

Über Zelltheilung.

Von

Dr. Carl Rabl,

Prosektor und Privatdocent der Anatomie in Wien.

. Mit Tafel VII—XIII und 5 Holzschnitten.

Angeregt durch die schönen Arbeiten STRASBURGER's und FLEMING's habe ich zu Weihnachten 1882 angefangen, den bei der Zelltheilung ablaufenden eigenthümlichen Vorgängen größere Aufmerksamkeit zu schenken, als ich bis dahin gethan hatte. Ich habe mich zunächst an Proteus gewendet, da mir dieser schon aus früherer Zeit für derartige Untersuchungen besonders geeignet erschien. Bald aber wuchs die Arbeit immer mehr an und ich ging nun auch daran, die bei Proteus erzielten Resultate an den Objekten FLEMING's und RETZIUS', an Salamandra und Triton, zu prüfen und weiter zu verfolgen.

Als ich dann meine Resultate niederzuschreiben begann, schien es mir gerathen, auch die Erfahrungen, welche ich im Laufe der letzten zehn Jahre in den zoologischen, physiologischen, pathologisch-anatomischen und anatomischen Instituten in Wien, Jena und Leipzig gesammelt hatte, zu ordnen und in die vorliegende Abhandlung mit einzuflechten. So ist es gekommen, dass aus dem kleinen, ursprünglich beabsichtigten Aufsatz eine Arbeit von bedenklicher Länge geworden ist. Vielleicht darf ich aber hoffen, dass die Darstellung meiner, in so verschiedenen Wissenszweigen gesammelten Erfahrungen in die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Zelle und ihrer Bestandtheile etwas Klarheit bringen werde.

Wenn ich in der Feststellung der bei der Zelltheilung ablauf-

fenden Vorgänge etwas weiter gekommen bin, als meine Vorgänger, so verdanke ich dies nicht bloß den günstigen Objekten und den verbesserten Untersuchungsmethoden, sondern in hervorragendem Grade auch der liebenswürdigen Unterstützung und Aufmunterung, die mir FLEMMING zu Theil werden ließ.

Die Abhandlung zerfällt in zwei Theile: der erste handelt von der ruhenden und der sich theilenden Zelle, der zweite von einigen allgemein wichtigen histologischen Problemen. Die erste Hälfte des ersten Theiles allein rechtfertigt den Titel; aber ich wollte lieber zu wenig als zu viel versprechen.

I. Theil.

Erster Abschnitt.

Zu einer Arbeit, wie der vorliegenden, gehören Geduld und Methode.

Die Methode zerfällt in die Art der Behandlung und die Art der Beobachtung. Da ich in beider Hinsicht neue Wege eingeschlagen habe, die, wie sich Jeder überzeugen kann, rascher und sicherer zum Ziele führen, als die alten, so will ich der Darlegung meiner Resultate eine kurze Beschreibung der Methoden vorausschicken.

Es versteht sich von selbst, dass ich alle wichtigeren, von meinen Vorgängern angewendeten Methoden durchgeprüft habe. So habe ich namentlich das von FLEMMING so warm empfohlene Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch, so wie Chromsäure allein, Pikrinsäure, Chlorgold in $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ %iger Lösung und dergleichen mehr zur Fixirung der Theilungsfiguren angewendet. Auch die von RETZIUS empfohlene Ameisensäure habe ich versucht. Gegen das Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch möchte ich nur einwenden, dass die Präparate leicht nachdunkeln; gegen Chlorgold, dass, namentlich im Sommer, selbst bei Lichtabschluss, im Alkohol die Reduktion beginnt und dadurch auch die Zellsubstanz violett gefärbt wird; Pikrinsäure und Ameisensäure, jede für sich, bieten keinerlei Vorzüge vor der Chromsäure. Die besten Resultate habe ich mit Chrom-Ameisensäure und mit Platinchloridlösung erhalten. Die Chrom-Ameisensäure wird in der Weise bereitet, dass man zu etwa 200 Gramm einer $\frac{1}{3}$ %igen

Chromsäurelösung 4—5 Tropfen concentrirter Ameisensäure setzt. Die Flüssigkeit muss jedes Mal vor dem Gebrauch frisch bereitet werden. Die Objekte werden frisch in kleinen Stücken in die Lösung gegeben, nach 12 bis 24 Stunden gut in Wasser ausgewaschen, dann langsam in Alkohol erhärtet. Man nimmt Anfangs 60—70%igen und erst nach 24—36 Stunden absoluten Alkohol. Platinchlorid verwende ich gleichfalls in $\frac{1}{3}$ %iger Lösung: es wirkt in ähnlicher Weise wie Goldchlorid, hat aber den Vortheil, dass es durch Licht und Wärme nicht reducirt wird. Die Objekte werden wieder etwa 24 Stunden in der Lösung gelassen, dann ausgewaschen und in ähnlicher Weise, wie die Chrom-Ameisensäurepräparate weiter behandelt. Durch Chrom-Ameisensäure quellen die Chromatinfäden etwas auf, so dass die Längsspaltung der Fäden des Knäuels und des ersten Stadiums des Muttersterns meistens verschwindet. Durch Platinchlorid verschrumpfen die Chromatinfäden etwas, die unter dem Namen der PFITZNER'schen Chromatinkugeln beschriebenen Gebilde werden deutlich sichtbar (gerade so wie nach Goldchloridbehandlung) und die Längsspaltung der Fäden und Schleifen tritt außerordentlich scharf hervor. Beide Methoden ergänzen sich also: die Fehler der einen werden durch die der anderen ausgeglichen.

Sind die Theilungsfiguren fixirt, so handelt es sich darum, sie möglichst gut zu färben. Sehr intensive blaue Färbung taugt nichts, da man dann die Fäden und Schleifen nicht mehr in ihrem ganzen Verlauf verfolgen kann: daher habe ich z. B. das Gentionviolett vermieden: ich habe mit ihm immer zu intensive Färbungen erhalten: vielleicht habe ich aber noch zu wenig Übung damit. Ich habe fast ausschließlich GRENACHER'sches Hämatoxylin und Safranin verwendet. Ich verwende nur solches Hämatoxylin, welches schon lange, mindestens ein paar Monate, gestanden hat; es wirkt dasselbe, wie schon RANVIER und FLEMMING angegeben haben, besser, als frisch bereitetes. Man färbt in einer mit destillirtem Wasser sehr stark verdünnten Lösung und wäscht die Präparate, nachdem sie etwa 24 Stunden in derselben gelegen haben, in destillirtem Wasser und darauf in salzsaurem Alkohol aus. Oder man färbt in stärkerer oder mäßig verdünnter Lösung kurze Zeit: wenn man will, bei gelinder Erwärmung. Allzu intensiv darf man nicht färben, da man sonst die Fäden nicht mehr verfolgen kann. — Die Safraninlösung wird in der Weise bereitet, dass man eine überschüssige Menge von Safranin in absoluten Alkohol giebt, mehrmals aufrührt, 24 Stunden stehen lässt, abfiltrirt und das Filtrat mit der gleichen oder doppelten

Menge Wassers verdünnt (vgl. PFITZNER, STRASBURGER und FLEMING). Es wird angegeben, man solle die Präparate 12—24 Stunden in einer solchen Lösung liegen lassen; es genügen aber meist 2—4 Stunden, um eine gute Färbung zu erzielen, nur muss die weitere Behandlung eine vorsichtige sein. Aus der Safraninlösung werden die Präparate in absoluten Alkohol gebracht, daselbst wiederholt umgewendet und so lange darin gelassen, als beim Umwenden noch eine sichtbare Farbwolke zurückbleibt. Es genügen meist zwei Minuten. Jedoch lässt sich in dieser Beziehung keine allgemein gültige Regel aufstellen und Jeder, der sich zum ersten Mal des Safranins zum Färben bedient, wird sich auf das Misslingen zahlreicher Färbungen gefasst machen müssen. — Aus dem Alkohol werden die Präparate in Nelkenöl gebracht und schließlich in Dammarlack eingeschlossen. Wie lange sie in Nelkenöl bleiben müssen, hängt von der Beschaffenheit desselben ab; ich habe einmal ein Nelkenöl gehabt, durch das auch nach vierzehn Tagen das Safranin aus den Chromatinfäden nicht extrahirt war. Meistens ist es aber, wie schon FLEMMING angeführt hat, rathsam, die Präparate nur kurze Zeit, wenige Minuten, im Nelkenöl zu lassen. Sowohl mit Hämatoxylin als mit Safranin erzielt man ganz prächtige, scharfe Tinktionen.

