beweisend nach dieser Richtung ist die Fig. 25 (Taf. XVII), welche eine Spinalganglienzelle des jungen Hundes nach Sublimathärtung und Doppelfärbung durch Jodgrün-Fuchsin darstellt und sechs freie Centrosomen enthält, welche genau wie in der links daneben befindlichen Ganglienzelle des Frosches (Fig. 24) an ganz verschiedenen Stellen im Zelleib auftreten, eins wieder direkt an der Grenze von Kern und Zelleib, durch tiefrote Färbung sich auszeichnen und gleichfalls in dunkle Randzone und helleres Zentrum differenziert sind.

In den Spinalganglien der Wirbeltiere tritt außer den oben (p. 153) beschriebenen Schollenganglienzellen noch eine zweite Art von Ganglienzellen auf, welche ganz frei von Schollen und durchweg fein granuliert sind. Die letzteren sind, wie ich im IV. Teil dieser Zelluntersuchungen demnächst ausführlich darlegen werde und es schon in meinen letzten Arbeiten wiederholt betont habe, die jüngere Zellform. Sie traten besonders zahlreich bei dem acht Monate alten Hunde auf. Diese jungen Zellformen mit dem fein granulierten Zellprotoplasma sind es nun, in denen die Centrosomen namentlich scharf hervorstechen, wie dies z. B. Fig. 25 zeigt, während sie dagegen bei den älteren Ganglienzellen zwischen den gleich dunkelgefärbten großen Schollen oft nur schwerer nach Jodgrünfuchsinbehandlung zur Unterscheidung gelangen (vgl. z. B. Fig. 36, Taf. XVIII von der Katze).

Ich bemerkte oben schon, daß die Schollenganglienzellen oft eine von Schollen ganz freie feinkörnig resp. feinfibrillär aussehende Randzone besitzen. Ebenso wie in dieser die Sphären namentlich deutlich

zur Beobachtung gelangten (vgl. *sph* Fig. 2, 13, 14 auf Taf. XVII), so treten hier auch die Centrosomen gleich scharf wie in den jungen durchweg feinkörnigen Zellformen hervor (vgl. z. B. *ct* auf Taf. XVIII Fig. 3, 7, 9, 12).

Fig. 1 und Fig. 2 der Taf. XVIII zeigen die Centrosomen, welche wieder in verschiedener Zahl und Lage wie in der Froschganglienzelle Fig. 24 der Taf. XVII erscheinen, mit starkem dunkelrotem Rande. In andern Fällen sehen die Centrosomen ähnlich, wie wir es schon für die Spinalganglienzellen des Frosches konstatiert haben, durchweg gleichmäßig, wie Vollkugeln, aus, so z. B. in Fig. 6 der Taf. XVIII. Diese Fig. 6 lehrt uns ferner, daß die Centrosomen auch von der Kugelgestalt abweichen und bald eckig, bald langgestreckt sein können. Oft sind sie in kurze oder längere, teils dicke, teils dünne Fortsätze ausgezogen, so daß sie etwa ähnlich wie eine kriechende Amöbe aussehen (vgl. z. B. Fig. 3 der Taf. XVIII *ct*).

Wie in der äußern Gestalt und Zahl so sind die Centrosomen auch in der Größe Schwankungen unterworfen. In manchen Ganglien sind sie durchweg sehr klein, wie dies die Figg. 9 und 10 der Taf. XVIII demonstrieren, welche mit Boraxkarmin gefärbte Spinalganglienzellen des jungen Hundes im Schnitt darstellen. Diese beiden Figuren zeigen ferner, wie nahe die Centrosomen in der Färbung dem Ganglienzelleib kommen¹. Dasselbe sehen wir auch nach der Behandlung der Objekte mit Jodgrün-Fuchsin (vgl. Taf. XVII, Figg. 24—26).

Außer den bisher beschriebenen teils dunkelrandigen, teils durchweg gleichmäßig gefärbten Centrosomen kommen noch anders gebaute vor. So können wir in dem mächtigen Centrosoma *ct* der in Fig. 4, Taf. XVIII dargestellten mit Jodgrün-Fuchsin behandelten Ganglienzelle ein sehr großes intensiv gefärbtes Zentralkorn und eine hellere Randschicht unterscheiden. Besonders deutlich treten diese Differenzierungen der Centrosomen aber nach Behandlung der Schnitte mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode hervor, wie dies die Figg. 13—27 der Taf. XVIII erläutern. In der schollenhaltigen Ganglienzelle Fig. 13 sind die beiden kleinen im Zelleib liegenden Centrosomen durchweg intensiv schwarz gefärbt, ebenso die Centrosomen *ct* der Figg. 15, 19—21. Das große in Fig. 13 an der Grenze von Kern und Zelleib liegende Centrosoma *ct* aber, das den Eindruck macht, als wenn es sich eben durch die Kernmembran hindurch

¹ Vgl. die Anmerkung der Fig.-Erkl. auf p. 218.

zwängt, ist zwar dunkel umrandet, in seinem Innern aber hell bis auf ein kleines rundliches intensiv schwarz tingiertes Korn. In der schollenlosen Ganglienzelle Fig. 14 sehen die beiden Centrosomen *ct* ganz blaß und nur wieder scharf umrissen aus, in Fig. 17 dagegen erscheint das gleich große und gleich gestaltete Centrosoma *ct*, welches die Kernmembran durchsetzt, wieder durchweg dunkelschwarz, während die Ganglienzelle Fig. 16, welche ein Übergangsstadium zwischen den schollenlosen und den schollenhaltigen Ganglienzellen darstellt, das eine (rechte) Centrosoma *ct* in dunkles Zentrum und helle Randzone differenziert, das andre (links daneben befindliche) Centrosoma *ct* aber in gleichem Bilde zeigt, wie wir die Centrosomen *ct* der Fig. 14 kennen gelernt haben.

Wir sehen also, daß die Centrosomen einer und derselben Ganglienzelle oft ganz verschiedene Strukturen aufweisen. Nicht selten traf ich den Gegensatz zwischen den Centrosomen der gleichen Ganglienzelle noch viel schärfer, als ich es eben beschrieben habe.

Bleiben die mit HEIDENHAIN'SCHEM Eisenhämatoxylin differenzierten Schnitte mehrere Jahre lang in Glycerin liegen, so verblassen die Centrosomen stark und werden ganz undeutlich. Behandelt man die Schnittserien dann noch ein zweites Mal mit der HEIDENHAIN'SCHEN Methode, — natürlich nachdem man das Glycerin sorgfältig aus den Schnitten ausgewaschen hat — so treten die Centrosomen mit allen den eben geschilderten Differenzierungen noch viel deutlicher hervor als das erste Mal, wie ich bei den verschiedensten Objekten probiert habe, und bleiben dann auch sehr lange in Glycerin unverändert. Noch nach einem Jahre hielten die Centrosomen derartig behandelter Schnitte den Farbstoff in ganz verschiedener und zwar derselben Weise wie das erste Mal zurück: manche sahen, wie oben angegeben, durchweg farblos bis auf eine ganz schmale dunkle Randzone, andre gleichmäßig intensiv schwarz aus, ein drittes wies ein bald größeres bald kleineres dunkelschwarzes Zentralkorn und helle Randzone auf. Diese Unterschiede können also kaum zufällige Differenzierungen, sondern müssen durch einen verschiedenen Bau der Centrosomen bedingt sein. Dieselben bestehen offenbar aus zwei Substanzen, nämlich aus einer schwerer färbbaren Grundsubstanz und einer zweiten dieser in sehr wechselnder Menge und Form eingelagerten stärker chromatischen Substanz.

Untersucht man die Schnitte ungefärbt in Glycerin, so treten auch hier schon bedeutende Unterschiede unter den Centrosomen zu Tage. Die einen sind durchweg milchig, genau wie die Nucleolen

im Kern, andre sehen ungemein scharf umrissen aus, oft fast wie mehr oder weniger dickwandige Ringe, nicht selten tritt noch eine dritte Art auf, welche einen auffallenden metallischen Glanz zeigt. Auch auf den gefärbten Schnitten hafteten den Centrosomen in manchen Ganglien feine Körnchen, oft in bedeutender Menge, an, welche einen metallischen Glanz hatten oder wie Pigmentkörnchen aussahen. Ich habe in Fig. 8 der Taf. XVIII eine Ganglienzelle aus einem Ganglion, in welchem diese Körnchen besonders stark entwickelt auftraten, nach Behandlung mit Pikrokarmine dargestellt, die Centrosomen sind hier derartig mit den gefärbten Körnchen besetzt, daß sie selbst kaum in ihren Umrissen zu erkennen sind.

Die Centrosomen machen ferner offenbar Teilungen durch, ähnlich wie wir sie bei den Sphären konstatiert haben. Wenigstens trifft man oft mehrere Centrosomen so dicht aneinander geklebt, daß man durchaus den Eindruck gewinnt, als ob hier Teilungen eines Muttercentrosoma vorliegen, wie z. B. bei *ct* in Fig. 5 Taf. XVIII, und bei *ct'* in Fig. 9 Taf. XVII. Oft liegen viele Centrosomen kettenartig hintereinander, so daß sie an die durch Sprossung entstandenen Perlschnüre erinnern, welche bei den multinucleolären Eiern der Amphibien aus den Nucleolen hervorgehen¹, oder wie die Ketten von Sproßpilzen aussehen. Auch die Gestalt des oberen Centrosoma *ct* in Fig. 11, Taf. XVIII ist wohl nur so zu erklären, daß dasselbe eine Knospe treibt.

Schließlich können die Centrosomen in abermaliger Übereinstimmung mit den Sphären auch aus dem Zellleib der Ganglienzellen heraustreten. Fig. 26 der Taf. XVII zeigt uns ein Centrosoma *ct* am äußersten Rande der Ganglienzelle, teilweise schon außerhalb derselben, Fig. 9 der Taf. XVII bei *a* aber zwei extracelluläre Centrosomen. Doch muß ich betonen, daß ich solch extracelluläre freie Centrosomen nie in der Häufigkeit beobachtet habe, in welcher die Sphären in gewissen Ganglien des Frosches auftreten. Möglicherweise liegt der Grund aber in der Kleinheit der Centrosomen, welche bei der von mir benutzten Aufklebemethode der Schnitte (durch schwachen Alkohol) viel leichter verloren gehen können als die großen Sphären.

Wenden wir uns zu den **sympathischen Ganglienzellen**, so treffen wir hier beim Frosch ganz ähnliche Centrosomen wie in den

¹ Vgl. ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. I. c.

Spinalganglienzellen, nur ist die Tatsache bemerkenswert, daß die Centrosomen bei der sympathischen Ganglienzelle ungleich häufiger als bei der Spinalganglienzelle im Kern auftreten. Auch im Sympathicus zeigen die Centrosomen sehr bedeutende Größenunterschiede und starken Wechsel in der Zahl und Lage wie im Bau.

Figg. 28—30 der Taf. XVIII zeigen uns Ganglienzellen eines Ganglions, in welchem die Centrosomen fast durchweg sehr klein, aber sehr zahlreich waren. Wir finden sie teils im Zelleib, teils im Kern, teils an der Grenze von beiden, d. h. entweder im Übertritt aus dem Zelleib in den Kern oder umgekehrt begriffen.

Die Figg. 22—24 sind einem andern Ganglion entnommen, in welchem die Centrosomen durchschnittlich viel größer als in dem Ganglion Figg. 28—30, aber gleichfalls sehr zahlreich waren. Während aber die kleinen Centrosomen der Figg. 28—30 sämtlich als durchweg gleich dunkle Kügelchen erscheinen, zeigen die größeren Centrosomen der Figg. 22—24 in ihrem Innern deutliche Differenzierungen ähnlicher Art, wie wir sie bei den Centrosomen der Spinalganglienzellen beobachtet haben, so besonders die großen intranucleären Centrosomen der Fig. 23, insofern sie ein dunkelschwarzes Zentralkorn und eine helle Grundsubstanz erkennen lassen, welche letztere als Randzone erscheint.

Wieder einem andern Ganglion gehören die drei Ganglienzellen Fig. 25—27 an. Hier kamen die Centrosomen ungleich spärlicher vor, sie zeigten aber meist bedeutendere Dimensionen und im Zusammenhang damit auch wieder deutliche Strukturen im Sinne der intranucleären Centrosomen der Fig. 23. Fig. 25 enthält ein intranucleäres Centrosoma mit großem Zentralkorn und ein extranucleäres Centrosoma, in dessen Innern die dunkelschwarzen Partien an verschiedenen Stellen und in wechselnder Form auftreten; in Fig. 27 ist das dunkelschwarze Zentralkorn in dem extranucleären Centrosoma kuglig, in dem intranucleären Centrosoma dagegen hufeisenförmig gestaltet; auch die beiden intranucleären Centrosomen der Fig. 26 lassen in wechselnder Ausbildung helle Randzone und dunkles Zentralkorn unterscheiden.

Helle Grundsubstanz und dunkel tingierte Partien treten in den Centrosomen der sympathischen Ganglienzellen wieder in dem denkbar verschiedensten Verhältnis, sowohl was die Menge als die Gestalt anbetrifft, auf, ja sie zeigen hier noch größere Variationen als ich sie im Spinalganglion konstatiert habe.

DEHLER¹ hat, wie schon oben bemerkt, die Centrosomen in den sympathischen Ganglienzellen des Frosches ebenfalls gesehen, aber von ihnen angegeben, daß sie in einer bestimmten zentralen Lage im Ganglienzelleib auftreten (vgl. Ausführlicheres unten p. 182 ff.). Gewiß gibt es auch solche Ganglienzellen, in bestimmten Ganglien mögen diese auch zahlreicher sein, in den meisten sympathischen Ganglienzellen liegen die Centrosomen aber nicht zentral, sondern wie bei den Spinalganglienzellen an den verschiedensten Stellen, nicht nur im Zelleib, sondern auch im Zellkern, und treten sie nicht bloß in der Einzahl, sondern zu vielen auf. Dagegen hat DEHLER die Differenzierung der Centrosomen in eine helle Grundsubstanz und eine dunkler färbbare meist als Zentralkorn erscheinende Masse erkannt, wenn auch anders gedeutet, insofern er die helle Randzone als Sphäre ansieht, eine Auffassung, der ich auf Grund meiner Befunde nicht beistimmen kann (vgl. Ausführliches unten p. 185).

Im ersten Teil dieser Zelluntersuchungen² habe ich von den Nucleolen der Sympathicuszelle des Frosches angegeben, daß sie ebenfalls aus einer schwach färbbaren Grundsubstanz und aus einer zweiten stärker tingiblen Substanz bestehen. Im Sympathicus des Frosches zeigen die freien Centrosomen eine solche Ähnlichkeit mit den Nucleolen, daß beide Elemente häufig nur schwierig auseinandergehalten werden können. Wenn nicht die so auffällige Übereinstimmung der Centrosomen des Sympathicus mit den Centrosomen der Spinalganglienzellen des Frosches und der Säugetiere bestünde, und es bei letzteren nach meinen oben mitgeteilten Befunden nicht ganz ausgeschlossen wäre die hier auftretenden Centrosomen als Nucleolen zu deuten, so würde ich auch heute noch die Centrosomen des Sympathicus als Nucleolen ansehen, die in den Zelleib übertreten. In meiner Arbeit »die Ganglienzelle³« habe ich die freien Centrosomen noch direkt als wandernde Nucleolen beschrieben und sie mit der Entstehung der Schollen in Zusammenhang gebracht; ich ließ mich damals über dieselben (p. 705—707) folgendermaßen aus: »Ich erwähnte oben die kleinen und mittelgroßen Nucleolen, welche sich bei Doppelfärbungen anders verhalten als die ‚Hauptnucleolen‘ und im Gegensatz zu diesen als ‚Nebennucleolen‘ bezeichnet wurden. Sie nehmen stets genau dieselbe Färbung an wie die Schollen. Ich habe die ZIMMERMANNsche

¹ DEHLER, l. c.

² Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

³ l. c.

Doppelfärbung in zweifacher Weise angewandt, worüber ich an anderer Stelle ausführlicher berichten werde. Bei der einen färben sich die Schollen tief rot; in diesem Falle sind auch die Nebennucleolen dunkelrot tingiert, während die Hauptnucleolen mehr ein rosa Aussehen zeigen, und der übrige Inhalt des Kerns, wie schon oben bemerkt, sehr schwach gefärbt und in einem Mischton von rot und blau erscheint. Die Nebennucleolen stechen deshalb im Kern scharf hervor. Bei der andern Methode der ZIMMERMANNschen Doppelfärbung, welche sich eng an die AUERBACHSchen Angaben anschließt, wird der Hauptnucleolus intensiv rot gefärbt, die Nebennucleolen dagegen bläulich und die krümelige Inhaltsmasse des Kerns wieder nur sehr schwach und in ähnlichem Tone wie beim ersten Verfahren. Auf diesen Präparaten zeigen auch die Schollen wieder genau den bläulichen Ton der Nebennucleolen. Bei der HEIDENHAINschen Beizmethode leuchten, wenn man nur wenig entfärbt, die Schollen oder doch eine größere Anzahl von ihnen durch dunkelschwarzen Ton hervor; dieselbe intensive Schwarzfärbung weisen auch die Nebennucleolen auf, während der Hauptnucleolus heller, oft bedeutend heller erscheint. Besonders scharf trat dieser Gegensatz zwischen den beiden Nucleolenarten dann hervor, wenn ich, wie es öfter geschah, ein bereits einmal nach der HEIDENHAINschen Methode behandeltes, schon etwas verblichenes Präparat noch ein zweites Mal demselben Prozeß unterwarf, was bei Glycerineinschluß der Schnitte keine Schwierigkeiten macht. Die Nebennucleolen sind es nun, welche an die Stelle der Kernfortsätze der Wirbellosen treten und an der membranfreien Seite des Kerns in den Zelleib wandern und sich hier nach allen Richtungen verbreiten. Läßt man bei der HEIDENHAINschen Behandlung die Schnitte längere Zeit in der Beize, so verlieren die Schollen ihre Färbung, während die Nebennucleolen schwarz bleiben und dann scharf in dem ungefärbten Zelleib hervorstechen. Durchmustert man in dieser Weise behandelte Schnitte, so findet man die Nebennucleolen auf allen Stadien der Auswanderung. Bisweilen sieht man sie auch aus allseitig von der Membran umhüllten Kernen austreten und sich, indem sie amöbenartig Fortsätze entsenden, durch die Membran zwängen. Auch im Zelleib selbst erscheinen die Nebennucleolen nicht immer absolut kugelig, sondern bisweilen mit kleinen Ausläufern versehen. Sie bewegen sich also amöbenartig. Genau dieselben Verhältnisse beobachtete ich bei den mit Jodgrünfuchsin behandelten Schnitten. Hier heben sich die Nebennucleolen im Protoplasmaleib der ‚Schollen-Ganglienzellen‘ nur durch ihre rundliche

Form und die schärfere Begrenzung von den gleichgefärbten Schollen ab. Ihr Übertritt in den Zelleib läßt sich auch an solchen Präparaten sehr deutlich verfolgen. Die Zahl der in den Zelleib über tretenden Nebennucleolen ist eine sehr verschiedene. Bisweilen traf ich auf einem Schnitt sieben bis acht, und zwar an den verschiedensten Stellen des Zelleibes, meist aber weniger, nicht selten auch nur einen. In diesem letzten Falle sind sie schon beschrieben, aber ganz irrig gedeutet worden, nämlich beim Sympathicus des Frosches. Sie entsprechen nämlich den von DEHLER¹ hier als Centrosomen beschriebenen Gebilden. Zu einer solchen Auffassung kann man leicht kommen, wenn man dieselben nicht auf einer breiteren Grundlage untersucht. DEHLER hat mit der HEIDENHAINschen Beizmethode gearbeitet. Hier stechen bei starker Entfärbung die Nebennucleolen, wie ich schon oben erwähnte, in dem ganz farblosen Zelleib durch ihr tief-schwarzes Aussehen stark hervor, zumal in der Sympathicuszelle des Frosches, da bei dieser die Schollen entweder ganz fehlen oder, wenn vorhanden, sehr häufig nur peripher vorkommen und das innere grobfibrilläre Spongionplasma des Ganglienzelleibes (vgl. oben) seinen Farbstoff bei der Beize sehr leicht abgibt. Die Nebennucleolen erinnern in solchen Fällen, besonders wenn sie nur in der Einzahl auftreten, allerdings stark an die bei andern Zellen als Centrosomen beschriebenen Bildungen. DEHLER bildet ferner seine Centrosomen mit einem hellen Hofe ab. Auch in dieser Form erscheinen die Nebennucleolen bisweilen sowohl innerhalb als außerhalb des Kerns. Hier wie dort bemerkt man nämlich neben den durchweg schwarz gefärbten Nebennucleolen auch solche, welche nur in ihrem Innern tingiert sind, peripher aber einen hellen Randsaum zeigen; bei manchen ist der letztere sehr breit, und die gefärbte Partie erscheint nur als zentraler, dunkler Punkt. Die Nebennucleolen bieten dann genau das Bild der von DEHLER bezeichneten sog. Centrosomen², nur sah ich sie selten so groß und die meisten ohne hellen Hof. Auch ganz farblose, wie helle Ringe aussehende, Nebennucleolen kommen im Kern wie im Zelleib vor, oft neben ganz dunkel gefärbten. Da wir es nach dem Gesagten hier unmöglich mit

¹ DEHLER, Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzellen des Frosches. Archiv für mikr. Anat. 1895.

