

UEBER DIE
ENTWICKELUNG DES UNBEFRUCHTETEN
SEEIGELEIES

EIN BEITRAG
ZUR
LEHRE VON DER KERNTHEILUNG
UND DER
GESCHLECHTLICHEN DIFFERENZIRUNG

VON
DR. RICHARD HERTWIG
O. Ö. PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE
AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

MIT TAFEL I—III.

Die Beobachtungen, welche ich im Folgenden über die Theilungsfähigkeit der Kerne unbefruchteter Eier mitzutheilen gedenke, sind das Resultat von Untersuchungen, welche von anderen Gesichtspunkten aus unternommen worden sind. Als ich im Frühjahr 1887 gemeinsam mit meinem Bruder Experimente über die Befruchtung der Seeigeleier anstellte, hatten wir uns die Frage vorgelegt, welchen Einfluss die Konzentration des Samens auf die polysperme Befruchtung geschädigter, speciell durch Reagentienbehandlung in ihren Lebensfunktionen gestörter Eier ausübt. Deshalb wurden Eier von *Echinus microtuberculatus* 30 Minuten lang mit 0,1% Strychninlösung behandelt und mit verschieden stark verdünntem Sperma derselben Species versetzt. In einem Fall wurde das Sperma so sehr mit Meerwasser verdünnt, dass nach Ausweis der Beobachtung im lebenden Zustand und nach Ausweis einer sehr genauen Untersuchung des konservirten Materials mehr als 90% in Folge ungenügenden Samenzusatzes unbefruchtet geblieben waren. Fünfzig Minuten nach der Besamung war Kontrollmaterial eingelegt worden. Von demselben waren 89% nach wie vor unbefruchtet. An diesen 89% fand ich die Anfänge zu den interessanten Veränderungen des Eikerns, über welche ich hier berichten will.

Eine zweite Reihe von Experimenten war in Triest unternommen worden, um festzustellen, ob die Bastardirungsfähigkeit der Eizellen durch Vorbehandlung mit Strychninlösungen eine Veränderung erfährt. Die Experimente wurden von mir allein ein Jahr später bei einem Aufenthalt in Spezia aufs Neue aufgenommen und vervollständigt. In allen Fällen wurden Eier von *Strongylocentrotus lividus* und Samen von *Echinus microtuberculatus* verwandt, weil bei dieser Kombination die Befruchtung unter normalen Verhältnissen so gut wie ganz ausgeschlossen ist, während die Bastardirung im umgekehrten Sinne sehr leicht gelingt. Sowohl Eier wie Spermatozoen wurden in eine 0,1% Strychninlösung übertragen und 5 Minuten später die Befruchtung vorgenommen. Die Zeitdauer der Strychninbehandlung variierte bei den einzelnen Versuchen zwischen 1—3 Stunden; dann wurde jedesmal sorgfältig mit Meerwasser ausgewaschen und die Kultur noch einen Tag fortgesetzt. In kleinen Zwischenräumen wurden Portionen der Eier sowohl während der Strychninbehandlung als auch nachher zum Zweck genauerer mikroskopischer Untersuchung abgetödtet. Auch an diesem Material konnte ich mich überzeugen, dass eine

Befruchtung unterblieben war, dass der Eikern gleichwohl Veränderungen erlitten hatte, die zur Theilung führten oder dieselbe wenigstens vorbereiteten.

Für mich, der ich die Entwicklung der Kulturen Schritt für Schritt hatte verfolgen können, war das Ergebniss, dass der Eikern unabhängig vom Samenzutritt ein gewisses Maass von Theilfähigkeit besitzt, vollkommen beweiskräftig. Immerhin war bei allen Experimenten Samen verwandt worden. Ich musste daher mit der Möglichkeit rechnen, dass dieser Umstand bei der Veröffentlichung meiner Resultate Veranlassung zu Einwänden werden könne. Seitdem wir durch BOVERI erfahren haben, dass bei der Befruchtung sich das Centrosoma vom Spermakern ablösen kann und dass der Eikern sich dann ohne Spermakern theilt, muss man ja mit der Möglichkeit rechnen, dass Theile des Spermatozoon, die schwierig nachweisbar sind, in das Ei hineingelangen und die Befruchtung bewirken können. Ich bat daher Herrn Kollegen BOVERI, der damals noch in München war, mir von einer seiner Reisen nach Neapel vollkommen einwurfsfreies Material mitzubringen. Seeigeleier, welche nie mit Samen in Berührung gekommen waren, wurden 1, 2 und 3 Stunden lang mit 0,1 % Strychnin behandelt und eine Zeit lang in reinem Seewasser weiter kultivirt. Grössere Partien wurden in verabredeten Zwischenräumen konservirt; sie zeigten dieselben Veränderungen, welche ich bei den Experimenten über Polyspermie und Bastardirung schon hatte beobachten können.

Schliesslich fand ich die Umbildung des Eikerns auch bei Eiern, welche nicht einmal einer Strychninbehandlung unterworfen worden waren. Aus Rovigno war ein vollkommen isolirter, lebender *Sphaerechinus granularis* an das hiesige zoologische Institut gesandt worden. Er hatte auf dem Transport abgelaicht; von den Eiern war ein Theil in Umwandlung begriffen.

Sämmtliches Untersuchungsmaterial war in der Pikrin-Essigsäure, welche mein Bruder und ich schon bei früheren Untersuchungen (52) angewandt hatten, abgetödtet worden. Zur Färbung der Präparate wurde im Allgemeinen Boraxcarmin benutzt, welches für die chromatischen Theile der Kerne meist ausreichende Bilder lieferte. In einigen Fällen zog ich Hämatoxylinfärbung zur Ergänzung heran. Ich benutzte $\frac{1}{2}$ % Hämatoxylinlösung, liess dieselbe mehrere Stunden lang wirken und zog dann mit absolutem Alkohol, der 0,1 % Salzsäure enthielt, aus. Um auch die schwieriger zu erkennenden achromatischen Strukturen deutlicher zu erhalten, habe ich verschiedene Verfahren angewandt: Färbung mit Säurefuchsin, wie sie meinem Bruder bei der Untersuchung der Spermatogenese von *Ascaris* gute Dienste geleistet hat, die FLEMMING'sche Färbung mit Saffranin, Gentianaviolett, Orange, endlich auch die BENDA'sche Methode und das HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinverfahren. Ich hatte die genannten Doppelfärbungen hauptsächlich benutzt, um etwaige Centrosomen aufzufinden. Wenn nun auch dieser Zweck nicht erreicht wurde, so wurden meine Bemühungen doch dadurch belohnt, dass die Spindelfasern und auch die Chromosomen ausserordentlich viel klarer wurden, als bei einfachen Boraxcarminpräparaten.

Die Färbeverfahren für die achromatischen Figuren lassen sich auf ganze Eier nicht anwenden. Ich sah mich daher genöthigt Schnittpräparate anzufertigen, wobei ich

Einbettung der Eier in Paraffin benutzte und die Schnitte theils mit Eiweiss theils mit Nelkenöl-Collodium aufklebte. Die Einbettung der Eier in Paraffin erfolgte in kleinen dünnwandigen Röhrchen. Nachdem die Eier sich in der Wärme am Grund des Röhrchens abgesetzt hatten, wurde das Paraffin zum Erkalten gebracht und schliesslich der Paraffinblock durch Zerschlagen der Wandungen des Röhrchens aus seiner Glasumhüllung befreit. Dieses Verfahren, welches in der Neuzeit auch von anderer Seite für kleinere Objekte vielfach in Anwendung gezogen wurde, genügte allen Ansprüchen.

Ueber die Resultate meiner Untersuchungen habe ich schon dreimal kurz berichtet, zweimal in Sitzungen der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München (47), das dritte Mal gelegentlich eines Referates, welches ich auf der Versammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft in Berlin über Konjugation und Befruchtung zu erstatten hatte (51). Eine ausführlichere Darstellung der Einzelbefunde hatte ich schon vor sieben Jahren abgefasst, war aber durch anderweitige Arbeiten an einer abschliessenden Redaktion verhindert worden. Ich hatte damals eine genaue Darstellung jeder einzelnen Versuchsreihe (8 an der Zahl) gegeben. Mit Rücksicht auf das enorme Anwachsen der Litteratur über Kerntheilung und Befruchtung bin ich von einer derartigen umständlichen Behandlungsweise des Gegenstandes zurückgekommen. Ich ziehe es vor, eine zusammenhängende, zugleich auch die Litteratur berücksichtigende Darstellung der Veränderungen des Eies und seines Kernes, wie sie sich aus dem Studium sämmtlicher Serien ergibt, zu liefern. Im Anschluss an diese Darstellung werde ich Gelegenheit nehmen, einige allgemeine Zellfragen, die zur Zeit in dem Vordergrund der Diskussion stehen, zu erörtern, die Frage nach den Unterschieden im Bau der Geschlechtszellen, sowie die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Centrosoma und des Verhältnisses, in welchem dieser wichtige Körper zu Kern und Protoplasma sowie zu den bei der Zelltheilung auftretenden Strukturen steht.

I. Die Metamorphose des Eikerns im unbefruchteten Seeigelei.

1. Bau des ruhenden Eikerns. Der Kern des Seeigeleies ist ein excentrisch gelagertes, mit Kernsaft gefülltes Bläschen, welches durch eine deutliche Kontur, die sogenannte Kernmembran, gegen das umgebende Protoplasma abgesetzt ist. Im Inneren findet sich ein feines Netzwerk von Fäden und in den Maschen desselben 1—3 Nucleoli. Bei der Färbung mit Boraxcarmin nimmt das Protoplasma des Eies, besonders deutlich nach der Befruchtung und während der Theilung, einen matt röthlichen Ton an, während der Eikern als eine völlig farblose, lichte Partie erscheint. Weder die Nucleoli noch das Kernreticulum färben sich und müssen somit den sogenannten achromatischen Kernbestandtheilen zugerechnet werden. Die Fäden des Reticulum sind feingekörnelt, was noch mehr hervortritt, wenn man

das Ei zertrümmert und den dadurch isolirten Eikern in Glycerin oder Wasser untersucht.

Ein ganz anderes Bild erhält man bei Anwendung des Eisenhämatoxylin-Verfahrens oder bei Färbung mit Safranin, Gentianaviolett, Orange. Wenn man die mit Hämatoxylin überfärbten Schnitte stark mit der Eisenaunlösung auswäscht, gelingt es das Protoplasma vollkommen zu entfärben, während der Eikern seine schwarzblaue Farbe beibehält und daher ausserordentlich deutlich hervortritt. Die Färbung hat ihren Sitz in den Nucleoli, dem Reticulum und der Kernmembran (Fig. 1 und 2). Die Nucleoli sind bald durchaus gleichförmig gefärbt, bald lassen sie eine dunklere Rindenschicht von einem hellen Inhalt (Vacuole?) unterscheiden und sehen dann bläschenförmig aus. Es kommt auch vor, dass die dunklere Rinde sich in's Innere netzartig fortsetzt. Das Kernreticulum und die Kernmembran zeigen ganz den gleichen Bau, so dass letztere nur als der nach aussen eine Abgrenzung bewirkende Theil des ersteren angesehen werden kann. Die Fäden des Kernnetzes stossen nicht überall zusammen. Vielmehr ergeben sich Stellen, an denen das Netz unterbrochen ist und die Fäden geweihartige in den Kernsaft hineinragende Strukturen bilden. Was nun die feinere Struktur der Fäden anlangt, so bekommt man den Eindruck, als seien sie aus Körnchen zusammengefügt, die dicht an einander liegen oder nur durch wenig Zwischenmasse vereinigt werden. Untersucht man in Glycerin, so schwindet der Unterschied zwischen Körnchen und verbindender Gerüstsubstanz (Fig. 4). Erstere sehen dann nur wie verdichtete Stellen in letzterer aus, ein Aussehen, das mir den thatsächlichen Verhältnissen am meisten zu entsprechen scheint.

Bei der Färbung mit Safranin-Orange-Gentianaviolett bekommt man häufig nur bräunlich gefärbte Körnchen zu Gesicht, die in gewundenen, den Kernraum durchsetzenden Bahnen angeordnet sind (Fig. 3). Die verbindende, die Grundlage des Gerüsts darstellende Zwischensubstanz ist nur ganz schwach oder gar nicht gefärbt. Die Nucleoli erscheinen als braunviolette, intensiv gefärbte Körperchen.

2. Chromatische Metamorphose des Eikerns. — Die Veränderungen, welche durch die Strychninbehandlung der Seeigelleier in relativ kurzer Zeit hervorgerufen werden, aber auch ohne dieselbe bei langem Liegen der Eier in Seewasser auftreten, scheinen sich zunächst auf Quellungs- und Schrumpfungsvorgänge zu beschränken. Im Protoplasma treten helle, körnchenfreie Partien auf, besonders im Umkreis des Kernes. Dieser ist kleiner geworden und hat eine faltige, nicht selten in Ecken ausgezogene Oberfläche bekommen, als ob er geschrumpft oder durch Druck von aussen umgeformt worden wäre (Fig. 1). Ich habe diese Veränderungen nicht genauer untersucht, weil ich nicht sicher bin, ob sie durch Lebensprocesse im Ei oder durch schlechte Konservirung des Materials bedingt sind, wenn ich auch das Erstere für wahrscheinlich halte. Sie fanden sich nicht in allen Serien und gleichen sich jedenfalls auf späteren Stadien wieder aus; sie deuten auf einen lebhaften Stoffaustausch zwischen Protoplasma und Kern, als dessen Folgen die übrigen und

wichtigeren Umgestaltungen des Eikerns anzusehen sind. Diese äussern sich in dreifacher Weise: 1) im Schwund der Nucleoli, 2) im Auftreten von Chromosomen, 3) in der Auflösung der Kernmembran. Da das zweite Merkmal am meisten in die Augen fällt, will ich die Veränderungen in ihrer Gesamtheit als chromatische Metamorphose des Eikerns bezeichnen.

Der Schwund der Nucleoli macht sich zuerst bemerkbar; er scheint unter allmählicher Auflösung der oberflächlichen Schichten vor sich zu gehen. Denn die Nucleoli werden in demselben Maasse kleiner als die Chromosomen deutlicher werden. Keinenfalls werden die Nucleoli aus dem Kerninneren ausgestossen. Zwar findet man hie und da im Umkreis des Kerns im Protoplasma kleine Körperchen, die etwa die Grösse von Nucleoli haben und an Eisenhämatoxylin-Präparaten die gleiche Färbung wie diese besitzen. Dieselben finden sich aber auch sonst in grösserer Menge im Protoplasma zerstreut, auch zu einer Zeit, wo die Nucleoli noch vorhanden sind. An Carminpräparaten sind sie vollends mit Nucleoli nicht zu verwechseln, da sie die Farbe fast so intensiv wie Chromosomen annehmen und beim Auswaschen längere Zeit zurückbehalten.

Die Chromosomen sind auf dem Höhepunkt der chromatischen Metamorphose des Kerns ausserordentlich scharf konturirte Elemente (Fig. 8 und 10), die sich besonders durch Boraxcarmin, Hämatoxylin oder Gentianaviolett deutlich machen lassen. Sie sind entweder S-förmige gewundene, lange und dünne Fäden, oder sie sind kurze gedrungene, in gleichem Maasse dickere, gerade gestreckte oder U-förmig gekrümmte Stäbe. Da sie im Kernbläschen zerstreut liegen, ist ihre Zählung einigermaassen erleichtert. Das Resultat schwankte zwischen 16 und 18. Da neuerdings WILSON (96) zu demselben wechselnden Ergebniss gelangt ist und für den Eikern von *Toropneustes variegatus* ebenfalls 16—18 Chromosomen angiebt, bin ich fast versucht anzunehmen, dass in der Zahl der Chromosomen eine gewisse Variabilität herrscht. Die Chromosomen liegen in den Verlauf des Kernnetzes eingebettet. Letzteres hat um diese Zeit an Masse zugenommen, insofern die Maschen enger und demgemäss die Bälkchen des Gerüsts reichlicher geworden sind. Auch ist der Eikern im Allgemeinen nicht unbeträchtlich vergrössert.

Die Ausbildung der Chromosomen ist offenbar ein äusserst langsam ablaufender Process, so dass man in dem abgetödteten Material zahlreiche verschiedene Stadien neben einander findet, welche erläutern, in welcher Weise die Ausbildung vor sich geht. Es hat nun ein gewisses Interesse, diese Ausbildungsweise mit Rücksicht auf eine in der Neuzeit aufgeworfene Streitfrage zu verfolgen, nämlich die Frage nach der Individualität der Chromosomen. RABL (70) und BOVERI (11, 12) und im Anschluss an sie RÜCKERT (77, 82) haben zu beweisen versucht, dass die Chromosomen Individualitäten sind, welche die Zeit der Zellruhe von einer Kerntheilung zur nächsten überdauern. Die einzelnen Theilchen eines Chromosoms sollen zwar nach beendeter Theilung sich im Kernraume ausbreiten; sie sollen dabei aber ihr gegenseitiges Lageverhältniss beibehalten und zur Zeit der nächsten Kerntheilung wieder in der alten Anordnung erscheinen, so dass eine Vermischung der Theilchen

zweier benachbarter Chromosomen gänzlich ausgeschlossen wäre. O. HERTWIG (42) nimmt dagegen an, dass die Chromosomen sich in ihre Theilchen auflösen, dass diese bei ihrer Ausbreitung im Kern ein nicht mehr nach Chromosomen gesondertes Material bilden, aus dem bei der nächsten Theilung die Chromosomen durch Neugruppirung entstünden. Dabei würde natürlich nicht ausgeschlossen sein, dass ein Chromosom sich aus Material entwickeln würde, welches früher verschiedenen Chromosomen angehört hatte. Dass gleichwohl die Chromosomen bei jeder Theilung immer wieder in gleicher Form und in gleicher Zahl auftreten, erklärt O. HERTWIG aus einer besonderen Struktur der kleinsten Theilchen, welche immer nur eine bestimmte Anordnung gestatte.

Ich habe nun viel Mühe auf das Studium der Bildungsweise der Chromosomen im Seeigelei verwandt, bin aber zu keinem entscheidenden Resultat gelangt. Die Chromosomen des Seeigeleies sind für eine genaue Untersuchung zu klein; die Färbungen mit Carmin und Hämatoxylin fallen nicht energisch genug aus, um diesen Uebelstand auszugleichen. Das FLEMMING'sche Färbeverfahren giebt zwar sehr intensive Chromatinfärbungen, hat aber den Nachtheil, dass anderweitige Körnchen im Kern gefärbt werden, so dass die Deutlichkeit der ersten im Kern auftauchenden chromatischen Körnchen beeinträchtigt wird. Die besten Resultate erhielt ich auf folgendem Weg. Ich färbte Eisenhämatoxylin-Präparate noch einmal mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin. Nach Auswaschen mit destillirtem Wasser und Fixiren in Brunnenwasser differenzirte ich weiter mit sehr dünnem Salzsäurealkohol. War bis dahin das Reticulum der Eikerne gleichmässig blauschwarz gefärbt, so behielten beim Differenziren mit Salzsäurealkohol nur die chromatischen Schleifen oder deren Anlagen, die Farbe; die übrigen Theile des Gerüsts hellten sich auf.

Was ich habe nachweisen können, ist Folgendes. Bei den Färbungen mit Boraxcarmin und Hämatoxylin fiel mir öfters die chromatische Beschaffenheit der Kernmembran auf (Fig. 5), welche daher rührte, dass feinste staubartige Chromatinkörnchen in ihr diffus vertheilt waren. Auch die ersten Anlagen der Chromosomen findet man sehr häufig in oder dicht unter der Kernmembran. Sie bestehen aus Körnchen, welche perlschnurartig an einander gereiht sind (Fig. 6, 7 u. 9). Die Körnchen sind vielfach sehr fein und zahlreich und in langen, gewundenen, schlangenartigen Fäden angeordnet; oder sie sind derber, entsprechend weniger zahlreich und bilden gedrungene Figuren. In einem Fall zählte ich nur fünf Körner in jedem Chromosom.

Bei den mit Salzsäure differenzirten Hämatoxylin-Präparaten habe ich niemals die diffuse Färbung der Kernmembran beobachten können. Gleich von Anfang an fand ich die Chromatinkörnchen zu Reihen angeordnet, gewöhnlich in der Kernmembran, seltener im Inneren des Kernnetzes. Ich konnte die Chromosomen-Anlagen schon auf Stadien nachweisen, auf denen die Carminfärbung keine Resultate lieferte.

Ziehe ich aus meinen Beobachtungen einen Schluss, so komme ich zu dem Ergebniss, dass das Chromatin, sowie es in die Erscheinung tritt, die Anordnung in Chromosomen besitzt, ein Ergebniss, welches für die Lehre von der Individualität

der Chromosomen sprechen würde. Allerdings ist das Gefüge der Chromosomen zunächst ein lockeres. Zunächst bestehen sie aus zahlreichen feinsten Körnchen. Diese treten zu grösseren Körnern zusammen, welche sich dann zur Bildung der Chromosomen enger an einander legen. Die Verschiebung der chromatischen Elemente erfolgt auf den Bahnen, welche durch das achromatische Reticulum gegeben sind.

Wie kommt es nun, dass bei Eikernen, welche noch keine Veränderung erfahren haben, auch mit den besten Färbungen keine Spuren von Chromatin gefunden werden können? Ist um diese Zeit kein Chromatin vorhanden, und entsteht es erst vom Protoplasma aus, wofür das Auftreten im Bereich der Kernmembran sprechen würde? oder ist das im Kern vorhandene Chromatin nur nicht nachweisbar? Ich halte die letztere Ansicht für die richtige und stimme in dieser Hinsicht BORN (6) und RÜCKERT (77) bei, welche, der eine für das Keimbläschen von Tritoneiern, der andere für die Selachiereier, nachgewiesen haben, dass die Chromosomen jeder Zeit vorhanden sind, vorübergehend sich aber so gut wie gar nicht färben und dann sehr schwer zu erkennen sind. So glaube auch ich aus der Art, wie die Chromosomen ganz allmählich im Eikern der Seeigel deutlicher werden, schliessen zu dürfen, dass sie allezeit vorhanden sind. Die Unmöglichkeit, sie nachzuweisen, erkläre ich daraus, dass das Chromatin so sehr in feinste Körnchen zerstäubt ist, dass die Färbbarkeit der letzteren nicht mehr hervortritt.

Eine weitere Frage, die sich uns bei der Betrachtung der mitgetheilten Befunde ergibt, ist die Frage: Was ist im Verlauf der chromatischen Metamorphose aus den Nucleoli geworden? Dieselbe ist in den Arbeiten über Kerntheilung viel erörtert worden. Denn auch im Laufe der Kerntheilung schwinden die Nucleoli, was von den einzelnen Autoren eine sehr verschiedene Deutung erfahren hat. Die Auffassungen, dass die Nucleolen für die Lebensvorgänge des Kerns keinerlei grössere Bedeutung besitzen, sondern nur die Depots für Stoffe seien, die eine Reservenahrung für Kern oder Protoplasma darstellen oder gar Exkrete derselben sind, können wir kurz übergehen. Sie werden durch die Thatsache widerlegt, dass die Nucleolen im Eikern vorkommen, einem Kern, der erst kurz vorher alles zur Entwicklung Ueberflüssige abgestossen hat. Es mögen ja in manchen Kernen geformte Körperchen von nebensächlicher Bedeutung enthalten sein. Diese sollte man dann nicht Nucleolen nennen und sollte sie von den Nucleolen des Eikerns und den Nucleolen, wie sie in den gewöhnlichen Gewebszellen von Pflanzen und Thieren vorkommen, scharf unterscheiden.

Diese echten Nucleoli spielen sicher eine wichtige Rolle. Drei Ansichten sind hierüber aufgestellt worden. TOYAMA (90), WILCOX (94), SALA (83) u. A. glauben, dass die Nucleolen zu Centrosomen werden. WASSILIEWSKI und KARSTEN glaubten sogar, wie ich aus FLEMMING's Referaten über die Zelle ersehe, diese Umwandlung durch direkte Beobachtung festgestellt zu haben; ihre Angaben sind jedoch durch die späteren Untersuchungen HUMPHREY's widerlegt worden. Ich selbst habe früher an die Ableitung der Centrosomen von Nucleoli gedacht (44), bin aber von dieser Auffassung vollkommen zurückgekommen.

Mein Bruder (42—43) schreibt den Nucleolen eine doppelte Aufgabe zu. Ein Theil der Nucleolarsubstanz wird zur Bildung der Centrosomen verwandt, ein anderer Theil dagegen wird in den Aufbau der Chromosomen einbezogen. Auch diese Ansicht hat ihre Anhänger gefunden.

FLEMMING (30) endlich ist der Ansicht, dass die Nucleolen nur mit den Chromosomen in engerem Zusammenhang stehen; ich schliesse mich seiner Ansicht vollkommen an. Meine eigenen Untersuchungen lassen es mir ausgeschlossen erscheinen, dass im Ei der Seeigel Nucleolen und Centrosomen irgend etwas mit einander zu thun haben. Zur Zeit, in der die Nucleolen schon geschwunden sind, ist im Seeigelei weder ein Centrosoma nachweisbar, noch findet sich am Eikern Strahlung, welche auf die Existenz eines Centrosoma hinweisen könnte. Wir werden überhaupt sehen, dass ein Centrosoma im gewöhnlichen Sinne des Wortes auch in der Folgezeit nicht auftritt. Dagegen ergeben sich unzweifelhafte Beziehungen der Nucleoli zur Entwicklung der Chromosomen. In demselben Maasse, als diese deutlicher werden, schwinden die Nucleoli. Wenn die Chromosomen fertiggestellt sind, existiren keine Nucleoli mehr (Fig. 8—11). Dieses Wechselverhältniss ist nun nicht so zu verstehen, als wäre das gesammte Material der Chromosomen in den Nucleoli enthalten. Dagegen spricht die geringe Masse der Nucleolar-Substanz und ihr verschiedenes Verhalten den üblichen Chromatin-Färbungsmitteln gegenüber. Auch ergibt sich aus meinen Beobachtungen, ferner den Beobachtungen RÜCKER's, BORN's, BOVERI's u. A., dass die Anlagen der Chromosomen schon zu einer Zeit existiren, wo die Nucleoli noch nicht aufgelöst sind. Die Nucleolen können somit den Chromosomen nur ein zur endgültigen Fertigstellung nothwendiges Ergänzungsmaterial liefern.

Die Ansicht einer innigen Beziehung der Nucleoli zur Entwicklung der Chromosomen ist geeignet, das Verhalten der Kerne mit „Chromatin-Nucleoli“ verständlich zu machen. Ich verstehe unter Chromatin-Nucleoli Kernkörperchen, welche die gesammte Chromatinsubstanz des Kernes enthalten. Sie finden sich bei vielen Protozoen, z. B. bei *Actinosphaerium Eichhorni*¹⁾, unter den Pflanzen bei

1) Bau und Theilung der Actinosphaerium-Kerne ist neuerdings von BRAUER (15) untersucht worden. Derselbe hat im Wesentlichen meine vor zwölf Jahren gemachten Angaben (50) bestätigt; in einigen Punkten aber ist er zu abweichenden Resultaten gekommen. An dieser Stelle interessieren uns dieselben nur, soweit sie sich auf den ruhenden Kern beziehen. Nach BRAUER besteht der Kern aus 1) Kernsaft, 2) Kernmembran, 3) einem Liningerüst, 4) darin eingestreuten Chromatinkörnchen, 5) mehreren Nucleolen. Ich meinerseits habe am Kern unterschieden 1) Kernsaft, 2) Kernmembran, 3) ein achromatisches Gerüst, 4) Chromatin, welches eine sehr wechselnde Anordnung besitzt, indem es entweder einen einzigen grossen Nucleolus oder mehrere kleine Nucleoli bildet. Mir ist es unverständlich, wie BRAUER dazu kommt, zu behaupten, dass ich die Existenz eines Gerüsts in Abrede stelle, um so unverständlich, als ich die Beschaffenheit desselben durch den Vergleich mit den leichter zu verstehenden Verhältnissen mancher Insektenkerne ausführlich erläutert habe. Somit reducirt sich der Unterschied zwischen unseren Darstellungen darauf, dass BRAUER Nucleolen und Chromatin als verschiedene Theile unterscheidet, eine Unterscheidung, die dadurch an Bedeutung gewinnt, dass er eine Betheiligung der Nucleolen an der Bildung der Chromosomen als unwahrscheinlich hinstellt. Ferner giebt BRAUER an, dass er stets mehrere, nie 1—2 Nucleolen gefunden habe.

Dem gegenüber muss ich, gestützt auf neuere Untersuchungen, die allerdings sich nicht auf encystirte Thiere beziehen, meine früher geäusserte Angabe, dass alles Chromatin in den Nucleoli abgelagert ist, aufrecht erhalten. Dies ist am Klarsten, wenn nur ein einziger kompakter Nucleolus vorhanden ist, welcher dann inmitten

Spirogyra. Auch in den Gewebszellen von Thieren können sie vorkommen. Ich habe sie für die Speicheldrüsen von *Culex pipiens* beschrieben und abgebildet. Solche Kerne zeigen dann ein achromatisches Gerüst und in demselben einen grossen chromatischen Körper, im übrigen Nichts, was man den Nucleoli oder den Chromosomen der Gewebszellen vergleichen könnte. Wenn es bei *Actinosphaerium* und *Spirogyra* zur Kerntheilung kommt, bilden sich die Chromosomen direkt aus dem Material des Nucleolus hervor. An den ruhenden Speicheldrüsenkernen von *Culex* habe ich ferner verfolgen können, dass sich vom Nucleolus Chromatinkörnchen ablösen und im achromatischen Reticulum ausbreiten. Dabei bleibt ein Rest übrig, der sich nur noch schwach färbt, ein echter achromatischer Nucleolus.