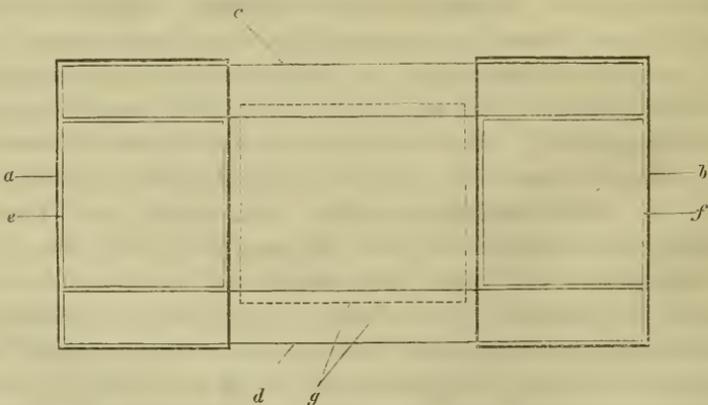
Später bin ich durch Zufall, — in Folge einer missglückten Färbung — auf eine Methode verfallen, die noch erheblich bessere Resultate giebt, als die beiden genannten. Sie besteht in einer Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Safranin. Mischt man beide Färbemittel, so bekommt man regelmäßig einen sehr feinen Niederschlag, weil das Hämatoxylin in Körnern und Flocken ausgeschieden wird. Filtriren nützt nichts, da im Filtrat alsbald wieder ein Niederschlag auftritt. Man muss daher beide Färbemittel nach einander einwirken lassen und dadurch wird die Methode etwas complicirt. Die außerordentliche Schärfe und Pracht der Tinktionen entschädigt aber reichlich für das Bischen mehr Mühe, das man an die Präparate wendet. Man färbt zuerst sehr schwach mit Hämatoxylin, so schwach, dass man die Präparate ohne nachträgliche Färbung nicht weiter brauchen könnte, wäscht dann gut in Wasser und darauf in schwach angesäuertem Alkohol aus und färbt nun mit Safranin in der oben angegebenen Weise. Diese Methode wird von keiner anderen erreicht.

Was die Art der Beobachtung betrifft, so versteht es sich wohl von selbst, dass ich mich der besten optischen Hilfsmittel

bedient habe. Ich habe meistens mit ZEISS' homogener Immersion $\frac{1}{13}$ und dem ABBÉ'schen Beleuchtungsapparate gearbeitet. Später habe ich auch die ausgezeichnete HARTNACK'sche homogene Immersion Nr. III, $\frac{1}{24}$, benutzt. Mit Vorliebe habe ich bei grünem Licht untersucht, das man sich am einfachsten durch eine grüngefärbte, zwischen Mikroskop und Lichtquelle gestellte Glasplatte verschaffen kann; es wurde diese Methode zuerst von ENGELMANN in einer Arbeit über Flimmerzellen in PFLÜGER's Archiv empfohlen. Die nach der zuletzt angegebenen Methode gefärbten Figuren sehen in grünem Lichte aus, als ob sie mit Tinte gezeichnet wären.

Eine wesentliche Verbesserung der Untersuchungsmethoden habe ich dadurch erreicht, dass ich mir Objektträger konstruirte, die es mir ermöglichten, die in Theilung begriffenen Zellen von beiden Seiten anzusehen. Da sich diese Methode auch für andere Untersuchungen, so namentlich für die Beobachtung von Furchungsstadien bei kleinen Eiern, empfiehlt, so will ich die Herstellung dieser Objektträger genauer beschreiben. Es werden zwei Gläser von der Dicke der gewöhnlichen Objektträger in einiger Entfernung von einander auf eine ebene Fläche gelegt und mit Kanadabalsam, der in Chloroform gelöst ist, überstrichen. Ich habe diese beiden Gläser in der von mir benutzten Größe auf der beigegebenen Figur mit starken Linien gezeichnet (*a* und *b*). Diese beiden Objektträger werden nun durch zwei Glasstäbe (*c* und *d*) mit einander verbunden; zwischen

Fig. 1.



die Glasstäbe klebt man auf die beiden Objektträger Gläser von der auf der Figur angegebenen Größe (*e* und *f*). Durch die Verbindung aller dieser Stücke wird ein Rahmen gebildet. Um das Festwerden des Kanadabalsams zu beschleunigen, legt man den Objektträger

auf den Ofen oder erwärmt ihn auf einem Drahtnetz über der Gasflamme. Sodann kehrt man den Rahmen um, bestreicht die Glasstäbe *c* und *d* an ihrem inneren Rande in der Mitte mit Kanadabalsam und legt über die Öffnung des Rahmens ein Deckgläschen von der dünnsten Sorte und von der auf der Figur mit punktierten Linien angegebenen Größe (*g*). Dieses Deckgläschen dient nun als eigentlicher Objekträger. Man bringt auf dasselbe das Präparat mit einem Tropfen Dammarlack und bedeckt es natürlich wieder mit einem möglichst dünnen Deckgläschen. Das Präparat ist also zwischen zwei gleich dünnen Deckgläschen eingeschlossen und kann nun von beiden Seiten mit den stärksten Systemen angesehen werden.

Es ist wohl begreiflich, dass man durch die Betrachtung von beiden Seiten einen viel besseren Einblick in die Figuren gewinnt, als bei der bisher allein geübten Betrachtung von nur einer Seite. Einige der wichtigsten Resultate verdanke ich ausschließlich dieser Methode.

Ich habe die meisten Figuren mit Hilfe* der Camera von NACHET bei ausgezogenem Tubus (ZEISS'sches Stativ V^a) auf einer wegen der sonst statthabenden Verzerrung der Bilder schiefen Ebene in der Höhe des Mikroskopfußes bei Ocular II und ZEISS $\frac{1}{15}$ skizzirt. Die dem Beschauer zugewendeten Fäden und Schleifen habe ich dunkel, die abgewendeten blass gehalten. Die Zeichnungen entsprechen genau den Präparaten; ich habe jedes Schematisiren ängstlich vermieden und jede Schleife und jeden Faden genau in derselben Anordnung, Länge und Form gezeichnet, wie sie zu sehen sind. Wenn ich mir in irgend einem Punkte eine Freiheit gestattet habe, so ist dies im Text ausdrücklich erwähnt; übrigens ist dies nur selten und nur in zweifellos unwichtigen Fällen geschehen.

Ich möchte diese Vorbemerkungen mit den Worten FLEMMING's schließen: »Ich würde eine Kritik und Nachprüfung meiner Resultate nur dann als vollgültig anerkennen können, wenn man sich dabei der erwähnten Mittel oder anderer, gleich guter, oder gar besserer bedienen will.«

Die Litteratur über die indirekte oder, wie man sie nach SCHLEICHER nennt, karyokinetische Zelltheilung ist in jüngster Zeit ganz außerordentlich angewachsen und fast jedes Heft jeder biologischen Zeitschrift bringt neue Thatsachen. Es beweist dies das lebhaft

Interesse, welches man allgemein diesem Gegenstande zuwendet; denn, wenn man auch noch weit entfernt ist, einen vollständigen Einblick in die bei der Zelltheilung ablaufenden Vorgänge zu besitzen, so fühlt man doch unwillkürlich die große Wichtigkeit, welche eine genaue Kenntnis dieser Vorgänge für das Verständnis des Baues und der Lebenserscheinungen der Zelle und damit zugleich des ganzen Körpers besitzt.

In der Erforschung der Zelltheilung machen sich schon jetzt zwei Richtungen bemerkbar. Die eine sucht die Verbreitung dieser Erscheinung im Thier- und Pflanzenkörper und ihre Beziehung zum Wachsthum zu ermitteln, die andere beschäftigt sich vorwiegend mit den feineren Details der Erscheinung. Auch hat man bereits angefangen, die Bedeutung der Zelltheilung für pathologische Prozesse zu untersuchen, und es ist zu erwarten, dass namentlich die Lehren von der Entzündung und Neubildung, von der Metastasirung der Geschwülste u. dgl. m. eine festere Basis erlangen werden.