² Von Interesse ist, daß MANN centrosomenartige Gebilde in den Kernen von sympathischen Ganglienzellen und Pyramidenzellen der Großhirnrinde bei Säugern angibt (Histol. chang. induc. in symp., motor and sens cells by funct. activ. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIX. 1894—1895).

Centrosomen zu tun haben können, so entsteht die Frage: ‚Was bedeuten die Nebennucleolen?‘

Zum Schluß will ich noch kurz der centrosomenartigen Bildungen gedenken, die ich bei den Spinalganglienzellen einer jungen (4 Tage alten) Katze mit großer Regelmäßigkeit getroffen habe (Figg. 33–37 der Taf. XVIII *ct*). Dieselben waren meist kugelig, bisweilen aber auch eckig (Fig. 33), wie wir dies auch bei den Centrosomen des Hundes konstatiert haben (vgl. Fig. 6, Taf. XVIII); sie lagen oft zu mehreren direkt aneinander, als wenn sie aus einem Muttercentrosoma entstanden wären (Fig. 34), und zeigten bisweilen eine eigenartige, wohl durch Knospung zu erklärende Gestalt (Fig. 35); sie traten meist im Zelleibe, bisweilen, aber seltener, im Zellkern oder auf der Grenze zwischen beiden (Fig. 37) auf und stimmten in der Färbung genau mit den Centrosomen des Hundes und des Frosches überein. Öfter unterschieden sie sich kaum von den Nucleolen.

Ob die traubenförmigen Bildungen *ct'*, welche die Figg. 38 und 39 auf Taf. XVIII im Zelleib der Ganglienzellen zeigen, und die ich öfter bei der Katze traf, mit den Centrosomen zusammenzubringen sind, vielleicht durch unvollkommene Teilung resp. Knospung entstanden zu denken sind, muß ich für heute noch unentschieden lassen.

III. Vergleichender Teil.

Im folgenden will ich nachzuweisen suchen, daß die von mir beschriebenen Sphären und Centrosomen auch wirklich den Sphären resp. Centrosomen der Autoren entsprechen.

Bezüglich der Sphären bemerkte ich oben schon, daß bei dem gleichen Objekt, für welches ich die Sphären beschrieben habe, d. h. bei den Spinalganglienzellen des Frosches, solche auch von anderer Seite angegeben worden sind, nämlich von LENHOSSÉK¹. Daß wir beide die gleichen Gebilde vor uns gehabt haben, beweist allein schon ein Vergleich meiner Fig. 1, Taf. XVII mit der LENHOSSÉK'schen Abbildung, die ich als Fig. XVIII auf Taf. XIX kopiert habe. In beiden zeigen die Sphären nicht nur dieselbe Größe und Lage, sondern auch die gleiche Differenzierung in Zentralkorn und Rindenzone. Der wesentliche Unterschied besteht nur darin, daß die Rindenzone der

¹ LENHOSSÉK, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Archiv für mikr. Anat. 1895.

LENHOSSÉKschen Sphäre homogen erscheint. Ich habe oben wiederholt betont, daß in manchen Fällen die von mir beschriebenen Radiärfasern resp. Körnchen der Rindenzone sehr undeutlich werden (vgl. z. B. Taf. XVII, Fig. 2 und namentlich Fig. 22 *b*); besonders gilt dies von den Kanadabalsampräparaten, wie sie LENHOSSÉK ausschließlich benutzt hat. Stets vollständig homogen erschienen auch auf meinen Präparaten die Sphären, wenn die Objekte nicht mit Sublimat, sondern mit Alkohol gehärtet waren, wie dies die Fig. 23 der Taf. XVII demonstriert. Statt des starken Körnchenkranzes, der auf den Glyzerinschnitten die Sphären meist nach außen abgrenzt, sehen wir in diesem Alkoholpräparat Fig. 23, ähnlich wie in der LENHOSSÉKschen Figur (Kopie Fig. XVIII auf Taf. XIX), meist eine Membran als äußeren Abschluß der Sphäre.

LENHOSSÉK läßt sich über seine Sphären folgendermaßen aus (p. 355): »Verfolgt man nun die Körner der zweiten Gattung an den HEIDENHAINschen Bildern von der Peripherie des kugelförmigen Protoplasmaabschnittes nach dessen Zentrum hin, so findet man zunächst, daß sie je mehr nach innen, desto mehr an Dichtigkeit zunehmen. Dies stimmt überein mit den Thioninbildern. Aber während bei diesen die Körnelung auch die zentrale Stelle, auch das eigentliche Zentrum des Zellkörpers überschwemmt, tritt uns an den Bordeaux-Hämatoxylinbildern ein andres Verhalten entgegen. Schon in einiger Entfernung vom Zentrum hört die Körnelung mittels einer kreisförmigen Linie auf. In der Mitte des Protoplasmas taucht nun, eingebettet in das granuliertes Plasma, ein relativ kleines, helles, wohl konturiertes, kugelförmiges Gebilde auf, das sich durch seine ganz homogene Beschaffenheit und durch seine besondere Färbung von der Umgebung äußerst plastisch abhebt. Es zeigt eine geradezu metachromatische Färbung, indem es nicht die reine Bordeauxtinktion annimmt, sondern eine Bordeauxtinktion mit der Beimischung eines leicht bläulichen, offenbar vom Hämatoxylin herrührenden Tones. Das deutliche Hervortreten des Gebildes wird dadurch sehr gefördert, daß es innerhalb des von den Körnern ausgesparten Raumes noch seine eigne scharfe Grenzlinie besitzt und von den Körnern wenigstens sehr oft durch einen schmalen weißen Hof geschieden ist. Der Gegenwart dieses hellen Saumes ist es zu verdanken, daß die Grenzlinie des Gebildes recht genau untersucht werden kann. Sie zeigt sich in allen Zellen, wo sie in verlässlicher Weise zur Ansicht kommt, ganz regelmäßig, ohne Höcker oder dergleichen. Die Anwendung der stärksten Vergrößerungen läßt keinen Zweifel darüber,

daß die Linie keineswegs durch perlschnurartig aneinandergereihte Mikrosomen gebildet wird. Ihre scharfe Ausprägung läßt sie manchmal als feine Membran erscheinen, aber in der Mehrzahl der Fälle bekommt man mehr den Eindruck, daß es sich bloß um eine Grenzmarke handelt, die durch das Aneinandergrenzen zweier substantiell verschiedener Protoplasmatheile zu stande kommt. « p. 356/357: »Was die Form des Scheibchens betrifft, so bietet es typisch die Gestalt eines regelmäßigen Kreises dar, mag die Zelle, der es angehört, noch so extrem verlängert sein. Da es auch an Querschnitten der Zellen in derselben regulären Kreisform erscheint, so ist klar, daß hier ein regelmäßig kugelförmiges Gebilde vorliegt. Zwar kommen ab und zu auch längliche Formen vor, allein ich könnte mich nicht entschließen in ihnen etwas anderes als Verzerrungsfiguren, Kunstprodukte, zu erblicken¹.« p. 357/358: »Genau im Zentrum der homogenen Scheibe bemerkt man in allen Zellen, wo die in Rede stehenden Dinge überhaupt zur Darstellung gelangen, noch ein weiteres Gebilde: einen kleinen aus Körnern zusammengesetzten Körper, im ganzen von 1—2 μ Durchmesser, der sich mit dem Hämatoxylin der HEIDENHAINschen Färbung in äußerst intensiver Weise, nicht weniger lebhaft als das Kernkörperchen, verbindet. Es handelt sich in der Mehrzahl der Fälle um ein rundes, aber durch seine unregelmäßige Begrenzung sehr oft maulbeerförmig erscheinendes Gebilde. Sieht man genau zu, so erkennt man, daß das Gebilde keinen strukturlosen ganz einheitlichen Körper bildet, sondern ein Multiplum von unmeßbar feinen Pünktchen, die in eine schwächer gefärbte Verbindungsmasse eingebettet zu sein scheinen. In Betreff der Zahl dieser feinen mikrokokkenartigen Körnchen, die übrigens von verschiedener Stärke sein können, und die die eigentlichen Träger der Schwarzfärbung des ganzen Gebildes sind, vermag ich nur soviel anzugeben, daß sie jedenfalls mehr als ein Dutzend beträgt. Das Häufchen präsentiert sich aber nicht immer in der beschriebenen regelmäßigen Gestalt. Es kann eine unregelmäßige zackige oder längliche Form aufweisen. Nicht selten sieht man einzelne Körnchen oder Körnchengruppen sich aus dem Bestand des Körperchens los-trennen, ja in manchen Fällen findet man statt eines Häufchens zwei oder drei getrennt nebeneinanderliegen. Möchte ich mich auch eines ganz bestimmten Urteils darüber enthalten, inwieweit bei einer solchen Anordnung der Körnchen präformierte Verhältnisse vorliegen oder

¹ Das gilt z. B. auch von der Sphäre der in Fig. 23, Taf. XVII abgebildeten Ganglienzelle, welche durch Alkohol konserviert war.

inwieweit es sich um Erscheinungen handelt, für die die Mißhandlungen bei der Präparation verantwortlich zu machen sind, so muß ich doch sagen, daß mir letzteres immerhin viel wahrscheinlicher scheint. Das Hauptgewicht möchte ich darauf legen, daß ich diese zentralen Körnchen in geeigneten Präparaten nie vermißt habe. Zeichnet sich das Gebilde in Bezug auf die Stärke der Färbung durch seine Affinität dem Hämatoxylin gegenüber aus, die derjenigen des Kernkörperchens nicht nachsteht, so steht es, was das Festhalten des Farbstoffes betrifft, entschieden hinter diesem zurück, namentlich bei kleineren Zellen, und dies erklärt uns nebst dem Fehlen der Körner der zweiten Gattung im Endoplasma, warum die allerkleinsten Elemente keine günstigen Specimina zur Untersuchung der fraglichen Verhältnisse bilden. Der Farbstoff wird aus dem Gebilde bei der Extraktion nicht auf einmal spurlos entzogen, sondern es tritt uns als Zwischenstadium ein Zustand der schwachen, diffusen Färbung entgegen, bei dem das kleine Gebilde sich als einheitlicher Körper ohne Spur jener körnigen Einschlüsse präsentiert« (vgl. oben p. 151 mein Zitat).

In der Deutung der einzelnen Teile der Sphäre weicht LENHOSSÉK in einem wichtigen Punkte von mir ab. Er sagt (p. 359/361): »Ich gelange zum schwierigeren Teil meiner Aufgabe, indem ich daran gehe, die geschilderten Bildungen terminologisch zu kennzeichnen und mit den Befunden anderer in Zusammenhang zu bringen. Daß es sich um Centrosom und Sphäre handelt, liegt auf der Hand. Die Schwierigkeit liegt angesichts der in der Literatur über diese Dinge herrschenden Kontroversen in der Frage, was wir hier als Centrosom, was wir als Sphäre bezeichnen sollen? Das zentrale Körnchenhäuflein ist ohne Frage identisch mit dem Zentralkörperchen VAN BENEDENS¹. Schon etwas schwieriger ist der Vergleich mit den Darstellungen BOVERIS², aber ich bin schließlich zur Überzeugung gekommen, daß sich unser Körnerhaufen doch mit dem deckt, was BOVERI — wenigstens in gewissen Stadien der Befruchtung des *Ascaris*-Eies — als Centrosoma bezeichnet hat. Dagegen stimmt es nicht überein mit dem, was für FLEMMING³ und M. HEIDENHAIN⁴ ein

¹ VAN BENEDEN et A. NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalocéphale. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. Tome XIV. 1887.

² TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft 2. Jena 1888.

³ W. FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

⁴ M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma. Ebenda. Bd. XLIII. 1894.

Zentralkörper ist, sondern entspricht dem Mikrozentrum des letztern Autors. Von diesen Namen möchte ich das Wort *Centrosoma* bevorzugen, weil es richtig gebildet, als *Terminus technicus* vortrefflich geeignet und, wie mir scheint, auch am meisten eingebürgert ist. Ein ähnliches, in seinem Innern eine größere Zahl von Körnchen einschließendes *Centrosom* ist uns nun durchaus keine neue Erscheinung. Tritt uns doch gleich bei der ersten Beschreibung dieses Gebildes, bei derjenigen bei VAN BENEDEX, ein derartiges *Centrosom* entgegen, und auch seitdem sind mehrere Zellgattungen bekannt geworden, bei denen ein ähnlich gebautes *Centrosom* vorliegt. Ja ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die Anwendung der meiner Überzeugung nach für eine verlässliche Darstellung dieser Dinge vor allen andern Methoden geeigneten HEIDENHAINschen Färbung auch bei den Zellen, wo das *Centrosom* bisher als einheitlicher, strukturloser großer Klumpen gesehen wurde, noch eine derartige innere Konstitution dieses Gebildes enthüllen wird. HEIDENHAIN¹ Verdienst ist es zuerst ausführlich dargelegt zu haben, daß in den Bau des *Centrosoms* außer den Körnchen noch ein zweiter Bestandteil eingeht: eine schwach färbare Zwischenmasse, die die Körnchen miteinander verbindet. Ich vermag die Beobachtungen HEIDENHAINs für mein Objekt vollauf zu bestätigen und möchte auf diese Zwischensubstanz besonderes Gewicht legen. Denn in ihrer Gegenwart erblicke ich dasjenige, wodurch das ganze Gebilde, mag es in seinem Innern noch so viele Körnchen beherbergen, doch immer in seiner Eigenschaft als einheitlicher Körper gewährleistet ist.*

Unter dieser Zwischensubstanz ist das von mir als Grundsubstanz bezeichnete Element der Sphären zu verstehen. Daß diese Grundsubstanz als Hof um das *Centrosoma* auftreten kann und sich auch in die Rindenpartie der Sphäre als Zwischensubstanz der Stadien fortsetzt, ist LENHOSSÉK entgangen. Da er die Radiärstreifung resp. Körnelung der Rindenpartie der Sphäre nicht gesehen hat, kommt er zu einer ganz irrigen Deutung des peripheren Abschnittes der Sphäre, indem er hierüber schreibt (p. 362, 363): »Einer viel größeren Schwierigkeit begegnen wir, wenn wir uns zur Deutung des zweiten hier in Betracht kommenden Gebildes, jener hellen, wohlabgegrenzten Zone um das *Centrosom* herum, wenden. Würden wir dem in der letzten Zeit fast allgemein eingebürgerten Brauch folgen, so hätten wir diese helle, homogene Scheibe ohne weiteres als Sphäre zu

¹ HEIDENHAIN selbst bezeichnet als seine Vorgänger in dieser Hinsicht FLEMMING, PRENANT und NICOLAS.

bezeichnen. Denn ohne Frage haben wir es mit demselben Gebilde zu tun, das in so zahlreichen neuen Publikationen mit diesem Namen bedacht wird. Immer handelt es sich um ein kleines, den Zentralkörper umfassendes, kugelförmiges Gebilde, das fast immer eine homogene strukturlose Beschaffenheit aufweist und sich durch seine dunkle Färbung gegen seine Umgebung mehr oder weniger scharf absetzt. Besonders schön scheint die strukturelle Eigenart des Gebildes mit jenem Verfahren zur Ansicht zu gelangen, das RAWITZ¹ unlängst bekannt gegeben hat, wenigstens nach den Abbildungen dieses Forschers geurteilt. Aber ich kann gewisse Bedenken gegen diese Anwendung des Namens Sphäre nicht unterdrücken. Sie gründen sich erstens auf die Tatsache, daß dasjenige, was hier als Sphäre benannt wird, durchaus nicht dem entspricht, was VAN BENEDEN unter dem Namen Sphère attractive in die Literatur eingeführt hat. Betrachten wir die Bilder, die der belgische Forscher von den *Ascaris*-Eiern gibt, so gelingt es, glaube ich, die von uns an unserm Objekt beschriebenen drei Bestandteile aufzufinden: eine große körnige Protoplasmakugel, in deren Mitte eine kreisförmig abgegrenzte helle Stelle und in deren Zentrum wieder das kleine runde, aus einem Körnchenhaufen bestehende Centrosom. Außer dem Centrosom bezeichnet nun VAN BENEDEN alles übrige als Attraktionssphäre und unterscheidet daran zwei Zonen: eine helle Markzone und eine stark körnige, sich als große Kugel darstellende Rindenzone. Unsrer Zentralscheibe, also die Sphäre der neueren Autoren entspricht demnach nicht der ganzen Attraktionssphäre VAN BENEDENS, sondern nur deren Markscheibe.« Ich komme auf die VAN BENEDENSCHEN Angaben unten noch ausführlicher zurück.

Ebenso im Irrtum befindet sich LENHOSSÉK über die Lage der Sphäre, wenn er schreibt p. 365: »Ein Punkt, den ich noch kurz zur Sprache bringen möchte, betrifft die gesetzmäßige Stellung des Centrosoms im Zellkörper. Es gibt vielleicht keine zweite Zellgattung, bei der die Tatsache, daß das Centrosom durchaus nicht wo immer in der Zelle liegen kann, sondern daß ihm unweigerlich eine bestimmte Stelle im Zellprotoplasma zum Sitze zugewiesen ist, deutlicher zur Ansicht kommt, als hier, was wohl mit der relativ regelmäßigen Form unserer Zellen zusammenhängt. Das Centrosom liegt immer im Hauptteil des Zellkörpers, in der Mitte des Endoplasmas, nie in der unmittelbaren Nachbarschaft des Kerns. Es fällt immer

¹ B. RAWITZ, Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. p. 555.

in die Linie, die die Zelle in der Längsrichtung in zwei gleiche Teile teilt, und die bei der regelmäßigen Beschaffenheit unsrer Zellen in der Regel die Mitte des einen Poles mit der Mitte des Kerns und der Mitte des andern Pols verbindet. Man kann diese Linie als Zellenachse bezeichnen. Die Stelle aber, wo diese Linie das Centrosom schneidet, entspricht nie der Mitte ihrer Länge, sondern liegt stets zu dem einen Ende, und zwar dem Fortsatzende näher.« . . . p. 367: »Wenn diese beiden Erklärungsversuche scheitern, so bleibt, glaube ich, nichts andres übrig, als das Walten eines speziellen vielleicht gerade nur für unsre Zellen gültigen Lagegesetzes anzunehmen. Dieses Gesetz glaube ich nun in dem durch planimetrische Messungen nachweisbaren Tatbestand erkannt zu haben, daß die überschüssige Substanzmenge auf der einen Seite ungefähr der Ausdehnung des Kerns entspricht. Eliminiert man diesen, so ist das Gleichgewicht zwischen den beiden Hälften hergestellt. Das Centrosom ist also in den Spinalganglien des Frosches wohl ein Zentralgebilde in Bezug auf das Zellprotoplasma mit Abzug des Kerns, nicht aber in Bezug auf die kernhaltige Gesamtzelle. Der Kern tritt in die zu beiden Seiten des Centrosoms gleichmäßig verteilte Zellmasse als ein Fremdes ein, und verleiht der einen Hälfte ein Übergewicht, ohne eine entsprechende Verlagerung des Centrosoms bewirken zu können.«

Diese Auffassung wird aufs schlagendste widerlegt durch die Tatsache, daß die Sphären an allen möglichen Punkten der Ganglienzelle, ja selbst im Kern derselben auftreten, und vor allem durch die Massenhaftigkeit, mit der sie in vielen Zellen vorkommen.