Derartige Nucleoli wären dann nicht, wie mein Bruder annimmt, und auch ich früher geglaubt habe, von den ächten Nucleoli als etwas wesentlich Verschiedenes zu unterscheiden; sie würden Nucleoli sein, die ausser der specifischen Nucleolarsubstanz noch das Chromatin des Kernes enthalten. Mit dieser Auffassung steht in vollem Einklang, dass in den Keimflecken mancher Eier zweierlei räumlich gesonderte Substanzen von FLEMMING, LEYDIG und O. HERTWIG beschrieben worden sind. Aehnliches berichtet HERMANN von Follikelzellen des Hodens und LÖNNBERG von Leberzellen der Mollusken und der Flusskrebse. Die eine dieser Substanzen zeigt dann chromatische Beschaffenheit. Schliesslich möchte ich hier noch auf die neuerdings erschienene Arbeit SOBOTTA's (89) hinweisen. Dieser beschreibt den Eikern und Spermakern des befruchteten Mäuseeies als Bläschen mit achromatischem Reticulum und einem grossen chromatischen Nucleolus in demselben. Bei der Umwandlung zur Spindel lösen sich Chromatinkörnchen vom Nucleolus ab und treten auf das Kernnetz über, ein Substrat hinterlassend, das man wohl den echten Nucleoli vergleichen muss. Später wird auch dieses aufgelöst. Beim Lesen dieser Angaben war ich überrascht, wie gross die Uebereinstimmung mit den Kernen der Speicheldrüsen der Insekten ist. Leider habe ich an letzteren keine Theilungen beobachten können.

Die Schilderung, welche ich von Kerngerüst und Kernmembran gegeben habe, stimmt im Allgemeinen mit der üblichen Darstellung dieser Strukturen überein,

eines völlig achromatischen Gerüsts liegt. Uninucleoläre Kerne und Kerne mit zwei Nucleoli sind allerdings, wie ich schon früher angab, nicht sehr häufig, immerhin häufig genug, um bei reichlichem Actinosphaerium-Material leicht nachgewiesen zu werden. Ebenso ist es vermöge der Verbesserungen, die in den letzten zehn Jahren die Technik der Untersuchung erfahren hat, ein Leichtes nachzuweisen, dass die gesammte Masse des Nucleolus zu den Chromosomen der Aequatorialplatte verwandt wird. Ich glaube nicht, dass eneystirte Actinosphären sich in diesen fundamentalen Vorgängen anders verhalten als freilebende. Wenigstens geben die von BRAUER gelieferten Abbildungen keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme. Mir macht es den Eindruck, als ob BRAUER in der Deutung seiner Bilder sich viel zu sehr von dem Bestreben hat leiten lassen, Alles möglichst so wiederzufinden, wie es von den Kerntheilungsvorgängen vielzelliger Thiere geschildert wird. Wo meine frühere Darstellung der Ergänzung bedarf, das sind die in ihr geschilderten plurinucleolären Zustände. Wie die vor zwölf Jahren gegebenen Abbildungen schon andeuten, hängen die vielen Nucleoli unter einander zusammen. Es ist auch hier streng genommen nur ein Nucleolus vorhanden, der von einem Centrum aus wenige derbere oder zahlreichere, feinere, dendritische, manchmal auch anastomosirende Verästelungen nach der Kernperipherie aussendet. Auch bei den Vorbereitungen zur Theilung ist zu einer Zeit, in der ich früher schon eine Auflösung in Körnchen annahm, ein zusammenhängender verästelter Chromatinfaden vorhanden.

besonders mit der Darstellung, welche neuerdings HEIDENHAIN (38) gegeben hat. Wie ich es hier gethan habe, so unterscheidet auch HEIDENHAIN ein Gerüst aus Linin und in demselben kleine, vom Chromatin differente Körnchen, die er Lanthanin- und später Oxychromatinkörner genannt hat. Dieselbe Struktur kommt der Grenzschicht des Eikerns zu. Will man dieselbe eine Membran nennen, so hätten wir hier einen Fall gegeben, in dem Kernnetz und Kernmembran ihrer Bedeutung und ihrem feinen Bau nach unter einander übereinstimmen und nur durch die Art der Anordnung sich unterscheiden. Zahlreiche Autoren gehen noch einen Schritt weiter und halten auch eine Uebereinstimmung des Kerngerüsts und seiner Membran mit dem Gerüst des Protoplasma für erwiesen. Speciell für den Eikern der Echinodermen hat neuerdings WILSON wieder diese Ansicht behauptet. Manche Forscher, wie z. B. RAWITZ (73^a), REINKE (74) wollen einen allmählichen Uebergang des einen Gerüsts in das andere mit aller Deutlichkeit gesehen haben. Ich kann dieser Auffassungsweise nicht das Wort reden mit Rücksicht auf die grossen mikrochemischen Unterschiede zwischen Kern- und Plasmagerüst. Beim Eisenhämatoxylin-Verfahren wird letzteres durch starkes Auswaschen farblos, während ersteres tief dunkelblau erscheint. Im hellen Protoplasma erscheint der Eikern als ein intensiv gefärbter Körper. Bei Carminfärbungen tritt das Gegentheil ein. Der Kern liegt als helles, farbloses Bläschen inmitten einer stark gefärbten Protoplasma-Umgebung. Und wie sich das Kerngerüst in seinem mikrochemischen Verhalten vollkommen anders verhält, so ist es auch anatomisch gegen dasselbe scharf abgesetzt. Am meisten fällt die Abgrenzung auf, wenn sich eine lichte Zone um den Kern gebildet hat. Unverständlich ist es mir, wie REINKE mit der Annahme eines allmählichen Uebergangs des Kerngerüsts in das Protoplasma seine eigene Beobachtung in Einklang bringt, dass der Eikern im Protoplasma amöboide Bewegungen ausführt (75).

Ueber das Verhältniss des achromatischen Kerngerüsts zum Chromatin hat WILSON (96) neuerdings eine merkwürdige Ansicht aufgestellt. Er meint, dass die achromatische Kernsubstanz vom Chromatin aus gebildet werde. Ich wüsste keine einzige Erscheinung, welche man hierfür geltend machen könnte, wohl aber manche, die dagegen sprechen, 1. dass das achromatische Gerüst schon zu einer Zeit vorhanden ist, wo die Chromosomen noch nicht nachgewiesen werden können, 2. dass die Chromosomen und das achromatische Gerüst gleichzeitig zunehmen. Diese Zunahme kann nach meiner Ansicht nur so erklärt werden, dass der Kern in allen seinen Theilen durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma wächst.

Ich habe bisher nur die qualitative Beschaffenheit des Kerngerüsts berücksichtigt; ich gehe jetzt noch auf seine morphologische Anordnung ein. BÜTSCHLI (24) hat seine Lehre von der Wabenstruktur des Protoplasma, auf die ich im Laufe dieser Arbeit noch zurückkommen werde, auch auf den Kern ausgedehnt. Im Anschluss an ihn haben mehrere jüngere Forscher, so erst neuerdings wieder SCHAUDINN (84) bei Amöben, zum Theil auch REINKE, eine schaumige Struktur des Kerns behauptet. Ich muss gestehen, dass ich mich um so mehr von der

Anschauungsweise BÜTSCHLI's entfernt habe, je mehr ich mich in der Neuzeit mit den einschlägigen Verhältnissen befasst habe. Die einzelnen Stücke des Kerngerüstes sind, sei es auf dem optischen oder dem natürlichen Querschnitt, stets als Stränge, nie in der Art, wie es die Wabentheorie voraussetzt, als Lamellen zu erweisen. Am besten sieht man das an den schon oben besprochenen Stellen, wo das Kerngerüst unterbrochen ist, und die Fäden mit freien Enden in den Kernsaft hineinragen. Ich vermag solche freien Enden nicht, wie HEIDENHAIN es thut, für Kunstprodukte zu erklären, da ich sie, wenn auch verschieden deutlich, bei fast allen untersuchten Eikernen finde. Wer sich von dem fadigen Charakter der Liningerüste leicht überzeugen will, dem empfehle ich die grossen Kerne der Speicheldrüsen der Insekten. Durch BALBIANI's (1) Untersuchungen ist der breite Lininfaden von *Chironomus*, in den das Chromatin in Form von Querscheiben eingelagert ist, schon vor längerer Zeit bekannt geworden. Auch bei den Larven von Stechmücken finde ich solche gewundene, freilich etwas dünnere Fäden. Dieselben erzeugen nicht selten durch Verästelungen und netzförmige Verbindung der Verästelungen typische Gerüststruktur.

Die chromatische Metamorphose des Eikerns findet ihren Abschluss mit der Rückbildung der Kernmembran. Das Liningerüst zieht sich dabei unter Ausstossung des Kernsafts auf einen engeren Raum zusammen und sieht nun vollends wie eine dichtgedrängte körnige Masse aus, in der die Chromosomen liegen (Fig. 11). An Carminpräparaten ist es dann noch durch lichtere Färbung vom umgebenden Protoplasma zu unterscheiden. Anders bei Eisenhämatoxylin-Präparaten und Präparaten, die nach der FLEMMING'schen Methode gefärbt waren. An denselben konnte ich nur selten einen Unterschied zwischen der Masse des Kerngerüstes und der protoplasmatischen Umgebung erkennen. Gewöhnlich hat es den Anschein, als sei ersteres in letzterem vollkommen aufgegangen, und als lägen nunmehr die Chromosomen frei im Protoplasma.

Indessen erhält man bei allen Präparationsmethoden Bilder, welche auch auf dem Stadium des membranlosen Kernes mit Sicherheit ergeben, dass ausser den Chromosomen ein spezifischer Kernbestandtheil existirt, der mit dem Liningerüst identisch ist. Sehr häufig findet man unter den Eiern mit chromatischer Metamorphose und aufgelöster Kernmembran Exemplare, bei denen die Chromosomen einzeln oder in einen zusammenhängenden Klumpen zusammengeballt oder zu einem einzigen Faden vereint in einem homogenen, glasartig aussehenden Körper liegen. Ich deute denselben als das umgewandelte Liningerüst des Kernes (Fig. 12, 19). Der betreffende Körper zeigt keine Spur weder von einer Gerüstanordnung noch von Körnelung. Manchmal ist er der Chromatinmasse des Kernes von einer Seite angefügt. Dann entsteht ein Bild, welches ich schon früher dem Bilde eines frisch in das Ei eingedrungenen Samenfadens verglichen habe: wir erblicken einen spitzkugelförmigen Körper, dessen eines breiteres Ende von einer nahezu homogenen chromatischen Masse gebildet wird, während die Spitze aus achromatischer Substanz besteht.

Manchem mag es befremdlich erscheinen, dass sich körnige Lininfäden in eine Substanz verwandeln sollen, die weder körnig noch in Fäden angeordnet ist.

Indessen ist es nicht schwer, für beide Umwandlungen analoge Beispiele aufzufinden. Eine Umwandlung gekörnelter Strukturen in homogene Fäden wird von Jedem, der sich mit den Theilungsvorgängen der Zelle beschäftigt hat, angenommen. Besonders haben v. BENEDEN (3) und BOVERI (7, 11) beschrieben, wie die ursprünglich gekörnelten Archoplasmamassen da zu homogenen Fäden werden, wo sie die Zugfasern der Halbspindel liefern. Diese Umwandlung muss Jeder annehmen, der die Bildung der Spindelfasern erklären will, mag er dieselben aus dem Kern oder dem Protoplasma ableiten. Dass aber Spindelfasern wiederum unter einander zu einem homogenen Körper verkleben können, hat BOVERI (7) für die Richtungsspindel von *Ascaris* beschrieben. Es ist durch ein Experiment leicht zu erweisen. Wenn man Furchungszellen auf dem Spindelstadium stark schüttelt und dann untersucht, findet man an Stelle ihrer Faserkörper vollkommen homogene, die Chromosomen umschliessende Massen. Auch werden wir im weiteren Verlauf dieser Untersuchung noch Gelegenheit haben, zu zeigen, dass die Lininsubstanzen des Kernes in homogene Körper, und diese wieder in körnige Gerüste zurückverwandelt werden können.

2. Bildung der Fächerkerne oder Halbspindeln. Ich gebe zunächst eine Schilderung der Fächerkerne oder Halbspindeln, bei denen noch die Protoplasmastrahlung fehlt. Dieselben stimmen im Wesentlichen mit den von meinem Bruder und mir beschriebenen Figuren überein, welche entstehen, wenn der Eikern durch Chlorafluss an der Vereinigung mit dem Spermakern verhindert wird und sich unabhängig von ihm zur Theilung vorbereitet. Man sieht ein Bündel Spindelfasern, welche von einem gemeinsamen Punkt ausstrahlen und in ihrer Gesamtheit einen kegelförmigen Körper zusammensetzen. Der Winkel, den die Randfasern mit einander bilden, ist unbedeutend und beträgt nie mehr als etwa 90° , meistens wesentlich weniger (Fig. 14, 15). An Eiern, welche im Ganzen in Nelkenöl untersucht wurden und in Folge dessen unter dem Deckgläschen hin und her gerollt werden konnten, liess sich feststellen, dass die Kegelform in einer Richtung abgeplattet war, da der Winkel der äussersten Fasern bei der Flächenansicht doppelt so gross war als bei der Kantenansicht, welche man erhielt, wenn man das Ei um 90° drehte (Fig. 13a. u. b.). Die Chromosomen liegen im Umkreis des Spindelkörpers, mit Vorliebe in der Nachbarschaft der peripheren Enden der Spindelfasern, worunter ich die vom Ausstrahlungscentrum abgewandten Enden verstehe. Eine innigere Beziehung zu den peripheren Enden, wie wir sie sogleich noch kennen lernen werden, war meist noch nicht gegeben. Am besten ist das aus Präparaten zu ersehen, wie sie in den Figuren 14 und 16 abgebildet sind. Denn hier liegen Chromosomen am centralen Ende des Faserkegels, ja sogar ganz abseits von demselben im Protoplasma.

An manchen Halbspindeln war deutlich zu erkennen, dass die Fasern am centralen Ende verschmolzen waren (Fig. 16); in anderen Fällen war das nicht der Fall (Fig. 15). Ich glaube, dass die Verschmelzung der centralen Enden mit Rückbildungsvorgängen zu thun hat, die ich erst später besprechen werde, da sie auch auf anderen Stadien der Kernmetamorphose bemerkbar werden.

Ich leite die Spindelfasern aus der achromatischen Substanz des Kernes ab. Diese Auffassung ergibt sich als die naturgemässeste, wenn man bedenkt, dass der Kern am Ende seiner chromatischen Metamorphose ausser Chromosomen noch das körnige Netzwerk enthält, dessen Anwesenheit und weiterer Verbleib sich am besten durch die Annahme erklären, dass es zu den Spindelfasern umgewandelt wurde. Auch habe ich, obgleich selten, Bilder gesehen, welche direkt für eine solche Umwandlung sprechen (Fig. 17 und 18). Zwischen den Chromosomen lag achromatische Substanz, wie bei den oben geschilderten Kernen mit aufgelöster Kernmembran; man konnte an derselben aber schon Andeutungen von Faserung erkennen. Ein Theil der Fasern schien sich sogar schon nach einem Pol zu orientiren. Immerhin waren die Bilder — was bei den Schwierigkeiten, die das Objekt der Untersuchung bietet, leicht verständlich ist — ziemlich undeutlich.

Eine weitere Stütze für die Ableitung der Spindelfasern aus dem Kern und nicht aus dem Protoplasma erblicke ich in dem Verhalten des letzteren. Die Halbspindel liegt wie der Eikern excentrisch im Ei, mitten im körnigen Protoplasma, welches um diese Zeit meist gar keine Veränderungen zeigt, also noch vollkommen unthätig ist. Zwar können in der Nähe der Spindelspitze körnchenfreie Stellen vorhanden sein. Protoplasmastrahlung aber fehlt noch; sie tritt erst sekundär zur Halbspindel hinzu, wodurch dann die sogleich zu besprechenden Fächerkerne mit Strahlung entstehen. Wäre die Spindelfaserung aus dem Protoplasma hervorgegangen, so wäre sie nur ein Theil der allgemeinen Protoplasmastrahlung, nämlich der Theil, welcher durch seine besonderen Beziehungen zu den Chromosomen ausgezeichnet ist. Wir hätten dann zu erwarten, dass zunächst um ein Centrum herum sich eine allseitige Strahlung entwickelt, aus welcher sich sekundär der Körper der Halbspindel herausdifferenzirt. Statt dessen entsteht zunächst die Halbspindel; erst wenn sie fertiggestellt ist, übt sie auf die Anordnung des Protoplasma und der Chromosomen einen bestimmenden Einfluss aus.

Auch im weiteren Verlauf ergeben sich Unterschiede zwischen den Fasern der Halbspindel und dem Protoplasma. Aus Rückbildung der ersteren entsteht vielfach ein Körper, der scharf gegen das Protoplasma abgesetzt ist. Alle Beobachtungen sprechen somit für die Ableitung der Spindelfasern aus dem Kern, keine gegen dieselbe und für eine protoplasmatische Entstehung.

Als ich vor acht Jahren auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen die Entwicklung der Halbspindel aus dem achromatischen Kerngerüst behauptete, war im Allgemeinen die Auffassung vorherrschend, dass die Spindelfasern aus dem Protoplasma stammen. Man suchte die intranucleäre Genese der Spindelfasern als die Ausnahme hinzustellen und durch die Hypothese zu erklären, dass das Kerngerüst nichts Anderes sei, als ein in den Kern eingedrungener Theil des Protoplasma. Zu den Wenigen, die dieser herrschenden Auffassung nicht beipflichteten, gehörten FLEMMING, mein Bruder und ich. Für mich waren die ganz unzweideutigen Verhältnisse der Protozoenkerne maassgebend; ferner der Grundgedanke, dass die Zustände der Gewebskerne aus den Zuständen der Protozoenkerne abgeleitet werden müssen. Ich kann



wohl sagen, dass dieser Gedanke in der Neuzeit immer mehr an Boden gewinnt, dass sich in gleichem Maasse die Stimmen mehren, welche die Genese der Spindel aus dem Kern für die Regel, die Genese aus dem Protoplasma für die Ausnahme erklären. Fast mit jeder neuen einschlägigen Arbeit wächst die Zahl der Fälle, in denen das Kerngerüst zur Zeit der Karyokinese zur Spindel wird. Ganz allgemein scheint dieser Modus für die Richtungskörperbildung und die letzten Theilungen bei der Spermatogenese zu gelten.

Am meisten wurde ich an die von mir beobachteten Vorgänge durch die ausserordentlich genaue Schilderung erinnert, welche BOVERI (7) von der Umbildung der Liningerüste des Keimbläschens in die Fasern der Richtungsspindel bei *Ascaris megalocephala* gegeben hat. Zu gleichen Resultaten gelangten BRAUER (17) für das Ei von *Artemia*, FICK (28) für die Richtungskörper des Axolotl, RÜCKERT (80) für die Richtungskörper der Copepoden, SOBOTTA (89) für die Richtungskörper der Maus, KORSCHOLT (60) für die Richtungskörper von *Ophryotrocha puerilis*, mein Bruder (42) und BRAUER (16) für die Spermatogenese von *Ascaris*, HENKING (39) für die Spermatogenese der Insekten u. s. w. Auch für die Furchungsspindel gilt keineswegs allgemein das von BOVERI (11) und v. BENEDEN (3) entworfene Schema, demzufolge hier die Spindelfasern mit dem Kern Nichts zu thun haben, sondern aus dem „Archoplasma“ hervorgehen sollen. Speciell für die Furchungsspindel des Seeigeeleies hat WILSON (96), dem ich auf Grund eigener Untersuchungen vollkommen Recht gebe, die Umbildung der Liningerüste in Spindelfasern dargethan. Als sicherer Beweis für den extranucleären Ursprung der Spindel wird vielfach in der Neuzeit die Entwicklungsweise der Centralspindel angeführt, welche vom Centrosoma aus gebildet werden soll; indessen vollkommen mit Unrecht. Denn die Beobachtungen der betreffenden Forscher, HERMANN (40), FLEMMING (30), HEIDENHAIN (38), liefern vielmehr, wie HEIDENHAIN schon hervorgehoben hat, den Beweis, dass das Centrosoma ein Kerntheil ist; eine Ansicht, zu deren genauerer Begründung ich im Folgenden noch Vielerlei werde vorzubringen haben.

In der Schilderung meiner Befunde fortfahrend, wende ich mich zur Besprechung der mit Strahlung versehenen Fächerkerne.

Eier auf dem zu beschreibenden Stadium fallen dadurch in die Augen, dass in geringer Entfernung vom Eicentrum eine undeutlich abgegrenzte Partie von nahezu kugeligem Gestalt liegt, welche auch an stark ausgezogenen Carminpräparaten eine diffuse mattsrosa Färbung bewahrt und sich hierdurch sowie durch ihre feinere Struktur von der Umgebung unterscheidet (Fig. 20, 21). Die Struktur äussert sich in einer ungemein zarten radialen Faserung, welche im Centrum der kugeligen Partie beginnt, über den Bereich der mattröthlichen Färbung eine Strecke weit hinausreicht und allmählich sich in das Protoplasma hinein verliert. Bringt man das zur Untersuchung benutzte Ei durch Drehung in verschiedene Lagen, so kann man eine Stellung erzielen, bei welcher die Strahlung eine Strecke weit unterbrochen ist, weil ein sehr körnchenarmes Protoplasma vom Centrum des Eies aus nach dem Mittelpunkt der Strahlung vorragt und in der Faserung einen Kreisausschnitt erzeugt, dessen Winkel von weniger

als einem Rechten bis zu zwei Rechten und mehr betragen kann. Die Faserung sieht dann aus wie ein weit geöffneter Fächer (Fig. 22). Die Stellung, auf welcher man das sehr charakteristische Bild erhält, wird erzielt, wenn der Mittelpunkt des Eies und das Ausstrahlungscentrum in eine dem Objektträger parallele Ebene fallen. Die Chromosomen liegen bei dem geschilderten Fächerkern zerstreut auf der Oberfläche der rosa gefärbten Partie und bilden somit einen auf der Seite des Eicentrums unterbrochenen Kugelmantel; sie sind vermöge ihrer lockeren Anordnung auf diesem Stadium leichter als sonst zu zählen.

Innerhalb der Strahlung muss man zweierlei Fasern unterscheiden, Fasern, welche schon im Fächerkern ohne Strahlung vorhanden waren und von mir aus dem achromatischen Kernnetz abgeleitet werden, und Protoplasmafasern, welche erst sekundär hinzugetreten sind. Beiderlei Fasern kann man auch optisch auseinanderhalten, wenn man feine Schnitte durch die Eier anfertigt und mit Säurefuchsin, Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett-Orange oder nach der BENDA'schen Methode färbt. Die Fasern des Fächerkernes sind dann etwas dunkler und breiter; sie haben öfters einen schwach gebogenen Verlauf und kreuzen dabei die Protoplasmastrahlen; vor Allem treten sie an die Chromosomen heran, welche ihnen aufsitzen wie Stecknadelspitzen den Stecknadeln (Fig. 23).

Beim Fächerkern mit Strahlung fand ich sehr häufig die centralen Faserenden ebenfalls unter einander vereinigt (Fig. 24—27). Damit wird ein materielles Ausstrahlungscentrum geliefert, welches manchmal eine sehr bedeutende Grösse besitzt. Ich werde es Centralkörper nennen, die genaue Begründung des Namens mir vorbehaltend. Je grösser der Centralkörper ist, um so kürzer sind im Allgemeinen die von ihm ausstrahlenden Spindelfasern. Durch vollkommenen Schwund der letzteren erklären sich Bilder, auf denen man nur noch den Centralkörper findet. Derselbe ist vollkommen homogen, rundlich oder oval oder schwacheckig; er ist Ausgangspunkt einer intensiven Protoplasmastrahlung. In einiger Entfernung von ihm lagern die Chromosomen; aber es fehlen die verbindenden Spindelfasern (Fig. 28—30). Wie Fig. 30 lehrt, kann man unter Umständen den oben besprochenen Ausschnitt in der Protoplasmastrahlung noch erkennen. — Ich schliesse gleich die Beschreibung eines zweiten, sehr ähnlichen Befundes an, dem man ebenfalls häufig begegnet (Fig. 31, 32). Die Stelle des Centralkörpers wird von einem Bläschen eingenommen, das aus einem sehr feinkörnigen Netzwerk besteht und in dieser Hinsicht eine grosse Ähnlichkeit mit dem Eikern besitzt. Je weiter die Maschen des Netzwerks sind, oder, was dasselbe heisst, je reichlicher das Netzwerk von Flüssigkeit durchsetzt ist, um so grösser ist das Bläschen. Ein Nucleolus ist nicht vorhanden, auch keine deutliche Kernmembran. Die Abgrenzung des Bläschens gegen das Protoplasma wird durch seine verschiedene Struktur bedingt. Das Protoplasma zeigt dieselbe strahlige Anordnung, welche sich im Umkreis des Centralkörpers findet. Die Strahlen sind gleichförmig zur gesammten Oberfläche des Bläschens angeordnet. Dieses Verhalten ist insofern von Wichtigkeit, als aus ihm hervorgeht, dass das Bläschen als solches Ausgangspunkt der Strahlung ist, nicht etwa irgend ein beson-

derer Körper, der in ihm gelagert sein könnte, durch die angewandten Methoden aber nicht zur Darstellung gekommen wäre. Im Umkreis des Bläschens liegen die Chromosomen; sie sind nach wie vor im Protoplasma enthalten; diejenigen von ihnen, welche auf den Figuren im Innern des Bläschens zu liegen scheinen, waren im Präparat oberhalb gelegen.

Ich glaube, die oben geschilderten Befunde lassen nur folgende Deutung zu: Nachdem im Kern sich die Nucleoli aufgelöst und die Chromosomen differenziert haben, wandelt sich das achromatische Reticulum zu Fasern um, welche von einem Punktausstrahlend die Halbspindel erzeugen. Diese, anfänglich von gedrungener Form, entfaltet sich durch grössere Divergenz der Fasern; sie gewinnt ferner Einfluss auf die Anordnung der Chromosomen und des Protoplasma. Die Chromosomen treten an die peripheren Enden der Spindelfasern, das Protoplasma erhält eine strahlige Anordnung zum Centralpunkt der Halbspindel. Protoplasmastrahlen und Spindelfasern müssen sich in Folge der lockeren Anordnung der letzteren durch einander mischen.

Das Alles sind Processe einer vorwärts schreitenden, die Spindelbildung vorbereitenden Entwicklung. Unter Umständen kann diese Entwicklung ihr Endziel auch erreichen. In anderen Fällen dagegen tritt eine regressive Metamorphose ein. Die centralen Enden der Spindelfasern verschmelzen dann zu einem Centralkörper. Dieser vergrössert sich, indem die Spindelfasern in ihn einbezogen werden, bis nur noch der Centralkörper vorhanden ist. Indem der Centralkörper sich mit Flüssigkeit imbibirt, gewinnt er eine bläschenförmige retikulirte Struktur; er wird damit kernähulich nur mit dem Unterschied, dass er keinen Nucleolus und keine chromatische Substanz enthält.

Dieselben Rückbildungserscheinungen, die ich für den Fächerkern mit Strahlung geschildert habe, habe ich auch für Kerne ohne Protoplasmastrahlung feststellen können (Fig. 33, 34). Da die Bilder — abgesehen vom Mangel der Strahlung — vollkommen den oben beschriebenen gleichen, bedürfen sie keiner Erläuterung.

Ob die Chromosomen immer von dem Centralbläschen ausgeschlossen bleiben, oder nicht vielmehr öfters auch in dasselbe hinein gerathen, lasse ich unentschieden. Man findet Körper, die vollkommen das Ansehen der Centralbläschen haben, gleichwohl aber die Chromosomen umschliessen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass sie aus Halbspindeln unter gleichzeitiger Aufnahme der Chromosomen entstanden sind, doch könnten sie auch direkt aus der Metamorphose des Eikerns sich entwickelt haben.

Zum Schluss erwähne ich noch einige Besonderheiten. In Figur 33 fällt auf, dass an jedes Chromosom zwei einander parallele Spindelfasern herantreten. Vielleicht ist dieser Doppelcharakter der Spindelfasern eine allgemeine, nur für gewöhnlich schwer erkennbare Eigenthümlichkeit, und erklärt sich so die Deutlichkeit der

Fasern in den Halbspindeln mit Protoplasmastrahlung. Vielleicht liegt aber auch eine Längsspaltung der Spindelfasern vor, welche die Umbildung der Halbspindel in die Vollspindel vorbereitet. Ich komme später noch einmal auf diesen Punkt zurück. — An den Figuren 35 u. 36 ist bemerkenswerth, dass die Halbspindel zweigetheilt ist. Man findet zwei getrennte Haufen von Chromosomen und demgemäss auch zwei Faserkegel, welche von einem gemeinsamen Punkt aus nach verschiedenen Richtungen hin divergiren. Ich erwähne die Befunde, weil in der Neuzeit RÜCKERT (82) und HAECKER (36) bei den Eiern der Copepoden Aehnliches beobachtet haben. Im Kernbläschen und in der Richtungsspindel fanden sie häufig zwei Gruppen von Chromosomen. RÜCKERT sucht diese Anordnung durch die Annahme zu erklären, dass die bei der Befruchtung und während der Eifurchung gesonderten männlichen und weiblichen Chromosomen die Sonderung in den Gewebszellen, ja sogar in den reifenden Eizellen beibehalten hätten. Freilich harmonirt diese Annahme wenig mit der Thatsache, dass meist die Zahlen der Chromosomen in den beiden Gruppen ungleich sind, was auch für die von mir beobachteten Fälle gilt.