Ich will im Folgenden auf die Litteratur nur in so weit eingehen, als es unumgänglich nothwendig ist. Dies glaube ich mir um so eher gestatten zu dürfen, als ohnedies erst vor Kurzem FLEMMING in seinem Werke über »Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung« eine geradezu musterhafte und nahezu erschöpfende historische Auseinandersetzung gegeben hat. Seit dem Erscheinen dieses Werkes sind nur wenig Arbeiten erschienen, die auf das Detail der Vorgänge Bezug nehmen.

Die wichtigsten Arbeiten über Zelltheilung sind folgende:

- WALTHER FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv f. mikr. Anatomie. I. Theil, 16. Bd. 1879. — II. Theil, 18. Bd. 1880. — III. Theil, 20. Bd. 1882.
- Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, VOGEL. 1882.
- EDUARD STRASBURGER, Über den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kerntheilung zur Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anatomie 21. Bd. 1882.
- Derselbe, Die Kontroversen der indirekten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anatomie. 23. Bd. 1884.
- GUSTAV RETZIUS, Studien über die Zelltheilung. Biologische Untersuchungen. Herausgegeben von G. RETZIUS. Stockholm. Erschienen am 20. Dec. 1881.
- EMIL HEUSER, Beobachtungen über Zellkerntheilung. Botanisches Centralblatt. 1884. Nr. 1—5.

Durch diese Aufzählung soll keineswegs gesagt sein, dass die Arbeiten SCHLEICHER's, PEREMESCHKO's, MARTIN's, ARNOLD's, BARANETZKY's etc. nicht viel des Wichtigen und Interessanten ent-

halten; aber für die Kenntnis der feineren Details der Kern- und Zelltheilungsvorgänge haben sie doch eine geringere Bedeutung als die angeführten. Mit einer interessanten, für das Verständnis der Zelltheilung vielleicht wichtigen Thatsache sind wir auch durch BALBIANI (Comptes rend. 1876) und PFITZNER (Morphol. Jahrb. 1882) bekannt geworden. Die Schriften des letztgenannten Autors, in denen von Zelltheilung die Rede ist, sind folgende: 1) Die LEYDIG'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra mac. Diss. Kiel 1879. — 2) Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. 6. Bd. 1881. — 3) Über den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morphol. Jahrb. 7. Bd. 1882. — 4) Nervenendigung im Epithel. Ebenda. — 5) Beobachtungen über weiteres Vorkommen der Karyokinese. Arch. f. mikr. Anatomie. 20. Bd. 1882. — 6) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anatomie, 22. Bd. 1883. — Für wichtig halte ich nur die dritte der citirten Schriften; jedoch bemerke ich, dass ich die Schrift über die »LEYDIG'schen Zellen« nicht gelesen habe, was übrigens gewiss nicht von Belang ist, da sich bei PFITZNER in den späteren Schriften fast Alles wiederholt, was in den früheren enthalten war.

Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse der Zelltheilung ist folgender¹:

Die indirekte oder karyokinetische Zelltheilung geht mit einer Metamorphose des Zellkerns einher. Diese besteht in der Bildung einer aus Fäden zusammengesetzten Figur, der Kerntheilungs- oder Kernfigur. Die Kerntheilungsfigur setzt sich aus der achromatischen Figur oder Kernspindel und aus der chromatischen Figur zusammen. Die achromatische Figur baut sich aus den mit den specifischen Kernfärbemitteln nicht färbbaren Substanzen des Kerns (FLEMMING) oder vielleicht des Zellkörpers (STRASBURGER) auf und stellt ein Fädenbündel von meist spindelförmiger, manchmal cylindrischer Gestalt dar, das die beiden Theilungspole der Zelle mit einander verbindet. Von den Enden der Spindel laufen Strahlen in die Zellsubstanz aus. — Die chromatische Figur baut sich aus den färbbaren Substanzen des Kerns, den Nucleolen und Gerüstfäden, auf und durchläuft während der Theilung eine regelmäßige Reihenfolge von Formationen. Zunächst ordnet sich die ganze chromatische

¹ Ich folge in dieser Darstellung hauptsächlich FLEMMING.

Substanz zu einem Faden an, der in dichten, unregelmäßigen Windungen den Kern durchzieht; indem sich der Faden allmählich verkürzt und dicker wird, werden die Windungen weniger zahlreich und der Knäuel im Ganzen lockerer. Darauf theilt sich der Faden in einzelne Abschnitte oder Segmente, welche sich wahrscheinlich schon frühzeitig der Länge nach in paarige Hälften spalten (FLEMING). Alle diese verschiedenen Formationen werden unter der Bezeichnung der Knäuelform des Mutterkerns zusammengefasst. Eine Regelmäßigkeit in der Anordnung und dem Verlauf der Fäden lässt sich zu dieser Zeit noch nicht erkennen: eben so wenig lässt sich ein Zusammenhang zwischen der Knäuelbildung und dem Auftreten der Pole und Strahlungen nachweisen (FLEMING). Dagegen ist nach HEUSER bei langgestreckten Kernen von Pflanzen im Verlauf der Knäulfäden immerhin in so fern eine Regelmäßigkeit zu erkennen, als sie der Mehrzahl nach quer zur Längsachse des Kernes ziehen. Da nun die Pole der Kernspindel später an den Längenseiten des Kernes auftreten, so lässt sich vermuthen, dass ein Zusammenhang zwischen der Knäuelbildung und dem Auftreten der Kernspindel existire.

Die weitere Ausbildung geht in der Weise vor sich, dass sich die Fadensegmente gegen den Äquator des Kernes zusammenziehen und um die Mitte des achromatischen Fadenbündels anordnen. Sie nehmen dabei die Form von Schleifen an, die so angeordnet sind, dass die Schleifenwinkel nach dem Centrum, also gegen den Mittelpunkt der Theilungsachse, die freien Enden der Schleifenschenkel nach außen sehen. Dadurch erhält die Figur die Form eines Sternes; FLEMING bezeichnet daher dieses Stadium als Sternform des Mutterkerns (STRASBURGER's Kernplatte). Wenn auch ab und zu die Längsspaltung der chromatischen Fäden sich verzögert, so ist sie doch regelmäßig am Ende dieses Stadiums vollendet (FLEMING). Diese zuerst von RETZIUS und PFITZNER bestätigte Erscheinung wurde von STRASBURGER lange bestritten, bis er sie neuerlich, namentlich unter dem Einflusse der Untersuchungen HEUSER's, gleichfalls bestätigte.

Aus der Sternform geht die chromatische Figur nach FLEMING in das Stadium der Umordnung oder Äquatorialplatte über; es geschieht dies in der Weise, dass die Schwesterhälften je einer Schleife, die durch die Längsspaltung entstanden sind, aus einander weichen und die eine nach dem einen, die andere nach dem anderen Pol hinwandert. Der Modus, nach welchem dies geschieht,

und die Veränderungen, welche die Fäden in ihrer Form dabei erfahren, wurden von HEUSER festgestellt. In diesem Stadium erscheint die chromatische Figur parallel mit der Äquatorial- oder Theilungsebene an beiden Seiten abgeplattet; daher der von FLEMMING ursprünglich gewählte Ausdruck Äquatorialplatte, den er aber neuerdings lieber durch »Umordnungsphase« ersetzt wissen will. Auf das Detail des ganzen Vorganges soll später eingegangen werden.

Die beiden Hälften der Äquatorialplatte weichen nun aus einander, indem sie gegen die Pole vorrücken. Nach FLEMMING behalten dabei die Fäden ihre Schleifenform bei, während nach HEUSER und STRASBURGER der eine Schenkel jeder Schleife zunächst mehr polar, der andere mehr äquatorial gerichtet ist: darauf biegt sich das polare Ende jedes Fadens hakenförmig um, während die frühere Biegung sich ausgleicht. Auf diese Weise bilden sich wieder Schleifen aus, deren Schenkel Anfangs von ungleicher Länge sind und deren Winkel sich nach den Polen der Kernspindel kehren. Die beiden Hälften der chromatischen Figur nehmen dadurch wieder Sternform an, wesshalb FLEMMING dieses Stadium als das der Tochtersterne oder der Sternform der Tochterkerne bezeichnet hat.