LENHOSSÉKS Auffassung vom Bau der Ganglienzelle muß ich noch in einem andern Punkte entgegentreten. LENHOSSÉK sagt am Anfange seines Aufsatzes p. 345: »Als ich vor einigen Monaten meine im vorigen Sommer begonnenen und mit dem Beginn des Wintersemesters einstweilen zurückgelegten Untersuchungen über die Protoplasmastruktur der Nervenzellen wieder aufnahm, wurde meine Aufmerksamkeit sehr bald durch gewisse Bauverhältnisse in den Nervenzellen der Spinalganglien des Frosches gefesselt, die unverkennbar auf die Anwesenheit von derartigen Bildungen in diesen Zellen hinwiesen, wie sie als Centrosom und Sphäre in manchen andern Zellen in den letzten Jahren nachgewiesen worden sind. Die Wahrnehmungen, die mich zur Annahme solcher Zellbestandteile hinführten, waren folgende: Zunächst fiel die konstant sehr stark exzentrische Lage des Kerns auf. Noch mehr überraschte die Beobachtung, daß der Kern an seiner dem Hauptteil des Zellkörpers

zugewandten Seite in zahlreichen Fällen eine kleine Abplattung oder eine napfartige Vertiefung erkennen ließ, ein Verhalten, das bisher trotz genauer Untersuchungen über die fraglichen Zellen gänzlich übersehen worden war.« p. 345/346: »Mußte diese Kerneinbuchtung angesichts der Aufklärungen, die wir über die Entstehungsweise der ganz analogen Erscheinung an den Leukocytenkernen M. HEIDENHAIN¹ verdanken, im höchsten Grade verdächtig erscheinen für die Gegenwart eines sie mechanisch hervorbringenden dichteren kugelförmigen Zellenbezirks, einer Sphäre, so sprach für die Anwesenheit einer die Architektur des Protoplasmas als regulatives Zentralgebilde beherrschenden Zellbestandteiles, eines Centrosoms, die an allen Zellen nachweisbare Einrichtung, daß die bei den Spinalganglienzellen des Frosches so besonders schön ausgesprochene konzentrische Anordnung des Protoplasmas als Mittelpunkt nicht den Zellkern umkreist, sondern einen andern, dem Zellprotoplasma angehörenden, unweit von der Zellmitte gelegenen Punkt« . . . und p. 354: »An passenden Präparaten hebt sich in der Zelle dieses mit Hämatoxylinkörnern dicht beladene Feld als eine große körnige Kugel hervor, die sich mit einem Stückchen ihrer Peripherie in die Einbuchtung des Kerns genau hineinlegt, und man bekommt gleich auf den ersten Blick den Eindruck, daß es sich in jener Kerndelle um das Ergebnis einer mechanischen Kompression von Seiten dieses offenbar dichter gebauten Protoplasma bezirkes handelt.«

LENHOSSÉK betont an dritter Stelle schließlich noch, daß an der Kerndelle eine starke Anhäufung der Schollen stattfindet. Ich habe die Kerndelle sehr oft gesehen, ebenso die hier massenhaft auftretenden Schollen, welche sich in dieser Gegend besonders stark färben (vgl. Fig. 31, Taf. XVIII), habe mich aber nicht überzeugen können, daß dieser Befund mit den Centrosomen in Zusammenhang steht. Denn erstens kommt eine ähnliche kreisförmige Anordnung der Schollen resp. des Protoplasmas der Ganglienzelle, wie sie LENHOSSÉK beschreibt, in Ganglienzellen vor, die kein Centrosoma enthalten (vgl. Fig. 31, Taf. XVIII), anderseits findet sich oft eine starke Anhäufung gleich dunkel gefärbter Schollen am Kern, ohne daß eine kreisförmige Anordnung der Schollen im Zelleib oder eine Delle im Kern auftritt. Dagegen konnte ich sehr oft konstatieren, daß eine

¹ M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centalkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. p. 423.

derartige Ansammlung von dunklen Schollen am Kern dort auftrat, wo derselbe (oft mehr oder weniger fingerförmige) Fortsätze in das Protoplasma entsendete (Fig. 32, Taf. XVIII), ähnlich wie sie KORSCHOLT¹ in den Drüsenzellen beobachtet hat. Ich glaube daher, daß die Delle am Kern resp. die starke Anhäufung der Schollen am Kern und ihre auffallende starke Färbung in dem KORSCHOLT'schen Sinne zu deuten sind, nämlich als Andeutung eines besonders regen Stoffwechsels resp. Stoffaustausches zwischen Kern und Zelleib, zumal man in allen diesen Fällen, so auch beim Auftreten der Delle, fast ausnahmslos die Tatsache konstatieren kann, daß die sonst so deutliche und dicke Kernmembran an diesen Stellen ganz verschwindet und Kern- und Zelleibbestandteile direkt aneinanderstoßen (vgl. Figg. 31 und 32, Taf. XVIII), worauf ich noch in einem andern Aufsatze eingehender zurückkommen werde.

Was die von mir beschriebenen freien Centrosomen anlangt, so sind diese, wie schon oben erwähnt, bei einem meiner Untersuchungsobjekte, nämlich dem Sympathicus des Frosches, bereits von DEHLER beobachtet worden, wie die Fig. XV auf Taf. XIX zeigt, welche eine Kopie einer diesbezüglichen Abbildung DEHLERS ist. Nur befindet sich DEHLER Betreff der Centrosomen erstens in demselben Irrtume, den LENHOSSÉK für die Spinalganglienzellen begangen hat, indem er sie stets in ganz bestimmter zentraler Lage des Zelleibes, und nur in der Einzahl annimmt, und hält er zweitens die Centrosomen der sympathischen Ganglienzellen für Sphären. Er sagt² p. 731—734: »Liegt in einem Zellquerschnitt der Kern in der Mitte des Bildes, dann scheinen die Schollen in ein- oder mehrfache Kreise um ihn gelagert. Ist dagegen eine Zelle längs oder schräg zur Längsachse geschnitten, so daß auch die Abgangsstelle des Nervenfortsatzes sichtbar ist — und nur solche Bilder werden von jetzt an berücksichtigt — dann finden wir die auffallende Tatsache, daß alle die schollen- und körnchenartigen Gebilde sich nicht um den Kern in Ovalen gruppieren, sondern konzentrisch um einen Punkt, der zwischen Kern und entgegengesetztem Pol gelegen fast immer genau der Mitte der Zelle entspricht. Größere Schollen liegen freilich auch dann noch als äußerste oberflächlichste Schicht nahe der Zellperipherie und umgreifen mit dieser den Kern, der eventuell in einer Ausbuchtung

¹ EUGEN KORSCHOLT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. SPENGLER, Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. IV. 1891.

² A. DEHLER, Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympath. Ganglienzellen des Frosches. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVI.

liegt, aber die gegen die Mitte zu gelegenen feineren Gebilde lassen in ihrer Gruppierung den Kern geradezu unberücksichtigt. Wie es scheinbar nur mit der Eisenhämatoxylinmethode von M. HEIDENHAIN und ihren Kombinationen (Bordeaux-Vor-, besonders aber Rubin-Nachfärbung) nachzuweisen ist, nehmen die Gebilde von der Peripherie gegen die Zellmitte in den allermeisten Fällen regelmäßig an Größe, Dichtigkeit und Gehalt an chromophiler Substanz ab, ja in günstigen Schnitten — und von solchen besitze ich nicht wenige — verlieren sich diese Gebilde in jetzt völlig kreisförmiger Schichtung je näher der Mitte, desto mehr, so daß in der Mitte eine helle Scheibe nur von jener fein gekörnten Substanz gebildet wird, die ich unter I beschrieb. Aber nicht so ganz allmählich vollzieht sich dieser Übergang, vielmehr hat es den Anschein, als sei für die größeren Gebilde in überall gleich weiter Entfernung vom Mittelpunkte eine ziemlich schroffe Grenze gesetzt. Die Mitte ist frei und erscheint schon bei schwacher Vergrößerung als helleuchtende kreisrunde Scheibe von ungefähr 5—7 μ Durchmesser, die deutlich von der Umgebung verschieden, aber niemals durch ein etwa membranartiges besonderes Gebilde von ihr abgegrenzt ist; auch VAN BENEDENSche Granula sind nicht zu sehen. Inmitten dieser Scheibe taucht, in gut differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten schon bei einer 500fachen Vergrößerung deutlich sichtbar, hinwiederum jene Gruppe von tief schwarz gefärbten Körperchen auf, welche von FLEMMING und M. HEIDENHAIN zuerst, dann von andern bei ruhenden Leukocyten und Riesenzellen usw. und von mir jüngst an den roten Blutkörperchen des Hühnerembryos beschrieben wurden. Die Zentralkörpergruppe ist es offenbar, die diese Schichtung der Schollen und des übrigen Protoplasmas verursacht hat und trotz ihrer Kleinheit ihre physiologische Funktion, dem Aufbau der Zelle und dem Zusammenhalt ihrer Substanz vorzustehen, bis in den entferntesten Teil der Zelle wirken läßt. Um diese Gruppe als Mitte des Zellkörpers sind die kleinen und größeren Körnchen und Schollen konzentrisch gelagert, sie ist es, die mit dem um sie gelagerten und nach ihr sich richtenden Protoplasma den Kern einbuchtet und an den entfernten Pol verdrängt. Die Zentralkörpergruppe setzt sich zusammen aus scharf begrenzten kleinen Kügelchen von verschiedener Zahl und Größe, welche, wenn auch die dunkle Färbung der Chromatinschollen bei der Differenzierung in Eisenoxydammon ins Bläuliche übergeht, homogen schwarz gefärbt bleiben, fast so lange und so intensiv wie der Nucleolus im Zellkern. Besonders deutlich treten die Zentralkörperchen hervor, wenn die sie

umgebende runde Scheibe sich in Rubin hell rötet; sie liegen stets dicht beieinander und scheinen öfters durch eine schwächer gefärbte Zwischensubstanz verbunden. Ich habe bezüglich der Zentralkörper in den roten Blutzellen des Hühnerembryos die Ansicht vertreten, daß man in Anbetracht ihrer stets auf zwei oder drei beschränkten Anzahl und ihrer konstanten Größe jedem einzelnen eine gewisse Selbständigkeit und Individualität zuschreiben müsse. Die Zentralkörper, die in den sympathischen Ganglienzellen, in Zellen, welche sich nicht mehr teilen, zu einer Gruppe vereint beisammenliegen, haben mit ihrer Größe und geringen Anzahl auch wohl ihre individuelle Wichtigkeit verloren, sich wahrscheinlich »öfter als notwendig« geteilt, d. h. ohne daß ihnen der Kern und das Protoplasma in der Teilung folgte. Jedenfalls betone ich auch hier wieder den Wert und die physiologische Wirkung der Zentralkörpergruppe und kann der Protoplasmatische Scheibe und -Schichtung nur eine sekundäre Wichtigkeit zuschreiben. Anders verhält es sich freilich mit der Beantwortung der Frage, warum nicht in allen Zellen die Zentralkörpergruppe und das sie direkt umgebende Protoplasmabild nachzuweisen sei; hierzu möchte ich bemerken: Es ist nicht anzunehmen, daß manche sympathische Ganglienzelle von bestimmter Größe, Funktion oder Alter dieses Organ überhaupt nicht besitze; denn ich habe die Zentralkörper mit entsprechendem Protoplasmahof an verschiedenen großen Zellen gesehen. Ferner wird von vielen Autoren angenommen, daß die Ganglienzellen, einmal ausgebildet, sich überhaupt nicht mehr, auch nicht behufs Regeneration (ZIEGLER) teilen, vielmehr wie in ihrem Leben und Wirken, so auch in ihrem grundsätzlichen Aufbau beständig, konservativ seien. Daraus könnte man folgern, daß die Zentralkörper, bisher hauptsächlich bei Teilungsvorgängen beobachtet, nach der Ausbildung dieser Zellen verschwinden; aber dieser Annahme widerspricht auch ihr bisheriger Nachweis in ruhenden Zellen anderer Arten. Dann aber ist es klar, daß bei der Kleinheit der Zentralkörpergruppe und der »Sphäre« nicht besonders viele Schnitte so großer Zellen dieselben zeigen können. Endlich allerdings scheint die Zentralkörpergruppe und Sphäre manchmal durch darin und darüber gelagerte Körnchen und Schollen verdeckt worden zu sein; ich sage: »scheint«; denn ich möchte mich nicht verlocken lassen, den vorläufig durch keine sonstigen Tatsachen begründeten Glauben anzunehmen, daß durch die Funktion eine solche Verschiebung in der Anordnung des Protoplasmas und infolgedessen auch der Schollen zu stande komme.«

Ich habe auch vom Sympathicus des Frosches viele Dutzende von Ganglien untersucht und zum größten Teil in derselben Weise behandelt wie DEHLER, d. h. mit HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin, und kann behaupten, daß Sphären hier nicht vorkommen, sondern nur freie Centrosomen. Die gegenteiligen Angaben DEHLERS kann ich nur so erklären, daß die größeren Centrosomen, wie oben beschrieben worden ist, oft sehr deutlich eine Differenzierung in dunkleres Zentralkorn und helle Rindenzone erkennen lassen, wodurch sie denn ein den DEHLERSCHEN Bildern ähnliches Aussehen bekommen, wie ein Vergleich des rechten Centrosomas *ct* meiner Fig. 16 (Taf. XVIII), sowie des Centrosomas *ct* meiner Fig. 27 (Taf. XVIII) mit der Fig. XV von Taf. XIX, d. h. der Kopie einer DEHLERSCHEN Figur zeigt. In sehr vielen Fällen, wie ich hier noch einmal (vgl. auch das Citat auf p. 173) betonen will, fehlt aber diese Differenzierung und die Centrosomen erscheinen dann als durchweg gleichmäßig dunkle Vollkugeln (vgl. Figg. 13, 15, 17, 19—24 auf Taf. XVIII).

Bei der großen Übereinstimmung, welche die DEHLERSCHE Beschreibung der Centrosomen resp. Sphären des Sympathicus mit den Angaben LENHOSSÉKS über die Sphären resp. Centrosomen der Spinalganglienzellen zeigt, besonders was den Bau und die Lage der Sphären resp. Centrosomen sowie die Struktur des Ganglienzelleibes betrifft, möchte ich glauben, daß DEHLER bei seinen Untersuchungen sich durch die LENHOSSÉKSCHEN Beobachtungen hat mehr beeinflussen lassen, als er geneigt ist anzunehmen, wenn er am Ende seiner Arbeit auf p. 737/738 schreibt: »Die Untersuchungen, deren Resultate hier vorliegen, waren ihrem Ende nahe, als Herr v. LENHOSSÉK, mit dem ich an demselben Institut tätig zu sein die Ehre hatte, eine Beobachtung über das von ihm sogenannte »Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches« in einem Vortrag veröffentlichte. Wie dieser Forscher am Ende seines in den Sitzungsberichten der Würzburger physikalisch-medizinischen Gesellschaft erschienenen Vortrags voraussagte, ist also dem von ihm gelieferten ersten Nachweis von »Centrosom und Sphäre« in Nervenzellen ein zweiter bald nachgefolgt. Wenn mir nun auch in dankenswerter Weise mancher Meinungs-austausch ermöglicht war, so habe ich doch für meine Untersuchungen und Ansichten volle Selbständigkeit gewahrt; es haben sich denn auch neben mehreren einander entsprechenden Punkten einige Verschiedenheiten der Resultate und der theoretischen Ansichten ergeben, die sich nicht aus der Verschiedenheit des Objectes allein erklären.«

Die Centrosomen resp. Sphären treten, wie wir oben gesehen haben, im Sympathicus ebensowenig wie in der Spinalganglienzelle nur in einer bestimmten Gegend des Zelleibes auf, sondern an allen möglichen Punkten, vor allem auch im Kern und oft zu vielen in einer und derselben Zelle.

Gehen wir jetzt zur Beschreibung über, die von den Sphären resp. Centrosomen anderer von mir nicht untersuchter Zellen von den Autoren gegeben worden sind, so müssen wir zunächst die Angaben VAN BENEDENS¹, des Entdeckers der Sphären und Centrosomen, berücksichtigen. VAN BENEDEN unterscheidet (vgl. oben das Citat von LENHOSSÉK) ein Polkörperchen und eine dieses umgebende Attraktions-sphäre und in letzterer zwei verschiedene Zonen, nämlich eine helle Markzone und eine stark körnige sich als große Kugel darstellende, oft radiär streifige Rindenzone, von welcher er bemerkt, daß sie nach außen durch einen scharf hervortretenden Körnchenkranz abgeschlossen wird. Diese Schilderung paßt vollständig auf die von mir beschriebenen Sphären der Spinalganglienzellen des Frosches, wenn wir z. B. die Figg. 1, 2, 22 *c* und *d* der Taf. XVII in Betracht ziehen. Die VAN BENEDENSEHE Markzone entspricht dem von mir als hellen Hof bezeichneten Teil der Sphäre.

BOVERI² hat dann betont, daß die Sphären ein von dem Zelleib verschiedenes Protoplasma enthalten und dieses als Archoplasma bezeichnet. Auch dies stimmt durchaus für die Sphären der Froschganglienzelle. Denn wir wissen, daß dieselben vollständig selbständige Bildungen darstellen, welche eine Grundsubstanz und eingelagerte Körnchen enthalten, die sowohl untereinander als vom Zellprotoplasma der Ganglienzelle färberisch sich unterscheiden. BOVERI versteht unter dem Archoplasma die (meist radiär gestellten) Körnchen der Rindenschicht.

In den letzten Jahren sind in einer großen Anzahl von Arbeiten Sphären der verschiedensten Zellen beschrieben und abgebildet worden, die ebenfalls die allergrößte Übereinstimmung mit den von mir beobachteten Sphären der Froschganglienzelle aufweisen und zweifels-ohne diesen entsprechende Bildungen darstellen. Ich habe einen Teil der einschlägigen Zeichnungen der Autoren in den Figg. III—XIX der Taf. XVIII und XIX kopiert.

Figg. XII—XIV stellen drei Zellen aus der Leber von *Salamandra*

¹ VAN BENEDEN et A. NEYT etc. l. c.

² TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft 1, 2. Jena 1887, 1888.

mac. dar, welche von NIESSING¹ abgebildet worden sind und je eine deutliche Sphäre enthalten, die durchaus in ihrem Aussehen und Bau den Sphären der Froschganglienzellen gleichen. Berücksichtigt man noch die Beschreibung, die NIESSING von seinen Sphären gibt, so schwindet jeder Zweifel an der Identität beider Gebilde. NIESSING sagt p. 159/161: »In der Zellenruhe tritt nun noch eine andre Erscheinung mit den Zentralkörpern auf, die sogenannte Astrosphäre, auch Attraktionssphäre genannt. In dem Worte selbst liegt seine Erklärung, es ist eine Kugel, welche größtenteils von den Strahlen der Zentralkörper gebildet wird. Diese Erklärung ist aber nicht ganz zutreffend, insofern als das Wort nicht die ganze Strahlenausbreitung in der Zelle bezeichnen soll, sondern eine bestimmt abgrenzbare Kugel, in deren Mitte die Zentralkörper liegen. Es ist also nur eine kurze Strecke der Strahlen von den Zentralkörpern aus gerechnet in den Begriff dieses Wortes gefaßt. Es handelt sich aber hier nicht um eine überflüssige Wort- und Begriffsvermehrung, sondern um eine tatsächlich und sehr deutlich auftretende Erscheinung an den ruhenden Zellen. Man sieht nämlich die Zentralkörper in einem kugligen Körper liegen, wie auch VAN BENEDEN es schilderte, au centre de chacune des sphères se voit un globule. Bei entsprechend mit B.-E.-H.² gefärbten Leberpräparaten fällt die Astrosphäre sofort in die Augen, so daß sie schon bei schwächeren Vergrößerungen nicht bloß sichtbar, sondern auffällig ist. Sie erscheint dann als ein meist kugliger, oft aber auch ausgezackter, sich ziemlich scharf abgrenzender Körper, dessen Durchmesser sehr schwankt, öfters aber ungefähr auf ein Viertel des Kerndurchmessers zu schätzen ist. In einer Zelle ist stets nur eine Astrosphäre sichtbar. Sie ist natürlich nicht in allen Zellen, aber doch bei einem großen Teil derselben zu finden, so daß schon eine oberflächliche Durchmusterung eines Präparats eine ganze Anzahl vor Augen führt. Sie liegen nicht immer an den Kern gepreßt, sondern oft ganz frei im Protoplasma. Es entsteht nun die Frage, ob diese Astrosphären Kunsterzeugnisse sind, oder ob sie tatsächlich in der Zelle vorgebildet waren. Es liegen für den ersten Fall keinerlei triftige Gründe vor, sondern alles spricht dafür, daß die Astrosphären, so wie wir sie sehen, auch in der lebenden Zelle vorhanden sind. Sobald man nämlich gute Fixierungsmittel anwendet oder entsprechende Färbungen, so erscheinen die Astrosphären ohne weiteres. Durch meine Fixierungsmittel werden

¹ G. NIESSING, Zellenstudien. I. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVI.