Ich habe im Vorhergehenden die Halbspindel mit Strahlung aus der Halbspindel ohne Strahlung durch weitere Entwicklung abgeleitet. Ich glaube, dass über die Richtigkeit dieser Reihenfolge kein Zweifel bestehen kann. Die Halbspindel ohne Strahlung ist in meinen Präparaten ausserordentlich viel seltener und offenbar ein rasch vorübergehendes Durchgangsstadium, zu dem sich sehr bald die Protoplasmastrahlung hinzu gesellt; sie ist offenbar auch die niedere Entwicklungsform, insofern die Chromosomen noch nicht in regelmässige Lagebeziehung zu den Enden der Spindelfasern getreten sind und die Spindelfasern durch ihre geringe Divergenz an die gedrungene Anordnung des achromatischen Kernreticulums erinnern.

Aehnliche Figuren, wie ich sie hier beschrieben habe, sind bisher nur selten beobachtet worden. Zum ersten Mal wurden sie von meinem Bruder und mir (52) bei befruchteten Seeigeleiern gefunden, als wir durch Chloralisiren die Verschmelzung von Ei- und Spermakern verhinderten. Beide Geschlechtskerne verwandelten sich unter diesen Verhältnissen, ein jeder für sich, zu Theilungsfiguren. Der Eikern wird dabei zur Halbspindel. Eine normale Zweitheilung bleibt aus, wohl aber entwickelt sich die Halbspindel zu einem Tetraster, welcher durch Theilung vier Tochterkerne liefern kann.

Neuerdings haben MEVES (64) und SALA (83) ähnliche Beobachtungen gemacht. MEVES fand in den Ovarien ausgewachsener Salamanderlarven unter den in normaler Theilung begriffenen Ovocyten manchmal in grosser Menge Ovocyten mit merkwürdigen mitotischen Processen, die nicht zur Theilung, sondern zur Degeneration der Zellen führten. Hervorzuheben ist der monocentrische Charakter der Strahlung. Von einem Centralkörper oder einem Centralbläschen gehen zahlreiche Protoplasmastrahlen aus. Zwischen denselben verlaufen Strahlen, die auf den gegebenen Abbildungen durch grössere Deutlichkeit und einen schwach gebogenen Verlauf, sowie dadurch, dass ihre Enden mit Chromosomen in Verbindung stehen, auffallen. Ausnahmsweise kommt es zur Bildung von Spindeln, über deren Oberfläche die

Chromosomen unregelmässig zerstreut sind. Bildung von Tochterkernen wurde niemals beobachtet. MEVES fasst die Vorgänge als Abortivtheilungen auf und sucht sie als verfrühte und desshalb fruchtlose Versuche zur Richtungskörperbildung zu deuten, weil die Chromosomen die Gestalt der Viererkugeln annehmen.

SALA hat durch Kältewirkung bei Eiern der *Ascaris megalocephala* künstlich die Bildung von Halbspindeln hervorgerufen. Dieselben stimmen in vielen Punkten mit den Halbspindeln der Seeigeleier überein: dass die Spindelfasern sich erheblich von den Fäden der Protoplasmastrahlung unterscheiden, dass sie einen von einem Punkt aus entspringenden Kegel bilden, dass die Chromosomen an den Enden der Fasern liegen, dass im Ausstrahlungscentrum ein Centralkörperchen liegt. Unterschiede ergeben sich dagegen darin, dass das Centralkörperchen gegen die Spindelfasern scharf abgesetzt ist und ein ganz anderes Verhalten Farbstoffen gegenüber zeigt als diese. Es gleicht in dieser Hinsicht den typischen Centrosomen, wie sie bei so vielen Kerntheilungsvorgängen beobachtet worden sind. Dies ist um so auffälliger, als normaler Weise die Centrosomen an den Richtungsspindeln von *Ascaris* fehlen.

Eine überraschende Aehnlichkeit besitzen meine Abbildungen der Halbspindeln mit den merkwürdigen Archoplasmastrukturen, welche durch PLATNER (69) und HERMANN (40) von Spermatocyten und Spermatogonien der Frösche, Olme und Schnecken beschrieben wurden. Ich habe auf diese Aehnlichkeit schon auf der Zoologen-Versammlung in Berlin hingewiesen und sie an einer Kopie der HERMANN'schen Fig. 14 Taf. XXXI erläutert. Man sieht auf derselben neben dem Kern eine Halbspindel, welche aus feinen von einem Centrum entspringenden Strahlen und schwach gefärbten in ihrer Gestalt an Chromosomen erinnernden Schleifen besteht, welche von HERMANN „Archoplasmaschleifen“ genannt werden. Wenn es erlaubt ist, aus der Aehnlichkeit des Baues auf einen ähnlichen Ursprung einen Rückschluss zu machen, so müssten wir das „Archoplasma“ HERMANN's für einen eigenthümlich modificirten Kern erklären, der neben dem Zellkern der Spermatogonie existirt und dessen Chromosomen eine rudimentäre Beschaffenheit haben, so dass sie sich nicht mehr gut färben. Das „Archoplasma“ würde dann mit Recht den ihm von LA VALETTE gegebenen Namen „Nebenkern“ verdienen; es würde sich damit eine weitere Stütze für die Ansicht PLATNER's ergeben, dass der „Nebenkern“ vom Kern der Spermatogonie aus gebildet wird.

3. Bildung der Kernspindel. Kernspindeln mit doppelten Polen habe ich in den meisten der von mir untersuchten Serien sehr selten vorgefunden. Der Grund hierzu könnte darin zu suchen sein, dass bei den Abtötungen des Materials, welche in Zwischenräumen von $\frac{1}{2}$ —2 Stunden erfolgte, zufällig das betreffende Stadium nicht getroffen worden sei. Diese Annahme ist jedoch nicht wahrscheinlich. Denn wie es meist bei anomalen Vorgängen zu sein pflegt, fehlt auch bei den in Rede stehenden Entwicklungsprocessen die Regelmässigkeit des Verlaufs. Bei einem vollkommen gleichmässig behandelten und zu gleicher Zeit abgetödteten Material sind einige Eier in der Entwicklung weit voran, andere weit zurück, und so hätte man

bei allen später erfolgten Abtödtungen eine grössere Anzahl Spindeln erwarten sollen. Ihr Mangel oder ihre grosse Seltenheit können daher nur daraus erklärt werden, dass der durch die Strychninbehandlung gesetzte Reiz bei den betreffenden Serien nicht genügt hatte, um die Entwicklung, soweit als es nöthig war, zu fördern, dass in Folge dessen meist schon vorher die oben erläuterten Rückbildungsprocesse eingetreten waren und die Spindelbildung verhindert hatten. Nur in einer Serie waren Spindelbildungen sehr häufig. Ich vermuthe, dass in diesem Fall eine sehr viel stärkere Strychninlösung zur Verwendung gekommen war. Vorübergehend hatte ich nämlich beim Abwiegen des Strychnins eine Wage benutzt, die sich bei näherer Prüfung als unbrauchbar erwies. Vielleicht war beim Abwiegen die Quantität des Strychnins zu gross ausgefallen und die Lösung stärker als 0,1% geworden. Um die Seeigeleier zu selbständiger Entwicklung anzuregen, würde es sich daher in Zukunft empfehlen, stärkere Lösungen als 0,1% anzuwenden und diese kürzer wirken zu lassen. — In den folgenden Beschreibungen der Eikernspindeln werde ich mich vornehmlich an die genannte besonders günstige Serie halten.

Bei oberflächlicher Untersuchung und bei einer gewissen Lagerung sind Eier mit Spindeln von Eiern mit Fächerkernen nicht zu unterscheiden. Man gewahrt excentrisch im Protoplasma einen verwaschenen rothen Fleck, an den nach dem Eicentrum zu eine lichte Protoplasmapartie angrenzt. Letztere, durch den Mangel der Körnchen von der Umgebung unterschieden, ist bei der Polansicht der Spindel unregelmässig begrenzt und ungefähr rundlich, bei der Seitenansicht erstreckt sie sich wie ein querer Strich durch die Eimitte hindurch. Um die Kernspindeln gut zu untersuchen und ihren Bau vollkommen zu verstehen, muss man die Eier unter dem Deckgläschen hin und her rollen und die Spindeln von verschiedenen Seiten aus untersuchen.

Wenn man die Kernspindel von oben betrachtet, d. h. in einer Lagerung, bei welcher die homogene Protoplasmaschicht sich unterhalb der Spindel befindet, so bietet ihr Aussehen nicht viel Auffälliges. Der Spindelkörper ist kurz und gedrungen, tonnenförmig; die Polenden sind mehr oder minder deutlich quer abgestutzt. An ihnen können Polplatten, die durch Verschmelzung der Spindelfasern gebildet sind, bemerkbar sein. Die Chromosomen liegen ausserhalb des Spindelkörpers entweder im Protoplasma zerstreut (Fig. 37) oder derart zu den Polen angeordnet, dass sie ungefähr gleich weit von beiden entfernt sind und eine unregelmässige Aequatorialplatte erzeugen (Fig. 38, 41).

Bringt man durch Drehen des Eies die Spindel in seitliche Lagerung, in eine Lagerung, bei welcher sowohl die Spindel wie die angrenzende homogene Protoplasamasse gleichzeitig in ihrer grössten Ausdehnung zu übersehen sind, so erhält man ein sehr eigenthümliches Bild (Fig. 41; man vergleiche ausserdem die ein wesentlich späteres Stadium darstellende Fig. 53). Auf ihrer dem Eicentrum benachbarten Seite ist die Spindel geradlinig begrenzt, als ob sie hier quer abgeschnitten wäre; auf der gegenüberliegenden Seite ist sie hoch buckelförmig gewölbt. Die Spindelfasern müssen daher ganz verschieden lang sein, am kürzesten die dem

Eicentrum benachbarten Fasern, welche geraden Wegs von Pol zu Pol laufen, am längsten die Fasern der konvexen Spindelseite, welche, um ihr Ziel zu erreichen, einen grossen Bogen beschreiben müssen. An den Polen der Spindel sind auch bei dieser Lagerung meist Anhäufungen von Substanz zu bemerken, welche nur aus Verschmelzung der Faserenden entstanden sind. Die Chromosomen, sofern sie überhaupt zu einer Aequatorialplatte angeordnet sind, liegen der konvexen Seite des Spindelkörpers auf in einer von beiden Polen gleich weit entfernten, henkelartig gekrümmten Reihe. Die Protoplasmastrahlung bildet Strahlenbüschel, welche vorwiegend nach der konvexen Seite der Spindel zu entwickelt sind. Zum Unterschied zu den hier stark gekrümmten Spindelfasern sind die Protoplasmafasern nahezu gerade gestreckt. Diese Anordnung bringt es mit sich, dass sich auf der konvexen Seite der Spindel eine Stelle finden muss, wo jegliche Faserung fehlt, und wo zwischen die Faserung der Spindel und die Protoplasmastrahlung eine Masse eingeschoben ist, welche ihr gewöhnliches körniges Aussehen bewahrt hat.

Ich schildere endlich noch die Spindel in der Ansicht von einem ihrer Pole. Sie gleicht dann sehr einem Fächerkern (Fig. 42). Scheinbar von einem Punkt strahlen achromatische Fäden aus, welche den Flächenraum eines Halbkreises bedecken, dessen Peripherie von den chromatischen Schlingen eingenommen wird. Unter dem Strahlencentrum liegt die helle körnchenfreie Protoplasmaanhäufung. Von der Protoplasmastrahlung ist wenig zu sehen; sie ragt unbedeutend über den Halbkreis hinaus und kommt sonst nur noch links und rechts zwischen dem Kern und dem homogenen Protoplasma mit einigen Strahlen zum Vorschein.

Es wäre sehr wichtig gewesen zu verfolgen, in welcher Weise sich die Spindel aus dem Fächerkern entwickelt; leider habe ich darüber keine Sicherheit erzielen können. Einmal ist für solche Untersuchungen das Seeigeelei wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Kernfiguren ungeeignet. Zweitens fehlte es mir an dem nöthigen Material. Um gutes Material zu bekommen, müsste man die Methode, die Eientwicklung einzuleiten, noch vervollkommen, so dass wenigstens der grössere Theil der Eier den gleichen Rhythmus der Entwicklung einhielte, und müsste in kleineren Zwischenräumen die Konservirung vornehmen. Was ich bis jetzt ermitteln konnte, deutet darauf hin, dass die beiden Spindelpole durch Theilung des einfachen Centrums des Fächerkerns entstehen. Dann würde nur die Anordnung der Spindelfasern der Erklärung bedürfen. Dieselben verlaufen, wie man auf vorgerückten Stadien der Kerntheilung noch sicherer erkennen kann, in der Spindel ununterbrochen von einem Pol zum anderen. Diese Anordnung würde unverständlich sein, wenn man annehmen wollte, dass bei der Theilung des Centrums eine Vertheilung der Spindelfasern auf die beiden neu entstehenden Centren erfolgte, so dass die eine Hälfte dem einen, die andere Hälfte dem anderen Pol zuertheilt würde. Man wäre dann gezwungen, eine Verschmelzung getrennt angelegter Spindelfasern der Halbspindel zu den durchgehenden Spindelfasern der Vollspindel anzunehmen. Viel natürlicher scheint mir die Ansicht zu sein, dass bei der Theilung des Fächercentrums auch die Spindelfasern der Länge nach gespalten werden und zwar bis an die peripheren, die Chromo-

somen tragenden Enden, an denen der Zusammenhang der Spaltprodukte gewahrt bleiben würde. Die peripheren Enden der Halbspindelfasern würden dieser Auffassung zufolge dem Aequator in der Vollspindel entsprechen, womit dann auch die Lage der Chromosomen ihre Erklärung finden würde. Zur Stütze meiner Vermuthung verweise ich auf die merkwürdige Verdoppelung der Spindelfasern, welche ich mehrfach beobachtet und in Fig. 33 dargestellt habe.

Wenn schon die Bildung einer ächten dicentrischen Spindel bei den meisten Untersuchungsserien zu den Seltenheiten gehört, so gilt das noch in erhöhtem Maasse von weiter vorgeschrittenen Stadien. Immerhin habe ich feststellen können, besonders an der für das Stadium der Spindelbildung geeigneten Serie, dass eine Theilung der Aequatorialplatte eintreten kann. Die drei Figuren, welche ich gebe, um dies zu beweisen (Fig. 40, 43, 50) lassen erkennen, dass die Seitenplatten nicht sehr regelmässig angeordnet sind. In Fig. 40 liegen zwar sämtliche Chromosomen auf den Spindelfasern, in Fig. 43 und 50 dagegen sind mehrere der Chromosomen von der Spindel ganz ausgeschlossen und liegen weit entfernt im Bereich der Protoplasmastrahlung. Weiter ist auffallend, dass die Protoplasmastrahlung zwar eine viel intensivere geworden ist, die Spindelpole dagegen nur wenig aus einander gewichen sind. An der gesammten Gestalt der Spindel ist fast Nichts geändert; nach wie vor ist die eine Seite hoch gewölbt, die gegenüberliegende, welche nach dem Eicentrum gewandt ist, ist dagegen abgeflacht. Doch ist diese asymmetrische Gestalt nicht mehr so auffallend wie früher. Fig. 44 giebt zum Beispiel die Polansicht der Spindel Fig. 43. Die sonst bogenförmige Anordnung der Chromosomen hat sich fast zu einem Kreis geschlossen. An dem betreffenden Ei waren auch Einkerbungen der Oberfläche erkennbar, welche auf Anstrengungen des Protoplasmas eine Eitheilung zu veranlassen hinweisen. Der pathologische Charakter des Entwicklungsgangs hatte es aber mit sich gebracht, dass die Eifurche nicht senkrecht zur Spindelaxe stand, sondern mit ihr in gleicher Richtung verlief.

Eine aussergewöhnlich langgestreckte Spindel ist in Fig. 39 abgebildet; sie ist ausserdem durch das Verhalten der Chromosomen interessant. Dieselben vertheilen sich in ganz unregelmässiger Weise auf die Oberfläche der Spindel und liegen zum Theil abseits von ihr im Protoplasma, selbst in unmittelbarer Nähe eines der Pole. Einige von ihnen sind langgestreckte oder U-förmig gekrümmte Schleifen, andere dagegen bilden die charakteristischen Vierergruppen, welche durch BOVERI, HENKING, v. RATH, BRAUER, HERTWIG, HAECKER u. A. von den Chromosomen vieler Richtungsspindeln und Spindeln der Spermatocyten abgebildet worden sind. Man könnte vermuthen, dass hier in der That eine Richtungsspindel vorläge, da beim Auspressen der Seeigelovarien einige unreife und in Reifung begriffene Eier immer mit entleert werden. Lage und Form der Spindel, welche den gewöhnlichen Eikernspindeln gleicht, spricht dagegen. Auch habe ich die gleichen Vierergruppen in anderen Fällen wieder gefunden, in denen zweifellos weiter vorgerückte Stadien der Eikernmetamorphose gegeben waren. Das betreffende Ei war übrigens ebenfalls schon seit 24 Stunden aus dem Ovar entleert worden.

Der durch Spaltung der Aequatorialplatte eingeleitete Theilungsprocess des Kerns lässt sich noch weiter durch eine Reihe von Stadien hindurch verfolgen. Es giebt Eier, bei denen die Spindelform des Kerns und die polaren Strahlungen noch deutlich erhalten sind, die Spindelfaserung dagegen ganz verwischt ist (Fig. 45, 46). Die Elemente der Aequatorial- resp. Seitenplatten sind durch Aufnahme von Flüssigkeit zu Bläschen geworden und haben ihre Färbbarkeit verloren. Weiter giebt es Eier, bei deren Kernen die Spindelform kaum noch zu sehen, die Strahlung ganz verwaschen ist und an Stelle der Chromosomen Haufen von Kernbläschen liegen (Fig. 47). In der Anordnung der letzteren kommen zwei Extreme vor, die durch allerlei Uebergänge vermittelt werden. Im einen Extreme bilden die Bläschen zwei durch einen Zwischenraum von einander getrennte Haufen, im anderen sind sie zu einem einzigen, doppelt so grossen Haufen zusammengedrängt. Je nachdem ist die radiale Anordnung des Protoplasma nach zwei oder nur nach einem Centrum hin gerichtet (Fig. 48). Der Grund zu diesem verschiedenen Verhalten ist schon in der Spindel gegeben. Hat dieselbe eine stark verkürzte Längsaxe und demgemäss eine gedrungene Form gehabt, so können die Seitenplatten nicht genügend aus einander weichen. Bei der Umwandlung der Chromosomen in Kernbläschen rücken diese wieder zusammen und verschmelzen schliesslich wieder zu einem einzigen Kern. Sollen zwei Kerne entstehen, so muss die Spindel eine ansehnlichere Streckung erfahren.

Schon früher habe ich gelegentlich erwähnt, dass die Veränderungen des Kerns auch auf das gesammte Ei Einfluss gewinnen, und dass es zu Furchenbildungen der Oberfläche kommt. Solche Einfurchungen sind am ausgesprochensten zur Zeit, wo die Spaltung der Aequatorialplatte eingetreten ist und die Bildung der Tochterkerne eingeleitet wird. Es kann sogar zu einer Theilung des Eies in zwei Furchungskugeln, von denen jede mit ihrem Kern versehen ist, kommen. Diese am meisten einem normalen Furchungsprocess nahe kommenden Fälle sind selten und auch sie unterscheiden sich vom Normalen noch dadurch, dass entsprechend der excentrischen Lage der Spindel die Furchungsebene, ähnlich der inäqualen Furchung, zunächst nur von einem Pol aus einschneidet, was zur Folge hat, dass am entgegengesetzten Pol die Furchungskugeln noch durch eine dünne Brücke zusammenhängen, oder, wenn diese durchschnürt ist, in dünne Protoplasmazipfel auslaufen.

Gewöhnlich begegnet man aber grossen Unregelmässigkeiten: dass die Theilprodukte ungleich gross sind, dass die Theilfurchen nicht vollkommen durchschneiden, dass sich mehrere unregelmässige Theilfurchen bilden, dass es überhaupt nicht zu Einschnürungen der Oberfläche kommt. Zwischen den Kernveränderungen und den Veränderungen der Eioberfläche herrscht dabei nur ein lockerer Zusammenhang. Ein Ei kann tief eingeschnürt sein, obwohl die Tochterkernbläschen zu einem Haufen oder einem einzigen Kern zusammengefloßen sind. Andererseits kann das Ei vollkommen einheitlich erscheinen, obwohl die Kerntheilung zur Bildung völlig getrennter Tochterkerne geführt hat. Auch können kernlose Stücke von einer grösseren kernhaltigen Masse abgeschnürt werden.

Die Struktur des Kerns während der verschiedenen Entwicklungszustände der Spindel habe ich mit Hilfe von feinen Querschnitten und der Eisenhämatoxylin-Färbung genauer untersucht. Die Spindelfasern färben sich ein wenig und sind dann mit ausserordentlicher Deutlichkeit zu erkennen (Fig. 49, 50). Sie erstrecken sich ununterbrochen von Pol zu Pol; manche von ihnen besitzen einen etwas geschlängelten Verlauf, womit es zusammenhängt, dass sie den Verlauf anderer Fasern kreuzen. An den Polen fliessen ihre Enden zusammen und bilden die Polsubstanz, die ein sehr wechselndes Aussehen haben kann. Entweder ist sie ein rundliches Körperchen, oder eine breite Platte, oder sie ist mit Flüssigkeit imbibirt und hat ein bläschenförmiges oder reticulirtes Gefüge. Die Beziehung der Chromosomen zu den Spindelfasern ist eine sehr lockere. Nur selten kann man erkennen, dass ein Chromosom auf einer Spindelfaser liegt, oder dass nach Spaltung der Aequatorialplatte in die Seitenplatten zwei Tochterchromosomen derselben Spindelfaser angehören. Viele Spindelfasern stehen mit keinem Chromosom in Verbindung, was schon desshalb der Fall sein muss, weil die Zahl der Fasern grösser ist, als die der Chromosomen. In Figur 49 sind die Chromosomen, wie ich es früher schon für manche Halbspindeln beschrieben habe, auf zwei Gruppen vertheilt. Dem entsprechend war auch der Faserkörper zweigetheilt, deutlicher als es in der Figur zum Ausdruck kommt. Denn da der eine Theil der Spindelfasern tiefer lag als der andere und daher von ihm überdeckt wurde, so ist der in der Natur vorhandene Zwischenraum zwischen beiden in der Abbildung nicht sichtbar.

Die Untersuchung mit Eisenhämatoxylin zeigte ferner, dass sich auch bei den Spindeln eine regressive Metamorphose einstellen kann, wie ich sie schon für die Halbspindeln beschrieben habe (Fig. 51—56). Es können von ihr Spindeln mit getheilter und mit ungetheilter Aequatorialplatte, endlich Spindeln, deren Chromosomen in bläschenförmiger Umwandlung begriffen sind, betroffen werden. Die faserige Struktur wird undeutlich, weil die Fasern sich unter einander durch Querbrücken verbinden, und wird so mehr und mehr in eine netzförmige Anordnung übergeführt. Hie und da in den Knotenpunkten des Netzes bilden sich schwimnhautartige Anhäufungen achromatischer Substanz. Liegen solche Anhäufungen am Rand der Spindel, so gewinnen sie Einfluss auf die Anordnung des Protoplasma; sie werden zu sekundären Strahlungscentren neben den Polen der Spindel, nach denen die Hauptmasse der Protoplasmastrahlen gerichtet ist (Fig. 52). Als ein weiteres Glied der Umbildungsreihe betrachte ich den in Fig. 54 dargestellten Kern. Derselbe ist im Vergleich zu den bisher betrachteten Formen geschrumpft; seine netzförmige Struktur ist so gut wie ganz geschwunden und hat einem fast homogenen Aussehen Platz gemacht; in welcher Weise dies geschehen ist, kann man noch ungefähr errathen. Offenbar ist das Netzwerk immer feiner und durch Verlust der Kernflüssigkeit dichter geworden. Da die dichtere Beschaffenheit sich auf den gesamten Kern ausgebreitet hat, sind die zwei Kernpole kaum noch angedeutet, und demgemäss hat sich auch die Protoplasmastrahlung gleichförmig über den ganzen

Kern ausgebreitet. Die rückläufige Metamorphose würde sicherlich ihr Ende damit erreichen, dass ein kugelig, völlig homogener Centrankörper entsteht, der durch erneute Flüssigkeitsaufnahme zu einem Centralbläschen werden kann. Man würde dann an den Figuren nicht mehr erkennen können, ob sie aus einer Halbspindel oder einer Vollspindel entstanden sind; denn auch die Chromosomen liegen ausserhalb des Centrankörpers im Bereich der Protoplasmastrahlung.

Im Vorhergehenden bin ich wiederholt auf die Protoplasmastrahlung zu sprechen gekommen, ohne die feinere Struktur derselben zu erörtern. Ich hole jetzt das Versäumte nach und beschreibe die ausserordentlich klaren Bilder, welche ich mit Hilfe der Eisenhämatoxylin-Methode erhalten habe. Zuvor einige Bemerkungen über den Bau des ruhenden Protoplasma.

Am ruhenden Protoplasma unterscheidet man ein Netzwerk und eine die Maschen desselben ausfüllende Substanz. Nach Eisenhämatoxylinfärbung ist das Netzwerk mattblaugrau und undeutlich körnig. Hie und da liegen grössere intensiv blau gefärbte Körnchen in den Gerüstfäden eingelagert. Die Zwischensubstanz dagegen hält das Hämatoxylin wenig zurück und nimmt eine mattgelbliche Färbung an, zumal wenn man das Ausziehen des Präparates mittelst des Eisenaalauns lange fortsetzt.

Tritt nun Strahlung ein, so verstärken sich gewisse Bahnen des Netzwerks, verlieren das körnige Aussehen und werden homogen; es sind diejenigen Fäden des Netzwerks, welche radial zum Centrum der Strahlung angeordnet sind. Sie sind am deutlichsten in der Umgebung des Strahlencentrums; nach der Peripherie werden sie undeutlicher und gehen allmählich in die gewöhnliche Netzstruktur über. Die Strahlen verästeln sich nach der Peripherie, eine nothwendige Konsequenz der anfänglich netzförmigen Anordnung. Auch finden sich hie und da zwischen benachbarten Strahlen Querbrücken, welche aber viel schwächer sind. Sie sind um so undeutlicher, je mehr die radialen Bahnen verstärkt sind, und scheinen in der Nähe des Centrums ganz zu fehlen. Man gewinnt den Eindruck, als würde die Substanz der Querbrücken zum Aufbau der radialen Strahlen verwandt. Sind für gewöhnlich die Maschen nach allen Richtungen des Raumes gleichmässig entwickelt, so sind sie im Bereich der Strahlung lang gestreckt und zwar in radiärer Richtung zum Ausstrahlungscentrum.

Noch schöner als bei den unbefruchteten Eiern mit beginnender Metamorphose des Eikerns sieht man die geschilderten Verhältnisse an Querschnitten durch befruchtete Eier. Ich gebe daher in Figur 64 das Bild eines Querschnittes durch ein befruchtetes Seeigellei, bei welchem der Spermakern mit seiner Strahlung gerade getroffen worden ist. An demselben war offenbar die Theilung des Strahlencentrums in zwei für die Spindelpole bestimmte Strahlencentren schon eingetreten; doch war nur eines der Centren ganz getroffen, das andere nur angeschnitten. Das Bild ist auch insofern von Interesse, als es zeigt, dass sich die Strahlungen zweier Centren kreuzen und durchflechten können, indem aus demselben Stück des Netzwerkes ein Theil der Bahnen dem einen, ein Theil dem anderen Centrum zuertheilt wird.

Ähnliche Bilder sind in der Neuzeit von RÜCKERT (79) für *Copepodeneier*. von REINKE (74), BRAUS (22) und DRÜNER (24) für Zellen von Amphibien, vor Allem aber von WILSON (96) für Eier von Echinodermen geliefert worden. Maschenstrukturen, wie ich und die genannten Autoren sie abgebildet haben, lassen eine verschiedene Deutung zu. Entweder sind sie, wie FLEMMING annimmt, durch Fäden veranlasst, so dass wir in der That Maschen im strengsten Sinne des Wortes vor uns hätten, oder die einzelnen Linien sind nach BÜTSCHLI's Hypothese der Ausdruck von Scheidewänden, welche wabenartige Räume von einander trennen. Die Entscheidung für die eine oder andere Ansicht ist bei der ausserordentlichen Feinheit der Strukturen durch Beobachtung schwierig herbeizuführen. Im Bereich der gewöhnlichen Netzstruktur sind die Bilder so unbestimmt, dass ich nicht einmal wagen würde, eine Vermuthung auszusprechen, in welcher Weise sie gedeutet werden müssen.