Darauf bilden sich durch theilweise Verbindung der Schleifen der Tochtersterne die Tochterknäuel oder Knäuelform der Tochterkerne aus. Aus dieser Form geht dann wieder das Gerüst des ruhenden Kernes hervor. Es wiederholt demnach jeder Tochterkern bei seiner Ausbildung in umgekehrter Reihenfolge die Stadien des Mutterkernes (FLEMMING). Die Angaben RETZIUS' unterscheiden sich nur in untergeordneten und z. Th. schon aufgeklärten Punkten von denen FLEMMING's.

FLEMMING giebt folgendes Schema der Hauptphasen der Kerntheilung:

- | | |
|-------------------------------------|-----------------------------|
| Mutterkern (Gerüst, Ruhe). | Tochterkern (Gerüst, Ruhe). |
| 1) Knäuelform (Spirem). | 5) Knäuelform (Dispirem). |
| ↓ 2) Sternform (Aster). | ↑ 4) Sternform (Dyaster). |
| → 3) Umordnungsphase (Metakinesis). | |

Angesichts der so genauen Arbeiten FLEMMING's, RETZIUS' und STRASBURGER's musste ich mir gleich von Anfang an bewusst sein, dass es schwer halten würde, viel Neues und Wichtiges zu finden. Nur schien mir die ganze Darstellung des Vorganges so complicirt und unverständlich zu sein, dass ich hoffen durfte, bei aufmerksamer Untersuchung denn doch noch etwas mehr Klarheit in die Sache bringen zu können. Ja, ich nährte im Stillen sogar die etwas

unbescheidene Hoffnung, wenn mich die Geduld nicht im Stiche ließe, zu einer Theorie des ruhenden Kerns und dadurch vielleicht auch der Zelltheilung selbst zu gelangen.

Ich habe mich, wie gesagt, zunächst an Proteus gewendet, dessen Gewebe mir schon vor längerer Zeit durch die Größe ihrer Zellkerne aufgefallen waren. Später habe ich aber fast ausschließlich Salamanderlarven als Untersuchungsobjekt verwendet und hier einerseits die an Proteus gewonnenen Resultate bestätigen, andererseits dieselben nicht unerheblich erweitern können. Die Salamanderlarven haben vor Proteus zwei entschiedene Vortheile: erstens sind die Zellkerne hier noch größer, als selbst bei Proteus, und zweitens ist es nicht nöthig, Schnitte anzufertigen. Ich habe hier hauptsächlich die Epithelplatte vom Mundboden des Kiemengerüsts verwendet, die sich, wie schon FLEMMING hervorhob, durch die einfache Schichtung der Zellen zu Kerntheilungsstudien besonders eignet. Die Präparation dieser Epithelplatte hat mich FLEMMING gelehrt und ich bin ihm dafür zu großem Danke verpflichtet. Von Proteus habe ich hauptsächlich die Haut und die Nieren verwendet; die Haut deshalb, weil ich hoffte, hier etwas Näheres über die Stellung der Pole und die Beziehung der Zelltheilung zum Wachsthum zu erfahren; die Nieren, weil es mir aufgefallen war, dass man hier an den Kerntheilungsfiguren die achromatische Spindel meist deutlicher sieht, als an den Zellen anderer Organe. Auch Tritonlarven habe ich mehrmals zur Untersuchung herangezogen und hier wiederholt Gelegenheit gehabt, die Zelltheilung am lebenden Objekte zu studiren. Etwas Neues ist aber dabei nicht herausgekommen und ich halte mich daher bei meiner Beschreibung ausschließlich an die Befunde an fixirten und gefärbten Präparaten.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Befunde über. Die meisten von FLEMMING aufgestellten Bezeichnungen will ich beibehalten, obwohl nicht alle ganz glücklich gewählt sind.

1) Phase:

Knäuelform der Kernfigur. Mutterknäuel.

Die ersten Veränderungen, die man an Zellen gewahrt, die sich zur Theilung anschicken, bestehen in einer Vergrößerung des Kerns und einer Vermehrung der chromatischen Substanzen; ungefärbt erscheinen solche Kerne stärker lichtbrechend, gefärbt dunkler. Zugleich bemerkt man, dass das Chromatin sich namentlich an der

Oberfläche des Kerns, dicht unter der jetzt deutlicher hervortretenden achromatischen Hülle, ansammelt. Die Nucleolen und nucleolenartigen Gebilde, die im Gerüste oder Netzwerke ruhender Kerne liegen, schwinden allmählich und gehen in der Bildung eigenthümlicher Fäden auf, die scheinbar regellos den Kern durchziehen. Diese Fäden haben Anfangs unregelmäßige, gezackte, rauhe Ränder und färben sich auch bei langer Einwirkung der specifischen Kernfärbemittel viel blasser als später, wenn sie glattrandig geworden sind. Sie sind, wie gesagt, an der Oberfläche des Kerns viel reichlicher vorhanden als in dessen Binnenraum, der nur von verhältnismäßig wenigen Fäden durchsetzt wird. Von den rauhen Rändern derselben sieht man zu dieser Zeit häufig zarte Fortsätze ausgehen, die wieder mit anderen ähnlichen Fortsätzen benachbarter Fäden in Verbindung treten und ein feines Netzwerk bilden können. Es ist schwer und meist nur bei Berücksichtigung späterer Stadien möglich, sich davon zu überzeugen, dass schon jetzt die Fäden nicht mehr ganz regellos und ohne Ordnung über und durch den Kern verlaufen; doch kann man bei genügender Ausdauer und bei Vergleichung zahlreicher Präparate erkennen, dass sie bei länglichen Kernen eine Vorliebe zeigen, quer zur Längsachse zu verlaufen.

Die unregelmäßig gezackte Form der Fäden und der Umstand, dass man von ihren Rändern zuweilen zarte Fortsätze auslaufen sieht, scheinen mir für das Verständniss des Zustandekommens des Knäuels von großer Wichtigkeit zu sein. Denn es gewinnt dadurch den Anschein, als ströme das Chromatin von allen Seiten her aus zarten vorgebildeten Bahnen zusammen, um schließlich den gröbereren Fäden des Knäuels den Ursprung zu geben. Bemerkenswerth ist auch, dass während in ruhenden Kernen die gröbereren Massen des Chromatins, vor Allem die Nucleolen, im Binnenraume des Kerns liegen, sie, allerdings in anderer Form, beim Beginn der Theilung vornehmlich die Oberfläche aufsuchen.

Die Regelmäßigkeit des Fadenverlaufes, die man in solchen Anfangsstadien oft mehr vermuthen muss, als klar erkennen kann, tritt alsbald mit größerer Entschiedenheit hervor. Zugleich werden die Fäden dicker, nehmen Tinktionsmittel begieriger auf und ziehen die zarten seitlichen Fortsätze vollends ein. Ihre Ränder bleiben aber noch durch geraume Zeit rauh und uneben und sie selbst zeigen ein eigenthümliches körniges Aussehen, auf das ich später noch genauer zu sprechen kommen werde. Mit dem Auftreten dieser Veränderungen tritt der Kern in das Stadium des dichten

Knäuels ein. Ich habe einen solchen auf Taf. VII Fig. 1 in Oberflächenansicht abgebildet. Man sieht da vor Allem, wie die Fäden in vielen dichten Windungen, mit ungefähr gleichen Abständen von einander die Oberfläche des Kerns überziehen. Man sieht aber auch, dass sich schon eine gewisse Ordnung geltend macht. Namentlich ist es eine bestimmte, aber keineswegs scharf begrenzte Stelle an der abgebildeten Kernhälfte, die durch den Verlauf der Fäden besonders charakterisirt wird. Ich habe diese Stelle auf der beigegebenen Orientirungstafel mit einer punktirten Linie umzogen und mit dem Buchstaben *P* bezeichnet. Ich will sie aus einem später zu erörternden Grunde als Polfeld bezeichnen und die betreffende Kernseite als Polseite des Kerns; die entgegengesetzte, von mir nicht abgebildete, sondern nur auf Taf. XII Fig. 1 *c* schematisch dargestellte Hälfte will ich die Gegenpolseite nennen.