² = Bordeaux-Eisenhämatoxylin.

die Astrosphären schon im ungefärbten Präparat deutlich und zwar mit denselben Eigenschaften wie im gefärbten Präparat sichtbar. Nach Sublimatfixierung und B.-E.-H. sieht man sie als hochrote Kugeln mit einem schwarzen Punkt in der Mitte der Zentralkörpergruppe, während das Zellprotoplasma mehr rosa gefärbt ist. HEIDENHAIN behauptet, daß die Färbung der Astrosphäre bei den Lymphocyten nur quantitativ von der des Protoplasma verschieden sei. Dies widerspricht den eben geschilderten Befunden bei den Leberzellen, es ist hier die Quantität und die Qualität der Farbe eine verschiedene. Und wenn man hier mit HEIDENHAIN der Farbenreaktion Bedeutung beimessen will, ist man berechtigt, die Astrosphäre für etwas Besonderes, Andersartiges zu halten, als einen bloß abgegrenzten Bezirk der Protoplasmastrahlung. HEIDENHAIN sucht dies dadurch zu erklären, daß er sagt, die Grenze der Astrosphäre werde von dem Körnerstratum gebildet und die Räume zwischen den Fibrillen innerhalb des Stratums würden absolut so eng, daß hier ein anderer Stoffwechsel und also auch andre Reaktionen Platz greifen als außerhalb desselben. Wäre dies der Fall, dann müßten sich eben aus diesem Grunde die Astrosphären nach dem Zentrum zu dunkler färben, während gerade das Umgekehrte, wie ich noch zeigen werde, stattfindet.« . . . P. 162: »Nach meinen Befunden bei den ruhenden Leber- und Milzzellen ist die Astrosphäre durchaus strahlig gebaut und zwar sind die Strahlen größtenteils sehr zart und in dichter Anordnung. Dieses strahlige Aussehen reicht indessen nur bis an die Grenze der Astrosphäre.« . . . P. 163: »Macht man die B.-E.-H.-Färbung etwas stärker oder läßt die Farbe etwas weniger ausziehen, so findet man bei Sublimatpräparaten (bei meinen Fixierungen auch ohne diesen Kunstgriff) Astrosphären, welche fast so schwarz gefärbt sind als die Zentralkörper, wobei aber die Räume in der Nähe der Centrosomen heller bleiben und der schwarze Ton nach der Grenze zu stärker wird. Die Zentralkörper können dabei ganz deutlich erscheinen. Hier ist nun die Färbung ganz gewiß qualitativ anders als die des Protoplasmas. Diese Schwarzfärbung kann nicht allein dadurch bedingt sein, daß die Fibrillen sich stärker gefärbt haben, denn dann wäre einmal die Grenze nach außen nicht so scharf, andererseits aber, und das ist der wichtige Punkt, müßte dann doch entsprechend der zunehmenden Dichte die Schwarzfärbung nach der Mitte zu an Stärke wachsen. Es müssen also andre Stoffe sein, welche diese Färbung verursachen. Und da bleibt nur übrig die Räume zwischen den Fibrillen dafür verantwortlich zu machen.

Diese werden nach der Peripherie hin an Masse größer und müßten durch Schwarzfärbung den geschilderten Effekt geben. So sind wir also dahin geführt worden in den interfilaren Räumen der Astrosphären einen besonderen Stoff anzunehmen, welcher von dem Zellprotoplasma verschieden ist und die Astrosphäre zu etwas Besonderem macht. Welcher Art dieser Stoff ist, das kann man nur vermuten. Es ist wohl möglich, daß wir in ihm das zu sehen haben, was BOVERI Archoplasma genannt hat «

Diese Schilderung paßt zum großen Teil fast wörtlich auch auf die von mir beschriebenen Sphären der Froschganglienzelle. Bemerkenswert ist vor allem, daß NIESSING eine Zwischensubstanz der (radiär gestellten) Körnchen der Rindenzone entsprechend meiner Grundsubstanz unterscheidet.

Auch die Abbildung, welche G. NIESSING in einer zweiten Arbeit¹ von den Lymphocyten der Leber von *Salamandra mac.* veröffentlicht, und von der ich auf Taf. XIX in Fig. XI eine Kopie gegeben habe, zeigt eine Sphäre sehr ähnlich denen der Froschganglienzelle.

Ebenso erinnern die von C. NIESSING² gezeichneten Sphären der Säugetier-Hodenzellen (der Mutter- wie der Tochterzellen) teilweise ungemein an die meinigen, wie die Kopien XVI und XVII der Taf. XIX zeigen. Die Beschreibung stimmt gleichfalls wieder für meine Sphären, p. 113: »In den Mutterzellen des Meerschweinchenhodens ist schon bei oberflächlicher Untersuchung ein kugliger oder ellipsoider Körper auffallend, welcher neben dem Kern im Zellplasma seine Lage hat. Sein Durchmesser beträgt etwa ein Viertel des Kerndurchmessers, sein Inneres ist meist in eine dunklere Rinden- und eine hellere Markschicht gesondert. In der letzteren ist ein schwarz gefärbtes Körnchen mit einer oft bis in das Protoplasma reichenden Fibrillenstrahlung zu finden. Durch diese Merkmale ist der Körper sofort als Sphäre mit dem Centrosom kenntlich.« . . . P. 121: »Die Sphäre tritt bei den Tochterzellen mit derselben Deutlichkeit hervor, wie bei den Mutterzellen. Sie bildet hier denselben scharf abgegrenzten runden oder ovalen Körper. Auch sind die Zentralkörper in der gleichen Anzahl zwei bis drei vorhanden; letzteres war allerdings äußerst selten zu konstatieren. Überhaupt ist die Sphäre genau wie in den Mutterzellen gebaut. Die Zentralkörper sind, sobald ihre Lage eine solche Beobachtung erlaubt, öfters durch deutliche Centrodesmosen

¹ GEORG NIESSING, Zellenstudien. II. Archiv für mikr. Anat. Bd. LV.

² CARL NIESSING, Die Beteiligung von Zentralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Ebenda, Bd. XLVIII.

miteinander verbunden. Von dem Mikrozentrum gehen zarte Fibrillenstrahlen aus mit einem in der Randschicht der Sphäre gelegenen Mikrosomenstratum, sie weichen jedoch darin von den Sphären der Mutterzellen ab, daß eine Rinden- und Markschieht nicht besonders hervortritt« . . . und p. 119: »Ich behaupte also, was mein Bruder auch schon zu beweisen versucht hat, daß die Sphäre nicht ein durch das VAN BENEDENSCHE Körnerstratum abgegrenzter, sonst aber mit dem übrigen Zellplasma gleichwertiger Bezirk der Fibrillenstrahlung ist, sondern besondere gegen das übrige Zellplasma verschiedene färberisch darstellbare Interfilarsubstanzen enthält, welchen, wie ich bei den Tochterzellen noch nachzuweisen suchen werde, sogar nach Loslösung von der Filarsubstanz noch gewisse Kräfte innewohnen.«

Auch in den Hodenzellen der Spermatoocyten von *Salamandra maculosa* kommen nach G. NIESSING¹ ganz gleichgebaute Sphären vor, wie folgende Sätze beweisen (p. 65/66): »Ich wende mich zunächst zu der Schilderung der Protoplasmastruktur solcher Zellen, in denen sich der Kern im Stadium des dichten Knäuels befindet. Hier ist regelmäßig eine wohl begrenzte und gut differenzierte Sphäre vorhanden. Sie liegt etwas getrennt vom Kern, ist rundlich oder oval und häufig am Rande mit Zacken oder Einbuchtungen versehen. Ungefähr in ihrer Mitte, oft auch etwas exzentrisch, liegen die Zentralkörper. Sie sind schwarz und ziemlich scharf gefärbt, verhältnismäßig sehr klein, entweder dicht beisammen oder deutlich getrennt. An ganz kleinen Körperchen ist kaum über ihre Gestalt etwas Sicheres zu entscheiden; an etwas größeren findet man bucklige Hervorragungen. Gewöhnlich sind nur zwei Zentralkörper vorhanden, mitunter aber kann man bei vorsichtiger Einstellung der Linse noch ein drittes Centrosom, welches bedeutend kleiner und schwächer gefärbt als die andern ist, wahrnehmen. Eine dunklere Masse in der Mitte der Sphäre ist hier nicht zu sehen; das Innere der Sphäre ist gleichmäßig hell gefärbt. Dagegen ist eine deutliche Randschicht fast regelmäßig vorhanden. Sie verhält sich hier ebenso, wie sie bereits mein Bruder beim Säugetierhoden beschrieben hat. In der schmalen, dunkler gefärbten Randschicht liegt ein aus feinen und dicht gelagerten Körnern bestehendes Stratum, manchmal ist auch noch ein zweites, dem ersteren dicht anliegendes zu finden. Vielleicht ist dies regelmäßiger vorhanden als ich behaupten kann, denn nur selten sind die

¹ GEORG NIESSING, Zellstudien. II. 1. c.

Sphären so günstig angeschnitten, daß man sich über den feineren Bau Gewißheit verschaffen kann. Die Sphären sind bei diesem Stadium der Spermatoocyten mit einer feinen, aber scharfen Kontur umgeben, welche keine Unterbrechungen zeigt. Ob man diese Kontur als Membran bezeichnen oder ansehen darf, darüber wird sich streiten lassen« und p. 67: »Ich habe schon früher an andern Material nachzuweisen versucht, daß in der Sphäre besondere Stoffe vorhanden sein müssen, daß sie mithin nicht einfach als ein dem übrigen Protoplasma gleichartiger, nur abgegrenzter Bezirk aufzufassen sei. Seitdem hat mein Bruder (l. c.) Beobachtungen an Säugetierspermatiden veröffentlicht, welche in meinem Sinne beweisend sind, und ich habe oben desgleichen gezeigt, daß auch an den hier untersuchten Sphären nicht einfach die Randschicht von einem Körnerstratum gebildet wird, sondern daß dieses vielmehr innerhalb einer spezifisch gefärbten Grundsubstanz gelegen ist.«

Ebenso trägt die von mir als Fig. IX der Taf. XIX kopierte Zeichnung, die MEVES¹ von den Sphären der Spermatogonien des Salamander-Hodens gibt, eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Sphären der Frosch-Ganglienzelle. Auch die MEVESSCHE Schilderung deckt sich genau mit dem oben über die Sphären der Froschganglienzelle Gesagten . . . P. 121: »Gegen die umgebende Zellsbstanz sind die Sphären durch eine membranartige Umhüllung scharf abgegrenzt. In den meisten Fällen erscheint dieselbe im optischen Querschnitt als eine Linie. Zuweilen ist sie so dick, daß die Sphäre deutlich doppelt konturiert erscheint; es besteht also in diesen Fällen eine schalenförmige Umhüllungsschicht der Attraktionssphäre. In andern Fällen wird die Sphäre statt durch eine kontinuierliche doppelte Kontur durch einen Kranz von ziemlich voluminösen Körnern begrenzt, welcher möglicherweise dem Körnerkranz entspricht, welchen VAN BENEDEN bei *Ascaris megaloccephala* an der Grenze zwischen Attraktionssphäre und umgebendem Dotter beschrieben hat; jedoch kommen die letzteren Bilder bei meinem Objekt selten zur Beobachtung. Der innere Bau der Attraktionssphären bietet der Untersuchung große Schwierigkeiten. In zahlreichen Fällen und bei vielen Methoden ist von irgend welchen Differenzierungen innerhalb der Sphäre überhaupt nichts zu erkennen; die Sphären scheinen dann völlig homogen zu sein. In andern Fällen gelingt es der technischen Behandlung, eine zentrale und eine periphere Partie der Sphäre zur Anschauung zu

¹ F. MEVES, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermato- gonien von *Salamandra maculosa*. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

bringen. Erstere entspricht der Markzone, letztere der Rindenzone VAN BENEDENS. Die Rindenzone ist von wechselnder Breite; bei ruhendem Zustand des Kerns hat sie stets ein gleichmäßig homogenes Aussehen.« . . . p. 122: »Als eine lichte Zone, welche den Zentralkörper umgibt, ist die Markzone an Sphären der Geschlechtszellen von Salamanderlarven von MOORE beschrieben worden; dieses Aussehen zeigt sie an meinen Präparaten auch, aber verhältnismäßig selten. In andern Fällen ist, neben der Färbungsdifferenz oder ohne daß eine solche besteht, zwischen Medullarzone und Corticalsubstanz eine Grenzmarke vorhanden, welche entweder durch eine meistens unscharfe, häufig ausgezackte Linie oder durch einen Kranz von un deutlich hervortretenden Körnern gebildet wird, welche letzteren wohl ein Analogon des innern Körnerkranzes VAN BENEDENS darstellen. Verschieden beschaffene Körner, die mehr oder weniger deutlich hervortreten, sind häufig auch in verschieden großer Zahl innerhalb der Markzone anzutreffen. Zuweilen setzt sich die ganze zentrale Partie der Sphäre aus dicht nebeneinanderliegenden Körnern zusammen.«

Namentlich bemerkenswert ist aber die von MEVES¹ konstatierte Tatsache, daß auch beim Sehnenknorpel in der Achillessehne des Frosches, d. h. also bei Zellen, welche sich ebensowenig teilen wie die Ganglienzellen der Wirbeltiere, Sphären von gleichem Bau auftreten. Fig. VIII der Taf. XIX stellt wieder die Kopie einer diesbezüglichen Abbildung dar. Seine Beschreibung trifft auch für die von mir beobachteten Sphären der Froschganglienzelle zu, indem er p. 137 sagt: »Wo eine besonders beschaffene Sphäre um die Zentralkörper zur Wahrnehmung kommt, erscheint sie in der Regel als ein rundliches oder auch unregelmäßig geformtes, homogenes Scheibchen, welches meistens durch stärkere Färbung vor der Umgebung hervortritt und zuweilen auch durch eine unscharfe, höckerige Kontur eingefast ist.«

In seiner Abhandlung: »Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocera mediterranea* Leach im speziellen und die Amitosenfrage im allgemeinen² bildet O. VOM RATH eine Menge Sphären aus den verschiedensten Zellen ab, welche gleichfalls un gemein an die Sphären der Froschganglienzelle erinnern. Ich habe

¹ FR. MEVES, Über die Zellen des Sesambeines in der Achillessehne des Frosches (*Rana temp.*) und über ihre Zentralkörper. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLV.

² Diese Zeitschr. Bd. LX.

sie teilweise in den Figg. IV—VII von Taf. XVIII und XIX kopiert. Figg. IV, Va und Vb sind Leukocyten aus der Milz eines jungen Hundes, besonders die Zelle IV, welche nach der Auffassung RATHS sich in multipolarer Mitose befindet, zeigt eine ganz auffällige Übereinstimmung mit vielen von mir beobachteten Ganglienzellen des Frosches; Fig. VI, Taf. XIX stellt einen Leukocyten aus dem Bauchfell vom Salamander, Fig. VII eine Zelle aus dem Hoden vom Salamander dar. RATHS Schilderung stimmt zum größten Teil auch wieder für die Sphären der Froschganglienzelle, so p. 60: »In Übereinstimmung mit FLEMMING und HERMANN habe ich in den verschiedenen Geweben von *Salamandra maculosa* ebenso wie bei vielen andern von mir untersuchten Vertebraten und Evertebraten 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 BENEDENS entsprechen dürfte; in manchen Fällen treten aber die Strahlen direkt an das Centrosoma an« . . . und p. 68: »Bei den Amphibien *Salamandra maculosa*, *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 Innern birgt, wahrnehmbar.«

Ganz besonders interessant für den vorliegenden Fall ist aber RATH'S Arbeit durch seine Beobachtungen über den Bau der Kerne der Kopfdrüsen von *Anilocra* und die Centrosomen der zugehörigen Zellen, insofern hier Verhältnisse auftreten, die durch ihre Übereinstimmung mit meinen Befunden bei der Froschganglienzelle geradezu frappieren, wengleich RATH seine Beobachtungen in einem ganz andern Sinne deutet. Ich habe in den Figg. I—III der Taf. XVIII Kopien von mehreren Bildern gegeben, die RATH in seiner Arbeit veröffentlicht. Wir sehen hier in dem Kern (K) der Figg. I und II sternförmige Bildungen von fast demselben Bau, wie ihn die intranucleären Sphären der Froschganglienzelle z. B. in meinen Figg. 9, 8, 19, 21, 7, 6 zeigen. RATH deutet die Bilder als strahlige Anordnung des Chromatins. Daß es sich aber wirklich um Produkte des Chromatins, d. h. des Nucleins handelt, dafür bleibt uns RATH den Beweis schuldig. Ich bin geneigt zu glauben, daß es sich in den RATHSchen Sternbildungen um den Sphären der Froschganglienzelle entsprechende Elemente handelt, einerseits, da RATH betont, daß seine chromatischen Sternbildungen nicht in allen Zellen sondern nur in bestimmten

aufzutreten, ganz besonders aber darum, weil er eine Teilung der chromatischen Sterne angibt und etwas schematisiert abbildet, die sich genau in derselben Weise vollzieht, die ich bei den Sphären der Froschganglienzelle gefunden habe, wie ein Vergleich der Kopie III, Taf. XVIII mit den in meinen Figg. 15—18 auf Taf. XVII abgebildeten Sphären zeigt. Diese Beobachtungen von RATH gewinnen noch mehr an Bedeutung, wenn man die von ihm beschriebenen in den gleichen Zellen vorkommenden Centrosomen berücksichtigt. Bei den Ganglienzellen des Frosches kommen, wie wir wissen, außer den Sphären auch freie Centrosomen vor, welche meist genau dieselbe Größe, Struktur und Färbbarkeit besitzen, wie das Zentralkorn der Sphäre, was oben des weiteren ausgeführt worden ist und z. B. Fig. 9 auf Taf. XVII (*sph* und *ct*) erläutert. Im Innern der intranucleären chromatischen Sterne der Kopfdrüsen von *Anilocera* finden wir ein Zentralkorn vor, das in seinem Aussehen in ganz frappanter Weise an das Zentralkorn der Sphären der Froschganglienzelle erinnert (vgl. die Kopien I—III auf Taf. XVIII und meine Figg. 9 und 12 auf Taf. XVII); in beiden Fällen handelt es sich um stark färbbare Kugeln, die in eine dunkle Randzone und helles Zentrum zerfallen. Ebenso stimmt die Größe auffallend überein. Andererseits gleichen die von RATH dicht neben dem Kern dieser Zellen gefundenen Centrosomen *ct* in der Größe und Färbbarkeit wie im Bau durchaus dem Zentralkorn der »chromatischen« intranucleären Sterne (vgl. Kopie I, Taf. XVIII). Wir hätten dann genau dieselben Verhältnisse vor uns wie in der Froschganglienzelle, d. h. teils intranucleäre Sphären, teils extranucleäre Centrosomen von dem gleichen Bau und Aussehen, wie es das Zentralkorn der Sphären zeigt. RATH betrachtet seine intranucleären chromatischen Sterne und die Centrosomen als ganz außer Zusammenhang untereinander stehenden Bildungen und läßt sich über diese Elemente im Text folgendermaßen aus (p. 10): »Eine jede der chromatischen Sternfiguren besteht aus einem sich intensiv färbenden Zentrum und einer Anzahl genau radiär angeordneter, etwas heller tingierter Chromatinstäbchen. Meist erscheint das Zentrum 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 zentralen Innenraum. Auf weniger stark gefärbten Präparaten sehen die ziemlich dunkel gefärbten Zentren Kernkörperchen nicht unähnlich, während die Chromatinstäbchen die Farbe nur wenig angenommen haben und daher nur bei sorgfältigem Zusehen erkannt werden können. Letztere sind alle an der dem Zentrum zugekehrten Spitze

bedeutend verjüngt, an der andern angeschwollen. Eine direkte Verbindung der Chromatinstäbchen mit den Zentren scheint auf den ersten Blick nicht stattzufinden, vielmehr glaubt man vielfach um die Zentren einen hellen Hof zu erkennen.« . . . p. 11: »Der Sternendurchmesser in den verschiedenen Kernen ist ein sehr verschiedener und auch bei den Sternen desselben Kernes ungleich.« . . . p. 11: »Es gibt 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 Teilungen der Sterne hinweisen. In Fig. 2¹ habe ich solche Teilungsphasen der chromatischen Sterne schematisch dargestellt. Vielfach fand ich Figuren, bei welchen an Stelle des Sternzentrums ein biskuit- oder hantelförmiger chromatischer Strang gelagert war, welchen die Stäbchen allorts 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 Sternteilung darstellen, denn mit dem allmählichen Verschwinden des die beiden Sterne verbindenden Fadens werden die Sterne voneinander isoliert. Bei einer neuen Durchsicht meiner alten und neuen Präparate fand ich aber auch gar nicht so selten Sterne mit zwei Zentren, die bald ganz dicht nebeneinander lagen, bald etwas weiter voneinander entfernt waren. Diese Bilder werden wohl mit Recht als die Anfangsphasen der Sternteilungen zu deuten sein. Man könnte, wenn man die Figuren betrachtet, geneigt sein, von einer direkten Teilung der chromatischen Sterne innerhalb der Kerne zu sprechen. Ich habe mich nun mit Sicherheit davon überzeugen können, daß diese Teilungen der Sterne von der Teilung der Kerne völlig unabhängig erfolgt.« . . . p. 13: »Beiläufig möchte ich hier noch bemerken, daß die Zahl der Zellen mit polyzentrischer 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 polyzentrischen Anordnung des Chromatins erkennen.«

Diese Beschreibung RATHS kann wieder fast wörtlich auch für

¹ = Kopie III auf Taf. XVIII.

die Sphären der Froschganglienzelle gelten: Wie bei dieser (vgl. z. B. Fig. 10, Taf. XVII) kommen auch bei den chromatischen Sternen RATH häufig nicht nur ein, sondern zwei Zentralkörper vor, sind zweitens die letzteren auch hier nicht selten in dunkle Randzone und helles Zentrum gesondert und oft von einem hellen Hof umgeben, treten drittens die intranucleären Sterne in den verschiedenen Tieren und Zellen in sehr wechselnder Zahl auf. Auch betont RATH, wie dies auch die Kopie II auf Taf. XVIII zeigt, daß die Strahlung um die Zentralkörper bisweilen nur ganz undeutlich entwickelt ist (vgl. diesbezüglich meine Figg. 5—8, 19, 21 auf Taf. XVII).