Anders steht es bei den Strahlungen. Von diesen bekommt man leidlich gute Bilder, wenn man die in der Axe des Mikroskops aufsteigenden Strahlensysteme auf dem optischen Querschnitt untersucht. BÜTSCHLI's Auffassung zu Folge müsste man dann bei jeder Einstellung das Bild eines Netzes erhalten, dessen Maschen die optischen Querschnitte der Wabenwände sein würden. Thatsächlich bekommt man aber ein anderes Bild. Man sieht in Abständen vertheilte feinste Körner, die Querschnitte der Radialfasern, nur hier und da Querbrücken zwischen den Radialfasern, die beim Heben und Senken des Tubus wieder verschwinden. Ich komme daher für die Struktur des Protoplasma zu demselben Resultat wie für die Kernstruktur: die Bilder, welche man erhält, sind durch Fäden, nicht durch Wabenwände hervorgerufen.

Wie ich in der Darstellung der Befunde mit WILSON übereinstimme, so stimme ich mit ihm auch in ihrer Deutung überein. Diese Deutung trifft im Wesentlichen mit den Ansichten zusammen, welche mein Bruder und ich schon früher geäußert haben, als wir die Strahlenfiguren für den Ausdruck von Kontraktionserscheinungen im Innern des Protoplasma erklärten (52). Die Strahlen sind dabei nicht, wie BOVERI (13) es wahrscheinlich zu machen sucht, „neue Organisationen, welche aus dem Substanzgemenge des Protoplasma gleichsam herauskrystallisiren“, sondern sind das „Resultat einer besonderen Anordnung und Umgruppierung eines vorhandenen Netzwerkes“ (Wilson). Demgemäss halte ich auch die Astrosphaere keineswegs für eine in ihrem inneren Gefüge feststehende Struktur, welche mit dem Spermakern sich durch den Eidotter hindurchbewegt, sondern für eine Bildung, welche beim Vorrücken des Spermakerns sich aus dem präexistirenden Kernnetz immer neu entwickelt, während auf der anderen Seite sich die Strahlen in das Kernnetz zurückverwandeln. In diesem Punkt stimme ich den Auffassungen bei, welche von BÜTSCHLI, REINKE und ZIEGLER geäußert worden sind. Man kann sich von dem, wie ich die Verhältnisse deute, am besten eine Vorstellung machen, wenn man an die Wellenbewegung eines im ruhenden Wasser gleichmässig vorwärts schwimmenden Fisches denkt. Auch hier hat man zu verschiedenen Zeiten ein und

dasselbe Bild; dasselbe wird aber beständig durch neue, in die Bewegung hineingezogene Theilchen verursacht, während nach rückwärts die Theilchen wieder in ihre Ruhelage gelangen.

Dem Gesagten zu Folge kann ich mich weder mit HEIDENHAIN's Theorie „der centrirten organischen Radien“, noch mit BOVERI's Archoplasmabegriff einverstanden erklären. Ich glaube, dass auch das „Archoplasma“ des Ascaris-Eies nichts anderes ist als ein fester gefügter und daher körniger erscheinender Theil des allgemeinen Protoplasmianetzes des Eies. Sollte diese Vermuthung zutreffen, so liegt kein Grund vor, den Archoplasmabegriff beizubehalten. Für die Verhältnisse des Seeigeleies ist er keinesfalls anwendbar¹⁾.

Nachdem wir die Spindelbildung im unbefruchteten Seeigelei kennen gelernt haben, ist es von Interesse, dieselbe mit den entsprechenden Zuständen des befruchteten Eies zu vergleichen.

Die Unterschiede zwischen beiden Bildungen sind so bedeutend, dass sie allein schon ausreichen würden, den Beweis zu führen, dass in den von mir untersuchten Versuchsreihen die Umbildung des Eikerns nicht durch Befruchtung herbeigeführt worden ist. Sie äussern sich in Lage, Bau und Entwicklungsweise der Spindel.

Bei einem befruchteten Seeigelei finden wir die Furchungsspindel in der Nachbarschaft des Eicentrums, wenn auch ein wenig excentrisch, wie MORGAN (66^a) und WILSON (95) gezeigt haben. Um diese Lage zu ermöglichen, müssen Eikern und Spermakern aus den peripheren Theilen des Eies nach dem Mittelpunkt überwandern. Ihre Wanderungen sind in der Neuzeit von WILSON (95) genau untersucht worden. Der amerikanische Forscher hat festgestellt, dass der Weg des Spermakerns im Grossen und Ganzen radial gerichtet ist, dass er jedoch ein wenig von der Richtung des Radius abweicht. Wenn ich WILSON's Figuren darauf hin prüfe, so lassen sich zwei Abweichungen feststellen. Die erste fällt in die Zeit vor der Kernkopulation. Sie ist zum Theil wohl dadurch bedingt, dass der Spermakern, während er die Rindenschichten des Eies passirt, eine Drehung um 180° erfährt, so dass das anfänglich hintere Ende später vorausgeht und die Führung übernimmt. Wichtiger jedoch ist ein zweites Moment, dass die Bahnen beider Geschlechtskerne konvergiren, dass der Eikern bei seinem Wandern in die Tiefe sich dem Spermakern, der Spermakern sich dem Eikern zu nähern sucht. Nach der Vereinigung weichen die beiden Kerne vom Eiradius in einer nach WILSON's Angaben nicht genauer bestimmbaren Richtung ab. — Bei der Umwandlung des unbefruchteten Eikerns in die Spindel dagegen tritt keine Verlagerung ein. Sie erfolgt an einer excentrisch gelegenen Stelle, offenbar an der Stelle, welche der Eikern nach Abschluss der Richtungskörperbildung eingenommen hat.

1) In einer inzwischen erschienenen Arbeit weist v. ERLANGER nach, dass die „Archoplasmakugel“ des Ascaris-Eies mit dem übrigen Protoplasma des Eies zusammenhängt und mit ihm wesensgleich ist. Das verschiedene Aussehen werde dadurch bedingt, dass die Dotterschollen im Bereich des Archoplasma fehlen.

Wie kommt es nun zu diesen merkwürdigen Unterschieden, dass der unbefruchtete Eikern trotz Spindelbildung seinen Ort nicht verlässt, Eikern und Spermakern dagegen bei der Befruchtung eine Wanderung nach dem Eicentrum durchmachen müssen, welche die oben genauer besprochenen Eigenthümlichkeiten besitzt?

Bei der Beantwortung dieser Frage gehe ich davon aus, dass die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne nicht durch irgend welche Anziehung, welche sie auf einander ausüben (REINKE, ZIEGLER) herbeigeführt wird, sondern durch Kontraktionen des protoplasmatischen Eikörpers. Mein Bruder und ich haben diese Erscheinung festgestellt, indem wir durch Chloralisiren der Eier verhinderten, dass die Geschlechtskerne die beschriebenen Wanderungen ausführten und zur Vereinigung gelangten. Da sie sich gleichwohl, ein jeder für sich, zu Spindeln umwandelten, war der Beweis geführt, dass sie selbst durch die Chloralwirkung nicht gelähmt worden sind. Gelähmt war, wie sich nach der Wirkungsweise des Chlorals von vornherein erwarten liess, das Protoplasma. Da beim Chloralisiren und Chloroformiren auch die Strahlungen schwinden, so brachten wir Beides mit der Kontraktilität des Protoplasma in Zusammenhang und deuteten sie als den optischen Ausdruck von Kontraktionsvorgängen. Selbstverständlich sind dieser Ansicht zu Folge bei den zur Kernverschmelzung führenden Bewegungen die Geschlechtskerne nicht gänzlich unbetheiligt; sie sind es ja, welche die Bewegungsvorgänge auslösen und demnach reizend auf das Protoplasma wirken. Am klarsten liegen die Verhältnisse rücksichtlich des Spermakerns, dessen mit dem Centrosoma ausgerüstetes Ende ja stets der Ausgangspunkt einer sehr intensiven Strahlung ist. Ein geringes Maass von Reizwirkung müssen wir aber auch dem Eikern zuschreiben, wenn wir die von WILSON beschriebenen Bewegungsvorgänge erklären wollen, dass nämlich der Eikern nicht nur centralwärts wandert, sondern von dieser Bahn etwas nach der Richtung des Samenkerns abweicht. In gewissen Fällen scheint sogar diese Reizwirkung eine sehr beträchtliche zu sein, so dass dann auch der Eikern Ausgangspunkt einer Strahlungsfigur wird, wie dies BLANC (4) bei der Forelle, VIALLETON (91^a) bei Tintenfischen beobachtet haben.

Ich möchte die hier im Allgemeinen geäusserten Anschauungen etwas bestimmter fassen und mit den oben dargestellten Beobachtungen über Protoplasmastruktur in engere Beziehung bringen. Den Sitz der Kontraktilität hätten wir dann in das Netzwerk zu verlegen. Dringt in dasselbe ein Kontraktionen auslösender Körper wie der Spermakern hinein, so werden die radial zu ihm gestellten Maschen des Netzes sich zusammenziehen und so die Strahlungsfigur veranlassen. Der Körper wird aber erst dann zur Ruhe kommen, wenn er in den Mittelpunkt der kontraktilen Kräfte hineingelangt. Das ist bei einem alecithalen Ei ungefähr der Mittelpunkt des Eies selbst. Hiermit würde aber nicht erklärt sein, warum der Eikern sich in Bewegung setzt, warum ferner beide Kerne zugleich auf einander zuwandern. Wäre der Eikern ein indifferenten Körper, so sollte man umgekehrt erwarten, dass er aus dem Netzwerk herausgedrängt würde und dass der Spermakern vom Eikern sich entfernen müsse. Denn die den Eikern enthaltende Hälfte des Eies besitzt weniger

kontraktile Substanz als die andere Hälfte, um so viel weniger, als die Masse des Eikerns beträgt. Die keinen Eikern enthaltende Hälfte, sollte man meinen, müsste daher bei den Kontraktionen das Uebergewicht bekommen. Da das nicht der Fall ist, muss man wohl annehmen, dass die zwischen beiden Kernen eingeschobene Strecke sich in einem stärkeren Kontraktionszustande befindet, was nur durch die Annahme verständlich wird, dass auch der Eikern das Protoplasmanetz beeinflusst, eine Annahme, die durch die Beobachtungen dieser Arbeit ohnedies mit Sicherheit bewiesen worden ist.

Wir haben jetzt von gleichen Gesichtspunkten aus die Momente, welche die Lage des umgewandelten Eikerns bestimmen, für das unbefruchtete Ei zu besprechen. Sehr wichtig ist, dass Strahlungen, d. h. Bewegungserscheinungen, welche auf ein bestimmtes Centrum hin orientirt sind, hier erst sehr spät auftreten. Während bei den Befruchtungsvorgängen die Strahlung im Protoplasma zuerst auftritt und sich sogar in zwei Strahlungen theilt, ehe es zur Spindelbildung kommt, wandelt sich der Eikern erst zur Halbspindel um; dann erst entwickelt sich die Protoplasmastrahlung. Diese entsteht zu einer Zeit, zu welcher die Halbspindel des Eikerns mit ihren Strahlen in das umgebende Protoplasma fest eingreift und keinesfalls mehr die freie Beweglichkeit des kugeligen Eikerns oder Spermakerns besitzt. Ferner ergibt sich, dass das kontraktile Protoplasmanetz eine Unterbrechung auf der dem Eiecentrum benachbarten Seite der Halb- oder Vollspindel zeigt. Beide Momente zusammengenommen scheinen mir genügend, zu erklären, warum die Spindel im unbefruchteten Ei ihre Lage gar nicht oder sicherlich nur wenig verändert.

Zu den Unterschieden, welche die Eikernspindel im Vergleich zur Furchungsspindel des befruchteten Eies nach Lage und Entwicklung erkennen lässt, gesellen sich die grossen Unterschiede im Bau.

Im Gegensatz zur Furchungsspindel ist die Eikernspindel auffallend asymmetrisch; auf der einen Seite geradlinig begrenzt, auf der anderen Seite gewölbt, sieht sie aus, als ob sie die Hälfte einer der Länge nach halbirten normalen Spindel wäre. Da sie nun thatsächlich nur die Hälfte einer Furchungsspindel ist, könnte man hierin den Grund der auffälligen Gestalt erblicken, wenn dem nicht widerspräche, dass die Spermakerne symmetrische Spindeln erzeugen, wenn sie sich getrennt für sich entwickeln. So müssen wir die Ursache in anderen Verhältnissen suchen, darin, dass die Spindelpole eine geringe Tendenz zeigen aus einander zu weichen. Dies erklärt auch die auffällige Kürze der Spindelaxe und die gedrungene Gestalt des gesammten Körpers, womit wieder zusammenhängt, dass es nur selten zur normalen Beendigung der Theilung kommt, und dass die Theilung, wenn sie zu Stande kommt, meist wieder rückgängig gemacht wird.

Auffällig ist Zahl und Lage der Chromosomen. An den Aequatorialplatten mehrerer Furchungsspindeln befruchteter Eier habe ich durch Zählen feststellen können, dass die Zahl der Chromosomen über 30 beträgt. Bei dem dieser Untersuchung zu Grunde liegenden Material waren etwa 16—18 Chromosomen

vorhanden, also nur halb so viel wie in einer normalen Furchungsspindel. Sie lagen ausschliesslich auf der konvexen Spindelseite, meist ausserhalb im Protoplasma.

Was nun den Spindelkörper selbst anlangt, so ist an ihm auffällig der Mangel der Centrosomen. Die Centrosomen der Seeigel sind in der Neuzeit von BOVERI, MATTHEWS und WILSON zur Zeit der Spindelbildung beschrieben worden als grosse, fein retikulierte Körper, die den schon seit längerer Zeit bekannten hellen Raum inmitten der Polstrahlung vollkommen ausfüllen und gegen die an sie herantretenden Spindelfasern scharf abgegrenzt sind. Derartige Centrosomen fehlen sicher, an ihrer Stelle finden sich mehr oder minder deutliche Substanzanhäufungen, welche aus Verschmelzung der Enden der Spindelfasern hervorgegangen sind. Ein weiteres auffälliges Merkmal der Spindel ist darin gegeben, dass ihre Fasern von Pol zu Pol durchgehen und dabei gern einen geschlängelten Verlauf einhalten. Wie sich in dieser Hinsicht das befruchtete Seeigelei verhält, ist noch nicht zur Genüge bekannt. Nach WILSON's Angaben sollte man eine gleiche Anordnung erwarten. Bei den meisten Thieren scheinen jedoch die Furchungsspindeln einen anderen Bau zu besitzen. Wie BOVERI und VAN BENEDEN zuerst für *Ascaris* beschrieben haben, erstrecken sich die Spindelfasern hier nur bis an die Chromosomen, so dass die Spindel aus zwei im Aequator getrennten Halbspindeln besteht.

Sehen wir uns nach ähnlichen Bildungen um, wie ich sie hier beschrieben habe, so kommen zunächst die Spindeln gewisser Protozoen in Betracht. Die Kerne von Actinosphärien und die Micronuclei der Infusorien liefern Spindeln, deren Fasern von einem Pol zum andern durchlaufen und an ihren Enden sich zur Bildung von Polplatten vereinigen. Bei den Spindeln der Infusorien ist dann ferner der eigenthümlich gewellte, zu gegenseitiger Kreuzung führende Verlauf der Spindelfasern zu sehen. — Weitere Vergleichspunkte ergeben die Richtungsspindeln thierischer Eier, von denen schon BOVERI und neuerdings wieder KORSCHOLT mit Recht hervorgehoben haben, dass sie den Spindeln der Protozoen ausserordentlich gleichen. Bei ihnen scheint ebenfalls ganz allgemein die Regel zu gelten, dass die Spindelfasern von Pol zu Pol reichen. Zwar macht BOVERI in seiner Darstellung und in seinen Abbildungen einen Unterschied zwischen den Spindelfasern, welche mit den Chromosomen in Beziehung stehen und solchen, bei denen es nicht der Fall ist. Nur letztere zeichnet er als kontinuierliche von Pol zu Pol reichende Fäden, erstere lässt er an den Chromosomen der Aequatorialplatte enden. Die zwischen den Tochterchromosomen ausgespannten Fäden, welche deutlich werden, wenn die Seitenplatten auseinander weichen, erklärt er für Neubildungen, welche mit den Spindelfasern Nichts zu thun haben (sog. „Verbindungsfäden“). Ich halte BOVERI's Abbildungen nicht für genügend beweiskräftig, um eine von vornherein so ausserordentlich unwahrscheinliche Ansicht zu stützen, dass aus demselben Material, dem Kernreticulum, sich zwei so wesentlich verschiedene Arten von Spindelfasern entwickeln sollten. Dass vorübergehend die Verbindungen der Tochterchromosomen ein anderes Aussehen liefern als der Rest des achromatischen Spindelkörpers, erkläre ich daraus, dass Theilchen der chromatischen Substanz auf den betreffenden Abschnitten der

Spindelfasern zurückbleiben, ehe sie in die Bildung der Tochterchromosomen eingehen. Für meine Ansicht sprechen auch die Befunde BOVERI's bei *Ascaris lumbricoides*. BOVERI zeichnet hier zur Zeit, wo die Chromosomen sich noch nicht zur Aequatorialplatte eingestellt haben, durchgehende Spindelfasern. Mit meiner Ansicht stimmen ferner fast alle neuern Untersuchungen über den Bau des Spindelkörpers während der Richtungskörperbildung überein. Ich nenne hier nur die Arbeiten von FICK, KORSCHULT, SOBOTTA, HAECKER, BORN, JORDAN, BLANC über die Eireife beim Axolotl, der *Ophryotrocha puerilis*, der Maus, den Cyclopiden, Tritonen etc.

Für die Richtungsspindeln ist ferner sehr häufig der geschlängelte Verlauf der Spindelfasern beschrieben worden. Ich finde ihn von FICK, SOBOTTA, BORN, besonders deutlich aber von BLANC und BOVERI abgebildet.

An den Richtungsspindeln werden endlich sehr häufig die Centrosomen vermisst. Doch kommt es hier ab und zu — genauere Untersuchung wird vielleicht zeigen: stets — zu einer Art Ersatz, wie er auch bei den Eikern- und Protozoenspindeln sich findet. Auch hier verweise ich wieder auf die sehr genauen Untersuchungen BOVERI's. Derselbe fand, dass an den breiten Enden der tonnenförmigen Spindel von *Ascaris* die Spindelfasern mit Körnchen aufhören und dass öfters diese Körnchen zu einer Platte zusammenfliessen. Aehnliches giebt HAECKER für Cyclopiden an. Der Mangel der Centrosomen geht gewöhnlich mit dem Mangel der Protoplasmastrahlung einher, jedoch nicht immer, wie z. B. BORN an den Richtungsspindeln von *Triton* Polstrahlung, aber keine Centrosomen beobachtet hat. Solche Spindeln mit Polstrahlung, aber ohne Centrosomen würden am meisten den von mir beschriebenen Eikernspindeln entsprechen.

Eine dritte Spindelform, die zum Vergleich mit der Eikernspindel herangezogen werden muss, ist die von HERMANN (40) bei den Spermatocyten des Wassersalamanders entdeckte Centralspindel. Das Gebilde ist von FLEMMING, HEIDENHAIN und anderen Forschern wiedergefunden, am genauesten aber neuerdings von DRÜNER (24) und BRAUS (22) beschrieben worden. Wer meine Abbildungen von der Eikernspindel und die Abbildungen der Centralspindel durch HERMANN und DRÜNER vergleicht, wird von der Aehnlichkeit beider überrascht sein. Ich stelle die Vergleichspunkte zusammen.

1. Eikernspindeln und Centralspindeln haben dieselbe Gestalt; sie sind auf der einen Seite buckelförmig gewölbt, auf der anderen Seite gerade abgestutzt oder sogar etwas konkav eingebogen.

2. Die Protoplasmastrahlen entspringen von beiden Polen in Form von zwei Büscheln, welche — bei den Centralspindeln wenigstens auf frühen Theilungsstadien — ausschliesslich nach der konvexen Seite gewandt sind und sich so an den Spindelkörper anlegen, dass auf der Konvexität der Spindel zwischen ihr und den Protoplasmastrahlen ein Raum übrig bleibt, im Bereich dessen das Protoplasma an der Strahlung keinen Antheil nimmt (besonders deutlich auf HERMANN's Figuren 7 und 9 zu sehen).

3. Die Chromosomen liegen anfangs auf der konvexen Seite der Spindel; sie breiten sich von hier über den Aequator der Spindel aus, bis sie schliesslich zu

einem Ring zusammenschliessen. Am genauesten haben BRAUS und DRÜNER diese Verhältnisse beschrieben.

4. Die Spindelfasern zeigen denselben geschlängelten Verlauf wie die Fasern der Eikernspindel und der Nebenkernspindeln der Infusorien. Die Schlängelung ist nicht von Anfang an vorhanden; sie entwickelt sich, wie DRÜNER gezeigt hat, erst in der Zeit, wo die Spindel sich verlängert und das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen beginnt oder wenigstens vorbereitet wird. Ungefähr in dieselbe Periode fällt auch beim Eikern, bei den Infusorienspindeln und offenbar auch bei den Richtungsspindeln die Schlängelung der Fasern. In allen diesen Fällen handelt es sich offenbar auch um ein und dieselbe Wirkungsweise. Der Gedanke an eine Zugwirkung nach Art von Muskelfibrillen, wie sie nach dem Vorgang von v. BENEDEN und BOVERI gewöhnlich für die Spindelfasern angenommen wird, ist — ich stimme hier den die Centralspindel behandelnden Erörterungen DRÜNER's bei — gänzlich ausgeschlossen. Denn die Fasern verkürzen sich nicht, wie es Muskelfibrillen im Zustand der Kontraktion thun, vielmehr wachsen sie in die Länge; sie finden dabei einen Widerstand an den Polen der Spindel, welche erst ganz allmählich dem Drucke nachgeben und aus einander weichen. Warum unter diesen Umständen die Tochterchromosomen den Spindelfasern entlang nach den Polen gleiten, ist für die Fälle, in denen nur derartige durchgehende Fasern vorhanden sind, zunächst noch nicht aufgeklärt.

Die auffällige Uebereinstimmung, welche zwischen der Eikernspindel, den Kernspindeln der Protozoen, den Richtungsspindeln thierischer Eier und den sogenannten Centralspindeln besteht, habe ich ausführlicher besprochen, weil ich später bei der Erörterung der Centrosomenfrage auf sie werde zurückkommen müssen. Aus dieser Uebereinstimmung folgere ich, dass alle diese Spindelformen aus derselben Substanz bestehen und dieselbe Entstehungsweise haben, d. h. dass sie vom Kern abstammen. Demgemäss würde auch die Centralspindel und, sofern sich dieselbe aus dem Centrosoma entwickelt, auch dieses letztere nucleärer Herkunft sein, wie es schon HEIDENHAIN ausgesprochen hat.¹⁾

4. Weitere Veränderungen der strychnisirten Eier. Wir haben gesehen, dass die Umbildung des Eikerns bei meinem Versuchsmaterial selten zu einer Theilung der Eier geführt hat, dass gewöhnlich die Umbildungsprocesse früher zum

¹⁾ Zu den übereinstimmenden Merkmalen der genannten Spindelbildungen wird wahrscheinlich auch das räthselhafte Zwischenkörperchen gehören. Nach FLEMMING, HEIDENHAIN und KOSTANECKI ist das Zwischenkörperchen eine verdichtete Partie in den Fasern der Centralspindel, wenn diese sich in die Länge strecken und sich zwischen den aus einanderweichenden Tochterkernen ausspannen. In die Tochterkerne wird das Zwischenkörperchen nicht einbezogen, vielmehr bleibt es an der Grenze der Tochterzellen liegen. Auch bei manchen Richtungsspindeln kommt ein Zwischenkörperchen vor; es wurde von SOBOTTA für die Maus und von HENKING für Arthropoden beschrieben. Ein Aequivalent des Zwischenkörperchens scheint mir bei den Infusorienspindeln vorzukommen. Wenn die Nebenkernkerne von Paramäcien sich theilen wollen, so bestehen sie kurz vor Ablauf der Theilung aus drei Stücken: zwei die Tochterkerne liefernden endständigen Anschwellungen und einem Verbindungsstück. Letzteres zeigt merkwürdigerweise in seiner Mitte eine spindelförmige Anschwellung. In ihr erblicke ich das Aequivalent des Zwischenkörperchens; ihre Substanz wird aufgelöst, ohne in die Nebenkernkerne aufgenommen zu werden.

Stillstand kommen, sei es dass der Fächerkern oder die Spindel sich rückverwandelt oder die Kernbläschen, die aus den Seitenplatten hervorgehen, sich zu einem Kern aufs Neue vereinigen. Die Kerne solcher Eier entwickeln sich nun noch weiter, ehe das Ganze zerfällt. Dabei entsteht ein ganz merkwürdiges Gemisch von Kernfiguren, auf deren Beschreibung ich nicht eingehen möchte, da ihre Entstehungsweise zumeist unklar ist. Auch haben Abnormitäten nur so lange Interesse, als sie geeignet sind, auf die normalen Vorgänge Licht zu werfen. Ich mache nur mit einigen wenigen Kernformen eine Ausnahme.

Bei vielen Eiern, welche 5 Stunden nach einer dreistündigen Strychninbehandlung abgetötet worden waren, fand ich weder einen einheitlichen Kern noch eine Kernfigur. Nur durch die allersorgfältigste Untersuchung liess sich nachweisen, dass das Ei nicht vollkommen kernlos war. Im Protoplasma zerstreut lagen zahlreiche homogene achromatische Kugeln von verschiedener Grösse, denen Chromosomen angeklebt waren, den kleineren nur ein Chromosom, den grösseren deren mehrere (Fig. 57, 58). Manche der Chromosomen zeigten die Struktur der „Vierer-Kugeln“, andere nicht. Eine genaue Zählung liess sich bei den der Beobachtung entgegenstehenden Schwierigkeiten nicht bewerkstelligen. Eine ungefähre Schätzung machte es aber mehr als wahrscheinlich, dass nicht mehr als 18 Chromosomen gegeben waren, wenn wir eine Vierergruppe als ein Chromosom rechnen. Die betreffenden Elemente mussten daher entweder aus einem chromatisch metamorphosirten Kern entstanden sein, oder aus Halb- oder Vollspindeln, bei denen es noch nicht zur Spaltung der Aequatorialplatte gekommen war.

Die homogenen Kugeln mit ihren Chromosomen können zu einer oder zwei Gruppen zusammengedrängt sein (Fig. 58). Nimmt man an, dass sie unter einander verschmelzen, dann bekommt man Bilder, wie sie in allen Serien öfters beobachtet wurden: 1, 2 oder wenige grössere achromatische Kugeln, in denen Chromosomen eingebettet sind (Fig. 59, 60). Das Protoplasma konnte noch Reste von Strahlung aufweisen, was dafür sprechen würde, dass die Bilder auf Umformungen von Spindeln zu beziehen sind.

Ich schildere schliesslich noch einige Kerne, welche aus sehr vorgerückten Entwicklungsstadien stammen. In einem Ei, welches durch eine Furche unvollkommen zweigetheilt war und aus der Zeit cca. 18 Stunden nach Beginn der Strychninbehandlung stammte, war der Kern etwa doppelt so gross wie ein gewöhnlicher Fikern und enthielt in einem sehr feinkörnigen Gerüst über 30 langgestreckte Chromosomen. Nucleoli waren nicht vorhanden. Noch zahlreicher sind die Chromosomen in zwei Kernen, welche in Fig. 61 und 62 abgebildet sind. Die zugehörigen Eier gehörten einem Material an, welches 24 Stunden nach Beginn der Strychninbehandlung abgetötet worden war. Sie zeigten keine Andeutung von Theilung, während die meisten übrigen Eier der Abtötung eingefurcht, getheilt oder in Zerfall begriffen waren. Die Chromosomen sind sehr klein und so dicht gehäuft, dass es unmöglich war, ihre Zahl auch nur zu schätzen; sie liegen in einer sehr reichlichen achromatischen Grundsubstanz, welche in einem Falle noch

deutlich eine netzförmige Anordnung erkennen lässt, im anderen Falle fast homogen erscheint. Nucleoli fehlen auch hier; denn die helle Stelle in Fig. 62 ist durch eine Unterbrechung im Gerüst bedingt und nicht auf einen Nucleolus zu beziehen.

Ich führe die besprochenen Beispiele an, um zu zeigen, dass eine lebhaftere Vermehrung der Chromosomen unabhängig von der Kernvermehrung eintreten kann. Bis zu einem gewissen Grade trifft dieser Satz auch für die normalen Mitosen zu. Denn auch bei ihnen können die Chromosomen schon gespalten sein, ehe es zur Spindelbildung kommt; letzterer fällt nur die Bedeutung zu, die Spaltprodukte auf zwei Tochterkerne zu vertheilen. Spindelbildung und Chromosomenvermehrung sind zwei Processe, die sich zu einander verhalten wie Zelltheilung und Kerntheilung; sie greifen gewöhnlich harmonisch in einander, ohne dass jedoch ein unlösbarer kausaler Zusammenhang bestände. Wie es Kerntheilungen ohne darauf folgende Zelltheilungen giebt, so können auch die Chromosomen sich vermehren, obwohl der Kern als Ganzes noch im Ruhezustand verharrt. Dass hierbei Viererkugeln entstehen, hat nichts Befremdliches, wenn man erwägt, dass auch sonst die Ebenen zweier auf einander folgender Theilungen senkrecht auf einander stehen.