Der Fadenverlauf ist nun folgender. Zahlreiche Fäden, wie die mit 1 bis 9 bezeichneten, ziehen, von der Gegenpolseite kommend, an der Polseite bis in die Nähe des Polfeldes oder in dieses selbst, biegen hier schleifenförmig um und kehren dann wieder in vielen kleinen, unregelmäßigen, zackigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurück. Meistens halten sie sich in ihrem ganzen Verlauf dicht an der Oberfläche oder ziehen auch, wiewohl seltener, nachdem sie im Polfeld eine Schlinge gebildet haben, durch den Binnenraum des Kerns zur Gegenpolseite zurück (vgl. 7). Andere Fäden, deren Zahl übrigens immer eine kleinere ist (10, 11, 12, 13, 15), ziehen, gleichfalls von der Gegenpolseite kommend, quer durch die Kernhöhle zum Polfeld, bilden hier gleichfalls eine Schlinge und benutzen wieder die Kernhöhle zum Rückweg. Man könnte also zwischen peripherischen und centralen Fäden unterscheiden: doch ist zwischen beiden kein principieller Unterschied. Es giebt endlich auch Fäden, welche in die Nähe des Polfeldes ziehen und hier scheinbar plötzlich endigen (14, 16, 17); doch kann man sich durch Tieferstellen des Tubus meistens überzeugen, dass sie an ihren scheinbaren Enden in den Binnenraum hinabtauchen. Natürlich müssen auch dadurch Schleifen zu Stande kommen, die nur beträchtlich weiter oder offener ausfallen, als die anderen. Zuweilen (19, 20) berühren die Schleifen nur mit ihrem Scheitel die Oberfläche.

Wendet man ein solches Präparat um und betrachtet es von der anderen Seite, so erhält man ungefähr den Eindruck, den ich mit meinem Schema 1 *c*, Taf. XII, wiederzugeben gesucht habe. Die Fäden sind in ihrem Verlauf meist quer zur Längsachse des Kerns

gerichtet. Bekommt man ein solches Stadium von der Seite zu Gesicht, so nimmt es sich etwa aus, wie ich es auf dem Schema 1 a dargestellt habe. Es ist übrigens außerordentlich schwierig, solche Bilder vollkommen naturgetreu zu zeichnen und ich habe mich daher nach vielen missglückten Versuchen entschlossen, außer der Zeichnung auf Taf. VII Fig. 1 nur einige Schemata zu geben. Ich kenne übrigens im ganzen Verlauf der Kerntheilung kein Stadium, das mühsamer zu untersuchen wäre, als das des dichten Knäuels, und ich bin erst ganz zu Ende meiner Arbeit, nachdem ich alle späteren Stadien untersucht und gezeichnet hatte, und nur durch genaue Berücksichtigung des Fadenverlaufes im lockeren Knäuel zu einem Verständnis dieses Stadiums gelangt.

Bei oberflächlicher Betrachtung glaubt man ein buntes Gewirr von Fäden vor sich zu sehen, das von keiner Ordnung beherrscht wird. Man muss schon ziemlich geübt und an solche Bilder gewöhnt sein, um sich vom queren Verlauf der Fäden zu überzeugen. Noch schwieriger ist es, die Schlingenbildung am Polfeld zu konstatiren. Am leichtesten kann man sich noch davon überzeugen, dass die Fäden der Mehrzahl nach an der Peripherie des Kerns verlaufen und nur eine verhältnismäßig geringe Zahl den Binnenraum durchsetzt. Stellt man auf die Oberfläche ein, so gewahrt man die zahlreichen dichten Fadenwindungen; bei tieferer Einstellung sieht man am Rande die optischen Durchschnitte der Fäden, einen dicht neben dem anderen. und im Inneren nur einige wenige Fadendurchschnitte oder spärliche schief oder horizontal verlaufende Fäden; geht man schließlich noch weiter in die Tiefe, so wiederholt sich das frühere Oberflächenbild.

Es wäre jetzt noch die Frage zu erörtern, ob, wie STRASBURGER meint und wie auch FLEMMING vermuthet, die chromatischen Substanzen einen einzigen kontinuierlich zusammenhängenden Faden bilden, oder aber, ob eine größere, vielleicht von allem Anfang an bestimmte Zahl von Fäden vorhanden sei. Ich werde diese Frage weiter unten noch genauer erörtern und bemerke hier nur, dass, meiner Erfahrung nach, die Zahl der Fäden eine ziemlich große ist. Allerdings gelingt es oft genug, einen Faden auf weite Strecken hin zu verfolgen, so dass ich selbst Anfangs geneigt war, mir alle Fäden mit einander in Zusammenhang zu denken, bei großer Geduld aber kommt man doch regelmäßig an eine Stelle, wo jede weitere Verfolgung unmöglich wird, entweder weil hier mehrere Fäden mit einander verschmolzen sind oder der verfolgte Faden thatsächlich endigt.

Zwischen den Fäden und im Binnenraum des Kerns findet sich eine klare, nicht färbbare Substanz, die ich mit R. HERTWIG als Kernsaft bezeichnen will, da sie sich zweifellos aus dem Kernsaft des ruhenden Kerns herleitet. Eine Strahlung oder irgend eine Struktur habe ich daran zu dieser Zeit nicht wahrnehmen können. Gegen den Zelleib wird der Kern von einer dünnen achromatischen Hülle begrenzt.

Was das Verhalten des Zelleibes selbst betrifft, so kann ich darüber nur wenig berichten. Alles, was ich weiß, beschränkt sich darauf, dass der Kern von einer hellen, körnchen- und fadenlosen, durchsichtigen Substanz umgeben wird. Eine Strahlung habe ich auch am Zelleib nicht gesehen.

Bei der Lektüre der Arbeiten FLEMMING's, STRASBURGER's und RETZIUS' merkt man alsbald, dass diese Forscher unter denselben Schwierigkeiten gelitten haben, die ich oben hervorgehoben habe. Auch entsprechen die Zeichnungen FLEMMING's und RETZIUS' nicht genau den thatsächlichen Verhältnissen. Nirgends ist der Unterschied zwischen peripherischen und centralen Fäden hervorgehoben, nirgends auch der quere Fadenverlauf zu erkennen. Die Zeichnung bei RETZIUS, Fig. 2 b, entspricht schon desshalb dem Sachverhalte nicht, weil die Fäden zu glattrandig erscheinen. Am getreuesten ist noch das Bild STRASBURGER's auf Taf. XXVII Fig. 182, nur dass sich die Kernfigur schon mehr dem lockeren Knäuel nähert. STRASBURGER bemerkt auch ganz richtig, dass der oder die Fäden Anfangs nicht glattrandig seien. Die Angaben PEREMESCHKO's kann ich füglich übergehen.

Aus dieser Form des dichten Knäuels geht, wie schon FLEMING, RETZIUS und STRASBURGER und neuerdings auch HEUSER hervorgehoben haben, durch allmähliche Verkürzung und Verdickung der Fäden der lockere, dickfadige Knäuel hervor. Übergangsstadien vom dichten zum lockeren Knäuel habe ich auf Taf. VII Fig. 2 u. 3 abgebildet. Beide Figuren sind bei Oberflächeneinstellung gezeichnet. Die erste derselben führt uns wieder die Polseite eines Knäuels vor Augen, während die andere einen Kern aller Wahrscheinlichkeit nach schief von der Seite, also nicht ganz rein vom Pol, darstellt. Ich will mich hauptsächlich an die erste der beiden Figuren halten, da sie die verständlichere ist. Die Fäden sind mehr glattrandig geworden und tingiren sich noch intensiver als früher mit den specifischen Kernfärbemitteln. Die größeren wellenförmigen Biegungen weisen, wie auch früher, kleine sekundäre Knickungen und Krümmungen auf,

die aber schon weniger zahlreich geworden sind. Auf der Orientirungstafel habe ich wieder das Polfeld der Fig. 2 mit einer punktirten Linie umzogen. Hier sieht man wieder zahlreiche, etwa zwanzig oder etwas mehr Schlingen, welche sich bald mehr, bald weniger regelmäßig mit ihrem Winkel gegen das Polfeld stellen. Freilich sieht es an vielen Stellen aus, als hörten die Fäden oder Schlingen plötzlich auf; dies ist aber nicht der Fall, denn ich habe mich an Präparate aufs sicherste überzeugt, dass am Polfeld sich kein einziges wirkliches Fadenende vorfindet. Wo also die Fäden an der Oberfläche verschwinden, tauchen sie in die Tiefe, um die Gegenpolseite aufzusuchen. Hier finden sich nun allerdings viele thatsächliche Fadenenden vor: auch habe ich an der Gegenpolseite der abgebildeten Figur ein nucleolenartiges Gebilde an der Oberfläche des Kerns im Verlauf eines Fadens gesehen. Um wirkliche Nucleolen handelt es sich aber in solchen Fällen nicht; vielmehr sind diese schon längst in die Fadenbildung aufgegangen.