Wie RATH sich seine chromatischen Sterne deutet, lehren uns folgende Sätze von ihm p. 12, 13: »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 andre wirklich befriedige. Bevor ich jetzt eine andre Erklärung zu geben versuche, will ich meine früheren Hypothesen wiederholen, um zu zeigen, daß dieselben damals sehr wohl berechtigt waren. Was die chromatischen Zentren 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; ebenso findet man in den Kernen (Keimbläschen) von Ovarialeiern nicht selten mehrere Nucleoli. Zu einer andern Auffassung könnte man gelangen, wenn man auf die intensive Färbbarkeit der Zentren kein großes Gewicht legt; dann wäre es denkbar, die Erscheinungen mit der multipolaren indirekten Kernteilung in Beziehung zu bringen. Bei dieser Auffassung wäre jedes Zentrum als ein Polkörperchen (Centrosoma) zu deuten und die Teilung der Zentren als eine Teilung der Polkörperchen aufzufassen, wie sie von E. VAN BENEDEN und BOVERI bei *Ascaris* gesehen und auch von RABL angenommen wurde. Da die Kerne infolge der Anpassung an die Drüsenfunktion der Zelle schon beträchtlich von normalen Kernen abweichen, so würde die Teilung der Polkörperchen nicht mehr die Teilung des Kernes nach sich ziehen und könnten daher zahlreiche Zentren 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 achromatische Spindeln deutlich werden und keine der

charakteristischen Phasen der Mitose sich konstatieren lassen. Die erste Hypothese, daß die chromatischen Zentren der Sterne Nucleolen sein könnten, möchte ich keineswegs weiter verteidigen, obschon 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 Zentren 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. Zur Zeit scheint mir die einfachste Deutung der chromatischen Sternfiguren die zu sein, daß die Zentren der Sterne nichts anderes als die Knotenpunkte des chromatischen Netzwerkes an den Kreuzungsstellen sind, um welche das übrige Chromatin eine radiäre Anordnung angenommen hat.*

Diese Auslassungen RATHS sprechen durchaus zu Gunsten der von mir (oben) vertretenen Auffassung der intranuclearen chromatischen Sterne von *Anilocra*. Daß das Auftreten von Centrosomen außerhalb des Kerns solche im Innern des letzteren nicht ausschließt, beweisen meine Befunde an den Ganglienzellen. Die letzte Deutung, welche RATH seinen chromatischen Sternen gibt, erscheint mir als die allerunglücklichste. Leider stand mir von *Anilocra* kein geeignetes Material zur Verfügung, sonst hätte ich diese sehr interessanten Kernbildungen von *Anilocra* eingehender untersucht, vor allem geprüft, ob es sich bei ihnen wirklich um Nucleinteile handelt. Dieser Nachweis wäre hier besonders leicht durch Behandlung der Schnitte mit Jodgrün-Fuchsin zu führen gewesen, da es sich um Drüsenkerne handelt, deren Nuclein sich in diesem Falle ausgesprochen grün färben würde¹. Ich glaube, daß bei *Anilocra* ganz gleiche Bildungen vorliegen, wie ich sie in den Sphären der Froschganglienzellen beschrieben habe.

Bemerkte sei, daß IDE² ganz ähnliche chromatische Sterne in den Kernen bei *Jone thoracica* abgebildet hat.

Von den Centrosomen, die RATH als Sphären auffaßt, läßt er

¹ Vgl. diese Zelluntersuchungen. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.

² MANILLE IDE, a) Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacés edriophthalmes. La Cellule. Tome VII. — b) Le tube digestif des Edriophthalmes. Idem. Tome VIII.

sich auf p. 8/9 ganz kurz in folgender Weise aus: »Die Abbildungen der *Anilocera*-Zellen lassen im Zellplasma in verschiedener Entfernung von den Kernen dunkel tingierte Kugeln erkennen, die in einem unregelmäßig gestalteten Plasma liegen, welches gegen das übrige Plasma scharf absticht. Nur in einigen Fällen erkannte ich im Innern 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.«

Die von RATH als Sphären aufgefaßten Kugeln stimmen, wie oben ausgeführt worden ist (vgl. auch die Kopie I auf Taf. XVIII), im Durchmesser und sonstigen Aussehen vollständig mit dem Centrakorn der intranucleären chromatischen Sterne überein und können nur den Centrosomen entsprechen. Das »unregelmäßig gestaltete, gegen das Zellplasma scharf abstechende« Plasma, welches nach RATH die Centrosomen umhüllt, ist vielleicht auf unvollkommene Sphären- resp. Sternbildungen zu beziehen (vgl. oben das über die Entstehung der Sphären der Ganglienzellen Gesagte und Fig. 24 auf Taf. XVII).

Von den Centrosomen der Autoren will ich schließlich bemerken, daß auch von ihnen ähnlich, wie ich es für die Centrosomen des Frosches und der Säugetiere angegeben habe, Wanderungen, d. h. ein Übertritt in den Kern und Zurückwandern in den Zelleib beobachtet worden ist¹.

Ich betonte oben, daß die freien Centrosomen, besonders des Sympathicus, oft kaum von den Nucleolen zu unterscheiden sind. Interessant ist, daß KARSTEN² und BREMER³ die Centrosomen direkt aus den Nucleolen hervorgehen lassen, und auch BRAUER¹ die Möglichkeit des Zusammenhanges zwischen Centrosoma und Nucleolus zugibt.

IV. Erklärungsversuche der Befunde.

Im Vorhergehenden glaube ich über allen Zweifel deutlich gezeigt zu haben, daß die von mir als Sphären und Centrosomen beschriebenen

¹ Vgl. A. BRAUER, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII. 1893. Ferner F. SCHAUDINN. Über das Centrakorn der Heliozoen. ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1896.

² KARSTEN. Die Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triguctrum*. Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch. 1894.

³ BREMER. Die Identität des Paranuclearkörperchens der gekerntten Erythrocyten mit dem Centrosom. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

Bildungen den Sphären und Centrosomen vieler Autoren entsprechen. Meine Befunde an den Sphären und Centrosomen der Spinalglienzellen und Sympathicuszellen des Frosches und der Säugetiere müssen demnach eine allgemeinere Bedeutung haben, d. h. die sich aus ihnen ergebenden Konsequenzen bezüglich der Auffassung der Sphären, resp. Centrosomen müssen auch für die Sphären und Centrosomen der Autoren gelten.

Überblicken wir die Literatur über die Sphären und Centrosomen, so hat sich also, wie schon anfangs bemerkt, bei Vertiefung der diesbezüglichen Studien gezeigt, daß die Sphären nicht nur eine sich mitotisch teilenden Zellen zukommende Erscheinung sind, sondern auch bei der amitotischen Teilung, ja selbst bei Zellen, die sich überhaupt nicht mehr teilen, auftreten. Sehr bemerkenswert nach dieser Richtung ist folgende Äußerung LENHOSSÉKS in seiner oben besprochenen Abhandlung¹ p. 346/347: »Wenn es gelingt, an so konservativen Elementen, wie es unsre Nervenzellen sind, Centrosom und Sphäre nachzuweisen, so ergibt sich von selbst die Bedeutung eines solchen Befundes für die Entscheidung der Frage, ob das Centrosom ein dauerndes Zellgebilde sei, oder wie das von manchen Seiten angenommen wurde, ein vorübergehendes Organ der Zelle oder wenigstens ein vorübergehender Bestandteil des Zellprotoplasmas in dem Sinne, daß es nach der Teilungsphase in den Bestand des Kerns aufgenommen wird. Man kann nun auf Grund der mitzuteilenden Beobachtungen in dieser Frage mit Bestimmtheit dahin ein Urteil abgeben, daß sich das Centrosom auch in Zellen dauernd als morphologisch nachweisbares Gebilde erhalten kann, und zwar als Bestandteil des Protoplasmas und nicht des Kerns, die nicht nur von ihrer vorhergehenden Teilungsphase durch lange Zeiträume geschieden sind, sondern für die auch in Zukunft keine Teilung mehr in Aussicht steht. In diesem Nachweis erblicke ich den Schwerpunkt meines Befundes und ich glaube, daß man in dieser Beziehung meinen Beobachtungen höchstens die von MEVES² an die Seite stellen kann« (vgl. oben p. 192 meine Besprechung der MEVESSchen Befunde und das diesbezügliche Citat).

Gleich interessant sind die Schlußsätze³, in denen BREMER seine

¹ LENHOSSÉK, l. c.

² MEVES, l. c.

³ L. BREMER, Die Identität des Paranuclearkörperchens der gekörnten Erythrocyten mit dem Centrosom. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVI.

Beobachtungen¹ über die Centrosomen der kernhaltigen roten Blutkörperchen zusammenfaßt, indem er u. a. schreibt: »Das Postulat der Protoplasmastrahlung, durch welche das Centrosom bisher hauptsächlich charakterisiert worden ist, würde hinfällig werden« . . . »Das regelmäßige Vorkommen des Centrosoms in den Hämatoblasten (bei den Vögeln usw.) beweist, daß dieser Körper nicht ausschließlich ein Teilungsorgan ist, und daß es in Zellen gefunden wird, in welchen Kernteilungsfiguren weder existieren noch existiert haben.«

Weiter hat sich dann die Erkenntnis immer mehr Bahn gebrochen, daß die Sphären nicht Teile des Zellprotoplasmas sind, sondern, wie dies BOVERI zuerst betont hat, aus einem selbständigen, von dem Zellprotoplasma verschiedenen Plasma bestehen, welches BOVERI Archoplasma nennt. BOVERI bezeichnet mit diesem Namen die meist radiär geordneten Körnchen der Rindenzone der Sphären. Von anderer Seite ist dagegen die Auffassung vertreten worden, daß die Zwischenräume der Radiärstrahlen der Rindenzone von einem für die Sphären charakteristischen, dem Protoplasma des Zelleibes fremden Substanz erfüllt seien (vgl. z. B. oben die Arbeiten von G. und C. NIESSING).

Ich habe nachweisen können, daß beides richtig ist, d. h., daß die Sphären durchweg aus einer schwerer färbbaren scheinbar homogenen Substanz bestehen, die ich als Grundsubstanz bezeichnet habe. Diese Grundsubstanz tritt besonders deutlich oft in der Umgebung des Zentralkorns als heller hofartiger Raum auf, welches der Markzone der Attraktionssphäre VAN BENEDENS entspricht, während sie dagegen in der Rindenzone gegenüber den Radiärfasern resp. -Körnchen stärker zurücktritt und zwischen den letzteren häufig nicht deutlich zur Beobachtung kommt. Zerfällt das ursprünglich einheitliche Zentralkorn in mehrere, so füllen diese dann nicht selten den ganzen innerhalb der radiär gestreiften Rindenzone gelegenen Raum derartig aus, daß auch hier die Grundsubstanz scheinbar ganz verschwindet. Die Radiärstrahlen der Rindenzone VAN BENEDENS bestehen aus feinen Körnchen, die ebenfalls eine eigne Färbbarkeit besitzen, durch die sie sich sowohl von der Grundsubstanz der Sphäre, als von dem Zellprotoplasma scharf unterscheiden (vgl. z. B. auf Taf. XVII, Fig. 1 und Fig. 22 a—d). An der äußeren Peripherie der Rindenzone verdicken sich oft die Körnchen, welche die Radiärstrahlung bilden, und erzeugen dann den äußeren Körnchenkranz VAN BENEDENS,

¹ L. BREMER, Über das Paranuclarkörperchen der gekörnten Erythrocyten usw. Ebenda. Bd. XLV.

welcher nicht selten bei dichter Lagerung und Verklebung der Körnchen als einheitliche die Sphäre nach außen abschließende Membran erscheint.

Die Sphären haben also im wesentlichen denselben Bau wie eine Zelle, insofern sie aus einem dem Zellkern entsprechenden Zentralkorn und aus einer das letztere einschließenden Grundsubstanz bestehen, welche sich dem Protoplasmaleib der Zelle vergleichen läßt. Die der Grundsubstanz eingelagerten (meist radiär gestellten) Körnchen der Rindenzone der Sphäre erinnern schließlich an die Mikrosomen des Zelleibes. Auch die Membranbildung der Zelle fehlt den Sphären nicht.

Auch die Centrosomen bestehen aus einer Grundsubstanz und aus einer zweiten, dieser eingelagerten stärker chromatischen Substanz.

Diese Sphären resp. Centrosomen teilen sich nun sehr häufig, ohne daß je eine Teilung der Zelle erfolgte, sie wandern ferner aus der Zelle und leben außerhalb derselben als selbständige Gebilde weiter, sie zerfallen schließlich in kleinste Stücke usw. Daß unter diesen Umständen die Sphären mit der Teilung der Zellen nichts zu tun haben können, liegt auf der Hand (vgl. auch oben p. 200 das Citat von BREMER). Die Frage entsteht: »was bedeuten sie?« Da liegt es am nächsten, wenn wir an Bekanntes anknüpfen und die Sphären überhaupt als Abkömmlinge der Zelle, der sie eingelagert sind, auffassen wollen, die Richtungskörperchen der Eier als Vergleichsobjekte heranzuziehen, welche ebenfalls als sehr kleine Teile von der Eizelle sich ablösen, den Wert einer Zelle haben und längere Zeit außerhalb der Mutterzelle erhalten bleiben können¹, später sich aber auflösen. Da die Sphären im Kern der Froschganglienzelle scheinbar entstehen, hier heranwachsen (vgl. die Figg. 4—8, 21 Taf. XVII) und dann in der Regel erst in den Zelleib übertreten, um schließlich die Zelle ganz zu verlassen, so würde sich die Ähnlichkeit mit den Richtungskörperchen noch erhöhen. Die Gewebszellen hätten dann auch ihre Richtungskörperchen. Über die Deutung der Richtungskörperchen der Eier sind die Akten noch nicht geschlossen. Vielfach wird angenommen, daß sie überschüssiges Zell-

Vgl. z. B. die HAECKERSche Arbeit: »Die Keimbahn von *Cyclops*«. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XLIX. Auch bei schon weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien des Eies sind die Richtungskörperchen noch deutlich zu unterscheiden.

resp. Kernmaterial darstellen, das aus der Zelle herausbefördert werden muß. Diese Auslegung ließe sich vielleicht auch für die aus der Ganglienzelle austretenden sphärenartigen Bildungen hören. Nur muß betont werden, daß die im Kern heranwachsenden Sphären sich färberisch anders verhalten als das Nuclein des Kerns. Es bleibt ferner der große Gegensatz zwischen den Richtungskörperchen der Eier und den Sphären der Froschganglienzelle bestehen, dass jene in sehr gesetzmäßiger Zahl, d. h. in der Regel zu zweien (oder dreien) auftreten, während diese bald ganz fehlen oder nur sehr spärlich sind, bald, allerdings seltener, in sehr bedeutender Menge erscheinen, ferner, daß die Sphären schon in der Zelle in kleine Stücke zerfallen können (vgl. Figg. 15, 16 auf Taf. XVII).

Will man den Vergleich mit den Richtungskörperchen der Eier, welcher, wie ich selbst zugeben muß, seine großen Schwächen hat, nicht gelten lassen, so bleibt nur noch die eine Möglichkeit übrig, die Sphäre, resp. Centrosomen, nicht als integrierende Bestandteile der Zelle, sondern als Fremdkörper derselben aufzufassen, d. h. sie als parasitäre Erscheinung anzusehen. So gewagt es auf den ersten Blick erscheint, hieran zu denken, so sehr gewinnt die Annahme, wenn wir genauer nicht nur auf meine eignen Befunde, sondern auch auf die Beobachtungen der Autoren eingehen.

Ziehen wir zunächst meine eignen Beobachtungen in Betracht, so haben wir nach meiner oben gegebenen Schilderung bei der Spinalganglienzelle des Frosches einen vollständigen Entwicklungszyklus der Sphären vor uns, ähnlich wie er von andern Zellparasiten¹ angegeben worden ist, wenn wir annehmen, daß die kleinen Zerfallsprodukte der Sphären in den Kern einwandern und hier identisch den kleinen Kügelchen sind, die den Ausgangspunkt der Entwicklung der Sphäre darstellen. Die Sphären würden dann aus kleinsten Keimen in dem Kern entstehen (vgl. Figg. 4—8 und 21 auf Taf. XVII), hier allmählich heranwachsen unter stetig deutlicher werdender Radiärstrahlung, bis sie den typischen Bau der Sphären erlangt haben (vgl. Figg. 8, 19), dann in den Zelleib übertreten und entweder in letzterem schon oder erst, nachdem sie diesen verlassen haben, in kleine Keime zerfallen, die schließlich wieder in den Kern der Ganglienzelle zurückwandern, um zu einer neuen Sphärengeneration heranzuwachsen.

¹ Vgl. die Arbeiten von GRASSI, SCHAUDINN, STEINHAUS, DRÜNER, R. HEIDENHAIN, in denen es sich teilweise auch um Kernparasiten handelt.

Allerdings fehlt zu dieser Auffassung die Hauptsache, nämlich der experimentelle Nachweis; solange dieser nicht erbracht ist, muß meine Deutung der Sphären selbstverständlich Hypothese bleiben. Ein andres schwerwiegendes Bedenken würde darin bestehen, daß wir es mit einem vollständig neuen, in seiner Form ganz unbekanntem, Parasiten zu tun hätten.

Anderseits spricht aber stark für meine Hypothese die Tatsache, daß in manchen Tieren die Ganglienzellen ganz frei von Sphären, in andern diese nur sehr spärlich auftreten, während sie in einem dritten Falle in großer Menge sich finden, ferner, daß selbst im gleichen Tiere die verschiedenen Ganglien und ein und dasselbe Ganglion in den verschiedenen Ganglienzellen sehr große Schwankungen in der quantitativen Entwicklung der Sphären aufweisen. Diese auffallenden Befunde könnten dann sehr leicht durch eine verschieden starke Infektion der Tiere resp. der verschiedenen Ganglien sich erklären lassen. Betonen möchte ich bei dieser Gelegenheit, daß ich vorwiegend Winterfrösche untersucht habe. Doch kommen die Sphären, wie ich mich überzeugt habe, auch in Sommerfröschen vor. So stark infizierte Ganglien, wie das, dem die Figg. 15—21 entnommen sind, gehören übrigens zu den großen Seltenheiten. Ich habe viele Dutzende von Froschganglien untersucht und bei weitaus der Mehrzahl der Ganglien auch nicht annähernd eine solche Massenhaftigkeit der Sphären konstatieren können. Oft schienen sie, wie bemerkt, ganz zu fehlen.

Zu Gunsten der parasitären Natur der Sphären darf ferner die Beobachtung angeführt werden, daß die Sphären wie die Centrosomen zweifelsohne aus einer von dem Zellprotoplasma ganz verschiedenen Substanz (vgl. auch oben die Angaben von BOVERI, G. und C. NIESSING) bestehen und oft durchaus wie Fremdkörper in der Zelle hervorstechen (vgl. Fig. 1, 15, 16, 23 auf Taf. XVII). BOVERI¹, der, wie schon bemerkt, die Auffassung, daß die Sphären ihr eignes Protoplasma haben, zuerst ausgesprochen hat, beobachtete, daß bei einer bestimmten Einwirkung der Pikrinessigsäure auf das Ei alle Bestandteile der Zellsubstanz, Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vacuolisierten, durchsichtigen Masse verquollen, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhielt.

Sehen wir uns in der Literatur weiter um, so finden wir bezüglich der Sphären noch manche Angaben, die sehr gut die

¹ BOVERI. I. c.