Ich mache von diesen Betrachtungen Nutzenanwendung auf die analogen Vorgänge, welche bei der Reifung der Geschlechtszellen auftreten und hier eine Berücksichtigung gefunden haben, die nach meiner Ansicht weit über ihre Bedeutung hinausgeht. Bei der Richtungskörperbildung und der Theilung der Samenmutterzellen bilden sich, wie in den von mir besprochenen Fällen, Viererkugeln; es vollzieht sich eine Vermehrung der Chromosomen in einer Zeit lang dauernder Ruhe des Gesamtkerns. Es liegt daher gar kein Grund vor, hierin etwas Besonderes zu erblicken. Auch die künstliche Unterscheidung einer „Aequationstheilung“ (Spaltung der Chromosomen der Länge nach) und einer „Reduktionstheilung“ (Spaltung der Chromosomen der Quere nach) schwebt in der Luft, so lange wir nicht wissen, ob in der That die Chromosomen in ihrer Breite gleichartig, der Länge nach ungleichartig gebaut sind. Vielleicht ist es gleichgültig, ob zwei auf einander senkrechte Längsspaltungen, wie BRAUER und BOVERI angeben, oder eine Längs- und eine Querspaltung, wie RÜCKERT, v. RATH und HAECKER es darstellen, die Viererkugeln erzeugen. In beiden Fällen wäre das Eine gewahrt, dass die zwei successiven Theilungsebenen auf einander senkrecht stehen. Dem Gesagten zufolge stimme ich mit BOVERI überein, wenn er den Viererkugeln bei der Richtungskörperbildung keine grössere Bedeutung beimisst und die Reduktion der Chromosomenzahl in die der Reife der Geschlechtszelle vorausgehende Periode der Ruhe verlegt.

5. Ueber die Ursachen der besprochenen Veränderungen. Nachdem ich die Veränderungen, welche unbefruchtete Eier erleiden, genauer beschrieben habe, bespreche ich noch kurz die Bedingungen, unter denen sie zu Stande kommen.

In allen genauer untersuchten Serien wurde die Entwicklung durch einen äusseren Reiz hervorgerufen, durch Behandlung mit einer 0,1proc. Strychninlösung, welche je nach den einzelnen Serien $\frac{1}{2}$ —3 Stunden auf die Eier eingewirkt hatte. Man kann mit Bestimmtheit behaupten, dass diese Strychninbehandlung für die Anregung der Entwicklung von Wichtigkeit gewesen ist. Eier, welche cca. 24 Stunden vorher aus dem Ovarium eines Seeigels entleert und in reinem Seewasser aufbewahrt worden sind, zeigen, wie ich aus zahlreichen zu anderen Zwecken unternommenen Untersuchungen weiss, keine morphologischen Veränderungen; sie besitzen noch den Eikern mit Nucleolen und ohne Chromosomen. Bei dem Strychninmaterial waren dagegen vielfach schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden Veränderungen eingetreten. In einem Eimaterial, welches 30 Minuten lang mit Strychnin behandelt und dann nach weiteren 50 Minuten abgetötet worden war, war bei 20 % der Eier die chromatische Metamorphose des Eikerns eingetreten, vielfach war sogar das Stadium des Fächerkernes erreicht. In einem anderen Fall war nach drei Stunden der Strychninbehandlung kein einziges Ei unverändert; 90 % besaßen entweder den Fächerkern oder die Vollspindel auf verschiedenen Stadien der Ausbildung.

Wenn es somit feststeht, dass die Strychninbehandlung auf das Zustandekommen der beschriebenen Erscheinungen einen grossen Einfluss ausübt, würde es falsch sein, zu behaupten, dass die Seeigeleier durch die Strychnisirung eine Entwicklungsmöglichkeit gewännen, die ihnen ohnedem vollkommen verschlossen wäre. Denn die gleichen Umwandlungen treten auch an Eiern ein, welche lange Zeit im Wasser gelegen haben. Das geht daraus hervor, dass sie bei einem Theil der Eier vorhanden waren, welche ein *Sphaerechinus granularis* auf der Fahrt von Rovigno nach München abgelegt hatte. Wie lange die Eier schon im Wasser lagen, liess sich im vorliegenden Fall nicht feststellen, da der Transport der Thiere, mit denen der betreffende *Sphaerechinus* eintraf, drei Tage unterwegs gewesen war. Die Erfahrung, dass laichreife Seeigel ihre Eier sehr bald ablegen, wenn sie in engen Behältern gehalten werden, spricht dafür, dass die Eier mindestens 48 Stunden alt waren. In seiner Beschaffenheit glich das Material etwa demjenigen, welches 30 Minuten mit Strychnin behandelt und nach weiteren 50 Minuten abgetötet worden war. Man kann daher sagen, dass Veränderungen, welche durch die Strychnineinwirkung schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden hervorgerufen werden, beim Liegen im Wasser ebenfalls, aber nur etwa zwei Tage später zur Ausbildung gelangen würden¹⁾. Die Strychninwirkung beschleunigt die normale Umbildung unbefruchteter Eier.

Es wäre von Interesse, Genaueres über die Wirkungsweise des Strychnins zu erfahren, ob eine kurze Anwendung stärkerer Lösungen — was ich glaube — oder die prolongirte Wirkung dünnerer Lösungen günstigere Resultate liefert; ferner wäre zu ermitteln, ob andere Chemikalien oder physikalische Agentien ähnliche, vielleicht

1) Ob das Liegen im Wasser im vorliegenden Fall der einzig wirksame Faktor gewesen ist, lässt sich natürlich nicht mit Sicherheit behaupten. Man könnte z. B. auch an eine Beeinflussung durch die mechanischen Erschütterungen des Transports denken. Doch hat eine solche Annahme wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

noch günstigere Versuchsbedingungen liefern. Versuche nach dieser Richtung würden wahrscheinlich auch vom technischen Gesichtspunkt aus von Nutzen sein. Voraussichtlich wird es dabei möglich werden, eine grössere Gleichförmigkeit des Materials zu erzielen, der Art, dass die Eier eines zur selben Zeit abgetödteten Materials im Wesentlichen das gleiche Entwicklungsstadium einnehmen. Bei den von mir benutzten Serien war das nicht der Fall. In einer Serie z. B. war nach dreistündiger Strychninbehandlung über die Hälfte der Eier in chromatischer Umwandlung des Eikerns begriffen, manche besaßen schon den Fächerkern. In einem Material, das fünf Stunden länger in Wasser kultivirt und dann abgetödtet worden war, fanden sich dagegen immer noch Eier, bei denen die chromatische Metamorphose eben erst begonnen hatte, und andere, welche erst das Fächerkernstadium erreicht hatten. Zum Theil erklärt sich wohl dieses verschiedene Verhalten daraus, dass das Eimaterial, welches ein Seeigel entleert, nicht gleichen Alters ist. Manche der Eier werden schon wesentlich früher die Richtungskörper gebildet und damit die Eireife passirt haben als andere, die mit ihnen gleichzeitig entleert wurden. Ich glaube aber, dass diese Erklärung nicht ausreicht, und dass auch individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Eier mitspielen werden. Solche kommen wohl allein in Betracht bei den mannigfachen Variationen, die der Entwicklungsprocess in demselben Material zeigt. Wir haben gesehen, dass die auf Theilung hinzielenden Entwicklungsprocesse nur selten eine Zweitheilung des Eies erreichen, dass sie auf sehr verschiedenen Stufen zur Ruhe kommen können. Bei manchen Eiern hat es mit der chromatischen Metamorphose des Kerns sein Bewenden; andere erreichen das Stadium des Fächerkerns mit oder ohne Protoplasmastrahlung, ehe eine rückgängige Entwicklung beginnt. Bei Eiern mit zweipoliger Spindel kann ebenfalls eine Rückverwandlung eintreten, ohne dass es zur Spaltung der Aequatorialplatte kommt. Hat sich dagegen die Aequatorialplatte in die Seitenplatten gespalten, und haben sich die Tochter-Chromosomen in Kernbläschen verwandelt, so hängt es wiederum von der Streckung der Spindel ab, ob die Kernbläschen auch zwei Tochterkerne liefern, oder ob sie nicht vielmehr wieder zu einem einzigen Kern zusammenfliessen. Wir begegnen hier derselben Verschiedenartigkeit des Eimaterials, die stets bemerkbar wird, wenn die Bahnen der normalen Entwicklung verlassen werden, wie mein Bruder und ich namentlich bei unseren Experimenten über Bastardirung haben nachweisen können.

II. Allgemeine Betrachtungen.

In den oben dargestellten Untersuchungen habe ich den Beweis geführt, dass das Seeigeli ein geringes Maass von Theilfähigkeit besitzt, auch wenn die Befruchtung unterbleibt. Die Untersuchungen erscheinen mir für die Erörterung einiger allgemeiner Fragen von Bedeutung zu sein, auf die ich daher hier noch eingehe. Es kommt hierbei zunächst die Thatsache der Entwicklungsfähigkeit als solche in Betracht,

weiterhin aber auch die Art, in welcher sich die Entwicklung vollzieht, d. h. die feineren Vorgänge, welche zur Spindelbildung und Kerntheilung führen. Die Entwicklungsfähigkeit der Eizelle ist wichtig für die richtige Beurtheilung des Wesens der Geschlechtszellen und des sexuellen Dimorphismus; das genauere Studium der Entwicklungsprocesse führt uns zur Diskussion einiger Probleme, welche auf dem Gebiet der Kern- und Zelltheilung noch immer der Entscheidung harren.

1. Ueber den Bau der Geschlechtszellen und die Ursachen des geschlechtlichen Dimorphismus. Fast überall im Thier- und Pflanzenreich finden wir einen ausgesprochenen Unterschied zwischen den bei der geschlechtlichen Fortpflanzung wirksamen Zellen und dementsprechend auch häufig einen Unterschied zwischen den Trägern dieser Zellen, den männlichen und weiblichen Individuen. Ueber die Ursachen dieses sexuellen Dimorphismus herrschen verschiedene Meinungen. Der einen Ansicht zu Folge, welche vornehmlich von BOVERI vertreten wird, sind Eier und Spermatozoen, abgesehen von nebensächlichen Unterschieden, wie sie durch verschiedene Grösse, Gestalt, verschiedene Beweglichkeit gegeben sind, auch principiell verschieden. Beides sind Zellen von unvollständigem Bau, welche sich bei der Befruchtung zu vollwerthigen und daher theilungsfähigen Zellen ergänzen. Damit eine Zelle sich theilen kann, muss sie nach BOVERI's Auffassung dreierlei Gebilde enthalten, einen Kern, ein Centrosoma und theilfähiges Protoplasma oder „Archoplasma“. Den Eiern soll die Theilungsfähigkeit abhanden gekommen sein, weil sie das für die Einleitung der Theilung unerlässliche Zellorgan, das Centrosoma, nicht besitzen; oder es soll wenigstens, wie BOVERI seine ursprüngliche Auffassung eingeschränkt hat, das Centrosoma nur ausnahmsweise und dann gewöhnlich nur als rudimentäres, der allmählichen Rückbildung verfallenes Organ vorhanden sein. Umgekehrt sollen die Spermatozoen das Centrosoma besitzen, dessen Einführung bei der Befruchtung die Theilungen des Eies veranlasst. Dass nun die reifen Spermatozoen sich gleichwohl nicht theilen, soll durch ihre Kleinheit veranlasst sein, dass sie nicht genug Protoplasma besitzen, um dem Centrosoma günstige Entwicklungsbedingungen zu liefern. Im Protoplasma soll namentlich das „Archoplasma“ fehlen. Die Theilfähigkeit des befruchteten Eies würde somit darauf beruhen, dass zwei bisher getrennte Bestandtheile, das Archoplasma des Eies und das Centrosoma des Spermatozoons, zur Vereinigung gelangen. Dieser Ansicht steht eine zweite gegenüber, welche unter Anderen auch von meinem Bruder und mir vertreten wird. Nach derselben sind die Sexualzellen einander principiell gleichwerthig; sie sind Zellen, welche mit allen Strukturtheilen der Zelle ausgerüstet sind. Reife Eier und Spermatozoen sind theilungsunfähig geworden, weil zur Theilung nothwendig ist, dass die einzelnen Zellentheile in geeigneter Weise zusammenwirken, und weil dieses Zusammenwirken ihnen fehlt. Sie befinden sich in demselben Zustand wie viele Gewebszellen während des grössten Theils ihres Lebens. Denn unzweifelhaft befinden sich die Gewebszellen eines ausgewachsenen Thieres während der grössten Zeit ihres Daseins in einem Stadium der Ruhe, während dessen sie sich nicht theilen, obwohl

sie mit den zur Theilung nothwendigen Einrichtungen vollkommen ausgerüstet sind. Die Unterschiede der Sexualzellen beziehen sich somit nicht auf fundamentale Merkmale, sondern auf Merkmale von sekundärer Bedeutung. Die Spermatozoen sind klein und beweglich geworden, damit ihr Zusammentreffen mit der Eizelle ermöglicht werde, die Eier dagegen gross, weil sie das zur Entwicklung nöthige Material stellen müssen, sowohl das Protoplasma als auch das ernährende Deutoplasma.

Mit Rücksicht auf das grosse Interesse, welches die Frage nach den Ursachen des sexuellen Dimorphismus besitzt, erörtere ich dieselbe in extenso, indem ich nicht nur durchführe, inwieweit die hier mitgetheilten Beobachtungen auf sie Licht werfen, sondern auch anderweitiges, zum Theil schon früher besprochenes Beweismaterial heranziehe.

Sehr lehrreich ist die Entwicklung des sexuellen Dimorphismus bei den Infusorien. MAUPAS (63) und ich (46, 48) haben gezeigt, dass die Konjugation der Infusorien ein ächter Geschlechtsakt ist. Im Verlauf der Konjugation wird ein Austausch von Kernen herbeigeführt, welche man „männliche Kerne“ nennen kann, da sie sich mit zweiten, im Thier verbliebenen Kernen, wenn man will, den „weiblichen Kernen“, verbinden und somit dieselben befruchten. Bei allen Infusorien mit Ausnahme der Peritrichen sind die in den Konjugationsakt eintretenden Thiere einander gleich, so dass man die Bezeichnungen „männlich“ und „weiblich“ auf sie gar nicht anwenden kann. Streng genommen gilt dies auch von den Kernen, welche sich vereinigen. Zur Zeit der Vereinigung haben sie denselben Bau; beide sind Spindeln aus achromatischen Spindelfasern, die mit Chromatinkörnchen bedeckt sind. Man könnte hier ebenso gut sagen, der weibliche Kern befruchtet den männlichen, wie das Umgekehrte. Das Charakteristische des männlichen Kernes beschränkt sich darauf, dass er aus einem anderen Thier stammt.

Bei den auf Stielen festsitzenden Peritrichen kommt es zu einem sexuellen Dimorphismus, einem Unterschied grosser Thiere, der „Makrosporen“, und kleiner Thiere, deren geringe Körpergrösse durch rasch aufeinanderfolgende Theilungen veranlasst worden ist, der „Mikrosporen“. Letztere verlassen die Stiele, suchen erstere auf und verschmelzen mit ihnen vollkommen. Die bei dieser „Befruchtung“ kopulirenden Kerne sind abermals in ihrem Bau vollkommen gleich. Es kommt sogar bei ihnen ein Merkmal in Wegfall, welches uns bei den gewöhnlichen Konjugationen veranlassen könnte, den einen Kern den männlichen zu nennen: das Merkmal, dass der Kern das Protoplasma, in dem er entstanden ist, verlässt und in ein fremdes Protoplasma eindringt. Denn die Mikrosporen verschmelzen vollkommen mit den Makrosporen. Das hieraus resultirende Thier erhält Protoplasma von beiden Thieren. Will man hier die Ausdrücke „männlicher“ und „weiblicher“ Kern beibehalten, was ja zweckmässig ist, so kann das nur mit Rücksicht darauf geschehen, dass der eine Kern aus einem „männlichen“ Thier stammt. d. h. aus einem Thier, welches in nebensächlichen Merkmalen, wie Grösse und lebhafterer Beweglichkeit, sich vom weiblichen unterscheidet. Hier liegen die letzten Ursachen des sexuellen Dimorphismus uns gleichsam offen vor Augen; sie sind darin gegeben, dass die Befruchtung behufs

Kernverschmelzung die Vereinigung zweier Zellindividuen verlangt, eine Vereinigung zweier festsitzender Individuen aber nur ermöglicht werden kann, wenn das eine seinen Platz verlässt und das andere aufsucht. Der sexuelle Dimorphismus beschränkt sich auf diese äusserlichen Merkmale, lässt dagegen die für das Wesen der Zelle wichtigen Strukturtheile unberührt.

Bei den Metazoen herrscht zwischen den Sexualzellen derselbe Gegensatz, welchen wir soeben für die als Sexualzellen funktionirenden Geschlechtsindividuen der Peritrichen haben nachweisen können. Die Spermatozoen sind freibeweglich, klein, leicht übertragbar; die Eier sind gross, reich an Bildungsmaterial, unbeweglich. Unzweifelhaft sind hierin die primären Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Geschlecht gegeben. Es kann daher nur zweifelhaft sein, ob zu diesen primären Unterschieden, welche die Beschaffenheit der Zellen in keiner fundamentalen Weise berühren, sekundäre für das Zellenleben folgenschwere Veränderungen hinzugetreten sind. Ich werde im Folgenden zeigen, dass das nicht der Fall ist; ich werde dabei die Frage für Spermatozoen und Eier getrennt erörtern.

Reife Spermatozoen theilen sich nicht mehr. Bei den meisten Thieren könnte man als Ursache dafür angeben, dass sie zu klein sind, um noch ein weitere Theilung zu vertragen. Bei den Nematoden und Crustaceen ist diese Erklärungsweise nicht so ohne Weiteres anwendbar. Hier sind die Spermatozoen enorm gross, sie können bei Ostracoden sechsmal so lang werden, wie das ganze Thier. Ihrer Grösse nach könnten diese Zellen sich noch ausserordentlich oft theilen. Die Annahme, dass ihnen trotzdem ein zur Theilung nöthiger Bestandtheil, das „Archoplasma“ fehlt, ist zunächst eine Hypothese, für welche sich zur Zeit keine Stützen beibringen lassen.

Sind denn aber die Spermatozoen oder ihre Kerne unter allen Umständen theilbar, wenn sie einem theilungsfähigen Protoplasma einverleibt werden? oder muss nicht vielmehr dieses Protoplasma eine besondere für das Spermatozoon gleichsam abgestimmte Beschaffenheit haben?

Spermakerne theilen sich auch ohne Eikerne, wenn sie in das Protoplasma eines reifen, derselben Art angehörenden Eies gelangen, wie daraus hervorgeht, dass durch Schütteln abgesprengte kernlose Eistücke durch Spermatozoen befruchtet und zu einer manchmal sogar normalen Entwicklung angeregt werden können. Die Theilung unterbleibt, wenn das Ei noch nicht reif ist. Ich habe bei den Experimenten, welche ich zum Theil allein, zum Theil gemeinsam mit meinem Bruder angestellt habe, sehr häufig Eier beobachtet, bei denen noch das Keimbläschen fortbestand, in welche aber Spermatozoen eingedrungen waren. Niemals war in ihnen die Spermastrahlung zu sehen, geschweige, dass es zur Bildung von Spermaspindeln gekommen wäre. Für die uns beschäftigende Frage sind ferner die zahlreichen Thierarten von Wichtigkeit, bei denen normaler Weise die Eier vor oder während der Bildung des ersten Richtungskörpers befruchtet werden. Die Strahlung am Samenkern ist dann schwach oder fehlt vollkommen, sie erreicht ihre volle Intensität erst nach Bildung des zweiten Richtungskörpers. Dann beginnt auch erst die Theilung des

mit dem Samenkern eingeführten Centrosomas. Wie die Richtungskörperbildung lehrt, ist das Protoplasma an und für sich um diese Zeit theilungsfähig; es besitzt nur dem Spermakern gegenüber nicht die nöthige Erregbarkeit. Man kann auch nicht sagen, dass alles aktive Protoplasma durch die Richtungskörperbildung in Anspruch genommen sei. Denn aktives Protoplasma ist in holoblastischen Eiern überall vorhanden; in den alecithalen Eiern ist es durch das Ei vollkommen gleichmässig vertheilt. Während es am einen Ende mit der Richtungskörperbildung beschäftigt ist, könnte es ganz gut am anderen Ende vom Samenkern zu Theilungsvorgängen angeregt werden. Wie wäre es sonst möglich, dass bei Polyspermie zahlreiche Spermakerne gleichzeitig an den verschiedensten Punkten in Spindelbildung eintreten!

Aus den angeführten Thatsachen ziehe ich den Schluss, dass Theilungsunfähigkeit der Spermakerne keineswegs den Mangel wichtiger Theilorgane voraussetzt, sondern wie die Theilungsunfähigkeit von Gewebszellen und einzelligen Organismen anderweitig bedingt sein kann, dass man daher keine Ursache hat, dem Spermatozoon gewisse Zelltheile abzusprechen, so lange der Mangel nicht durch direkte Beobachtung festgestellt ist.

Der gleichen Betrachtung wie die Spermatozoen hätten wir nunmehr die Eier zu unterwerfen.

Die Ansicht, dass das Ei mit Allem, was zu einer normal funktionirenden Zelle gehört, ausgerüstet sei, hatten mein Bruder und ich zu einer Zeit vertreten, in der die Centrosomenlehre noch nicht existirte. Wir erkannten nur zwei fundamental wichtige Zellbestandtheile an, den Kern und das Protoplasma, und schrieben dem Kern, speciell dessen achromatischer Substanz, die wichtigen Eigenschaften zu, welche viele Forscher jetzt dem Centrosoma zuertheilen. Wir sprachen von einer principiellen Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne, um damit auszudrücken, dass dem Eikern bei der Befruchtung keine zum Wesen eines Zellkerns nöthigen Bestandtheile zugeführt werden. Wir stützten uns auf Experimente an Seeigeleiern. Wenn man Eier kurz nach dem Eindringen der Spermatozoen durch Chloralisiren lähmt, kommen die beiden Geschlechtskerne nicht zur Vereinigung; trotzdem fangen sie an, sich unabhängig von einander zu theilen. Ihre Theilungsfiguren sind von einem bestimmten Moment ab so vollkommen gleich, dass man Ei- und Samenkern nicht mehr unterscheiden kann. Den Grund, dass der Eikern sich im unbefruchteten Ei nicht theilt, fanden wir in dem Wechselverhältniss von Eikern und Eiprotoplasma, welches ein der Theilung ungünstiges sei; dasselbe werde durch die Befruchtung verändert.

Zu der entgegengesetzten Auffassungsweise, dass das Ei das zum Wesen der Zelle nöthige Centrosoma nicht besitzt und sich daher auch nicht theilt, wurde BOVERI durch das Studium der *Ascaris*-Befruchtung geführt. Die Theilung des Fies wird hier durch das Centrosoma herbeigeführt, dessen Abstammung vom Spermatozoon, wenn auch nicht direkt bewiesen, so doch im höchsten Grad wahrscheinlich gemacht wurde. Seinen Standpunkt suchte BOVERI (14) weiterhin zu festigen, indem er nachwies, dass auch in vielen anderen Fällen das Centrosoma vom Spermatozoon

geliefert werde. Er machte dabei einen Rückschluss von der Anwesenheit der Protoplasmastrahlung auf die Existenz eines Centrosoma. Fast ausnahmslos gilt ja der Satz, dass bei der Befruchtung die Strahlungserscheinungen am Eikern fehlen und nur dem Samenkern zukommen. Da nun BOVERI (13) die oben mitgetheilten Untersuchungen über die Theilungsversuche unbefruchteter Seeigeleier kannte, fügte er neuerdings seiner Ansicht die Hypothese hinzu, dass im reifen Seeigelei sich ein rudimentäres Centrosoma finde, welches durch Einwirkung von Strychnin zu Theilungen angeregt werde. Unter normalen Verhältnissen soll dasselbe sich ganz zurückbilden. Würde man Eier, welche einige Zeit im Meerwasser gelegen hätten, mit Strychnin behandeln, so würde sich voraussichtlich kein Rest von Theilungsfähigkeit mehr nachweisen lassen.

Ich halte es für zweckmässig, die Frage, welche uns hier beschäftigt, in zwei Fragen aufzulösen und dieselben getrennt zu behandeln. Die Fragen würden lauten: 1. Besitzt das Ei eine Substanz, welche ihm unabhängig von der Befruchtung ein gewisses Maass von Theilbarkeit verleiht? 2. Ist diese Substanz in einem weiblichen Centrosoma, einem Ovocentrum, enthalten?

Theilungen unbefruchteter Eier sind — ganz abgesehen von den Vorgängen der Parthenogenesis — schon öfters beobachtet worden. Es würde mich zu weit führen, wollte ich alles hierüber in der Litteratur Bekannte zusammenstellen. Meine Untersuchungen haben diesen Beobachtungen als neu das Ergebniss hinzugefügt, dass diese Theilungen ächte Zelltheilungen sind, welche durch typische Karyokinesen des Kerns eingeleitet werden. Die gewonnenen Resultate sind so klar und bestimmt, dass die erste der beiden oben formulirten Fragen ohne Weiteres bejaht werden muss. Der Erörterung bedarf nur die Vermuthung BOVERI's, es möge sich hier um die letzten Lebensäusserungen einer in Rückbildung begriffenen Substanz handeln, deren Lebensenergie durch die Strychninbehandlung gleichsam zu einem letzten Aufflackern veranlasst werde. Auch diese Vermuthung lässt sich nicht aufrecht erhalten.

In einer meiner Versuchsreihen waren fast alle Eier, bei anderen weitaus der grösste Theil der Eier in Entwicklung getreten. Die Eier eines und desselben Versuches waren sicherlich sehr verschiedenen Alters; bei einigen waren Stunden, vielleicht sogar Tage, bei anderen vielleicht nur Minuten seit der Richtungskörperbildung verflossen. Bei der Ungleichheit des Alters hätte man viel grössere Unterschiede in der Entwicklung erwarten sollen. — Eine direkte Widerlegung der von BOVERI aufgestellten Vermuthung ist darin gegeben, dass die Umbildungen des Eikerns bei langem Liegen im Meerwasser auch ohne Strychninbehandlung eintreten. Die spontane Theilfähigkeit des Eies erfährt somit im alternden Ei eine Steigerung, keine Abschwächung.

Man könnte nun die Hypothese aufstellen, dass der Eikern das geringe Maass der ihm innewohnenden Theilungsenergie in Folge der Befruchtung verlöre. Die Hypothese würde sich aber ebenfalls nicht aufrecht erhalten lassen; denn auch im befruchteten Ei theilt sich der Eikern unabhängig vom Spermakern, wenn durch Chloralbehandlung die Vereinigung beider verhindert wird.

Wir kommen daher zum Resultat, dass das reife Ei alle Einrichtungen, welche zur Theilung nöthig sind, besitzt und auch in Folge der Befruchtung keine Schädigung derselben erleidet, dass aber die Einrichtungen in einem Zustand der Lähmung verharren. Wir hätten damit die erste der beiden oben aufgeworfenen Fragen erledigt und könnten nun zur Erörterung der zweiten Frage übergehen. „Wie steht es mit dem Ovocentrum, dem weiblichen Centrosoma?“ Ich werde dieselbe in einem besonderen Abschnitt besprechen, um zugleich das Verhältniss des Centrosoma zum Kern und zur Spindelbildung an der Hand der von mir gemachten Beobachtungen zu erörtern.

2. Bemerkungen zur Lehre von den Centrosomen und ihrer Bedeutung für die Kerntheilung. Indem ich mich zur Erörterung der Ovocentrenfrage wende, habe ich zunächst hervorzuheben, dass es mir nicht geglückt ist, im ruhenden Seeigelei ein Centrosoma oder irgend ein centrosomaähnliches Gebilde aufzufinden. Lange Zeit habe ich mit der Möglichkeit gerechnet, es möchten meine Methoden für den Nachweis nicht genügen. Die Vorsicht war aus zwei Gründen geboten. Erstens ist es schon bei kleinen Zellen ausserordentlich schwer, die Centrosomen sichtbar zu machen; um wie viel mehr muss es bei ziemlich grossen Körpern wie Eizellen der Fall sein. Zweitens lagen in der Litteratur die positiven Angaben Fol's (33) vor, welcher im Seeigelei Centrosomen glaubte entdeckt zu haben.

Beide Gründe fallen nach meiner Ansicht nicht mehr in die Wagschale. Ich habe zahlreiche befruchtete und unbefruchtete Eier, darunter auch solche, welche in Umbildung begriffen waren, in feine Querschnitte zerlegt und die wichtigsten Methoden zum Nachweis von Centrosomen angewandt, ohne Erfolge zu erzielen. Die Angaben Fol's aber haben durch neuere Untersuchungen sehr an Glaubwürdigkeit eingebüsst.

In seiner vielbesprochenen Arbeit „über die Quadrille der Centrosomen“ hatte Fol behauptet, dass im befruchteten Seeigelei sowohl der Samenkern als auch der Eikern mit einem Centrosoma ausgerüstet sei, dass die beiden Centrosomen während der Kopulation der Kerne sich unabhängig von einander theilen, dass erst die Theilprodukte paarweis mit einander verschmelzen und die beiden Centrosomen für die Pole des Furchungskerns und der Furchungsspindel liefern. Fol's Angaben fanden rasch Anklang, weil sie bald darauf von CONKLIN für das Ei von *Crepidula* bestätigt wurden, und weil fast gleichzeitig GUIGNARD (35) Aehnliches von pflanzlichen Objekten berichtete. Auch lagen schon in der älteren Literatur Angaben über Strahlungserscheinungen am Eikern vor, die durch die Untersuchungen von BLANC (4) und VIALLETON (91a) über die Befruchtung bei Forellen und Tintenfischen vermehrt wurden.