Wenn ich sage, dass an abgebildeten Präparate keine wirklichen Fadenenden am Polfelde zu sehen waren, so soll damit keineswegs gesagt sein, dass solche absolut fehlen müssen. Auf der Fig. 3 sieht es an ein paar Stellen aus, als ob dichotomische Theilungen von Fäden vorkämen. Dies ist aber nur scheinbar und rührt daher, dass der eine Faden dicht an einen benachbarten herantritt und hier in den Binnenraum des Kerns umbiegt. An zwei Stellen sieht man gröbere Massen von Chromatin, die offenbar durch Verquellung und Verschmelzung je zweier Fäden zu Stande gekommen sind.

Die Fig. 4, 5 *A* und *B*, 6 *A* und *B* auf Taf. VII, so wie die Fig. 8 *A* und *B* auf Taf. X führen uns typische Bilder wohl ausgebildeter lockerer Knäuel vor Augen. Sie stammen alle aus der Epidermis der Salamanderlarve und ich will nur bemerken, dass die letzterwähnte Figur ein etwas weiter entwickeltes Stadium darstellt, als die anderen. Ich beziehe mich bei der Beschreibung zunächst auf die Fig. 6 *A* und *B*. Ich habe diese Figur in zwei Ansichten gezeichnet: von der Oberfläche und zwar von der Polseite des Kerns (6 *A*) und im optischen Schnitt (6 *B*). Auf der Orientirungstafel habe ich wieder das Polfeld mit punktirten Linien umzogen. Man sieht auf der abgebildeten Figur, die, wie alle anderen, vollkommen naturgetreu dargestellt ist, vor Allem wieder die Schleifenbildung im oder in der Nähe des Polfeldes. Die Zahl der hier zusammentreffenden Schleifen beträgt, wie schon früher beim

dichten Knäuel, etwa zwanzig, denn von allen gezeichneten Fäden endigen nur zwei (5 und 13) an dem einen Ende frei an der Oberfläche des Kerns. Am schönsten tritt die Schleifenbildung an den Fäden 1, 2, 4, 10, 11, 15, 19 und 20 hervor; aber auch an den Fäden 9, 13, 16, 17 und 22 ist sie ganz wohl erkennbar; man braucht nur das Durchschnittsbild auf Seidenpapier zu zeichnen und über die Oberflächenansicht zu legen. Dann wird man sich auch überzeugen, dass die beiden unscheinbaren Punkte 12 und 21 nichts Anderes als die Scheitel ähnlicher, mehr central durch den Kern verlaufender Schleifen sind und dass endlich auch z. B. der Faden 7 an seinem polaren Ende in die Tiefe umbiegt, also wieder eine Art Schleife bildet. Wir haben also hier eine ganz typische Anordnung der Fäden vor uns, eine Anordnung, die darin besteht, dass die Fäden ihrer übergroßen Mehrzahl nach von der Gegenpolseite auslaufen, in mehreren sanften wellenförmigen Biegungen entweder an der Kernoberfläche oder durch den Binnenraum nach der Polseite ziehen, in der Nähe des Polfeldes schleifenförmig umbiegen und nun wieder in mehreren Windungen zur Gegenpolseite zurückkehren.

Wesentlich dasselbe lehrt auch die Fig. 5 *A* und *B*. Ich habe dieselbe von beiden Seiten, der Polseite *A* und der Gegenpolseite *B*, gezeichnet. Man merkt sofort den Unterschied zwischen den beiden Knäuselseiten. Von der Polseite nimmt er sich ganz ähnlich aus, wie der Knäuel der Fig. 6; auch hier treffen am Polfeld etwa zwanzig Schleifen zusammen. Sehr lehrreich ist eine aufmerksame Betrachtung der Gegenpolseite (Fig. 5 *B*), wiewohl man dabei einige Unklarheiten merken wird. Die Fäden sind hier der Mehrzahl nach ganz deutlich in ihrem Verlauf quer zur Längsachse des Kerns angeordnet; auch sind die Fadenenden einander meist sehr genähert, ja selbst z. Th. mit einander verquollen, so dass man sich leicht versucht fühlen könnte, die Existenz eines einzigen kontinuierlichen Fadens anzunehmen. Eine weitere Eigenthümlichkeit, die man bei der Untersuchung des Knäuels von der Gegenpolseite gewahrt, besteht darin, dass einzelne Fäden oder Schleifen in ihrem ganzen Verlaufe dieser Seite angehören. Eine solche Schleife findet man z. B. auf der abgebildeten Figur mit einem Sternchen bezeichnet. Die Zahl solcher, wie ich sie nennen möchte, entlegener oder dislocirter Schleifen ist nie sehr groß; ich habe selbst in extremen Fällen nur etwa vier bis fünf gezählt. — Manchmal, und dies ist namentlich bei sehr flachen Kernen der Fall, findet man, dass die

beiden Schenkel einer Schleife fast in ihrem ganzen Verlaufe der Gegenpolseite angehören, während der Scheitel derselben sich nach dem Polfeld kehrt (vgl. 14 auf der Orientirungstafel).

Ein hübsches Bild eines lockeren Knäuels führt uns auch die Fig. 4 vor. Sie betrifft einen sehr langgestreckten Kern und zeigt uns den Knäuel in fast reiner Seitenansicht. Das Polfeld ist ohne Weiteres erkenntlich. Die Zahl der gezeichneten Schleifen beträgt 13; doch waren auch einige im Binnenraum und an der anderen Seite des Kerns vorhanden, die ich aber bei Oberflächenansicht nicht darstellen konnte. Alles in Allem mögen auch hier etwa zwanzig mit ihrem Scheitel dem Polfelde zugewendete Schleifen vorhanden gewesen sein. Sehr klar tritt hier die quere Anordnung der Fäden hervor.

Endlich möge man noch die Fig. 8 *A* und *B* auf Taf. X betrachten; sie stellt einen etwas weiter entwickelten Knäuel von der Polseite *A* und der Gegenpolseite *B* dar. Auf der Orientirungstafel habe ich das Polfeld in die Gegenpolseite eingezeichnet, um das Verhältnis der beiden Kernseiten zu einander besser hervortreten zu lassen. Dass in der That dieser Knäuel im Verhältnis zu den auf Taf. VII Fig. 5 und 6 abgebildeten weiter entwickelt ist, beweist die größere Entfernung der Kernfäden von einander auf der Gegenpolseite. Im Übrigen zeigt der Knäuel fast ganz dasselbe Verhalten, wie diese; nur sind auch die kleinen unregelmäßigen Knickungen an den größeren, wellenförmigen Biegungen verschwunden, die man noch an den Knäulfäden der Figuren 5 und 6 gewahrt. Ein Verhalten, das uns schon am Knäuel der Figur 5 *B* aufgefallen war, findet sich auch hier, wiewohl noch besser und klarer ausgeprägt, wieder. Es ist dies das Vorkommen dislocirter Fäden oder Schleifen. Solcher Fäden findet man hier etwa drei oder vier. Überhaupt muss ich bemerken, dass ich die Anwesenheit solcher dislocirter Fäden für eine ganz gewöhnliche und regelmäßig vorkommende Erscheinung halte.

Zum Schluss verweise ich noch behufs einer bequemeren Übersicht des lockeren Knäuels auf das auf Taf. XII Fig. 2 gegebene Schema. Ich habe in demselben auch an der Gegenpolseite ein paar Fäden oder Schleifen eingezeichnet. In *a* sehen wir den Knäuel von der Seite, in *b* von der Polseite und in *c* von der Gegenpolseite. Der quere Verlauf der Fäden tritt namentlich in *a* und *c* hervor, muss aber bei der Ansicht *b* natürlicherweise verschwinden.