Annahme zulassen, daß die Sphären parasitär sind. So gibt MEVES in seiner oben zitierten Arbeit¹ an, daß die Sphären ebenfalls einen vollständigen Entwicklungszyklus durchmachen und zwar ganz unabhängig von der Mitose, daß auch sie in kleinste Stücke zerfallen und aus diesen wieder neu entstehen. Seine Abbildung und Beschreibung der diesbezüglichen Verhältnisse könnten vollständig auch auf die Entwicklung eines Endoparasiten der Zelle bezogen werden. So sagt er über den Zerfall der Sphäre p. 119: »In den Spermatogonien von *Salamandra maculosa* erfährt die Attraktionssphäre außerhalb des Verlaufs der Mitose zu Zeiten weitgehende morphologische und chemische Änderungen, welche, einen Kreislauf bildend, zum Ausgangspunkt zurückführen.« . . . »Soweit sie die Sphäre betreffen, bestehen sie, kurz gesagt, darin, daß diese, im allgemeinen gegen Ende des Sommers und im Herbstanfang (August, September, in einigen Hoden schon Ende Juli) in Körnerhaufen übergeht, aus welchen sie im Frühjahr wieder aufgebaut wird.« . . . p. 124/125): »In Hoden aus dem Spätsommer (August, September) nimmt man häufig wahr, daß die vorher glatte Oberfläche der Sphäre unregelmäßig wird; es treten Furchen auf, welche gegen das Zentrum hin einschneiden. Dadurch bekommt die Sphäre ein zerklüftetes, höckeriges Aussehen. Anzahl und Größe der Höcker sind in verschiedenen Fällen verschieden. Bald entstehen anfangs nur wenige (fünf bis sechs) größere, bald zahlreichere (bis zu 20 und mehr) entsprechend kleinere Höcker. Die einzelnen Höcker einer Sphäre sind niemals untereinander gleich groß. Die Höckerbildung endet damit, daß schließlich an Stelle der einen Muttersphäre eine Anzahl selbständiger Körper entstehen. Dieselben sind, wie die ursprünglichen Höcker, untereinander von verschiedener Größe. Von Gestalt sind sie entweder rundlich oder oval. Oder sie haben, wie häufig, eine konvex-konkave Form, sind bohnen- oder auch schalförmig; in letzterem Fall haben sie im optischen Querschnitt das Aussehen kürzerer oder längerer gekrümmter Stäbchen. In noch andern Fällen sind sie ganz unregelmäßig gestaltet.« . . . »Weiterhin rücken die Sphärenteilchen, die zunächst noch auf einem Haufen zusammen lagen, auseinander; gewöhnlich finden sie sich bald auf der einen Seite des Kerns in der Zellsubstanz verstreut. Während des Auseinanderrückens zerfallen sie mehr und mehr in kleinere Teilstücke. In einem Stadium, das sich an ein solches der Figg. 17, 18 anschließt, findet sich die ganze Zellsubstanz von zahlreichen, kleinen, homogen aussehenden Kügelchen durchsetzt.«

¹ MEVES, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

Über die Neuentstehung der Sphären schreibt MEVES p. 130/131:
»In Salamanderhoden, besonders aus dem Frühjahr, beobachtet man, daß die Körnermassen, welche den Kern vorher in ihrer Gesamtheit wie eine Hohlkugel umgaben, sich mehr und mehr auf eine Stelle zusammenziehen, so daß sie ihn bald nur noch zu einem Teil schalenförmig umfassen. Zuletzt drängen sie sich meistens an einem Punkt der Kernperipherie zu einem einzigen Haufen zusammen. Dieser sitzt häufig in Kappenform dem Kern auf; zuweilen liegt eine kugelförmige Anhäufung von Körnern frei neben dem Kern in der Zellsubstanz. Diese Ansammlung verdichtet sich mehr und mehr zu einem dunklen Körper, an dem man einzelne Körner nicht mehr unterscheidet, und erfährt schließlich eine Umwandlung in homogene Substanz. Oder aber es entsteht die Attraktionskugel im Zentrum der Ansammlung als ein homogener aussehender Körper, in dessen Umgebung zunächst noch Körner liegen bleiben, welche wohl erst nachträglich in die Kugel einbezogen werden. In andern Fällen geht die Rekonstitution der Kugel in einer von der eben geschilderten abweichenden Weise vor sich, welche den Vorgängen, wie sie sich beim Zerfall abspielen, mehr analog ist. Die Körnermassen ziehen sich nicht erst an einer Stelle der Kernperipherie zu einem einzigen großen Haufen zusammen, sondern während sie den Kern noch in Form einer Hohlkugel umfassen, erfahren sie bereits an Ort und Stelle eine Umwandlung ihrer Substanz. Der Kern ist dann im optischen Querschnitt an seiner ganzen Peripherie von zahlreichen winzigen Körperchen umgeben, welche im Vergleich mit den Körnermassen geringe Neigung zeigen, Farbstoffe aufzunehmen. In andern Fällen findet man in derselben Lage weniger zahlreiche, aber größere Körper von dem gleichen Aussehen. Diese größeren Körper, welche von den von mir sog. Kugelteilchen nicht zu unterscheiden sind, können entweder aus den kleineren Kugeln entstanden sein, indem mehrere derselben sich vereinigen; oder sie können ihre Entstehung genommen haben, indem gleich von vornherein die Körnermassen sich zu kleineren Häufchen zusammensogen und diese dann eine Umwandlung in homogene Substanz erfuhren.« . . . »In Bildern späterer Stadien sieht man Kugelteilchen an einem Punkt des Kernumfangs zu einem Haufen versammelt. Wie bei den vorhin beschriebenen Vorgängen des Zerfalls steht auch jetzt ihre Zahl in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Größe. Dieselben vereinigen sich zu einem einzigen Kugelteilchen, dessen Formen im Anfang oft stark lappig und höckerig sind.«

MEVES deutet seine Beobachtungen, die er sehr subjektiv bald auf einen Zerfall, bald auf eine Neuentstehung der Sphären bezieht, als den Reifeerscheinungen der Eizelle entsprechende Vorgänge. Es bleiben ihm aber eine große Menge von Einschlüssen des Zelleibes vollständig unerklärlich. Einige seiner diesbezüglichen Befunde sind für die vorliegende Frage darum von großem Interesse, weil sie un-
gemein an die intranucleäre Entstehung der Centrosomen resp. Sphären, ihren Übertritt in den Zelleib und an die in den Centrosomen zur Differenzierung kommenden Strukturen erinnern, wie ich sie für die Ganglienzellen angegeben habe. So schreibt er p. 134: »Weiterhin sind nach Beobachtungen, die bisher ausschließlich an einer Anzahl von Frühjahrshoden gemacht sind, in der Zellsubstanz der Spermatogonien zu Zeiten Einschlüsse nachweisbar, die, so dunkel die Bedeutung ihrer Anwesenheit in der Zellsubstanz auch ist, ihrer Herkunft nach wenigstens nicht zweifelhaft sein können. Es handelt sich um Kernbestandteile. Die Elimination derselben findet sowohl bei polymorphen wie bei runden Kernen, je nach der Kernform an verschiedenen Stellen statt. Bei den polymorphen Kernen kommt sie fast niemals an der freien Kernoberfläche zur Beobachtung, sondern beschränkt sich auf die nach innen gekehrten Einfaltungen derselben. Man findet diejenigen Teile der Kernmembran, welche die Spalten der polymorphen Kerne auskleiden, mit stark gefärbten knötchenförmigen Auflagerungen besetzt; in andern Fällen beobachtet man gefärbte Kügelchen von etwas verschiedener, meistens nicht ganz un-
beträchtlicher Größe frei innerhalb der Kernspalten. An Präparaten, an welchen Nucleolen und Chromatin different tingiert sind, zeigen Auflagerung und Kügelchen dieselbe Färbung wie das Chromatin. Die Spalten der polymorphen Kerne werden durch die knötchenförmigen Auflagerungen der sie auskleidenden Membran und die frei in ihnen liegenden Kügelchen vielfach geradezu markiert. Bei der Betrachtung eines polymorphen Kerns kommt es nicht selten vor, daß zunächst eine Reihe stark gefärbter Kügelchen eben durch ihre Anordnung den Blick auf sich zieht; häufig erst bei genauerem Zusehen erkennt man, daß dieselben innerhalb einer Kernspalte liegen. Chromatinkügelchen von derselben Größe, wie man sie innerhalb der Spalten der polymorphen Kerne antrifft, findet man sodann völlig getrennt von dem mehr ausgerundeten Kern im Innern der Zells-
substanz. Und zwar haben sie gewöhnlich ihre Lage im Bereich der aus dem Zerfall der Sphäre hervorgegangenen Körnermassen; in diesen sind sie ziemlich regellos verteilt. Wie die Kügelchen aus

den Spalten des Kerns herausgelangt sind, muß ich dahingestellt sein lassen. Einige Bilder legen den Gedanken nahe, daß sie wenigstens teilweise rein passiv herausbefördert werden; es hat mir zuweilen den Anschein, als ob die Kernmembran sie vor sich herschiebt, indem ihre Einbuchtungen ausgeglichen werden und der Kern wieder eine abgerundete Form annimmt. Jedoch kann in allen Fällen wohl kaum der ganze Weg bis zu den Körnermassen nur auf diese Weise zurückgelegt worden sein. In andern Zellen mit metamorphosierter Sphäre, deren Kerne meistens ebenfalls abgerundete Formen aufweisen, zeigt die chromatische Substanz eine viel feinere Verteilung. Man findet an Stelle der eben beschriebenen verhältnismäßig großen Chromatinkügelchen ebenfalls im Bereich der modifizierten Sphäre zahlreiche, winzige, gefärbte Körnchen. « . . . » Besonders, wo die Körnermassen locker liegen, erkennt man folgendes auffallende Verhalten: Die Mitte eines jeden Sphärenkorns wird von einem stark (an meinen Präparaten blau oder rot) gefärbten Kügelchen eingenommen; letzteres ist also von einem, bei gelungener Dreifachbehandlung gelblich gefärbten, Hof von Sphärensubstanz umgeben. «

Auch die von mir beobachteten Centrosomen lassen deutlich Zentralkorn und helle Randzone unterscheiden. Die MEVESsche Figur, welche diese Verhältnisse erläutern soll und von mir als Fig. X auf Taf. XIX kopiert worden ist, zeigt eine unverkennbare Ähnlichkeit mit meinen Figg. 22—30 auf Taf. XVIII.

MEVES fährt dann p. 135 diesbezüglich fort: »Über die Art, wie die Dekonstitution der großen Chromatinkügelchen der Fig. 41 und weiterhin die Verbindung des Chromatins mit den Sphärenkörnern zu Stande kommt, weiß ich keine Angaben zu machen; wahrscheinlich spielen, wie auch sonst hier bei dem Eliminationsvorgang, chemische Prozesse, Lösung an einer Stelle und Wiederabscheidung an einer andern, eine Rolle.«

p. 136 gesteht MEVES selbst, daß die Abstammung seiner Kügelchen aus dem Chromatin des Kerns doch nicht ganz zweifellos sei, indem er schreibt: »Allerdings muß man daran denken, daß durch die beiden genannten Methoden auch nicht chromatische Teile, z. B. auch die Zentralkörper gefärbt werden. Es wäre deshalb wünschenswert, die färbbaren Zentren auch nach einer andern Fixierung als mit Osmiumgemischen, welche scharfe Tinktionen gestattet, nachzuweisen; ich habe dazu bisher keine Gelegenheit gefunden. Da aber die Bilder der Figg. 43—45 sich gut an solche, wie das der Fig. 41 anschließen, welche letzteren ich auch mit

andern Behandlungen erhalten habe, so glaube ich nicht, daß Zweifel in Bezug auf die Natur der gefärbten Zentren zu Recht bestehen. Nach meiner Ansicht handelt es sich in der Tat um Chromatin, welches in eine innige Beziehung zu der Sphärensubstanz getreten ist.«

Auf p. 138, 139 fügt er dann über diese »Chromatin-Elimination« noch folgendes zu: »Auf Chromatinelimination zu beziehende Bilder finde ich nun auch in Zellen, in welchen die Körnermassen bereits eine Umwandlung in homogene Substanz erfahren haben, sei es, daß diese zunächst noch in Form von Sphärenteilchen in der Zelle verteilt ist oder sich bereits zu einem einzigen Körper konsolidiert hat. Unter diesen Verhältnissen ist die Kernform gewöhnlich rundlich; die Elimination vollzieht sich dann an der freien Kernoberfläche. Die Kernmembran erscheint mit kleinern und größern knötchenförmigen Auflagerungen häufig dicht besetzt. Ist aber noch irgendwo ein Spalt vorhanden, so geht der Prozeß hier vorzugsweise von statten. Der Kern der Fig. 51 zeigt Chromatin auf dem Wege der Elimination an seiner ganzen Peripherie; besonders große Brocken aber nimmt man an seiner linken Seite, in der Tiefe einer noch vorhandenen Einbuchtung wahr, deren Längsachse der Ebene des Objektisches parallel läuft und auf deren Grund eingestellt ist. Dagegen findet bei dem Kern der Fig. 52, welcher von einem engen Kanal durchbohrt ist, keine Elimination an der Oberfläche statt, sondern nur die Wandung des Kanals ist mit knötchenförmigen Chromatinauflagerungen besetzt. Außerdem findet man in den Zellen mit konsolidierter Sphäre Chromatin frei in der Zellsubstanz, häufig besonders in der Umgebung der Attraktionssphäre, zuweilen ihrer Peripherie aufgelagert. Übrigens brauchen diese Chromatinkörner nicht erst notwendig nach erfolgter Rekonstitution der Sphäre eliminiert zu sein, sondern es ist möglich, in Fällen, wie denjenigen der Fig. 54 sogar höchstwahrscheinlich, daß sie sich schon vor diesem Zeitpunkt vom Kern getrennt hatten und bei Aufbau der Sphäre nicht mit verwandt wurden. Jedoch wird man wohl im allgemeinen in Bezug auf Bilder, wie das der Fig. 53, wenn man sie zusammen mit denjenigen der Figg. 49—51 in Frühjahrshoden findet, vermuten müssen, daß es sich um einen zweiten Schub von eliminiertem Chromatin handelt. Später sind die frei in der Zellsubstanz vorkommenden Körnchen verschwunden; über ihren Verbleib weiß ich nichts anzugeben.«

Diese Schilderung von MEVES erinnert zweifelsohne stark an die in den Figg. 22—30 von Taf. XVIII resp. Figg. 4—8, 21, 19 von Taf. XVII abgebildeten Centrosomenverhältnisse der Ganglienzellen.

Interessant ist auch folgende Stelle bei MEVES p. 137: »Bei meiner bisherigen Schilderung handelt es sich ausschließlich um Chromatin. Es nimmt aber auch die Nucleolensubstanz an der Elimination Anteil. Nicht selten findet man außer den Chromatinkörnern im Bereich der körnigen Sphäre ziemlich große in der Regel nur vereinzelte Kügelchen, welche sich ebenso tingiert haben wie die Nucleolen. In Fig. 45 liegt ein solcher Körper links oben am Rande der zu einem Haufen zusammengezogenen Körnermassen. Über die Art, wie die Elimination der Nucleolensubstanz vor sich geht, habe ich keine Beobachtungen gemacht.«

Auch ich habe (vgl. oben p. 171 ff.) die Centrosomen (Figg. 22—30, Taf. XVIII) resp. die jüngsten Entwicklungsstadien der Sphären (vgl. Figg. 4, 5, 8, Taf. XVII) bei den Ganglienzellen jahrelang für Nucleolen gehalten (vgl. auch oben p. 198 über die gleichlautenden Angaben KARSTENS, BREHMERS usw.).

Sehr instruktiv für den vorliegenden Zweck sind ferner besonders die Beobachtungen HEIDENHAIN¹ über die Sphären der Samenzellen von *Proteus*. HEIDENHAIN beschreibt hier Sphärenverhältnisse, vor denen er wie vor einem unlösbaren Rätsel steht. Ich habe in der Fig. XIX *a—d* auf Taf. XIX einige der HEIDENHAINschen Abbildungen kopiert. Die Sphäre liegt nämlich in einer Kapsel, die durchlöchert aussieht, in Wirklichkeit sich aber aus dicken sich eng verflechtenden Fasern zusammensetzt (Fig. XIX *a*). Was aber das Merkwürdige ist, HEIDENHAIN fand diese Kapseln in der Mehrzahl der Fälle innen ganz leer, d. h. ohne Sphären (vgl. Kopie XIX *b—d*). Wenn die Sphären integrierende Bestandteile des Zellkörpers und von so großer Bedeutung für die in der Zelle sich abspielenden Lebensvorgänge sind, wie allgemein angenommen wird, so bleibt es doch vollständig unerklärlich, daß sie in den Samenzellen so oft ganz verschwinden und an ihrer Stelle ein leerer Raum innerhalb der Kapsel übrig bleibt. Nehmen wir dagegen den Parasitismus zu Hilfe, so würden die HEIDENHAINschen Beobachtungen alles Wunderbare verlieren. Wirkönnten dann einfach annehmen, daß der Parasit seine Wirtszelle verlassen hat und in letzterer nur seine Kapsel zurückgelassen ist. Die Kapsel selbst stellt nach HEIDENHAIN eine Modifikation des Mitoms des Zelleibs der Wirtszelle dar. Wenn diese Kapsel sich

¹ M. HEIDENHAIN, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen usw. Anat. Anzeiger 1900.

nach Austritt des Parasiten wieder auflöst, wie HEIDENHAIN es angibt, so hat dies auch nichts Auffälliges. Ich will einige Stellen aus der sehr interessanten Arbeit HEIDENHAINs im Wortlaut wiedergeben. Er sagt p. 518: »In den einfachsten Zuständen sehen sie aus, wie eine tief-schwarz gefärbte, durchlöcher-te Kapsel, und diese schließt dann das Idiozom in sich ein (sofern das letztere überhaupt wahrnehmbar ist). Diese Gebilde sind wesentlich das Gleiche wie die von BALLOWITZ aus den Zellen des DESCOMETschen Epithels beschriebenen Faserkörbe (Centrophormien).« . . . p. 521, 22: »Da diese Zentralkapseln ganz genau die Lage und auch beiläufig etwa die Größe gewöhnlicher Sphären haben, wie man sie sonst bei Geschlechtszellen, Leukocyten und Bindegewebszellen findet, so wird jetzt zunächst das Verhältnis zwischen Sphäre (Idiozom) und Zentralkapsel genauer zu bestimmen sein. Im ersten Augenblick nach der Auffindung der Dinge (Anno 1894) glaubte ich, daß die Kapsel eine Differentiation innerhalb der VAN BENEDENSchen Körnerlage sei; denn es sah mir so aus, als setze sich die Kapsel aus einzelnen Körnern zusammen. Indessen habe ich mich später überzeugt, daß die Kapseln mit der Sphäre (Idiozom) direkt nichts zu tun haben. Vielmehr steckt die Sphäre in der Kapsel drinnen. Ich habe unter anderm Fälle gesehen, wo die Sphäre bedeutend kleiner war, als die Kapsel, ganz lose in ihr lag und selbst wiederum eine dunkle Randkontur zeigte, die meiner Auffassung nach das Analogon des VAN BENEDENSchen Stratums ist. Daß die Sphäre etwas andres ist als die Kapsel, geht schon daraus hervor, daß in den Fällen auch, in denen die Kapsel sich zu Spitzen auszieht oder knospenartige Buckel treibt, die Sphäre diese Umgestaltung der Form nicht mitzumachen braucht, vielmehr ihre rundliche Form beibehalten kann; gleichwohl sehe ich sie in andern Fällen der Deformation der Kapsel folgen. Daß die Sphäre (Idiozom) nur in seltenen Fällen innerhalb der Kapsel zu finden war, wurde schon erwähnt. Meist erschien die Kapsel ganz leer oder enthielt nur einige undeutliche Körnchen, die ich für meinen Teil nicht mit Sicherheit als Zentralkörper zu identifizieren vermag. Auch BALLOWITZ fand innerhalb seiner Faserkörbe schlechterdings nichts von der Sphäre, glaubt hingegen die Zentralkörper überall gefunden zu haben. Bei meinem Objekt sah die Sphärensubstanz, wenn vorhanden, eigenartig grau aus (nach E.-H.-Färbung), dabei klar und homogen, und füllte in den gewöhnlich vorkommenden Fällen die Kapsel aus, so daß man, wenn nur solche Bilder vorgelegen hätten, darüber im Zweifel hätte bleiben müssen, ob die Kapsel ein Teil

der Sphäre ist oder nicht. War die Sphäre vorhanden, so war auch das Mikrozentrum meist ganz deutlich. Ich glaube also, daß die Kapsel eine konzentrische Differentiation des Zellenprotoplasmas ist.«

Über den späteren Zerfall der Kapsel¹ bemerkt HEIDENHAIN dann p. 524: »An die letztbesprochenen Fälle reihe ich andre Bilder an, die vielleicht auch genetisch hierher gehören, was ich indes nicht behaupten will. Es ist durch BENDA gezeigt worden, daß seine Mitochondria sich zu Ketten und Fäden (Chondromiten) anordnen. Umgekehrt kann man hier zuweilen bei den schleifen- oder chromosomenartigen Fäden die mikrosomatische Zusammensetzung an einer sehr deutlichen Knotung wahrnehmen. Wenn ich mir nun vorstelle, daß bei den letztbeschriebenen Körpern, welche an der Stelle der Sphäre stehen und die Form eines geschwärtzten Gerüstwerkes oder Spirems haben, eine Desintegration der Fäden in Mikrosomen und kleinste, stäbchenähnliche Bildungen statthat, so bekomme ich den Übergang zu neuen, in meinen Präparaten ebenfalls sehr reichlich vertretenen Formen, welche im wesentlichen das Bild eines Körnerhaufens zeigen. Von der Kapsel und dem Idiozom ist dann nichts mehr zu sehen; die Zentralkörper könnten eventuell in dem Körnerhaufen enthalten sein. Ich will noch hinzufügen, daß einige dieser Körnerhaufen mir einen entschieden degenerierten Eindruck machten; es handelte sich darum, daß die Körnchen untermischt waren mit tröpfchenartigen Gebilden verschiedener Größe.«

BALLOWITZ² hat die »Zentralkapseln« zum ersten Male bei dem DESCHEMETSchen Epithel genauer beschrieben. Hier haben die Kapseln die Form von weitmaschigen Faserkörben und werden von BALLOWITZ daher als Centrophormien bezeichnet. BALLOWITZ hält aber seine Faserkörbe für die Sphären selbst. Ich kann mich diesbezüglich nur den nachfolgenden Bemerkungen HEIDENHAINS anschließen, welcher p. 531 sagt: »In Bezug auf die Deutung des Organs ist der Verfasser nicht glücklich gewesen. Mit der Sphäre hat dasselbe direkt nichts zu tun, und ist mir auch unbegreiflich, wie BALLOWITZ das Ding für eine Sphäre erklären konnte, da doch die bisher nachgewiesenen Sphären bezw. Idiozomen einen ganz andern Charakter an sich tragen. Von der Sphäre hat also BALLOWITZ in der Tat gar

¹ Vgl. Ausführlicheres hierüber in der III. demnächst erscheinenden Abhandlung dieser Zelluntersuchungen.