In der Neuzeit hat sich aber die Sachlage wesentlich geändert. Für Fol haben sich nur noch KOSTANECKI (59) und REINKE (75), welche ebenfalls Seeigeleier untersucht haben, ausgesprochen, beide jedoch in wenig überzeugender Weise. KOSTANECKI fand „in einigen allerdings ganz vereinzelt Fällen zwei bei einander

liegende kleine Körperchen, die er als Centrosomen glaubte deuten zu können.“ „Ob Eicentrosomen und Spermacentrosomen die von Fol beschriebene ‚Quadrille des centres‘ durchmachen“, konnte er nicht entscheiden. „Dafür spreche der Umstand, dass im zweipoligen Stadium öfters an den Polen je zwei Polkörperchen zu finden sind“; doch soll hierin kein zwingender Grund zur Annahme einer Centrenquadrille gegeben sein. Im diametralen Gegensatz zu BOVERI führt KOSTANECKI die Theilungsunfähigkeit des Eies auf den ungenügenden Vorrath an Archoplasma zurück, welcher erst durch das Archoplasma des eindringenden Spermatozoon ergänzt werde.

REINKE (75) hat auf den kritischen Stadien vor der Spindelbildung überhaupt keine Centrosomen gefunden; er vermuthet nur, dass Fol eine bessere Methode zum Nachweis der schwierig zu erkennenden Körperchen besessen habe, und schenkt daher seinen Angaben Glauben. Als Centrosomen der Furchungsspindel schildert REINKE Haufen kleiner, mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwärzender Körnchen.

Mit Ausnahme der wenigen genannten Forscher haben sich alle Autoren, welche über die Befruchtungsvorgänge neue Untersuchungen veröffentlicht haben, mit grösserer oder geringerer Bestimmtheit gegen die Centrenquadrille Fol's ausgesprochen. Im befruchteten Ei wurde nur ein Centrosoma aufgefunden. Dasselbe schreibt WHEELER (93) merkwürdiger Weise bei *Myzostoma glabrum* dem Eikern zu, sonst wurde der Zusammenhang mit dem eindringenden Spermatozoon dargethan: von VEJDOVSKÝ (91) für *Rhynchelmis limosella*, von FICK (28) für den *Axolotl*, von HENKING (39) für viele Insekten, von JULIN (55) für *Styelopsis grossularia*, von RÜCKERT (79) für Copepoden, von FOOT (34) für *Allobophora foetida*, von KORSCHOLT (60) für *Ophryotrocha puerilis*, von SOBOTTA (89) für die Mäuse u. s. w., vor Allem aber von WILSON und MATTHEWS (95), BOVERI (13) und HILL (53) für Echinodermen. Die an letzter Stelle genannten Arbeiten sind für uns von besonderer Bedeutung, einmal weil sie sich auf gleiche oder wenigstens naheverwandte Objekte, wie die Arbeit Fol's, beziehen, zweitens weil sie nachweisen, dass die Darstellung Fol's in einigen Punkten von principieller Bedeutung irrtümlich ist. Ich halte durch die in allen wichtigen Punkten harmonirenden Darstellungen BOVERI's, WILSON's, MATTHEWS's und HILL's Fol's Quadrillenlehre für widerlegt und trage kein Bedenken zu behaupten, dass das reife befruchtungsfähige Seeigellei kein Centrosoma hat.

Eine andere Frage ist es, ob nicht das Seeigellei die Fähigkeit besitzt, unter besonderen Bedingungen ein Centrosoma zu entwickeln. Um diese Frage zu entscheiden, hätten wir zunächst uns klar zu machen, was man zur Zeit unter einem Centrosoma versteht.

In der Auffassung des Centrosoma ist nur insofern einigermaassen Uebereinstimmung erzielt worden, als man darunter ein rundliches Gebilde versteht, welches neben dem Kern innerhalb des Protoplasma liegt und von beiden Zelltheilen mehr oder minder deutlich abgegrenzt ist, welches ferner eine wichtige Rolle bei der Zelltheilung spielt. Es löst Bewegungserscheinungen aus, die als Strahlungen im Protoplasma sich bemerkbar machen, theilt sich und veranlasst dadurch Kern- und Zelltheilungen. Strittig ist dagegen, ob das Centrosoma ein specifisches, etwa dem Kern

ebenbürtiges Gebilde ist und wie dieses ein Dauerorgan der Zelle darstellt (BOVERI), oder ob es eine Struktur ist, die sich von den seit langer Zeit angenommenen Hauptbestandtheilen der Zelle, dem Kern und dem Protoplasma ableitet und daher keineswegs überall vorhanden sein muss. Letztere Auffassungsweise gestattet zwei Möglichkeiten. Mein Bruder und ich, HEIDENHAIN (38), BÜTSCHLI (20) halten das Centrosoma für ein Kernderivat, WATASÉ (92), EISMOND (25), MITROPHANOW (66) dagegen für eine Neubildung im Protoplasma, die dadurch entsteht, dass sich Protoplasmakörnchen anhäufen und zu einem grösseren Körper zusammenschliessen, etwa wie Theilchen eines Krystalles aus einer Mutterlauge.

Strittig ist ferner die Struktur des Centrosoma. Ich habe den Eindruck gewonnen, als ob bei den meisten Forschern die Neigung besteht, das Centrosoma als ein homogenes Kügelchen aufzufassen, in dem man keine weitere Struktur erkennen kann, und dass diese Vorstellung viel dazu beigetragen hat, der Ansicht, als sei das Centrosoma ein Zellorgan eigener Art, weite Kreise zu gewinnen. Die Auffassung, dass die Centrosomen homogene Körperchen seien, wird besonders von HEIDENHAIN festgehalten; sie führte ihn zu seiner Lehre vom „Mikrocentrum“. Als der genannte Forscher bei Leukocyten ein rundliches Gebilde fand, in dem mehrere bei der Eisenhämotoxylin-Färbung sich schwärzende Körperchen lagen, deutete er letztere als Centrosomen; die Vereinigung derselben zu einer weiteren Einheit nannte er Mikrocentrum.

Im ausgesprochenen Gegensatz zu HEIDENHAIN steht BOVERI (13), der den Namen und auch den Begriff des Centrosoma in die Litteratur eingeführt hat. Das Centrosoma soll in vielen Fällen oder zu gewissen Zeiten homogen sein; es soll aber durch Flüssigkeitsaufnahme sich vergrössern und dann eine Gerüststruktur entwickeln können. Im Gerüst sollen öfters ein oder mehrere dichtere Körnchen, die „Centriolen“ auftreten, wodurch das Centrosoma einen ziemlich complicirten Bau gewinnen kann. Was HEIDENHAIN ein Mikrocentrum mit eingeschlossenen Centrosomen nennt, ist für BOVERI das Centrosoma mit seinen Centriolen.

Die Unsicherheit auf dem Gebiet der Centrosomenlehre wird durch einen weiteren Umstand noch erheblich vergrössert. Im Umkreise des Centrosoma unterschied BOVERI beim *Ascaris*-Ei eine Hülle von Protoplasma, die gegen den umgebenden Dotter scharf abgegrenzt ist. Er nannte die Masse „Archoplasma“. Auch dieser Name hat sich in der Literatur rasch eingebürgert. Man spricht von Archoplasmakugeln und versteht darunter rundliche Körper, welche neben dem Kern liegen. Manche Autoren lassen die Archoplasmamassen gegen ihre Umgebung scharf abgegrenzt sein, andere schreiben ihnen einen allmählichen Uebergang in die angrenzenden Theile des Zellenleibes zu.

Wenn man nun weiter bedenkt, dass sowohl dem Archoplasma als auch den Centrosomen Antheil am Aufbau der Spindelfasern eingeräumt wird, so wird es begreiflich, dass sich in der Unterscheidung von Centrosomen und Archoplasma eine unerfreuliche Unsicherheit entwickelt hat, dass dieselben Theile der Zelle von manchen Autoren Centrosomen, von anderen Archoplasmakugeln genannt werden.

Man wird nicht von mir erwarten, dass ich an dieser Stelle versuche, für die verschiedenen, bisher benutzten Untersuchungsobjekte kritisch zu sichten, in wie weit die Ausdrücke „Centrosoma“ und „Archoplasma“ in richtiger Weise gebraucht worden sind. Dazu würden ausgedehnte Nachuntersuchungen der einschlägigen Arbeiten nöthig sein. Wohl aber bedarf es dieser Auseinandersetzung für das Seeigeelei. Denn gerade bei diesem Untersuchungsobjekt herrscht eine grosse Unsicherheit in der Benennung. Es ist aber nicht möglich, die Ovocentrenfrage zu erörtern, ohne dass vorher klar gestellt ist, was man bei dem befruchteten Ei Spermacentrum zu nennen hat.

Wenn das Spermatozoon in das Ei gedrungen ist, bildet sich bekanntlich der Spermakern und im Anschluss an denselben eine homogene körnchenfreie Stelle, welche Ausgangspunkt der Strahlung ist und bei dem Vordringen des Spermakerns nach dem Centrum des Eies vorauswandert. FOL (33) leitete das Centrum der Strahlung, welches wir im Folgenden zunächst mit dem indifferenten Namen „Sphäre“ bezeichnen wollen, von der Spitze des Samenkopfes ab. Ihm haben sich auf Grund von Untersuchungen über die Spermatogenese FIELD (29) und PICTET (67) angeschlossen. Die neueren Untersuchungen haben aber gezeigt, dass die Strahlung, wie mein Bruder und ich es schon früher vermuthet haben, sich um das Mittelstück des Spermatozoon herum entwickelt. Zu dem Zweck erfährt das Spermatozoon eine Drehung um 180° . Was durch BOVERI (13), HILL (53), WILSON (95, 96), MATTHEWS (95), REINKE (75) für Echinodermen bewiesen worden ist, ist von FICK (28) für den Axolotl, von K. FOOT (34) für *Allobophora*, von HENKING (39) für zahlreiche Insekten festgestellt worden, so dass es sich hier offenbar um eine ganz allgemeingültige Erscheinung handelt: Die Protoplasmastrahlung entsteht im Anschluss an das Mittelstück. Kurz vor der Kernvereinigung theilt sich das homogene Ausstrahlungscentrum, die Sphäre, in zwei Centren, die an die Pole des Furchungskerns rücken und hier während des Spindelstadiums zu ansehnlichen Kugeln anwachsen.

In Folge geeigneter Reagentienbehandlung nehmen die Sphären eine netzförmige Struktur an; ferner erscheinen in ihnen ab und zu kleine Körperchen, bezüglich deren aber sowohl die Deutungen als auch die Beobachtungen sehr aus einander gehen, was dann wieder Einfluss auf die Deutung der Sphären ausgeübt hat. FOL hat solche Körperchen für die Ovocentren und Spermacentren erklärt; er nimmt daher an, dass sie jeder Zeit vorhanden sind. BOVERI hat ein solches Körperchen in der aus dem Mittelstück des Samenfadens hervorgegangenen Sphäre beobachtet; es sei das Spermacentrum. Seine Beobachtungen über dasselbe auf vorgerückteren Befruchtungsstadien sind lückenhaft. Er hat die Spermacentren nur noch in einzelnen Fällen zur Zeit der vollzogenen Theilung, später überhaupt nicht mehr nachweisen können bis zur Zeit, in welcher die Spindel vorbereitet wird. Dann findet BOVERI die anfänglich kleinen Körper zu grossen kernartigen Bläschen angeschwollen, welche das Centrum der Strahlungen vollkommen füllen. Was ich oben „Sphäre“ genannt habe, wäre somit nach BOVERI's Ansichten je nach den einzelnen Stadien etwas ganz

Verschiedenes, anfangs eine homogene Ansammlung von Protoplasma im Umkreis des Centrosoma, später das herangewachsene Centrosoma selbst.

REINKE und HILL deuten zu allen Zeiten die Sphären als Archoplasmen; ihnen ist es genau umgekehrt gegangen als BOVERI. In den ersten Stadien haben sie keine Körperchen, keine Centrosomen aufgefunden; gleichwohl zweifeln sie nicht an ihrer Existenz. Deutliche „Centrosomen“, in der Form kleiner solider Körner seien auf dem Spindelstadium vorhanden, also zu einer Zeit, in welcher nach BOVERI die Centrosomen schon zu Bläschen angeschwollen sind. WILSON und MATTHEWS endlich haben die fraglichen Körnchen anfänglich ganz ignorirt; sie erwähnen nur die Sphären, die sie sammt den angrenzenden Protoplasmaradien „Archoplasma“ nennen. In seiner zweiten Arbeit ist WILSON auf die Körperchen näher eingegangen; er hält sie für unwichtige, weil inkonstante Elemente und schlägt für sie die BOVERI'sche Bezeichnung „Centriolen“ vor; die „Archoplasma-Kugeln“ nennt er dagegen jetzt nach Abzug der von ihnen ausgehenden Protoplasmastrahlen „Centrosphären“. Mit einem derartigen neuen Namen scheint mir wenig geholfen. Was Noth thut, ist die genaue Zurückführung der Bilder, welche das befruchtete Seeigeele liefert, auf die Verhältnisse von *Ascaris*. Aus der gesamten Darstellung WILSON's glaube ich übrigens entnehmen zu dürfen, dass seine „Centrosphären“ nichts anderes sein sollen, als stark vergrößerte Centrosomen.

Wir sehen, dass WILSON und BOVERI nur in der Beurtheilung des Spindelstadiums und der dasselbe vorbereitenden Zustände vollkommen übereinstimmen, indem sie beide um diese Zeit die ganze Sphäre als Centrosoma (Centrosphaera) deuten. In der Beurtheilung der Bilder, welche der eigentliche Befruchtungsprocess liefert, gehen ihre Anschauungen aus einander. WILSON führt seine Centrosphäre auf das gesamte Mittelstück des Spermatozoon zurück, BOVERI nur auf einen Theil desselben, auf ein kleines Korn im Mittelstück. KOSTANECKI (59), HILL und REINKE theilen bezüglich der Befruchtungsvorgänge die Auffassung BOVERI's, unterscheiden sich aber von ihm, indem sie auch auf dem Spindelstadium distinkte Centrosomen innerhalb der Sphäre annehmen.

Es bleibt mir noch übrig, das Verhältniss der Sphären zu den Protoplasmastrahlen zu besprechen. REINKE und WILSON betonen das verschiedene Verhalten beider Substanzen Farbstoffen gegenüber, wodurch es möglich ist, die Sphären als roth gefärbte Körper von den blau gefärbten Strahlen zu unterscheiden. REINKE fand ausserdem stets eine Abgrenzung zwischen Beiden. WILSON dagegen zeichnet nur auf dem Spindelstadium eine deutliche Kontur der Sphären und giebt ferner an, dass das Mittelstück des frisch eingedrungenen Spermatozoon gut begrenzt sei. Auf den dazwischen liegenden Stadien lässt er „die Strahlen sich an ihrer Basis direkt in die centrale Masse (Centrosphären) fortsetzen und sich in sie hinein verlieren“. Seine Abbildungen, welche letzteres Verhältniss erläutern sollen, stimmen genau mit den Bildern überein, welche RÜCKERT von der Befruchtung der Copepoden gegeben hat.

Ich habe die Befruchtung des Seeigeeles nicht methodisch studirt, immerhin aber an feinen, nach HEIDENHAIN's Methode gefärbten Schnitten eine ganze Reihe

von Beobachtungen über die Vorgänge, welche sich vom Eindringen des Spermatozoon bis zur Kernkopulation abspielen, gesammelt. Ich bin im Wesentlichen zu denselben Resultaten gelangt wie WILSON. An unreifen Eiern, in welche Spermatozoen schon seit längerer Zeit eingedrungen sind und an frisch befruchteten reifen Eiern, bei denen die charakteristische Drehung des Spermatozoon noch nicht eingetreten ist, sehen Spermakern und Mittelstück noch ganz so aus, wie an den von aussen den Eiern anklebenden Spermatozoen (Fig. 66). Protoplasmastrahlung fehlt gänzlich. Das Mittelstück, auf welches es hier allein ankommt, ist ein gleichförmig gefärbter kissen- oder pelottenförmiger Körper, welcher der Basis des Spermakopfes breit angefügt ist. In einem besonders interessanten Präparat war der Spermakopf schon gedreht, das spitze Ende auffallend lang ausgezogen, als ob es beim Vordringen durch das Protoplasma durch den Druck desselben in seiner Gestalt verändert worden wäre. Eine undeutliche Strahlung war vorhanden (Fig. 65). Das Mittelstück war ebenfalls in die Länge gestreckt und war nur schwach gefärbt bis auf das vom Spermakopf abgewandte Ende, welches fast so intensiv gefärbt war, wie der Spermakopf selbst. Eine derartige stärker gefärbte Partie des Mittelstücks ist offenbar auch von BOVERI gesehen und als Centrosoma gedeutet worden. Ihre Gestalt und Beziehung zum lichterem Abschnitt des Mittelstücks macht mir eine andere Auffassung des von mir studirten Präparats wahrscheinlicher. Ich glaube, dass das Mittelstück eine Aufquellung erfahren hat, und dass das „Centrosoma“ BOVERI's die noch nicht von der Aufquellung betroffene dichtere Masse ist. Auf vorgerückteren Stadien ist denn auch das Mittelstück zu einem grösseren gleichförmigen, entweder homogenen oder schwach gekörnelten Körper von wechselnder Gestalt geworden, in dem niemals Elemente, die man Centrosomen oder Centriolen hätte nennen können, nachweisbar waren. Eine scharfe Abgrenzung dieser Sphäre gegen die Strahlen des Protoplasma habe ich nicht erkennen können (Fig. 63, 64).

Auf Grund der eigenen Untersuchungen und einer Vergleichung der vorliegenden Literaturangaben bin ich zur Ansicht gekommen, dass man den schwarzen Körnchen, welche bei der Eisenhämatoxylin-Behandlung so häufig an den verschiedensten Stellen und so auch in den Sphären ab und zu sichtbar werden, viel zu viel Ehre angethan hat, indem man ihnen eine besondere morphologische Bedeutung beimass und sie als Centrosomen deutete. Ich halte das gesamte Mittelstück des Spermatozoon und demgemäss auch die gesamte Sphäre für das Centrosoma.

Auffällig bleibt bei dieser Auffassung, dass es bisher den meisten Beobachtern nicht geglückt ist, eine Abgrenzung des Centrosoma gegen seine Umgebung während der Befruchtungsstadien nachzuweisen. Ich glaube, dass man diesen Mangel durch die Unzulänglichkeit der Methode erklären muss. Die Unterschiede zwischen der Substanz des protoplasmatischen Reticulums einerseits und andererseits der Substanz des Centrosoma, und wie ich, dem Folgenden vorausgreifend, gleich hier hervorheben will, den achromatischen Kernsubstanzen, sind offenbar nicht sehr bedeutend. Ferner ist zu beachten, dass das Centrosoma während der Befruchtung

wächst, indem es aus der Umgebung Substanztheilchen aufnimmt. Beides zusammen-
genommen, wird es mit sich bringen, dass die, wie ich nicht zweifle, vorhandene
Grenze sehr schwierig zur Anschauung zu bringen ist. Erst wenn das Wachsthum
des Centrosoma aufhört, scheint der Nachweis leichter zu gelingen, wie ich aus den
Angaben von WILSON und BOVERI entnehme, welche deutlich begrenzte Centrosomen
auf dem Spindelstadium gefunden haben.

Ich komme nun auf die Ovocentrenfrage zurück. Im Seeigelei
habe ich nachweisen können, dass im Verlauf einer Reihe von merkwürdigen Meta-
morphosen Körper auftreten, welche den durch das Spermatozoon eingeführten Cen-
trosomen ausserordentlich gleichen. Es sind kugelige, achromatische Körper, die im
Protoplasma Strahlung verursachen. Die Strahlen sind nicht auf einen Punkt der
Kugeloberfläche orientirt, wie das bei einem Kern, dem ein Centrosoma angefügt
ist, zutrifft, sondern nach dem Centrum der Kugel gerichtet; sie endigen auf der
Oberfläche des Körpers, wie die Strahlen des Amphasters auf den bläschenförmigen
Centrosomen endigen, welche aus der Theilung des Spermacentrums hervorgegangen
sind. Wie Centrosomen treten die betreffenden Körper in zwei Zuständen auf; sie
können klein und homogen sein, oder sie sind durch Flüssigkeitsaufnahme ge-
schwellt und haben dann eine netzförmige Struktur. In beiden Fällen war die Ab-
grenzung gegen das Protoplasma schwierig festzustellen, aber sie war beim Ei vor-
handen, was mich bestärkt, ein Gleiches für die Centrosomen des Spermakerns an-
zunehmen.

Aus der unbestreitbaren grossen Aehnlichkeit mit Centrosomen
leite ich das Recht ab, die in Rede stehenden Bildungen Ovocentren
zu nennen.

Für das „Ovocentrum“ habe ich die Entstehung aus Spindelfasern und, da
diese Abkömmlinge des achromatischen Kerngerüsts sind, die Entstehung aus letz-
terem beweisen können. Ich folgere hieraus weiter, dass auch das Centrosoma
des Samenfadens nucleärer Herkunft ist und die achromatische Sub-
stanz des Samenkerns repräsentirt, ein Satz, der selbstverständlich nicht auf
die Spermatozoen der Seeigeleier eingeschränkt werden kann, sondern bei der in
den Befruchtungserscheinungen herrschenden Gesetzmässigkeit generalisirt werden
muss. Dabei würde die Frage, ob das gesammte Achromatin oder nur ein Theil
desselben im Centrosoma enthalten ist, zunächst noch als eine offene zu behan-
deln sein.

Ich komme hiermit auf eine Ansicht zurück, die mein Bruder und ich schon
wiederholt ausgesprochen haben. Schon zu einer Zeit, in welcher die Centrosomen-
lehre noch nicht entwickelt war, vertraten wir den Satz, dass ein jeder Kern ausser
der zur Vererbung dienenden Chromatinmasse achromatisches Material besitze,
welches die Theilungs- und Bewegungserscheinungen des Kerns, sowie die Proto-
plasmastrahlungen veranlasse. Das achromatische Material des Samenkerns ver-
mutheten wir im Mittelstück, welches bei der Befruchtung als eine sich nicht fär-
bende und daher schwer nachweisbare, das Centrum der Strahlung einnehmende

Masse dem leicht erkennbaren, chromatischen Spermakern vorausgehe. Bei der Unvollkommenheit der Technik gelang es uns aber nicht, die klaren Bilder zu erhalten, welche wir den neueren Befruchtungsarbeiten danken. Durch diese ist die Rückführung des bei der Befruchtung thätigen Centrosoma auf das Mittelstück des Spermatozoon trotz der abweichenden Angaben FOL'S, FIELD'S und PICTET'S wohl ausser Zweifel gestellt. Damit hat die Frage nach der Herkunft des Spermacentrums die neue Formulierung gewonnen: Woher stammt das Mittelstück des Samenfadens?

Leider herrscht über diesen, der Beobachtung viele Schwierigkeiten bereitenden Punkt der Spermatogenese noch immer grosse Unklarheit. Doch gewinnt es immer mehr an Wahrscheinlichkeit, dass das Mittelstück von dem „Nebenkern“ stammt, einem Gebilde, welches im Protoplasma der Spermatide lagert, dass der Nebenkern seinerseits wieder aus den Spindelfasern der vorausgegangenen Theilung entsteht. Das Centrosoma der betreffenden Spindel scheint dagegen in das Spermatozoon nicht überzugehen, woraus sich dann ergeben würde, dass das Spermocentrum eine Neubildung ist. Zum Beweis für die hier vorgetragene Ansicht verweise ich auf die Arbeiten BÜTSCHLI'S (19), VON LA VALETTE'S (62^a), PLATNER'S (69), v. ERLANGER'S (27), besonders aber HENKING'S (39). Letzterer hat die Reifung der Eier und der Samenzellen der Insekten vergleichend untersucht. Bei diesen Thieren soll sich während der Richtungskörperbildung und während der letzten Theilung der Spermatiden ein Theil des Materials der Spindelfasern zusammenballen und einen Körper erzeugen, den HENKING beim Ei Thelyid, beim Spermatozoon Arhenoid nennt. Das Thelyid soll gewöhnlich schwinden, wesshalb das Ei kein Centrosoma besitze, das Arhenoid soll dagegen erhalten bleiben und bei der Befruchtung als Centrosoma Ausgangspunkt der Strahlung bilden. Da nun gerade für die Reifetheilungen der Geschlechtszellen die Herkunft der Spindelfasern vom Kern in vielen Fällen sicher erwiesen ist, scheint sich immer mehr die Kette der Beweise zu schliessen, dass das Centrosoma dem Mittelstück des Spermatozoon, dieses dem Nebenkern, dieser wiederum dem die Spindelfasern liefernden Kernmaterial entspricht. Damit würde direkt bewiesen sein, was ich aus der Aehnlichkeit des Spermocentrums mit dem Ovocentrum erschlossen habe.

An dieser Stelle verdienen auch die Untersuchungen BRAUER'S (17) über das parthenogenetische Ei von *Artemia salina* Berücksichtigung, da ihnen auch ein Fall von nucleärer Herkunft eines Centrosoma zu Grunde zu liegen scheint. BRAUER hat während der Eireife kein Centrosoma finden können. Wäre es vorhanden, so müsste es sich, so sollte man meinen, an der Bildung der Richtungsspindel betheiligen. Hier ist es aber durch direkte Beobachtung nicht nachweisbar gewesen. Auch sprechen die Tonnenform der Spindel und der Mangel der Strahlung gegen seine Existenz. Nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers tritt ein typisches Centrosoma auf, theilt sich und liefert die Centrosomen für die Enden des Furchungskerns. Ueber seine Herkunft weiss BRAUER nur zu berichten, dass es in der Gegend, wo früher die Richtungsspindel gelegen war, zuerst erscheint. Es ist nun im höchsten Grade auf-

fallend, dass HENKING bei den Insekten, also bei Thieren, die eine grosse Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung besitzen, in dieser Gegend ein weibliches Centrosoma, das aus den Spindelfasern hervorgehende Thelyid, aufgefunden hat. Sollte damit ein Stück Entwicklung, welches BRAUER verborgen geblieben ist, beobachtet worden sein? Jedenfalls stützt die Beobachtung HENKING's den ohnedem naheliegenden Schluss, es möge das Artemia-Centrosoma aus Richtungspindelfasern, d. h. aus achromatischem Kernmaterial hervorgegangen sein.

Der Vergleich des Centrosoma mit einem neben dem Zellkern bestehenden chromatinfreien Kern ist nicht neu. Nachdem schon BÜTSCHLI (20) eine Parallele mit dem Nebenkern der Infusorien gezogen hatte, suchte ich (48), ganz unabhängig von ihm, in einem Referat über Befruchtung und Konjugation es wahrscheinlich zu machen, dass das Centrosoma ein nur aus achromatischem Material aufgebauter Kern sei. Die von HERMANN (40) und PLATNER (69) entdeckten, noch immer räthselhaften Archoplasmaschleifen, deutete ich als die rudimentären Chromosomen dieses achromatischen Kerns.

Bei der Entwicklung meiner Ansichten ging ich von einem Vergleich der Karyokinesen der Protozoen mit denen der Metazoen aus. Bei den Spindelbildungen der Protozoen, speziell der Infusorien und des von mir genauer untersuchten *Actinosphaerium Eichhorni* sind alle thätigen, die Kerntheilung bewirkenden Bestandtheile im Kern enthalten. Bei den Metazoen dagegen ist die Substanz, von welcher der Anstoss zur Theilung ausgeht, als Centrosoma ausserhalb des Kerns gelagert. Da nun die grosse Uebereinstimmung, welche in den karyokinetischen Vorgängen bei den Metazoen und vielen Protozoen herrscht, die Rückführung der Vorgänge auf ein gemeinsames Schema erheischt, suchte ich dieselbe durch die Annahme zu ermöglichen, dass die bei den Protozoen im Kern enthaltenen aktiven Substanzen bei den Metazoen selbständig geworden und zur Bildung des Centrosoma aus dem Kern herausgetreten seien.

Neuerdings hat HEIDENHAIN (38) den von mir und BÜTSCHLI angeregten Gedanken wieder aufgegriffen und ihn bestimmter zu fassen gesucht, indem er die Kernverhältnisse der Metazoenzelle speciell auf die Kernverhältnisse der ciliaten Infusorien zurückführte. Bei den Infusorien findet sich ein chromatinreicher Hauptkern oder Makronucleus und ein chromatinarmer Nebenkern oder Mikronucleus. Diese Differenzirung habe sich bei den Metazoen zugeschärft, so dass schliesslich Kern und Centrosoma entstanden seien, jener ein rein chromatisches, dieses ein rein achromatisches Gebilde. Bei den Infusorien vermögen sich noch beide Kerne zu theilen, wenn auch nur der an achromatischem Material reiche Nebenkern durch Spindelbildung. Bei den Metazoen hat der Zellkern mit dem gänzlichen Verlust des Achromatins seine Theilfähigkeit eingebüsst. Damit sein Chromatin getheilt werde, bedarf er des chromatinlosen, zweiten Kerns, des Centrosoma. Dieses erzeugt bei seiner Theilung die Centralspindel; dieselbe würde aber auf den zur Seite liegenden Zellkern keinen Einfluss gewinnen können, wenn nicht das umgebende Protoplasma Fäden lieferte, welche von den Polen der Centralspindel an die Chromosomen des Kerns herantreten

und so die Mantelspindel bilden. Die von Pol zu Pol durch verlaufenden Fasern der Centralspindel würden somit den Spindelfasern der Protozoen zu vergleichen sein. Die Fasern dagegen, welche von den Polen nur bis an die Chromosomen reichen, hier endigen und durch ihren Zug die Tochterchromosomen nach den Polen bewegen, seien Neubildungen.