Ich habe in das Schema in *a* und *b* auch eine ganz kurze Kern-

spindel mit ihren Polen eingezeichnet und will dies hier zu rechtfertigen suchen. Ausführlicher und, wie ich hoffe, vollkommen genügend werde ich wohl durch die Darstellung der späteren Stadien selbst gerechtfertigt werden. Ich bitte den Leser, auch auf die folgenden Schemata 3 bis 6 einen kurzen Blick zu werfen und die für die Kerntheilungsvorgänge übliche Nomenclatur im Gedächtnis zu behalten. Als Theilungsachse bezeichnet man die Linie, welche die Pole der Kernspindel verbindet; als Theilungsebene die Ebene, welche man durch den Mittelpunkt der Theilungsachse und senkrecht auf diese legt. Die Schemata sollen nun zeigen, dass die Theilungsachse sich immer mehr verlängert und dabei ihre Stellung gegen die Kernoberfläche verändert; Anfangs nur unter sehr kleinem Winkel gegen die Oberfläche der Längenseite des Kerns geneigt, tritt sie, länger werdend, unter wachsendem Winkel gegen die Kernoberfläche, bis sie endlich unter nahezu rechtem Winkel die Längsachse des Kerns kreuzt.

Ich bemerke ausdrücklich, dass ich in so frühen Stadien, wie sie sich auf das Schema 2 beziehen lassen, noch nichts von der Kernspindel gesehen habe, wohl aber in einem Stadium, welches dem Schema 3 entspricht. Aber es schien mir gleich Anfangs sehr nahe gelegen, die eigenthümliche Verlaufsweise der Fäden und ihre Schlingenbildung mit der Anlage der Pole in Zusammenhang zu bringen. Um darüber etwas Sicheres zu erfahren, habe ich zunächst die Epidermis von Proteus untersucht und mich an senkrechten Durchschnitten über die Stellung der Pole orientirt. Die Zellen der tieferen Epidermisschichten besitzen, wie dies bekanntlich bei vielen geschichteten Epithelien der Fall ist, langgestreckte elliptische Kerne, deren Längsachse senkrecht auf der Oberfläche der Cutis steht. Zwischen diesen Zellen findet man noch die sogenannten LEYDIG'schen Zellen und ab und zu noch in der Tiefe, der Cutis meist ganz genähert, rundliche Zellen mit mehreren rundlichen Kernen. Die ersteren Zellen sind es nun, an die wir uns zu wenden haben. Wenn wir uns zunächst an solche Stadien halten, in denen die Stellung der Pole ohne Weiteres klar zu erkennen ist, also an Tochtersterne oder Tochterknäuel oder an Umordnungsstadien, so finden wir die Pole regelmäßig der Längenseite der Kerne entsprechend angeordnet; mit anderen Worten, es steht die Theilungsachse mehr oder weniger quer zur Längsachse des Kerns, also mehr oder weniger parallel zur Oberfläche der Cutis: ganz genau parallel steht sie allerdings meistens nicht, sondern ist unter einem sehr kleinen

Winkel zur Oberfläche geneigt. Die Theilungsebene steht demnach mehr oder weniger senkrecht auf der Oberfläche der Cutis. Nur in den seltensten Fällen und in den oberflächlichen Epidermisschichten mit mehr rundlichen Zellkernen häufiger als in den tiefen, stehen die Pole direkt über einander, die Theilungsachse also senkrecht auf der Hautoberfläche.

Es wurde auf diesen Gegenstand und auf seine Wichtigkeit für die Kenntnis des Wachsthumies erst in jüngster Zeit wieder von ARTHUR KOLLMANN in einer recht sorgfältigen Arbeit über den Tastapparat der Hand hingewiesen und ich kann die meisten seiner hierauf bezüglichen Ergebnisse bestätigen.

Wenn man nun in der untersten Epidermisschicht, nachdem man sich über die Stellung der Pole in späteren Theilungsstadien klar geworden ist, nach jungen Theilungsstadien, vor Allem nach Knäuelformen sucht, so findet man hier regelmäßig die Fäden in ihrem Verlauf quer zur Längsachse des Kerns, also parallel zur Theilungsachse späterer Stadien angeordnet. Daraus geht wohl mit Entschiedenheit hervor, dass sie zu den Polen in einer ganz bestimmten Beziehung stehen. Es würde aber nahe liegen, anzunehmen, dass die Pole gleich ursprünglich an den einander gegenüber liegenden Kernseiten auftreten, so dass also die Fäden gewissermaßen die beiden Pole verbinden würden. Ich war in der That lange Zeit dieser Ansicht, bis ich endlich den verschiedenen Bau der beiden Knäuelhälften erkannte. Aber auch da wäre noch immer die Annahme möglich, dass die beiden Pole des Knäuels einander ungleichwerthig seien, wie ja auch bei sich furchenden Eizellen ein animaler und ein vegetativer Pol unterschieden werden können. Dass wirklich beide Pole an einer und derselben Knäuelseite auftreten und sich erst später von einander entfernen, davon hat mich erst die Untersuchung älterer Knäuelformen überzeugt; denn hier trifft man stets beide Pole, allerdings schon in etwas schiefer Lage zu einander, an einer und derselben Seite. Auch kann ich hierfür eine interessante, bisher ganz unverständliche Beobachtung FLEMMING's ins Feld führen. Dieser Forscher zeichnet und beschreibt nämlich bei einem eben befruchteten Ei von *Sphaerechinus brevispinosus*, in welchem Spermakern und Eikern sich noch nicht vereinigt haben, sowohl am Spermakern als am Eikern eine einseitige, in den Dotter auslaufende Strahlung (Abh. III, Fig. 9). Übrigens ist auch, wie ich weiter unten aus einander setzen werde, Angesichts der späteren Theilungsstadien, namentlich auch in Anbetracht der Ausbildung des ruhen-

den Kerns aus dem Tochterknäuel, die Annahme eines ursprünglich einseitigen Auftretens beider Pole nicht von der Hand zu weisen.

Ich kehre nun wieder nach dieser Abschweifung zur Betrachtung der Kerntheilungsfiguren zurück. In den bisher beschriebenen Zellen habe ich im Zelleib eben so wenig, wie im Binnenraum des Kerns eine Strahlung wahrnehmen können. Die achromatische Kernhülle ist deutlich erkennbar; eben so findet man auch wieder den hellen, den Kern umgebenden Hof.

Wesentlich dasselbe Verhalten, welches der Knäuel in der Epidermis der Salamanderlarve zeigt, trifft man auch in anderen Geweben. So habe ich auf Taf. X Fig. 10 einen lockeren Knäuel aus dem Bindegewebe dieser Larve abgebildet. Man wird auf den ersten Blick die große Ähnlichkeit dieser Figur mit der Fig. 8 A aus der Epidermis erkennen. Der Knäuel ist von der Polseite abgebildet und man findet hier zweiundzwanzig Schleifen; ein paar entlegene Schleifen glaube ich an der Gegenpolseite erkannt zu haben. Ein Unterschied gegen den Knäuel aus der Epidermis scheint mir nur in so fern gegeben zu sein, als im Bindegewebe die Schleifen etwas dichter liegen und, wenn ich mich nicht täusche, etwas reicher an Chromatin sind. Die Fortsätze, welche vom Zelleib ausgehen, verhalten sich so, wie bei ruhenden Zellen.

Endlich habe ich noch auf derselben Tafel zwei lockere Knäuel vom Proteus abgebildet; den einen (Fig. 1) aus der Epidermis in der Nähe der Kiemen, den anderen (Fig. 2) aus der Niere. Ich muss übrigens bemerken, dass ich die Fig. 1 noch zu einer Zeit gezeichnet habe, als ich die Gesetzmäßigkeit des Fadenverlaufs und die Ungleichwerthigkeit der beiden Knäuelhälften noch nicht erkannt hatte; auch war ich damals noch wenig geübt im Verfolgen der Fäden und im Zeichnen der Kerntheilungsfiguren und es mag daher der eine oder andere Faden nicht ganz vollkommen genau ausgefallen sein. Ich habe aber die Figur dennoch hier eingefügt, weil sie den queren Verlauf der Fäden ganz deutlich erkennen lässt. Der Knäuel aus der Niere ist dagegen vollkommen getreu gezeichnet. Man sieht direkt auf das Polfeld; es treffen hier sechs Schleifen zusammen und außerdem sieht man sieben Fäden, die z. Th. vielleicht am Pol umgebogen und durch den Binnenraum des Kerns gezogen sein mögen. War dies der Fall, so ist es immerhin denkbar, dass auch hier die Zahl der Schleifen ursprünglich eine größere gewesen ist; etwas Sicheres konnte ich hier nicht in Erfahrung bringen, weil die andere Kernhälfte am Präparate weggeschnitten war.