² E. BALLOWITZ, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LVI.

nichts gesehen; er hat jenen Zustand der Zellen vor Augen gehabt, der auch in meinen Präparaten am häufigsten ist, daß man nämlich innerhalb der Zentralkapsel schlechterdings nichts von der Sphärensubstanz sieht. BALLOWITZ hat dann in einer späteren Mitteilung diese Faserkörbe mit den merkwürdigen korb- oder gerüstartigen Figuren zusammengestellt, welche GOLGI und seine Schüler in Nervenzellen und einigen andern Elementen neuerdings nachgewiesen haben.«

Auch die Schilderung, die HEIDENHAIN in seiner großen Arbeit¹ über die Centrosomen von letzteren gibt, läßt sich übrigens sehr wohl mit einem parasitären Charakter derselben vereinigen. So sagt er p. 63, 64: »daß den Zentralkörpern irgend eine im chemischen Sinne spezifische Substanz zukommen muß, welche an andern Orten der Zelle nicht vorhanden ist und daß die Centrosomen ihrer Materie nach Dinge sui generis sind,« ferner »Zentralkörper sind scharf umgrenzte solide — durch Eisenhämatoxylin unter Umständen färbbare — Granula von sehr geringer Größe. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimilieren, 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 aneinander gekettet sind. Sie können entweder für sich allein oder als Gruppe vereinigt die Ursprungspunkte für die Fäden eines zentrierten Systems abgeben.«

Aus der Literatur lassen sich noch manche Beobachtungen anführen, die ebenfalls für den parasitären Charakter der Sphären und Centrosomen sprechen könnten, resp. zeigen, daß Sphäre und Zelle auch sonst außer jedem Zusammenhange stehen.

So findet sich zunächst häufig die Angabe, daß die Sphären sich teilen, ohne daß eine Teilung des Kerns resp. der Zelle darauf folgt und umgekehrt.

Von MOORE² wird ferner angegeben, daß das Centrosoma außer der Teilung außerhalb der Sphäre gefunden wird. Allgemein werden die bei der mitotischen Teilung an den Polen der Spindel im Innern der Strahlung liegenden Centrosomen als die eigentlichen Kraftzentren angesehen. Demgegenüber ist von anderer Seite die Auffassung vertreten worden, daß die Pole der Spindel den einzigen Ruhepunkt

¹ M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Zentralkörper usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

² JOHN E. S. MOORE, Some Points in the Spermatogenesis of Mammalia. Internationale Monatsschrift für Anat. u. Physiol. 1894.

der Zelle darstellen. Sind die Centrosomen parasitär, so ist es bei der letzteren Auffassung selbstverständlich, daß sie während der Teilung von dem in starker Bewegung befindlichen Protoplasma an den Ruhepunkt der Zelle gedrängt werden und hier liegen bleiben, bis die Teilung vorüber ist. Tatsache ist ferner, daß in manchen Fällen bei der Mitose, wie ich selbst beobachtet habe, an den Polen der Spindeln im Zentrum der Strahlung keine Polkörperchen sich finden, die Strahlungen können also auch ohne solche entstehen.

Von LENHOSSÉK und DEHLER (vgl. oben p. 179, 182 die Citate) wird eine ganz gesetzmäßige Lage der Sphären resp. Centrosomen in der ruhenden Zelle angenommen. Wäre dies allgemein richtig, so würde dies stark gegen die parasitäre Natur dieser Gebilde sprechen. Wie wir oben gesehen haben, trifft diese Auffassung aber nicht einmal für die LENHOSSÉKschen und DEHLERSchen Objekte zu und hat auch keine weitere Gültigkeit, wie folgende Worte RATHS¹ beweisen: »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, Riesen-zellen) ausgesprochen worden.«

Dagegen liegen allerdings sehr schwer wiegende Bedenken gegen die parasitäre Herkunft der Sphären resp. Centrosomen in der Angabe, daß die Radiärfasern der Sphäre selbst während der Ruhe der Zelle in das Protoplasma der Zelle sich fortsetzen und bei der Mitose derartig in die Protoplasmastrahlung übergehen, daß beide Strahlensysteme nicht mehr voneinander zu trennen sind, ferner daß aus der während der Ruhe der Zelle auftretenden Sphäre bei der Mitose die Spindel hervorgehe oder daß, wie NIESSING (l. c.) es von den Hodenzellen beschreibt, aus der Sphäre der Kopf der Samenfäden hervorgehe. Bezüglich der ersten Beobachtung muß ich bemerken, daß ich auf meinen Präparaten bei der ruhenden Ganglienzelle oft einen ähnlichen Eindruck gehabt habe (vgl. Fig. 13, Taf. XVII). Bei genauerem Zusehen konnte ich mich aber stets unzweifelhaft überzeugen, daß hier nur Täuschungen vorliegen, d. h. daß zwar bisweilen die der Sphäre zunächst gelegenen Mikrosomen des Ganglienzelleibes radiär angeordnet erschienen, daß aber niemals

¹ O. VOM RATH, l. c. p. 73.

zwischen diesen Protoplasmastrahlen und den Strahlen der Sphäre ein wirklicher Zusammenhang bestand. Wenn also in den oben angegebenen Fällen nicht Beobachtungsfehler vorliegen, zu denen die Autoren durch die vorgefaßte Meinung von der Zusammengehörigkeit der Sphären der ruhenden Zelle mit den bei der Teilung auftretenden Strahlenbildungen verleitet worden sind, dann wäre immer noch die Möglichkeit offen, daß wir es in den als Sphären resp. Centrosomen beschriebenen Elementen der Autoren mit verschiedenen Bildungen zu tun hätten, und daß nur ein Teil der in der Literatur als Sphären bezeichneten Gebilde Parasiten darstellten.

V. Zusammenfassung.

Überblicken wir noch einmal meine Befunde, so steht jedenfalls fest

einerseits, daß die von mir beschriebenen Sphären der Frosganglienzellen den Sphären sehr vieler Autoren entsprechen und vor allen in ihrem Bau durchaus mit den Attraktionssphären VAN BENEDENS, des Entdeckers der Sphären, übereinstimmen,

andererseits

A. von den Sphären der Frosganglienzellen:

1) daß sie ganz selbständige mit einem spezifischen Protoplasma versehene Bildungen darstellen und in ihrer Struktur den Bau der Zelle wiederholen, insofern sie aus einer dem Protoplasma der Zelle entsprechenden Grundsubstanz bestehen, welche in ihrem peripheren Abschnitte (der Rindenzone VAN BENEDENS) meist radiär gestellte Körnchen (etwa im Sinne der Mikrosomen der Zelle) und in ihrem Zentrum ein oder mehrere Zentralkörner enthält, welche an den Kern der Zelle erinnern (vgl. bes. Fig. 1 und Fig. 22 *a—d* auf Taf. XVII).

2) Daß die Grundsubstanz und die dieser eingelagerten Körnchen der Sphäre sowohl voneinander als von dem Protoplasma der Zelle, welcher sie eingebettet sind, färberisch sich stark unterscheiden, so daß die Sphäre wie ein Fremdkörper gegenüber der Zelle erscheint (vgl. Fig. 1 auf Taf. XVII).

3) Daß die Sphären nicht eine bestimmte Lage in der Zelle haben, sondern allenthalben in derselben und zwar sowohl im Zellkörper wie im Zellkern auftreten können, ferner, daß sie numerisch die denkbar größte Verschiedenheit zeigen, insofern sie in den Zellen bald ganz fehlen, bald nur in der Einzahl, bald aber zu

mehreren, bisweilen sogar in sehr bedeutender Menge vorkommen (vgl. Taf. XVII).

4) Daß die Sphären in dem Kern der Zelle aus kleinsten Keimen heranwachsen (vgl. Fig. 4—8, 19, 21 auf Taf. XVII).

5) Daß die in dem Kern ausgebildeten Sphären in den Zelleib über- und oft aus der Zelle ganz heraustreten und außerhalb der letzteren als selbständige Gebilde weiter existieren (vgl. Fig. 15—18 auf Taf. XVII).

6) Daß die Sphären sich oft teilen, ohne daß die zugehörige Zelle sich je mitteilte, daß also die Sphäre ohne jeden Einfluß auf die Ganglienzelle ist (vgl. Fig. 16, 18 auf Taf. XVII).

7) Daß die Sphären schließlich im Zelleib oder außerhalb desselben in kleinste Körper zerfallen, welche möglicherweise in den Kern zurückwandern und hier den Ausgangspunkt einer neuen Sphärengeneration bilden in dem Sinne, wie es unter Nr. 4 angegeben worden ist (vgl. Fig. 15, 16 auf Taf. XVII).

B. von den freien Centrosomen der Ganglienzellen des Frosches und der Säugetiere:

1) Daß sie im Bau und in der Größe wie in der Färbbarkeit oft vollständig mit dem Zentralkorn der Sphäre übereinstimmen (vgl. Fig. 9, 24 auf Taf. XVII).

2) Daß sie ebenfalls aus einer (schwer färbbaren) Grundsubstanz und einer zweiten stärker chromatischen Substanz bestehen, welche letztere in sehr wechselnder Menge und Form der ersteren eingelagert ist, insofern sie sich bald peripher mehr oder weniger stark konzentriert, in welchem Falle dann die Centrosomen eine dicke oder dünnere Randzone und helleres Zentrum unterscheiden lassen, bald nur im Zentrum erscheint, so daß in dem Centrosoma ein dunkleres Zentralkorn und hellere Randzone zur Sonderung kommen, bald das ganze Centrosoma gleichmäßig erfüllt, welches in diesem Falle wie eine intensiv färbbare Vollkugel erscheint, die im Zellkörper scharf hervortritt (vgl. Fig. 1—30 auf Taf. XVIII).

3) Daß sie wie die Sphären überall in der Zelle, im Kern und im Zellkörper, vorkommen können (Taf. XVIII).

4) Daß sie in fernerer Übereinstimmung mit den Sphären aus den Zellen heraustreten können (vgl. Fig. 26, 9 auf Taf. XVII).

Breslau, im Juni 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>blg</i> , Blutgefäß;	<i>ngh.</i> Neurogliakern;
<i>ct</i> , Centrosoma;	<i>ncll.</i> Nucleolus;
<i>K</i> , Kern;	<i>sph.</i> Sphäre.
<i>Kp</i> , Kapsel der Sphäre;	

Figurenerklärung.

Die Figuren zeigen alle etwa die gleiche starke Vergrößerung bis auf Fig. 22 *d*, welche noch stärker als die andern vergrößert ist.

Tafel XVII.

Fig. 1. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinbeizmethode. Glycerin. Die Sphäre *sph* besteht aus Zentralkorn, hellem, dieses umgebenden Hof und radiär gestreifter Rindenzone.

Fig. 2. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Die Sphäre liegt in dem peripheren schollenfreien Abschnitt der Ganglienzelle.

Fig. 3. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Schnitt. Zwei Sphären liegen dicht nebeneinander.

Fig. 4—8 stellen die intranucleär erfolgende Entwicklung der Sphäre dar.

Fig. 4. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Die kleinen dunkelschwarzen Kügelchen im Kern stellen die frühesten Entwicklungsstadien der Sphären dar. Im Zelleib treten eine Anzahl weiter fortgeschrittener, ringförmiger Entwicklungsstadien von Sphären auf.

Fig. 5. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Die Entwicklung der Sphären ist weiter fortgeschritten. d. h. der Kern enthält teils durchweg dunkle Kügelchen, welche aber durchschnittlich größer als im Kern der Fig. 4 sind, teils einige wenige schon ringförmig aussehende Stadien, d. h. man kann hier schon deutlich ein helles Zentrum und eine dunkle, breite Rindenzone unterscheiden.

Fig. 6. Zwei benachbarte Spinalganglienzellen. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Der obere Kern stellt ein drittes, der untere ein viertes Entwicklungsstadium der Sphären dar: Die Sphären, welche im oberen Kern kleiner als im unteren sind, lassen fast sämtlich ein helles Zentrum und eine dunkle Rindenzone erkennen, welche letztere aus feinsten Körnchen besteht, die sich mit zunehmender Größe der Sphären immer deutlicher radiär anordnen.

Fig. 7. Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Die intranucleären Sphären sind bedeutend größer als in Fig. 6 und lassen deutlich Zentralkorn, Hof und radiär gestreifte Rindenzone unterscheiden.

Fig. 8. Kern einer Spinalganglienzelle. **Frosch.** Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Der Kern enthält eine große bereits typisch

gebaute Sphäre (*sph*) und daneben viele jüngere, teils mehr oder weniger ringförmig aussehende, teils kompakte, durchweg gleich dunkel gefärbte kleinste Kugelchen darstellende Entwicklungsstufen von Sphären.

Fig. 9. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Zelle zeigt im Kern eine große Sphäre, und im Zelleibe mehrere freie Centrosomen, welche in der Größe, Färbung, wie im Bau genau mit dem Zentralkorn der intranucleären Sphäre übereinstimmen. Neben der Zelle bei *a* zwei extracelluläre Centrosomen von gleichem Bau wie die intracellulären.

Fig. 10. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Sphäre enthält mehrere Zentralkörper.

Fig. 11. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Sphäre liegt ganz endständig und enthält zwei Zentralkörper.

Fig. 12. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Zelle enthält drei verschieden große Sphären.

Fig. 13. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Sphäre liegt in dem peripheren schollenfreien Abschnitt der Ganglienzelle und zeigt die Radien der Rindenzone deutlich aus Körnchen zusammengesetzt.

Fig. 14. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Sphäre liegt in dem schollenfreien Abschnitt der Ganglienzelle und enthält mehrere große Zentralkörper.

Fig. 15—22 entstammen einem und demselben mit Sublimat fixierten Spinalganglion des Frosches, welches die Sphären sehr entwickelt und teilweise extracellulär zeigte. Die Serie, in welcher dieses Spinalganglion zerlegt worden war, wurde auf zwei verschiedene Objektträger verteilt, mit Jodgrünfuchsin gefärbt und durch Glycerin differenziert. Die Figg. 15—18 sind dem einen Objektträger entnommen und zeigen sehr stark verblaßte Ganglienzellen, die Figg. 19—22 gehören dem andern Objektträger an, die Ganglienzellen waren hier gleich verblaßt wie die Zellen der Figg. 15—18, sie wurden aber ein zweites Mal der Jodgrünfuchsinfärbung unterworfen und gezeichnet, ehe sie wieder verblaßt waren.

Fig. 15. Die Sphären in starkem Zerfall begriffen.

Fig. 16. Die teils extracellulären, teils intracellulären, teils intranucleären Sphären sind sehr verschieden gebaut und in zwei Ganglienzellen stark zerfallen.

Fig. 17. Die (extracellulären) Sphären zeigen verschiedene Stadien der Teilung. Dasselbe gilt von zwei intracellulären Sphären der untersten Ganglienzelle der Fig. 16.

Fig. 18. Die Sphären liegen teils intranucleär, teils dicht neben dem Kern, teils extracellulär (*c, d*), teils sind sie im Austritt aus der Ganglienzelle und in Teilung begriffen (bei *a* und *b*).

Fig. 19. Der Kern enthält sehr verschiedene Entwicklungsstadien von Sphären, von denen einige in den Zelleib übertreten.

Fig. 20. Die sechs sehr verschieden großen Sphären stellen wahrscheinlich verschiedene Entwicklungsstufen der Sphären dar.

Fig. 21. Der Kern ist vollgepfropft mit Sphären der verschiedensten Entwicklungsstufen.

Fig. 22 *a—d*. Verschieden gebaute (extracelluläre) Sphären. Fig. 22 *d* nur teilweise und stärker vergrößert.

Fig. 23. Spinalganglienzelle. Frosch. Alkohol. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Alkoholhärtung hat die feinere Struktur der Sphäre zerstört.

Fig. 24. Spinalganglienzelle. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Zelle enthält acht freie Centrosomen, welche teils im Zelleib, teils im Zellkern liegen und hier in ihrer Umgebung noch mehr oder weniger deutlich Sphärenbildungen zeigen, die durch ihre rötliche Färbung von dem violetten Kerninhalt abstechen.

Fig. 25. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die freien Centrosomen stimmen in der Lage und Größe wie im Bau mit den Centrosomen der Froschganglienzelle der Fig. 24 genau überein.

Fig. 26. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Das Centrosom ist im Austritt aus der Zelle begriffen.

Tafel XVIII¹.

Fig. 1 u. 2. Spinalganglienzellen. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Centrosomen treten in beiden Ganglienzellen in sehr wechselnder Zahl und Lage auf. Fig. 1 nur Teil einer Ganglienzelle.

Fig. 3. Teil einer Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Das Centrosoma liegt in dem peripheren, schollenfreien Abschnitt der Ganglienzelle und ist in Fortsätze ausgezogen.

Fig. 4. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Das große Centrosoma ist in dunkles Zentralkorn und helle Randzone differenziert.

Fig. 5. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Zwei durch Teilung aus einem Muttercentrosoma hervorgegangene Centrosomen.

Fig. 6. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Zelle enthält sehr verschieden große und gestaltete Centrosomen, welche durchweg ziemlich gleichmäßig gefärbt sind, während die Centrosomen der vorhergehenden Figuren in der Regel eine deutliche Differenzierung in dunkle Randzone und helles Centrum aufwiesen.

Fig. 7. Teil einer Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Differenzierung durch absoluten Alkohol und Einschluß in Kanadabalsam.

Fig. 8. Spinalganglienzelle. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Pikrokarmmin (WEIGERT). Glycerin. Die Centrosomen sind mit (Pigment?) Körnchen besetzt.

Fig. 9 u. 10. Spinalganglienzellen. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Boraxkarmin. Glycerin. Die Centrosomen sind sehr klein.

Fig. 11 u. 12. Spinalganglienzellen. Erwachsener Hund. Sublimat. Schnitt. DELAFIELDSches Hämatoxylin. Glycerin. Die Centrosomen in der Fig. 11 sind offenbar in Teilung resp. Knospung begriffen, in Fig. 12 liegt das Centrosoma in dem peripheren, schollenfreien Abschnitt der Ganglienzelle und zeigt deutlich eine dunkle Randzone und helles Innere.

Fig. 13—28. Die Zellen sind mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin behandelt und zeigen die Centrosomen sehr verschieden differenziert: bald durch-

¹ Die Figg. 1—39 der Taf. XVIII waren in der Originaltafel gleich denen der Taf. XVII bunt, d. h. genau in dem Farbenton der Präparate gehalten, sie sind nur, um die Arbeit nicht zu verteuern, von dem Lithographen einfarbig wiedergegeben worden.

weg dunkel gefärbt, bald mit heller Randzone und dunklem Zentralkorn, bald mit hellem Zentrum und dunkler Randzone.

Fig. 13—18. Spinalganglienzellen. Junger Hund. Sublimat. Schnitt. Glycerin.

Fig. 19—21. Spinalganglienzellen. Frosch. Sublimat. Schnitt. Glycerin.

Fig. 22—24. Sympathicus. Frosch. Sublimat. Schnitt. Glycerin. Die Zellen entstammen dem gleichen Ganglion, welches durch sehr viele, teilweise ziemlich große Centrosomen ausgezeichnet war, die teils im Kern, teils im Zelleib auftreten.

Fig. 25—27. Sympathicus. Frosch. Sublimat. Schnitt. Glycerin. Die Zellen gehören einem andern Ganglion an, welches nur wenige, meist aber größere Centrosomen enthält. Fig. 26 stellt nur den Kern dar.

Fig. 28—30. Sympathicus. Frosch. Sublimat. Schnitt. Die Zellen sind einem dritten Ganglion entnommen, welches durch sehr viele, meist kleine Centrosomen charakterisiert war.

Fig. 28. HEIDENHAIN'Sches Eisenhämatoxylin. Glycerin.

Fig. 29, 30. Jodgrünfuchsin. Glycerin.

Fig. 31, 32. Spinalganglienzellen. Frosch. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin.

Fig. 33—37. Spinalganglienzellen. Katze. Sublimat. Schnitt. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Die Zellen enthalten sehr verschieden gestaltete und gelagerte Centrosomen (*ct*).

Fig. 38, 39. Spinalganglienzellen. Katze. Sublimat. Schnitt. HEIDENHAIN'Sches Eisenhämatoxylin. Die Zellen enthalten eigenartige, traubenförmige Bildungen, welche möglicherweise mit den Centrosomen zusammenhängen.