BOVERI (13) hat die Darlegungen HEIDENHAIN's einer scharfen Kritik unterworfen. Seine Ausführungen richten sich in erster Linie gegen das — wenn ich sagen darf — phylogenetische Gewand, in welches HEIDENHAIN seine Theorie eingekleidet hat. Mit Recht hebt er hervor, dass es unzulässig sei, die Metazoen von so hoch entwickelten, einseitig specialisirten Formen wie den Infusorien abzuleiten, dass der Dualismus der Infusorienkerne eine ganz andere Bedeutung besitze als das Vorkommen von Centrosoma und Zellkern bei den Metazoen. Der Hauptkern der Infusorien entstehe aus einem Theilprodukt des Nebenkerns, während Zellkern und Centrosoma durch alle Zellgenerationen unabhängig neben einander hergehen; er gehe bei der Konjugation zu Grunde, während der Zellkern bei der Befruchtung eine wichtige Rolle spiele. Weiterhin sei das Centrosoma für den Zellkern ein Theilorgan, während eine ähnliche Beziehung des Nebenkerns zum Hauptkern nicht nachgewiesen sei.

Allen diesen Ausführungen BOVERI's stimme ich vollkommen bei, um so mehr, als ich der Ansicht bin, dass man gut thut, in cellularen Fragen von phylogenetischen Spekulationen möglichst wenig Gebrauch zu machen. Je mehr wir uns den Anfängen thierischer und pflanzlicher Organisation nähern, um so weniger finden wir den Bau der Organismen historisch begründet. Um so klarer tritt uns entgegen, was C. E. v. BAER Zielstrebigkeit, NAEGELI das Prinzip der Progression genannt hat. Die Vervollkommnung der Zelle bewegt sich in bestimmten Bahnen, welche ihr durch ihre Organisation mit innerer Nothwendigkeit vorgeschrieben sind.

Ein anderer Theil der Kritik BOVERI's dagegen wendet sich gegen den Kern der HEIDENHAIN'schen Lehre und, da diese viele Berührungspunkte mit meinen eigenen Anschauungen hat, auch gegen diese. Da BOVERI im Centrosoma ein besonderes, dem Kern koordinirtes Organ sieht, sucht er nachzuweisen, dass auch bei den Kerntheilungen der Protozoen Centrosomen auftreten, welche hier eine ähnliche Rolle spielen, wie die Centrosomen bei den Metazoen. Er führt zum Beweis zwei Arbeiten an, 1) die Arbeit ROMPEL's (76) über die Kerntheilung von *Kentrochona Nebaliae*, 2) die Untersuchungen ISHIKAWA's (56, 57) über *Noctiluca miliaris*.

Nach ROMPEL soll *Kentrochona Nebaliae* ausser einem Haupt- und Nebenkern noch ein Centrosoma besitzen. Dasselbe soll sich theilen, die Tochtercentrosomen sollen aus einander weichen und an die Enden des sich theilenden Kerns rücken.

Kentrochona Nebaliae ist der *Spirochona gemmipara* sehr nahe verwandt; sie scheint auch im Kernapparat mit ihr sehr übereinzustimmen, namentlich in der Struktur des Hauptkerns. Ich habe vor 20 Jahren die Kerntheilung von *Spirochona* sehr genau untersucht (49), sowohl am lebenden Thier, wie nach Anwendung von Reagentien. Neuerdings hat BALBIANI (2) über den gleichen Gegenstand eine

Monographie veröffentlicht, welche — mit allen Methoden der Neuzeit ausgearbeitet — im Wesentlichen gleiche Resultate gefördert hat. Ich glaube, man wird unserm beiderseitigen übereinstimmenden Urtheil über die Arbeit ROMPEL's daher einiges Vertrauen schenken. Wir beide sind zur Ansicht gekommen, dass der Verfasser überhaupt keine Kerntheilungen gesehen hat. Was ROMPEL über Kerntheilung mittheilt, hat er nur durch das Studium von abgetödtetem Material combinirt, ohne durch Beobachtung am lebenden Thier eine Kontrolle auszuüben, ob die Zustände, welche er abbildet, überhaupt nur eine zusammengehörige Reihe darstellen. Er findet die „Kerntheilung schon vorgeschritten, während von einer Knospenanlage im Cytoplasma kaum etwas wahrzunehmen ist.“ Jeder, welcher sich mit Infusorien beschäftigt hat, weiss aber, dass die Theilungen des Hauptkerns in sehr späte Stadien des Theilungsprocesses fallen. Bei *Spirochona* ist die Knospenanlage zu einer Zeit zu erkennen, in welcher am Hauptkern nicht einmal die Pole ausgebildet sind. ROMPEL spricht in seiner Darstellung von einer „Spindel“, aber weder beschreibt er Spindelfasern, noch bildet er sie ab. Dieses wichtige Kriterium eines karyokinetischen Vorgangs fehlte offenbar den abgebildeten Kernformen, was um so auffälliger ist, als im Gegensatz zu anderen Infusorien die nahe verwandte *Spirochona* eine besonders deutliche Spindelstruktur des Hauptkerns zeigt. Nicht einmal wird ein Kern abgebildet, an dem eine auf beginnende Theilung deutende Einschnürung zu sehen wäre. Die Abbildungen ROMPEL's erinnern dagegen an die Formzustände, welche der Kern der *Spirochona* durchläuft, ehe die Knospung beginnt. BALBIANI hat diese von mir seiner Zeit nur kurz behandelten Umgestaltungen, während welcher der Kern dreitheilig wird, sehr genau studirt und Figuren gegeben, welche zum Theil den Figuren ROMPEL's entsprechen.

Ich komme nun auf die „Centrosomen“ der *Kentrochona* zu sprechen. Von der Zelltheilung der Metazoen wissen wir, dass die Centrosomen, sowie sie in Thätigkeit treten, Strahlungen im Protoplasma hervorrufen, dass sie, an den Kern herantretend, die Pole bestimmen zu einer Zeit, wo dieser selbst polar noch nicht differenzirt ist, dass die Spindelfasern an den Centrosomen ihr Ende finden. Von alledem sieht man auf den Abbildungen ROMPEL's Nichts. Er zeichnet neben dem Kern 1, 2 oder 3 runde, von hellen Höfen umgebene Körperchen ohne Strahlung. Nur bei drei Zeichnungen, die sich auf einmalige Befunde beziehen, liegen die „Centrosomen“ genau an den Polen, an jedem Pol ein Centrosoma; sonst liegen sie mehr oder minder abseits von denselben, in einigen Fällen so sehr, dass, obwohl schon beide „Spindelpole“ vorhanden sind, die zwei Centrosomen sich gleichwohl noch an einem und demselben Ende des Kerns befinden. Ueber das Verhalten der Spindelfasern zu den Centrosomen kann man Nichts sagen, da sie nicht beobachtet wurden. Wollten wir aber auch ihre Existenz annehmen, so wäre jede innigere Beziehung zu den Centrosomen von vornherein ausgeschlossen. Bei *Spirochona* enden die Spindelfasern an zwei die Enden einnehmenden vollkommen homogenen Polplatten. Solche Polplatten sind zweifellos auch an den Kernspindeln der *Kentrochona* vorhanden. Denn ROMPEL zeichnet sie an dem Kern der Knospe,

die in dieser Hinsicht ganz mit der Knospe von *Spirochona* übereinstimmt; sie werden sich zwischen Spindelfasern und „Centrosomen“ einschieben, was wohl eine Beeinflussung der einen durch die anderen ausschliessen möchte.

Das Gesagte genügt wohl, um zu zeigen, welche Bewandniss es mit dem Nachweis von Centrosomen bei Infusorien hat. Was ROMPEL als Centrosomen gedeutet hat, sind sicherlich, wie auch BALBIANI annimmt, die Nebenkern. Bei *Spirochona* findet man in der Nachbarschaft des Kerns, seltener in grösserer Entfernung von ihm, 1, 2 oder 3 derselben. Ich deutete früher die Verschiedenheiten in der Zahl, welche mir die Beobachtung ergab, durch die Annahme, dass in der Natur drei vorhanden sind, dass es mir in manchen Fällen nicht geglückt sei, alle drei aufzufinden. PLATE (68) und BALBIANI, denen die neueren verbesserten Methoden des Kernnachweises zu Gebote standen, nehmen mit Bestimmtheit an, dass die Zahl variire. Was für *Spirochona* gilt, gilt offenbar auch für die *Kentrochona Nebaliae*, woraus sich die wechselnde Zahl der Centrosomen bei diesem Thier erklärt, welche vollkommen willkürlich mit Theilungen in Zusammenhang gebracht wurde.

Indessen ROMPEL beschreibt bei seiner *Kentrochona* ausser Centrosomen noch einen Nebenkern, welcher dazu noch ganz besonders deutlich sei. Derselbe soll stets Spindelgestalt haben und eine bestimmte Stellung im Thier in grösserer Entfernung vom Hauptkern einnehmen. BALBIANI hat schon auseinandergesetzt, wesshalb diese Schilderung auf einen Infusorien-Nebenkern gar nicht passt. Ich möchte den Ausführungen des französischen Gelehrten noch Eines hinzufügen. Bei einem Gebilde von so grosser Deutlichkeit müsste es ein Leichtes sein, die Theilung zu verfolgen. Wären die von ROMPEL in seiner Fig. 4 dargestellten Zustände des Kernes frühe Stadien der Theilung, so hätte die Theilung des sogenannten „Nebenkerns“ beobachtet werden müssen. Denn die Theilung des Nebenkerns fällt bei den Infusorien in die Zeit, in welcher die Anfänge der Theilung am Hauptkern sich abspielen. Speciell für *Spirochona* habe ich diesen Nachweis durch alle Stadien hindurch geführt.

Die Untersuchungen ISHIKAWA's, des zweiten Autors, auf den sich BOVERI bezieht, verdienen grössere Beachtung; sie haben unsere Kenntniss vom Theilungsvorgang des Noctiluca-kerns bedeutend erweitert; ein klares Bild desselben geben sie jedoch keineswegs. ISHIKAWA beschreibt am Kern der *Noctiluca* eine „Archoplasmakugel“, welche aus Koncentration des Protoplasma entstehen, sich theilen und dabei eine Centralspindel erzeugen soll. Die Theilung des Archoplasma veranlasse die Theilung des Kerns, der seine Membran jedoch nicht verliere. Im Innern des Archoplasma hat ISHIKAWA öfters Körnchen gefunden, bald nur eines, bald einen Körnchenhaufen, Einschlüsse, die er als Centrosomen deutet. Bei den Noctiluceen scheinen somit ähnliche Verhältnisse wie bei den Metazoen vorzuliegen. Um so mehr wäre eine erneute Untersuchung der immerhin von der typischen Kerntheilung noch erheblich abweichenden Vorgänge dringend erwünscht.

Ausser ROMPEL und ISHIKAWA haben noch einige andere Forscher, welche

BOVERI in seiner Polemik gegen HEIDENHAIN nicht erwähnt hat, von Centrosomen bei Protozoen gesprochen. BRAUER (18) deutet als Centrosomen Körnchen, die er in einigen wenigen Fällen bei der Kerntheilung von *Actinosphaerium* ausserhalb des Kerns beobachtet hat. Dem muss ich auf Grund neuerer Untersuchungen auf das Bestimmteste widersprechen, wenigstens sofern es sich um die Kerntheilung nicht encystirter Thiere handelt. Wie ich an Eisenhämatoxylin-Präparaten nachweisen konnte, ist in der That meine schon früher ausgesprochene Ansicht richtig, dass die Centrosomen hier von breiten Polplatten vertreten werden, welche von dem Kern aus gebildet und am Schluss der Theilung ihm wieder einverleibt werden. Nicht nur die Spindelfasern sind nach den Polplatten orientirt, sondern auch eine feine Streifung, die in den Protoplasma-Ansammlungen an den Spindelpolen durch die Eisenhämatoxylin-Färbung deutlich gemacht wird. Im mikrochemischen Verhalten gleichen die Polplatten ebenfalls den Centrosomen.

Von meinen an Actinosphaerienkernen gemachten Erfahrungen aus beurtheile ich die Kerntheilung von *Euglypha*, wie sie durch SCHEWIAKOFF (58) beschrieben worden ist. An den Polen der Spindel liegen hier kleine Körperchen, an welchen die Spindelfasern enden. Ohne ausreichenden Grund vermuthet SCHEWIAKOFF, dass diese Centrosomen von dem Protoplasma geliefert werden, womit aber die Angabe, dass sie nach vollzogener Theilung in die Tochterkerne aufgenommen werden und mit ihnen verschmelzen, schwierig in Einklang zu bringen ist. Wären sie ächte Centrosomen, so müssten sie als Dauerorgane erhalten bleiben.

Da der Umfang dieser Arbeit ohnehin schon mehr, als es in meiner Absicht lag, angewachsen ist, habe ich mich im Allgemeinen bei meinen Erörterungen auf das Thierreich beschränkt. Ich mache mit der Arbeit LAUTERBORN's über Diatomeen (61) eine Ausnahme, weil die Nichtberücksichtigung derselben mir gelegentlich meiner vorläufigen Mittheilung schon zum Vorwurf gemacht worden ist. Auch verdienen die Diatomeen als einzellige Organismen gerade an dieser Stelle Beachtung.

Bei der Diatomee *Surirella calcarata* liegt in der Zeit der Ruhe neben dem Kern ein auffallend grosses Centrosoma. In den Prophasen der Theilung entsteht zwischen Kern und Centrosoma die Centralspindel, deren Abstammung noch der weiteren Aufklärung bedarf. Die Centralspindel streckt sich und kommt in das Innere des Kerns zu liegen, indem dieser sich um sie herum legt. Anfänglich war die Protoplasmastrahlung nach dem Centrosoma gerichtet. Da dieses inzwischen geschwunden ist, bilden die Enden der Centralspindel die Mittelpunkte neuer Strahlungen. Am Schluss der Theilung liefern diese Enden die Centrosomen der Tochterorganismen. Die Theilung des Kerns erfolgt unter Einfluss der Centralspindel und unter Bildung schleifenförmiger Chromosomen.

Die geschilderten Thatsachen sind sicher von grossem Interesse. Um aber auf andere Verhältnisse Licht zu werfen, sind sie selbst nicht genügend aufgeklärt. Vor Allem ist das Punctum saliens, die Bildung der Centralspindel, noch dunkel. Wenn sie vom Centrosoma aus gebildet wird, dann hätten wir im Wesentlichen dasselbe Problem vor uns, welches uns die Metazoenzelle bietet. Entsteht sie dagegen

vom Kern, dann wäre mit einem Schlag die von mir vermuthete Genese des Centrosoma aus dem Kern erwiesen. Dann hätten wir das Eigenthümliche, dass die bei einer Theilung entstandenen Centrosomen bis zur nächsten Theilung Bestand hätten, dann aber aufgelöst würden, weil mit einer neuen Centralspindel die Möglichkeit zur Bildung neuer Centrosomen gegeben wäre.

Der Gedanke an eine Ableitung des Centrosoma vom Kern wird uns noch näher gelegt, wenn wir die Arbeiten SCHAUDINN's (84) über *Amoeba crystalligera* und KEUTEN's (58) über *Euglena viridis* zum Vergleich heranziehen. In beiden Fällen besteht der Kern aus einem achromatischen, nucleolusartigen Körper und einem denselben umhüllenden Chromatingerüst. Die Theilung geht — besonders deutlich ist es für *Euglena* festzustellen — von dem achromatischen Körper aus, welcher sich streckt, bisquitförmig einschnürt und schliesslich theilt, welchen Vorgängen das Chromatin folgt. KEUTEN hat, und zwar nach meiner Ansicht mit Recht, den centralen Körper der *Euglena* sowohl mit dem Centrosoma, als auch mit der „Centralspindel“ der Diatomeen und der echten Centralspindel thierischer Zellen in Vergleich gebracht, wenn auch eine faserige Struktur an ihm zu keiner Zeit wahrgenommen werden kann. Hier scheint somit ein Fall vorzuliegen, in welchem in der That ein wie das Centrosoma wirkender Körper dauernd inmitten des Kerns gelagert ist.

Ich schliesse hier gleich die ausserordentlich interessante Arbeit SCHAUDINN's (85) über die Theilung von *Paramoeba Eilhardi* an. Neben dem Kern dieser *Amoeba* liegt ein auffallend grosser Nebenkörper, der seine Bedeutung als Centralorgan der Theilung in zweierlei Weise bekundet. Während der Encystirung theilt er sich rasch hinter einander in viele Stücke. Erst später folgt der Kern, dessen Theilprodukte sich an die Theilstücke des Nebenkörpers anschmiegen, denen sie in Zahl entsprechen. Bei den Vermehrungen der Schwärmerzustände greifen die Theilungen des Nebenkörpers und des Kerns harmonisch in einander. Es entstehen Figuren, welche sowohl an *Surirella* als auch an *Noctiluca* erinnern und die Vermuthung nahe legen, es möge das „Archoplasma“ der *Noctiluca* ein dem Nebenkörper vergleichbares Element sein oder ein solches wenigstens enthalten. Der Nebenkörper schmiegt sich an den Kern an und theilt sich in zwei Stücke, welche zu den Polen einer typischen Spindel werden, die aus dem Material des Kerns erzeugt wird. Wir sehen hier, wie ein zu gewissen Zeiten für sich theilbarer Kern zu anderen Zeiten bei seiner Vermehrung unter die Führung eines „Nebenkörpers“ geräth. Ich glaube, wir haben hier Verhältnisse vor uns, die in ihrer histologischen Bedeutung zwischen Infusorien und Metazoenzellen die Mitte einhalten.

Während der Konjugation der Infusorien beobachten wir Theilungen der Nebekerne, die sich abspielen, ohne dass sich der Hauptkern vermehrt. Bei der gewöhnlichen Vermehrung der Infusorien gehen die Theilungen beider Kerne Hand in Hand. Da der Nebekern dabei dem Hauptkern vorancilt, habe ich es früher schon für wahrscheinlich erklärt, dass der erstere auf letzteren einen bestimmenden Einfluss ausübt. Die bei dem Nebekern der Infusorien noch lockere Beziehung zum Hauptkern scheint beim Nebenkörper der *Paramoeba* inniger geworden zu sein, ohne aber

die für das Centrosoma charakteristische Intimität erlangt zu haben. Auch im Bau scheint der Nebenkörper der *Paramoeba* die Mitte zwischen dem Nebenkern der Infusorien und einem Centrosoma einzuhalten. SCHAUDINN selbst hebt hervor, dass vielleicht „der Nebenkörper Beziehungen zu Centrosomen, Nebenkernen und Pyrenoiden besitze.“

Ich habe gezeigt, wie die Beobachtungen, LAUTERBORN's, KEUTEN's, SCHAUDINN's zu Gunsten der von mir vertretenen Auffassung des Centrosoma sich verwerthen lassen. Ich füge noch hinzu, dass für sich betrachtet sie ganz gut mit der Centrosomenlehre BOVERI's in Uebereinstimmung zu bringen sind. BOVERI (13) nennt vergleichsweise den Kern ein Haus, welches zum Einschluss der chromatischen Substanz gebildet sei, und hält es für sehr wohl möglich, dass bei der Bildung dieses Hauses auch andere Bestandtheile, so unter Umständen auch einmal die Centrosomen hineingelangen könnten. Für ihn ist es nur von Wichtigkeit, dass das aktive, die Karyokinese veranlassende Material zu einem specifischen Zellorgan, einem „Centrosoma“, organisirt ist; dagegen ist es ihm gleichgültig, ob dieses Organ im Kern oder im Protoplasma liegt.

Die Sachlage ändert sich aber sofort, sowie wir die referirten, nur hie und da bei Protozoen auftretenden Einrichtungen mit den gewöhnlichen Vorkommnissen der Protozoen in Einklang zu setzen suchen. Denn dann finden wir die aktiven achromatischen Substanzen im Innern des Kerns mit dem Chromatin in so inniger Durchdringung wie bei den Zellkernen, die zu ihrer Theilung des Centrosoma benöthigen. Darum habe ich so grossen Werth darauf gelegt, im Gegensatz zu BRAUER für das *Actinosphaerium*, im Gegensatz zu MAUPAS (63) und ROMPEL für die Spindeln der Infusorien den Beweis zu führen, dass die Substanz, welche den Theilungsapparat des Kerns, Spindelfasern und Polplatten liefert, im Kern enthalten ist und zwar nicht als Centrosoma, sondern als achromatisches Kernnetz. In den Untersuchungen SCHAUDINN's, welche meine Darstellung von der Kerntheilung des *Actinosphaerium* für *Actinophrys sol* (86) und *Amoeba binucleata* (87) erweitert haben, in der Darstellung LAUTERBORN's (62) von der Kerntheilung der *Dinoflagellate Ceratium hirundinella* sehe ich weitere Bestätigungen meiner Anschauungsweise.

Bei den Protozoen finden wir alle Uebergänge von der gewöhnlichen Durchschnürung des Kerns bis zu complicirten Karyokinesen. In vielen Fällen — z. B. den Hauptkernen der Infusorien — ist unzweifelhaft während der Theilung ein achromatisches, dicht mit Chromatinkörnchen beladenes Netzwerk allein der Sitz der treibenden Kräfte; es bilden sich weder Spindelfasern noch Polplatten. Bei *Ceratium hirundinella* ordnet sich das achromatische Kernnetz schon zu Spindelfasern an, auf denen die Chromatinkörnchen gleiten, um auf die Tochterkerne vertheilt zu werden. Einen weiteren Fortschritt macht *Spirochena* durch die Entwicklung von Polplatten. Unzweifelhafte Karyokinesen endlich treffen wir bei *Actinosphaerium*, *Actinophrys*, *Amoeba binucleata*, den Nebenkernen der Infusorien. Bei *Paramoeba Eilhardi* und *Noctiluca* scheint sogar der letzte Schritt der Vervollkommnung, die Ausbildung von Centrosomen, gemacht zu werden. Wir würden daher drei verschiedene Ausbildungs-

stufen in der Entwicklung der Centrosomen aufstellen können. 1) Die achromatische Substanz ist im ruhenden Kern zwar noch gleichmässig vertheilt, liefert aber während der Theilung Polplatten als Aequivalente von Centrosomen. 2) Die achromatische Substanz ist dauernd zu einem intranucleären Centrosoma umgebildet. 3) Sie ist zur Bildung eines extranucleären Centrosoma aus dem Kern herausgetreten.

Beachtenswerth ist auch die Vervollkommnung, welche in der Anordnung des Chromatins erzielt wird. Die meisten Protozoen haben noch keine Chromosomen, d. h. nach Zahl und Gestalt bestimmte Chromatineinheiten, die durch einen von der Spindelbildung unabhängigen Spaltungsprocess, eine Art Fortpflanzung, auf die Tochterkerne vertheilt werden. Vielfach liegen noch die in enormer Menge vorhandenen Chromatinkörnchen völlig regellos in dem Gerüst des sich theilenden Kerns (Hauptkerne der Infusorien). Bei *Actinosphaerium* und den Nebenkernen der *Paramaecien* finde ich in so fern schon eine grössere Regelmässigkeit, als die an Masse spärlicheren Körnchen sich im Aequator auf den Spindelfasern sammeln und dann erst nach links und rechts nach den Polen aus einander weichen, so dass das Bild einer in die Seitenplatten sich spaltenden Aequatorialplatte entsteht. Aechte Chromosomen, die sich proprio motu theilen, werden für *Euglypha* und *Noctiluca* (fälschlich auch von BRAUER für *Actinosphaerium*) beschrieben, womit die für den Metazoenkern charakteristische Ausbildungsstufe erreicht sein würde.

Also auch hier haben wir bei den Kernen der Protozoen einen Fortschritt von niederen zu höheren Zuständen, wie er bei Metazoenkernen nicht nachweisbar ist, eine Bestätigung für die von mir jeder Zeit vertretene Ansicht, dass die Kerntheilungen der Protozoen geeignet sind, über strittige Fragen Licht zu verbreiten. Um so mehr fällt es bei der Erörterung der Abstammung der Centrosomen in die Wagschale, dass alle Beobachtungen an Protozoenkernen auf eine nucleäre Herkunft derselben hinweisen und es wahrscheinlich machen, dass Karyokinesen mit Centrosomen nur Vervollkommnungen der Karyokinesen ohne Centrosomen sind.

Letzterer Satz lässt sich, wie ich glaube, auch beweisen durch eine vergleichende Betrachtung der Zelltheilungen bei Metazoen.

Auf Seite 30 u. f. dieser Arbeit habe ich ausführlich begründet, dass in Bau, Entwicklung und Wirkungsweise ihrer achromatischen Grundlage die Spindeln der Protozoen vollkommen übereinstimmen mit den Spindeln der unbefruchteten Eikerne und den meisten Richtungsspindeln: 1) die Spindelfasern entstehen aus dem Kernnetz, 2) sie sind an ihren Enden unter einander zu Polplatten verbunden, 3) sie erstrecken sich von Pol zu Pol durch die ganze Länge des Kerns, 4) sie wirken nicht durch Zug, sondern durch Streckung, durch die sie gezwungen werden, einen mehr oder minder gewundenen Verlauf anzunehmen. Wir kennen also auch bei Metazoen Karyokinesen, welche den Karyokinesen der Protozoen ähnlich sind, weil sie ohne Centrosomen verlaufen, und weil alle treibenden Kräfte vollkommen im Kern enthalten sind. Diese Karyokinesen haben dieselbe morphologische Bedeutung wie die Karyokinesen mit Centrosomen. Denn während der Richtungskörperbildung

kommt je nach den zur Untersuchung verwandten Thierarten bald die eine, bald die andere Form der Theilung vor. SALA (53) hat sogar gezeigt, dass man durch experimentelle Eingriffe die eine Form in die andere umwandeln kann. Allgemein ist anerkannt, dass die Richtungsspindeln von *Ascaris* keine Centrosomen, sondern nur Polplatten besitzen. Als nun SALA die Eier von *Ascaris* der Kältewirkung unterwarf, traten ächte Centrosomen auf, welche er auf die umgebildeten Polplatten zurückführt. Ähnliches berichtet HENKING (39, III) von den Eiern der *Agelastica alni*. Während unter gewöhnlichen Verhältnissen hier keine Centrosomen nachweisbar sind, werden sie deutlich, wenn die Eier unter herabgesetztem Druck kultiviert werden.

Man kann nun den Mangel der Centrosomen an der Richtungsspindel durch Rückbildung erklären, wie BOVERI es thut, wenn auch zunächst dafür keine zwingenden Gründe vorliegen. Das ändert Nichts an der Thatsache, dass die Spindelbildung ohne Centrosomen gemäss ihrer Uebereinstimmung mit der Kerntheilung der Protozoen ein primitiverer Vorgang ist, als die Spindelbildung mit Centrosoma. Durch Rückbildung werden ja häufig nicht neue Zustände hervorgerufen, sondern primitivere wieder hergestellt. Wir müssen daher die Karyokinese mit Centrosoma auch hier auf die ohne Centrosoma zurückführen.

Ich glaube, dass diese Zurückführung HEIDENHAIN in so weit geglückt ist, als er die Centrosomen sammt der sie verbindenden Centralspindel mit dem achromatischen Körper der Protozoenspindel verglichen hat. Ich habe auf Seite 32 u. 33 die geradezu überraschende Ähnlichkeit in Bau und Funktion zwischen der Centralspindel sammt ihren Centrosomen einerseits, den genannten centrosomenlosen Spindelformen andererseits im Einzelnen durchgeführt. Die Ähnlichkeit würde noch grösser sein, wenn sich die von HERMANN (40), FLEMMING (30) und HEIDENHAIN (38) vertretene Ansicht bewahrheiten sollte, dass sich Centrosoma und Centralspindel gemeinsam aus dem Material des Muttercentrosoms entwickeln (Centrodesmose). Letzteres würde sich dann vollkommen wie ein achromatischer Kern verhalten. Indessen ist die Entwicklung der Centralspindel noch strittig. BRAUS (22) und DRÜNER (24) geben an, dass, wenn das Muttercentrosom sich in die Tochtercentrosomen spaltet, letztere nicht mit einander in Verbindung bleiben, dass die Fasern der Centralspindel nicht auf eine solche Verbindung (Centrodesmose HEIDENHAIN's) zurückzuführen sind, sondern aus dem Archoplasma vollkommen neu entstehen. Wie in dieser strittigen Frage der Entscheid ausfällt, muss von weiteren Untersuchungen abgewartet werden. Indessen, wenn auch BRAUS und DRÜNER Recht behalten sollten, so würde doch Alles bestehen bleiben, was ich sonst noch für die Ansicht beigebracht habe, dass das Centrosoma achromatische Kernsubstanz ist und von einem Kern daher abgeleitet werden muss.

Wie die morphologischen Thatsachen, so spricht auch das physiologische Experiment für die Zugehörigkeit des Centrosoma zum Kern.

DEMOOR (23) hat den Einfluss von chemischen, die Lebensprocesse schädigenden oder lähmenden Agentien auf die sich theilende Zelle untersucht und ist dabei zu dem Resultat gekommen, dass das Protoplasma seine Aktivität verliert, wenn man

Zellen im Vacuum oder in einer Atmosphäre, die nur Kohlensäure oder Wasserstoff enthält, kultivirt, während die Kerntheilung ruhig fortschreitet. Bei der Einwirkung von Kälte und Chloroform wird das Protoplasma sehr bald gelähmt, während es längerer Einwirkung bedarf, ehe die Kerne ihre Theilfähigkeit verlieren. Aus seinen Experimenten zieht DEMOOR den Schluss, dass die Thätigkeit des Kerns und des Centrosoma fortbesteht, wenn auch das Protoplasma gelähmt ist, dass eine grosse Unabhängigkeit zwischen dem Leben des Protoplasma und des Kerns (hier ist das Centrosoma im Kern inbegriffen) besteht.

Wie könnte man sich nun vorstellen, dass dadurch, dass Theile der achromatischen Kernsubstanz in das Protoplasma gerathen und ein Centrosoma erzeugen, eine Vervollkommnung des Theilungsmechanismus der Zelle erzielt wird?

Bei den Kerntheilungen ohne Centrosoma finden wir allgemein einen sehr lockeren Zusammenhang zwischen den Veränderungen des Kerns und des Protoplasma. Die Strahlungserscheinungen im Protoplasma fehlen gänzlich (die meisten Protozoen, viele Fälle von Richtungskörperbildung), oder sind schwach entwickelt (*Actinosphaerium*, Richtungskörperbildung von *Asteracanthion*). Häufig tritt Kernvermehrung unabhängig von Protoplasmatheilung auf. Bei der Konjugation der Infusorien theilen sich die Nebenkerne unter Spindelbildung, ohne dass der Körper des Infusors irgend welche auf Theilung hinweisende Veränderungen zeigt. Ausserordentlich häufig sind vielkernige Protozoen (Radiolarien, Heliozoen, Thalamophoren), die erst spät zur Zeit der Fortpflanzung in viele einkernige Stücke zerfallen. Selbst in den Fällen, in denen Kerntheilung und Theilung des gesammten Thierkörpers Hand in Hand gehen, gewinnt man nicht den Eindruck, als bestimme der Kern das Protoplasma; vielmehr sieht es aus, als wären beide von einem gemeinsamen dritten Moment abhängig, einem Allgemeinzustand der Zelle, der sich gleichmässig in Kern und Protoplasma äussert.

Zellen mit Centrosoma verhalten sich ganz anders. Strahlungserscheinungen treten im Protoplasma auf. Die Veränderungen von Kern und Protoplasma greifen in ganz gesetzmässiger Weise in einander, so dass Kerntheilung und Zelltheilung annähernd gleichzeitig zum Abschluss gelangen, sofern nicht die Bewegungen des Protoplasma durch besondere Verhältnisse, wie z. B. übermässige Dotteranhäufung bei meroblastischen Eiern behindert werden. Ich möchte daher das Centrosoma als einen Körper achromatischer Kernsubstanz auffassen, welcher sich vom Kern abgelöst hat und in das Protoplasma übergetreten ist, um einen innigeren Zusammenhang zwischen den Veränderungen von Kern und Protoplasma bei der Theilung zu erzielen.

Wie ich schon früher hervorgehoben habe, liegt kein Grund vor zur Annahme, dass Vervollkommnungen in der Organisation der Zelle überall in derselben Weise entstanden sein müssen. So ist es denn sehr gut denkbar, dass die Centrosomenbildung sich auf verschiedenem Wege vollzogen hat. Die Centrosomenbildung von *Paramoeba* könnte aus einem Dualismus karyokinetisch sich theilender Kerne, wie er

bei *Amoeba binucleata* vorliegt, hervorgegangen sein, indem der eine Kern unter Verlust des Chromatins und Steigerung seiner Theilungsenergie zum Centrosoma geworden wäre. Die Beobachtungen an *Euglena* und *Surirella* dagegen möchten dafür sprechen, dass zunächst das Achromatin zu einem intranucleären Centrosoma geworden ist (*Euglena*), welches später aus dem Kern heraustrat (*Surirella*). Wie unter abnormen Verhältnissen sich Centrosomen bilden können, das eine Mal durch Sonderung des gesamten Achromatins vom Chromatin, das andere Mal durch Umbildung der Polplatten der Spindel, ist von mir und SALA gezeigt worden. Aus alledem kann man jedoch keinen Rückschluss auf die normale Bildungsweise des Centrosoma bei den Metazoen machen.

Im Körper der Metazoen finden wir zum ersten Mal zur Zeit der Befruchtung ein Centrosoma. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass die Centrosomen der Körperzellen Abkömmlinge desselben sind. Wir kennen nur einen Fall aus dem Thierreich, für den angegeben wird, dass das Centrosoma dem Eikern angehört, das Ei von *Myzostoma glabrum*. Da alle übrigen Untersuchungen nur ein Centrosoma des Spermakerns haben auffinden können, möchte ich an die Möglichkeit denken, dass bei *Myzostoma* Ei- und Spermakern mit einander verwechselt worden sind, und dass auch *Myzostoma* der allgemeinen Regel folgt.

Wir haben daher Veranlassung, in den besonderen Entwicklungs- und Organisations-Bedingungen der Spermatozoen den Anstoss zur Individualisirung des Centrosoma zu suchen. Charakteristisch ist für das Spermatozoon in erster Linie seine kompakte Beschaffenheit. Im Interesse derselben hat sich während der Entwicklung das Chromatin des Kerns zu einem kleinen Körperchen, dem Kopf, zusammengedrängt, desgleichen die achromatischen Bestandtheile zum Mittelstück des Samenfadens. Im Lauf der Befruchtung sehen wir das Mittelstück sich gesondert erhalten und zum Centrosoma werden. Ich möchte vermuthen, dass in diesem Thatbestand zugleich die Ursache zum Auftreten der Centrosomen gegeben ist. Die durch die Entwicklungsweise der Samenfäden bedingte Konzentration des Achromatins hat die Natur benutzt, um ein Organ zur einheitlichen Regelung der Theilungsvorgänge von Furchungskern und Protoplasma zu schaffen. Von diesem Gesichtspunkt aus würde es von grossem Interesse sein zu verfolgen, in welcher Weise sich die Spermaspindeln entwickeln, die Spindeln, welche, sei es bei Polyspermie, sei es bei Befruchtung kernloser Eifragmente, ausschliesslich aus dem Kern des Samenfadens hervorgehen. Ich glaube, dass der Spindelkörper sich in diesen Fällen nach Art der Centralspindel aus dem Material der Centrosomen aufbaut. Voraussichtlich werden daher die Spermakernspindeln in ihrer Organisation den Eikernspindeln gleichen, insofern als die Tochtercentrosomen nicht gesonderte Körperchen sind, sondern polare Vereinigungen der Enden der Spindelfasern.

In seinen Darlegungen ist HEIDENHAIN über den von mir angestellten Vergleich des Centrosoma mit dem achromatischen Theil des Protozoenkerns hinausgegangen und hat den Zellkern der Metazoen für völlig bar jeder die Theilung ermöglichenden Kernsubstanz erklärt. Er wurde dadurch zur Hypothese geführt, dass die „Mantelspindel“ stets etwas Anderes sei als die Centralspindel, dass sie nur

aus dem Protoplasma stammen könne. Seine Auffassung schliesst es geradezu aus, dass die Spindelfasern, welche die Vertheilung der Tochterchromosomen auf die Seitenplatten bewirken, aus dem Kern entstehen.

Hier trennen sich unsere beiderseitigen Gedankengänge. Wie ich am Beispiel des Eikerns nachgewiesen habe, dass der Kern der Metazoen Spindelfasern liefern kann, so halte ich die Möglichkeit, ja sogar die Wahrscheinlichkeit auch für andere Zellen gegeben. Ob daneben noch Fälle existiren, in denen die achromatische Kernsubstanz zur Spindelbildung nicht ausreicht, in denen daher das Protoplasma zur Anshilfe herangezogen wird, lasse ich dahin gestellt. Wunderbar würde es nicht sein, wenn man an die nahe Verwandtschaft der Kernsubstanzen mit der Substanz des Protoplasma denkt.

Litteratur-Verzeichniss.

1. BALBIANI, E., Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anzeig. Bd. IV, p. 637.
2. — Sur la structure et la division du noyau chez le Spirochona gemmipara. Annales de micrographie 1895, Juillet-Août.
3. VAN BENEDEN et ADOLPHE NEYT. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaris megaloccephala. Leipzig 1887.
4. BLANC, HENRY, Études sur la fécondation de l'oeuf de la Truite. Berichte der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Festschrift für WEISMANN.
5. BLOCHMANN, Ueber die Kernteilung bei Euglena. Biolog. Centralblatt. Bd. XIV.
6. BORN, G., Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 43, p. 1.
7. BOVERI, TH., Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megaloccephala. Jenaische Zeitschr. Bd. 21, p. 423.
8. — Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megaloccephala. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München. Bd. III.
9. — Ueber den Anteil des Spermatozoons an der Theilung des Eies. Ebenda. Bd. III, p. 151.
10. — Ueber partielle Befruchtung. Ebenda. Bd. IV, p. 64.
11. — Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megaloccephala. Jenaische Zeitschr. Bd. 22, p. 685.
12. — Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Ebenda. Bd. 24, p. 314.
13. — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelleies. Verhandl. der physikal. medic. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. 29.
14. — Artikel: Befruchtung. MERKEL und BONNET, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I.
15. BRAUER, A., Zur Kenntniss der Herkunft des Centrosoma. Biolog. Centralbl. Bd. XIII, p. 254.
16. — Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megaloccephala. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 42, p. 153.
17. — Zur Kenntniss des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
18. — Ueber die Encystirung von Actinosphaerium Eiehorni. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie. Bd. 58, p. 189.
19. BRAUS, H., Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies. Jenaische Zeitschr. Bd. 29, p. 443.
20. BÜTSCHLI, O., Vorläufige Mittheilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden der Insekten und Crustaceen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 21, p. 402. Ebenda. p. 526 die ausführliche Mittheilung.
21. — Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandl. des naturhist. med. Vereins in Heidelberg. N. F. Bd. IV.
22. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
23. DEMOOR, JEAN, Contributions à l'étude de la physiologie de la cellule (indépendance fonctionnelle du noyau et du protoplasma). Archives de Biologie. Bd. XIII.
24. DRÜNER, L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. Bd. 29, p. 271.
25. EISMOND, J., Einige Beiträge zur Kenntniss der Attraktionssphären und der Centrosomen. Anat. Anz. Bd. 10, p. 229.

26. v. ERLANGER, R., Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobotus macronyx*). Biolog. Centralblatt. Bd. 15, p. 772.
27. — Ueber den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. Zool. Anz. Bd. 19, p. 65.
28. FICK, A., Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56, p. 1.
29. FIELD, G. W., On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. Journal of Morphol. Vol. XI, p. 235.
30. FLEMING, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37, p. 685.
31. — Ueber Theilung und Kernformen bei Leukoeyten und über deren Attraktionssphären. Ebend. Bd. 37.
32. — Referate über die Zelle. MERKEL und BONNET, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I—IV.
33. FOL, H., Le quadrille des centres. Archives des sciences phys. et nat. III. Pér. T. 25.
34. FOOT, Kath., Preliminary Note on the Maturation and Fertilization of the egg of *Allobophora foetida*. Journ. of Morphol. Vol. IX, p. 475.
35. GUIGNARD, Nouvelles Études sur la fécondation. Annales des Sciences Natur. Botanique Ser. V. T. 14.
36. HAECKER, V., Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops strenuus*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 46, p. 579.
37. — Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. Verhandl. der deutsch. zool. Gesellsch. 1894. p. 11.
38. HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma. Archiv f. mikroskop. Anatom. Bd. 43.
39. HENKING, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49, p. 503. II. Ebenda. Bd. 51, p. 685. III. Ebenda. Bd. 54, p. 1.
40. HERMANN, F., Beitrag zur Lehre von der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37, p. 569.
41. — Artikel 'Urogenitalsystem' in: MERKEL und BONNET, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II, p. 201.
42. HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anatom. Bd. 36.
43. — Die Zelle und die Gewebe. Jena 1891.
44. HERTWIG, R., Ueber Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zelltheilung und Befruchtung. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. Bd. IV, p. 83.
45. — Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeiegeln. Ebenda. Bd. IV, p. 99.
46. — Ueber die Konjugation der Infusorien. Ebenda. Bd. V, p. 35.
47. — Ueber Centrosoma und Centralspindel. Ebenda. Bd. XI, p. 41.
48. — Ueber die Konjugation der Infusorien. Denkschr. der Akad. der Wissensch. in München. Mathem.-physik. Kl. Bd. XVII.
49. — Ueber den Bau und die Entwicklung von *Spirochona gemmipara*. Jenaische Zeitschr. Bd. 11, p. 149.
50. — Ueber die Kertheilung von *Actinosphaerium Eichhorni*. Ebenda. Bd. 17, p. 490.
51. — Ueber Befruchtung und Konjugation. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. Jahrg. 1892.
52. HERTWIG, O. und R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr. Bd. 20, p. 120.
53. HILL, M. D., Notes on the fecundation of the egg of *Sphaerechinus granularis* and on the maturation and fertilisation of the egg of *Phallusia mammillata*. Quarterly Journ. of microscop. Science. N. S. Vol. 38, p. 315.
54. ISHIKAWA, C., *Noctiluca miliaris*, its division and spore-formation. Journal of the College of Science of the Imperial University, Japan. Vol. VI, p. 297.
55. — Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*. Berichte der naturforschenden Gesellschaft in Freiburg. Bd. VIII. Festschrift für A. WEISMANN.
56. JORDAN, E. O., The development of the Newt. Journal of Morphology. Bd. VII, p. 269.
57. JULIN, C., Structure et développement des glandes sexuelles: ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Stylopsis grossularia*. Bullet. scientifique de la France et de la Belgique. T. 35.
58. KEUTEN, J., Die Kerntheilung von *Euglena viridis*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 60, p. 215.
59. KORSCHULT, E., Ueber Kerntheilung, Eircifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 60, p. 543.
60. KOSTANECKI, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau. Juni 1895. (Auch in polnischer Sprache mit Abbildungen erschienen.)
61. LAUTERBORN, Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verhandl. des naturhist. med. Vereins z. Heidelberg. N. F. Bd. V, Heft II.
62. — Kern- und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 59, p. 167.
- 62a. VON LAVALETTE ST. GEORGE, Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. Festschrift für A. v. KÖLLIKER. Leipzig 1887.
63. MAUPAS, E., Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Archives de Zoologie expér. et générale. Ser. II. Vol. VII.

64. MEVES, FR., Ueber eigenthümliche mitotische Processe in jungen Oocyten von *Salamandra maculosa*. *Anatom. Anzeig.* Bd. X, p. 635.
65. — Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. 44, p. 119.
66. MITROPHANOW, P., Contributions à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. *Journ. international d'Anatomie et de Physiologie.* Bd. XI.
67. PICTET, C., Recherches sur las permatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. *Mittheil. a. d. zool. Station in Neapel.* Bd. VI.
68. PLATE, Untersuchungen einiger an den Kiemenblättchen des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. 43.
69. PLATNER, G., Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. *Arch. für mikroskop. Anat.* Bd. 26, p. 343.
70. RABL, C., Ueber Zelltheilung. *Morphol. Jahrbuch.* Bd. X.
71. VOM RATIL, O., Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. *Zeitschr. für wissensch. Zool.* Bd. 57, p. 97.
72. — Neue Beiträge zur Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 46, p. 168.
73. — Beiträge zur Spermatogenese von *Gryllotalpa*. *Arch. f. mikrosk. Anatomie.* Bd. 40, p. 102.
- 73^a. RAWITZ, B., Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 44, p. 555.
74. REINKE, F., Zellstudien. *Archiv f. mikroskop. Anatomie.* Bd. 43, p. 377 und Bd. 44, p. 259.
75. — Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. *Sitzungsber. d. Akademie der Wissensch. z. Berlin* 1895. Bd. XXX, p. 625.
76. ROMPEL, J., Kentrochona Nebaliae, ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. 58, p. 618.
77. RÜCKERT, J., Zur Entwicklung des Selachiereies. *Anat. Anzeig.* Bd. VII, p. 107.
78. — Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. *Anat. Anzeig.* Bd. VIII, p. 44.
79. — Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus*. *Anat. Anzeig.* Bd. X, p. 708.
80. — Zur Eireifung bei Copepoden. *Anatomische Hefte* 1894.
81. — Zur Kenntniss des Befruchtungsvorganges. *Sitzungsber. der math. physik. Cl. der bayr. Akadem. d. Wiss.* Bd. 25.
82. — Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies. *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. 45, p. 339.
83. SALA, L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megaloccephala*. *Sitzungsber. d. Akademie d. Wissensch. in Berlin.* Bd. 33, p. 657. Ausführlicher im *Archiv f. mikroskop. Anat.* Bd. 45.
84. SCHAUDINN, Ueber Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei *Amoeba crystalligera*. *Sitzungsber. d. Akademie der Wissensch. z. Berlin. Math. physik. Cl.* Bd. 38, p. 1029.
85. — Ueber den Zeugungskreis von *Paramoeba Eilhardi*. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin. Jahrg.* 1896, p. 31.
86. — Ueber die Kopulation von *Actinophrys sol.* *Ebenda.* p. 83.
87. — Ueber die Theilung von *Amoeba binucleata*. *Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde z. Berlin.* Jahrg. 1895, p. 130.
88. SCHIEWIAKOFF, W., Ueber die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*. *Morphol. Jahrb.* Bd. XIII.
89. SOBOTTA, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 45, p. 15.
90. TOYAMA, On the spermatogenesis of the Silk Worm. *Bulletin of the Imperial University of Tokio.* Vol. II, No. 3.
91. VEJDOWSKÝ, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. *Prag* 1888.
- 91a. VIALLETON, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. *Annales des Sciences natur. Zool. Sér. VII, T. 6.*
92. WATASÉ, S., Homology of the Centrosoms. *Journal of Morphol.* Vol. VIII, p. 445.
93. WHEELER, W. M., The Behaviour of the Centrosome in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum*. *Journ. of Morphol.* Bd. X.
94. WILCOX, G. V., Spermatogenesis of *Caloptenus femur rubrum* and *Cicada tibicen*. *Bulletin of the Museum of Compar. Zool. at Harvard College.* Vol. 27. 1.
95. WILSON, E. B., and MATHEWS, A., Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. *Journ. of Morph.* Vol. X, p. 319.
96. — Archoplasma, Centrosoma and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. *Journ. of Morph.* Vol. XI, p. 443.
97. ZIEGLER, H. E., Untersuchungen über die Zelltheilung. *Verhandl. der deutsch. zoolog. Gesellschaft* 1895, p. 62.
98. — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 60, p. 351.

Tafel-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1—12 und 23—27 sind mit ZEISS Apochr. 1,5mm Comp. Oc. 8, die übrigen Figuren mit ZEISS homog. Imm. $\frac{1}{18}$ Oc. 2 gezeichnet. Die Präparate, welche aus Serien stammen, bei denen kein Sperma verwandt wurde, sind mit einem * bezeichnet.

Fig. 1—4*. Eikernc kurz nach der Beendigung der Strychninbehandlung.

Fig. 1, 2. Eisenhämatoxylin-Präp. Fig. 3. Gentianaviolett-Orange-Präp. Fig. 4. Eisenhämatoxylin-Präp. in Glycerin.

Fig. 5*. Kern mit chromatischer Kernmembran. Boraxcarmin.

Fig. 6, 7*. Bildung der Chromosomen eingeleitet. DELAFIELD's Hämatoxylin.

Fig. 8—10. Die Nucleoli sind aufgelöst, die Chromosomen fertiggestellt.

Fig. 8 u. 9*. Gentianaviolett-Orange. Fig. 10. Boraxcarmin. In Figur 8 findet sich an einem Ende des Kerns eine Anhäufung homogenen Protoplasmas.

Fig. 11*. Kernmembran aufgelöst, Kernnetz geschrumpft. Eisenhämatoxylin.

Fig. 12*. Kernnetz zu einem homogenen Körper umgewandelt. Präparate zum Theil mit Gentianaviolett-Orange, zum Theil mit Säurefuchsin gefärbt.

Fig. 13. Halbspindel ohne Strahlung, bei *a* von der Fläche, bei *b* von der Kante gesehen. Boraxcarmin.

Fig. 14. Halbspindel ohne Strahlung. Boraxcarmin.

Fig. 15, 16*. Halbspindeln ohne Strahlung, die centralen Enden der Spindelfasern das eine Mal unter einander verschmolzen, das andere Mal frei. Gentianaviolett-Orange.

Fig. 17, 18. Kernnetz in Umbildung zu Spindelfasern. Boraxcarmin.

Fig. 19. Eikern durch Sonderung der chromatischen und achromatischen Theile in einen dem Spermakern ähnlichen Körper verwandelt. Boraxcarmin.

Fig. 20, 21. Fächerkern mit Strahlung von oben gesehen.

Fig. 22. Fächerkern mit Strahlung von der Seite aus betrachtet.

Fig. 23*. Fächerkern mit Strahlung. Gentianaviolett-Orange.

Fig. 24—27*. Verschiedene Grade der Verschmelzung der centralen Enden der Spindelfasern. Gentianaviolett-Orange.

Tafel II.

Gezeichnet wurden mit: ZEISS Apochr. 1,5mm Comp. Oc. 4 Fig. 28—32, 34, 39; mit Comp. Oc. 8 Fig. 33, 37; mit $\frac{1}{18}$ Oc. 2 Fig. 35, 36, 38, 40—46; mit $\frac{1}{18}$ Oc. 1 Fig. 47, 48.

Fig. 28—30*. Halbspindel in einen Centalkörper verwandelt, in Fig. 30 ist noch der Ausschnitt in der Protoplasmastrahlung zu sehen. Färbung theils mit Säurefuchsin, theils mit Gentianaviolett-Orange.

Fig. 31, 32*. Centalkörper in ein Centralbläschen verwandelt. Boraxcarmin.

Fig. 33*. Fächerkern, in welchem je zwei Strahlen an ein Chromosom herantreten. Eisenhämatoxylin.

Fig. 34*. Centralbläschen ohne Strahlung. Eisenhämatoxylin.

Fig. 35, 36. Chromosomen in zwei Gruppen getheilt, ebenso die Faserung der Fächerkerne zweigetheilt. Boraxcarmin.

Fig. 37*. Spindel mit Chromosomen, welche ausserhalb im Protoplasma liegen. Boraxcarmin.

Fig. 38. Spindel mit Chromosomen, die zu einer unregelmässigen Aequatorialplatte angeordnet sind. Boraxcarmin.

Fig. 39*. Auffallend langgestreckte, excentrisch gelegene Spindel. Chromosomen zum Theil in Viererkugeln umgebildet. Boraxcarmin.

Fig. 40. Spindel mit starker Strahlung, bei welcher sich die Aequatorialplatte in die Seitenplatten gespalten hat. Boraxcarmin.

Fig. 41, 42. Spindel, das eine Mal von der Seite, das andere Mal vom Pol gesehen. Boraxcarmin.

Fig. 43, 44. Spindel, bei welcher die Aequatorialplatte in die Seitenplatte gespalten ist, das eine Mal von oben, das andere Mal vom Pol aus gesehen. Boraxcarmin.

Fig. 45, 46. Spindeln, deren Chromosomen sich in Bläschen verwandeln.

Fig. 46. Aequatorialplatte in die Seitenplatten gespalten. Boraxcarmin.

Fig. 47, 48. Theilungsversuche der Eier.



Tafel III.

Figuren 49—56, 63—65 wurden mit ZEISS Apoe. 1,5 mm Comp. Oc. 8, Fig. 57—62 mit ZEISS $\frac{1}{18}$ Oc. 2 (Fig. 57 Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 49—56. Eisenhämatoxylin-Präparate.

Fig. 49. Spindel mit Aequatorialplatte. Chromosomen derselben in zwei Gruppen getheilt, demgemäss auch die Spindel in zwei in der Figur sich deckende Theile zerlegt.

Fig. 50. Aequatorialplatte in die Seitenplatten gespalten.

Fig. 51—56. Verschiedene Stufen der Rückverwandlung der Spindelfasern in ein achromatisches Reticulum. In Figur 54 ist ein fast homogener Körper entstanden, von dem die Chromosomen ausgeschlossen sind.

Fig. 57—62. Boraxcarmin-Präparate.

Fig. 57*. Ei, dessen Kern in viele durch das Ei verbreitete homogene Kugeln verwandelt ist. In den homogenen Kugeln liegen die Chromosomen, welche zum Theil das Stadium der Viererkugeln erreicht haben. In der Figur sind ausserdem noch die kleinen Kügelehen dargestellt, welche sich schwach in Carmin färben und im Protoplasma des Seeigeles weit verbreitet sind.

Fig. 58*. Die Kernkugeln eines ähnlichen Eies.

Fig. 59, 60. Die homogenen Kernkugeln in Verschmelzung begriffen.

Fig. 61*, 62*. Kerne von Eiern, welche 24 Stunden nach der Strychninbehandlung abgetödtet wurden.

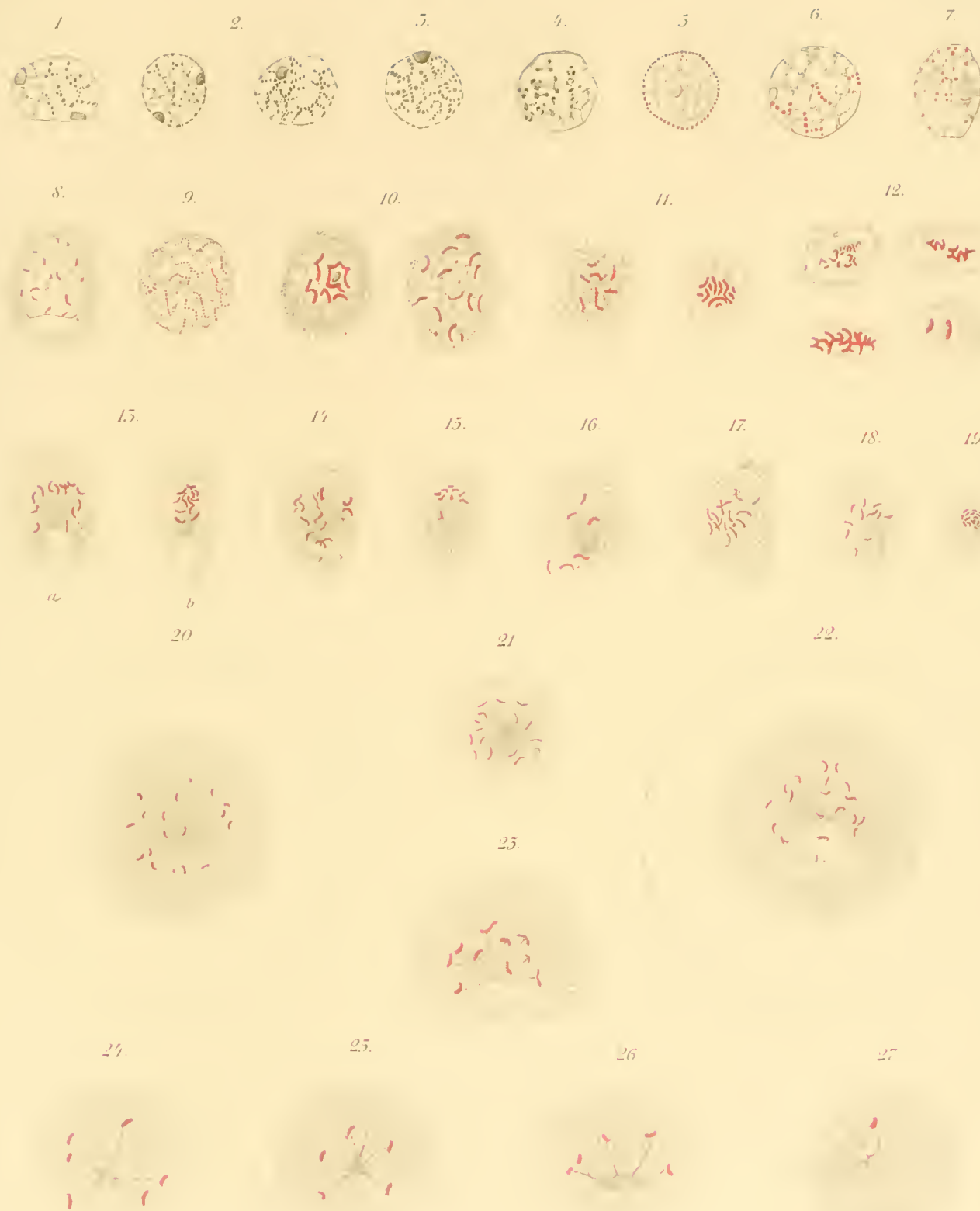
Fig. 63—66. Eisenhämatoxylin-Präparate.

Fig. 63. Spermakerne befruchteter Eier. Centrosoma bei *a* in Theilung begriffen, bei *b* getheilt.

Fig. 64. Spermakern eines befruchteten Eies. Protoplasmastrahlung genau gezeichnet.

Fig. 65. Frisch eingedrungenes Spermatozoon aus einem normal befruchteten Ei. Mittelstück des Spermatozoon in Umwandlung begriffen.

Fig. 66. Spermatozoen, welche in ein unreifes Ei eingedrungen waren.



28.



29.



32.



30.



31.



33.



34.



35.



36.



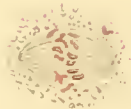
39.



37.



38.



40.



41.



42.



43.



44.



45.



48.



47.



46.



49.



50.



53.



54.



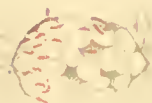
51.



52.



55.



56.



59.



58.



57.



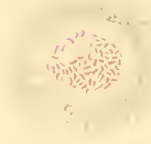
61.



60.



62.



65.



b

64.



63.



66.



a

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Richard

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und der geschichtlichen Differenzirung 21-87](#)