Tafel XVIII, Fig. I—V und Tafel XIX, Fig. VI—XIX

stellen Kopien von sphären- resp. centrosomenhaltigen Zellen aus fremden Arbeiten dar.

Fig. I—VII aus O. VOM RATH, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocera mediterranea* Leach. im speziellen und die Amitosenfrage im allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. LX.

Fig. I. Kopfdrüsenzelle von *Anilocera*.

Fig. II. Kern einer Kopfdrüsenzelle von *Anilocera*.

Fig. III. Verschiedene Stadien eines sich teilenden intranucleären chromatischen Sterns.

Fig. IV, Va, Vb. Leukocyten aus der Milz eines jungen Hundes.

Fig. VI. Leukocyt aus dem Bauchfell der Salamanderlarve.

Fig. VII. Zelle aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*.

Fig. VIII. Zelle aus dem Sesambein des erwachsenen Frosches; aus MEVES, Über die Zellen des Sesambeines in der Achillessehne des Frosches und über ihre Zentralkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

Fig. IX u. X. Spermatogonien des erwachsenen Salamanders; aus MEVES, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

Fig. XI. Lymphocyt der Leber von *Salamandra maculosa*; aus G. NIESSING Zellenstudien. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV.

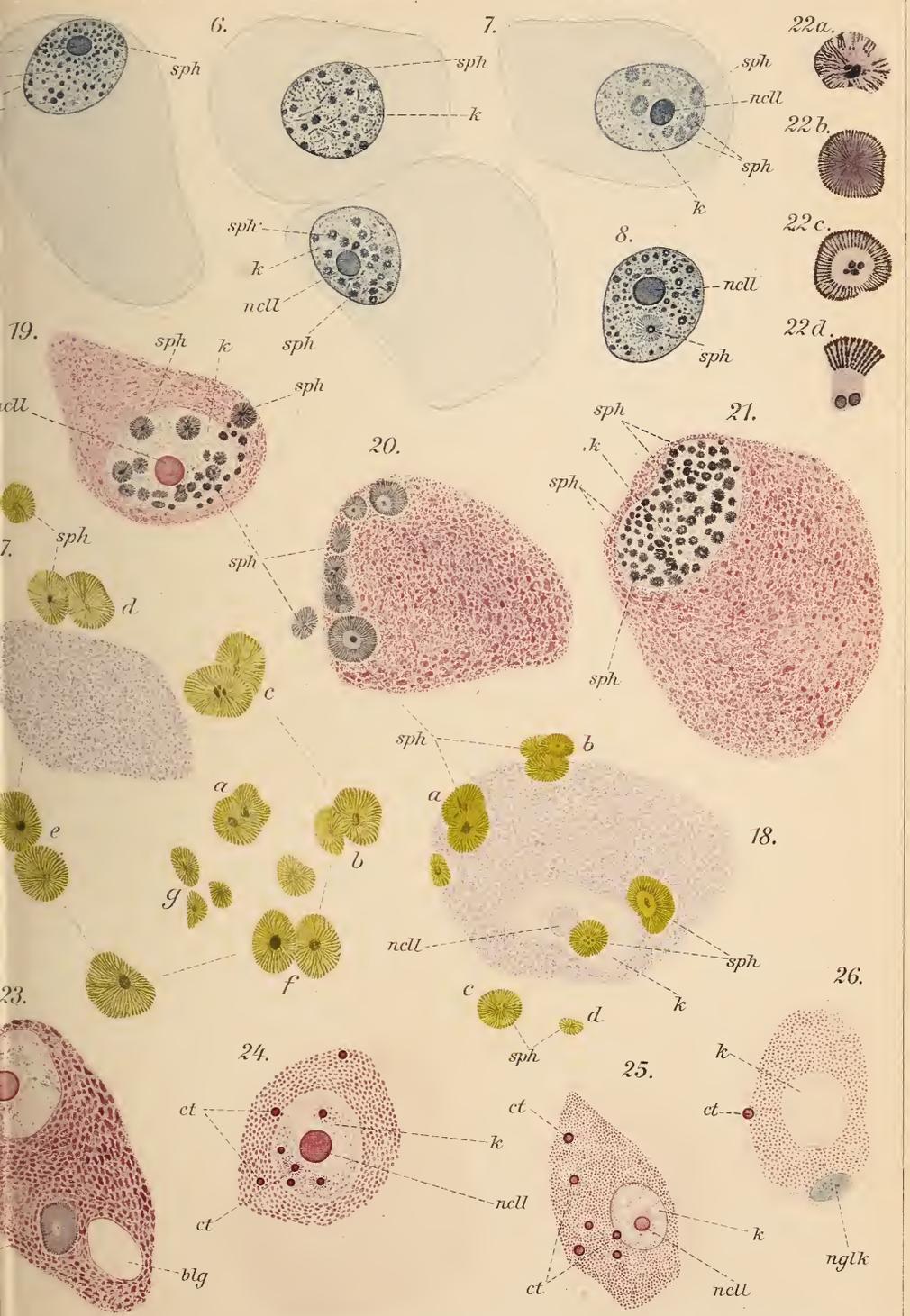
Fig. XII, XIII, XIV. Zellen aus der Leber von *Salamandra maculosa*; aus G. NIESSING, Zellenstudien. I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

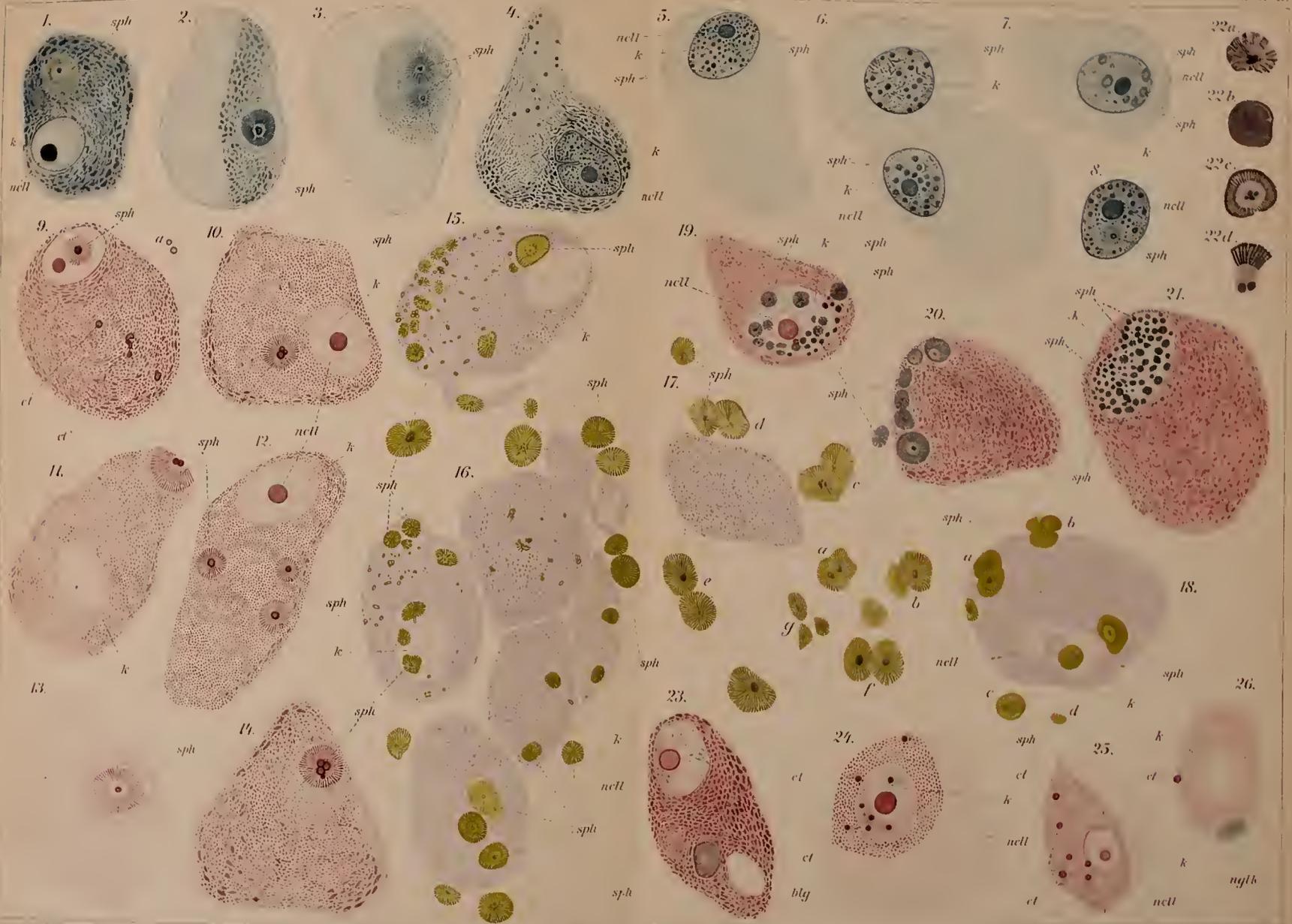
Fig. XV. Sympathische Ganglienzelle des Frosches; aus DEHLER, Beitrag zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

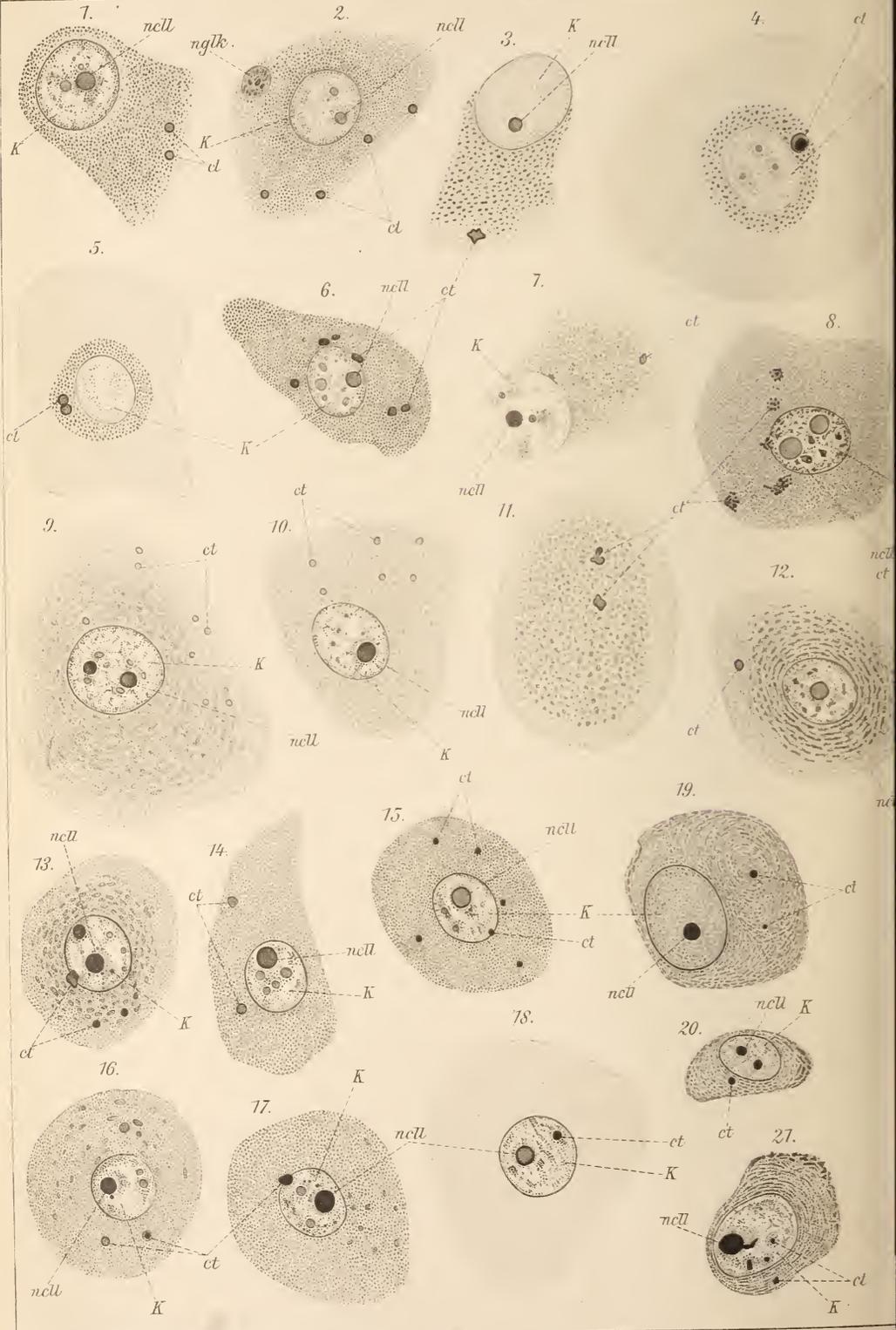
Fig. XVI, XVII. Spermatoocyten vom Meerschweinchen; aus C. NIESSING. Die Beteiligung von Zentralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.

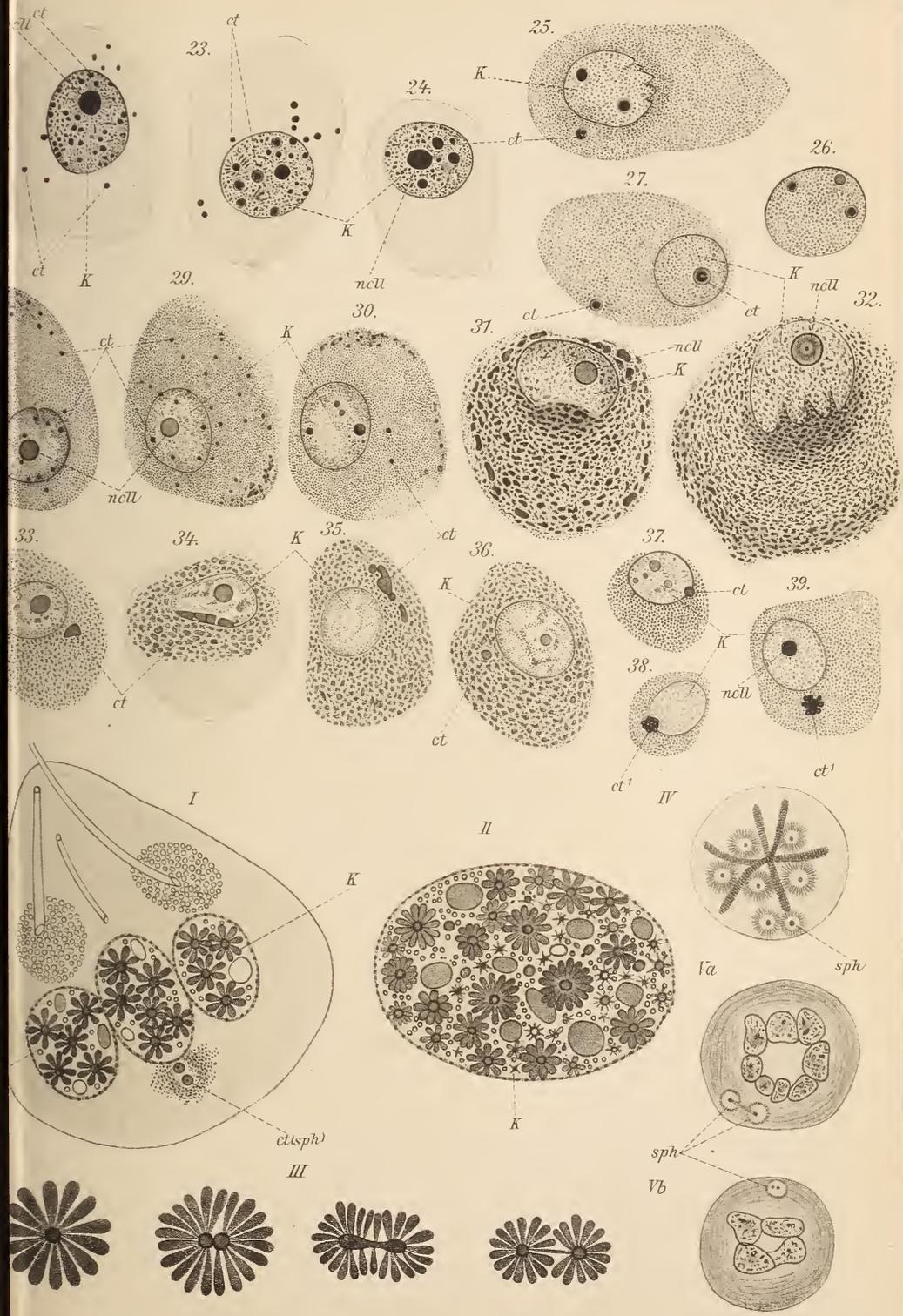
Fig. XVIII. Spinalganglienzelle des Frosches; aus LENHOSSÉK, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.

Fig. XIX *a-d*. Zentralkapseln aus den Samenzellen von *Proteus*; die Sphäre ist bei *a* erhalten, bei *b-d* verloren gegangen; aus M. HEIDENHAIN, Über die Zentralkapsel und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmascleifen usw. Anat. Anz. 1900.

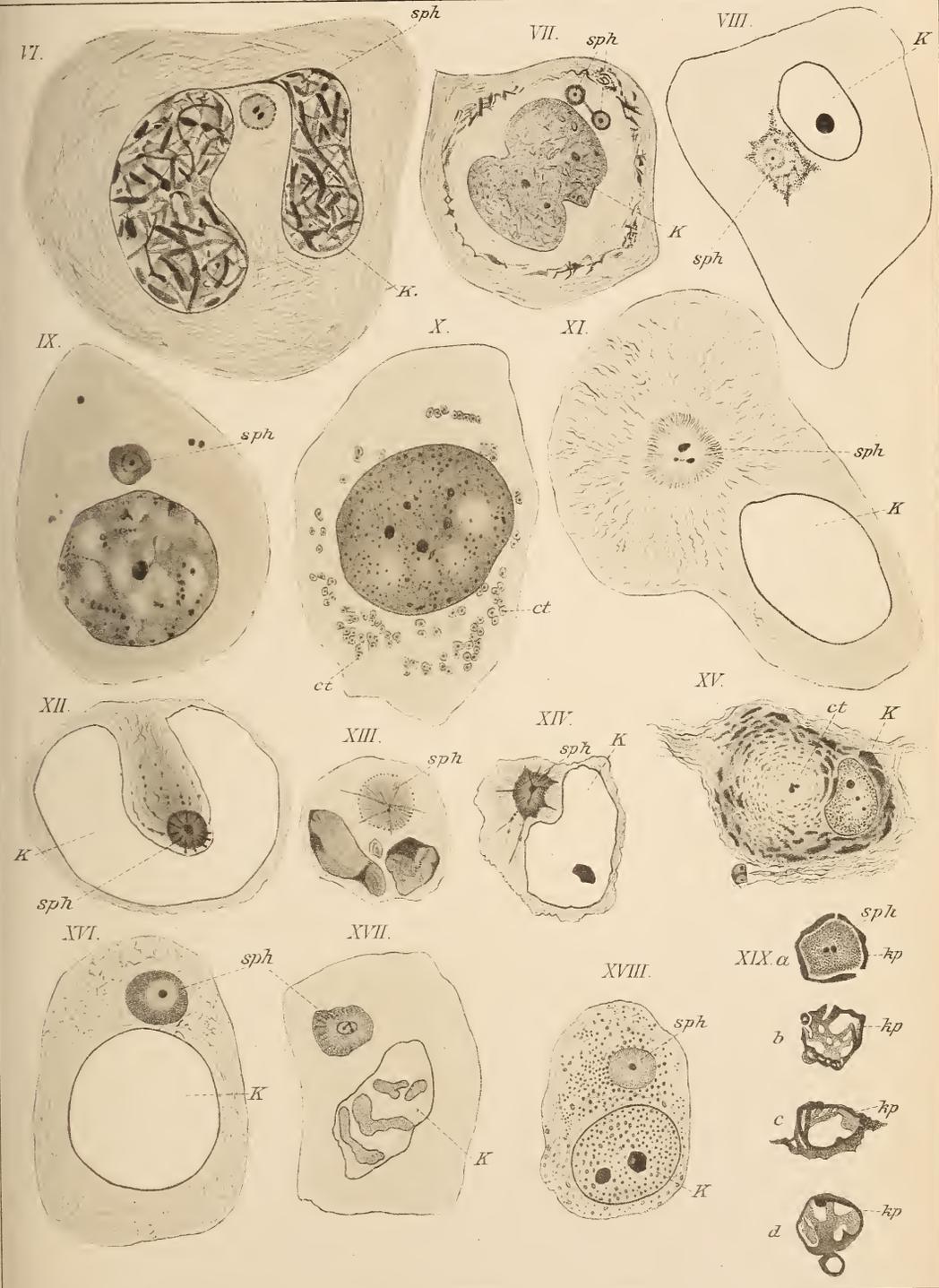












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Rohde Emil

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau der Zelle 147-220](#)