Im Ganzen ist Proteus für die Beobachtung solcher Kernfiguren viel weniger günstig als Salamandra. Auch bei Triton habe ich einmal an einem mit Goldechlorid fixirten und mit Safranin gefärbten Präparate aus der Epidermis das Zusammenlaufen der Schlingen am Polfelde gut gesehen¹. Damit kann ich zugleich auch dem etwaigen Einwande entgegenreten, dass die von mir rücksichtlich der Salamanderlarve geschilderte Verlaufsweise der Knäulfäden nur bei ganz flachen Kernen vorkommen möge, bei anderen Kernen dagegen sich anders verhalte.

Ich gehe nun in Kürze auf einige der wichtigsten Litteraturangaben ein. Es ist begreiflich, dass einem Forscher, wie FLEMMING, der quere Verlauf der Fäden im Knäuel nicht ganz entgehen konnte. Dass er denselben gesehen hat, beweisen seine Figuren 32 (Knäuelform aus dem Endosperm von *Lilium croceum*) und 34 (Knäuel aus dem Epithel von Salamandra) auf Taf. III *a* seines Hauptwerkes. Ganz besonders schön ist aber der Fadenverlauf in Fig. 3 Taf. VII seiner zweiten Abhandlung zu sehen. Die Figur stellt einen Epithelkern von Salamandra dar, beim Übergang vom dichten zum lockeren Knäuel; sie lässt ganz deutlich rechts das Polfeld erkennen. An dieser Stelle erscheint der Knäuel etwas abgeflacht und auch das entspricht einem Verhalten, das man häufig genug antrifft. Ja es kommt sogar vor, dass der Kern am Polfeld eine kleine Delle zeigt. Ich kann aber im Text nirgends eine Stelle finden, an der auf den Fadenverlauf aufmerksam gemacht wird, vielmehr erwähnt FLEMMING ausdrücklich, dass die Knäuelbildung »so gar keine formelle Anknüpfung« an das Auftreten der Pole erkennen lasse (Hauptwerk, pag. 200 u. 201). Auch RETZIUS hat den queren Fadenverlauf gesehen; ich verweise nur auf seine Figuren 3 und 5 auf Taf. XII. Er hebt auch ausdrücklich hervor, dass »die Schlingen, obwohl in gewundenem Verlaufe, größtentheils und in der Regel quer über den Kern, also ziemlich senkrecht gegen seine Längsachse ziehen« (pag. 115). Selbst die Abflachung oder Einbuchtung des Polfeldes ist ihm nicht entgangen. Er schreibt: »An dem einen Längsrande des Kerns bemerkt man, wie bei dem ruhenden Kern, sehr oft einen Einschnitt, einen Hilus, in welchen das Protoplasma hineinschießt« (pag. 115). Abgesehen vom Hineinschießen des Protoplasmas ist die Angabe vollkommen richtig. Man vergleiche ferner auch die Fig. 74 Taf. XXVI bei STRASBURGER (die

¹ Nachtr. Bemerk. Ich habe mich in diesem Sommer überzeugt, dass auch an der Mundbodenplatte des Triton an jedem Knäuel die beschriebene Anordnung der Fäden klar zu erkennen ist.

erste der citirten Abhandlungen): sie stellt einen lockeren Knäuel von *Fritillaria imperialis* mit deutlichem queren Fadenverlauf dar. Bei der Lektüre der STRASBURGER'schen Abhandlungen bin ich mir aber nicht ganz klar geworden, ob dieser Forscher den queren Fadenverlauf für eine konstante, mit der Anlage der Pole in Verbindung stehende Erscheinung hält. Das Detail des Fadenverlaufs hat er sicherlich nicht erkannt. Einer ausführlicheren Berücksichtigung bedürfen die Angaben HEUSER's, denn dieser treffliche Forscher war knapp daran, den Fadenverlauf auch im Detail richtig zu erkennen. Vorerst will ich aber einer Angabe gedenken, die sich wie eine Erb-sünde durch fast alle Arbeiten über Zelltheilungen hindurchzieht und die sich auch bei HEUSER wiederfindet. Ich meine die bereits früher berührte Behauptung, dass beim Beginn der Knäuelbildung ein einziger, kontinuierlich zusammenhängender, windungsreicher Faden den ganzen Kern durchziehe. Es mag wohl dazu die bekannte, neuerdings von FLEMMING und LEYDIG bestätigte Entdeckung BALBIANI's Veranlassung gegeben haben, dass in den Kernen der Speicheldrüsenzellen und anderer Organe der Chironomuslarve ein einziger, vielfach gewundener Faden vorhanden sei, der entweder mit seinen beiden Enden in je ein Kernkörperchen tauche, oder dessen beide Enden in einem einzigen Kernkörperchen stecken. Ich werde bei der Besprechung ruhender Kerne noch des Genaueren aus einander setzen, wie ich mir diese, auf den ersten Blick befremdende Thatsache erkläre; hier aber möchte ich nur betonen, dass es sehr fraglich ist, ob man diesen Zustand ruhender Kerne zur Erklärung des Baues sich theilender Kerne heranziehen dürfe. Denn es ist ganz wohl denkbar, dass dieser Zustand mit dem raschen Wachstume der Larven im Zusammenhange steht, ohne direkte Beziehungen zur Theilung darzubieten; es müsste erst untersucht werden, wie sich der Kernfaden bei der Theilung verhalte, und ob er, wie zu erwarten stünde, wenn jener Vergleich mit dem supponirten unsegmentirten Knäulfaden zulässig wäre, selbst schon eine Art Knäulfaden darstelle und nur in einzelne Segmente zu zerfallen brauche, um zu späteren Theilungsstadien hinüberzuführen. So lange solche Beobachtungen ausständig sind, würde es gut sein, zur Erklärung der bei Pflanzen oder bei Salamanderlarven gefundenen Verhältnisse nicht erst Chironomuskern, sondern einfach auch wieder Kerne von Pflanzen oder von Salamanderlarven heranzuziehen. Der Bau von Salamanderkernen rechtfertigt aber, trotz der gegentheiligen Versicherungen STRASBURGER's, die Annahme eines kontinuierlichen Knäuel-

fadens sicherlich nicht: man müsste denn dafür ganz besonders voreingenommen sein. Glaubt man denn etwas Besseres, etwas mehr Histologisches, zu wissen, wenn man nur einen einzigen, statt vieler Fäden findet? Bleiben nicht der Zellkern und die ganze Zelle auch dann noch ein eben so großes ungelöstes Räthsel? Dazu kommt noch, dass, wie schon RETZIUS hervorhob, selbst wenn ein kontinuierlicher Faden existirte, es nur bei sehr mäßiger Länge desselben möglich wäre, ihm in seinem ganzen Verlaufe zu folgen. Bei Salamanderkernen und Kernen von Amphibien überhaupt müsste jeder darauf hinzielende Versuch wegen der großen Länge des Fadens scheitern. Da ich nun, wie oben angeführt, selbst in ganz jungen, dichten Knäueln an der Gegenpolseite Unterbrechungen im Fadenverlauf gesehen und ich keinen Grund zur Annahme habe, dass ich es da mit Kunstprodukten zu thun hatte, und da ferner im lockeren Knäuel ganz sicher zahlreiche Kontinuitätstrennungen vorkommen, so kann ich der namentlich von STRASBURGER und HEUSER vertretenen Ansicht nicht zustimmen.

Über das Zustandekommen des Knäuels sagt HEUSER: »Die kurzen, vielfach hin und her gebogenen Windungen ordnen sich nun vom Inneren des Kerns aus gegen seine Peripherie, annähernd parallel zu einander und zur kurzen Achse des Kerns, wobei durch Streckung die Umbiegungen des Fadens sich vermindern und abgerundeter werden, bis schließlich auch die peripheren Windungen zum großen Theil schwinden und eine gewisse Regelmäßigkeit im Verlauf des Fadens unverkennbar wird.« »In den meisten Fällen ordnen sich nun die Fäden (die durch Quertheilung des kontinuierlichen Knäulfadens entstanden sein sollen) in dem linsenförmigen Kerne so zu einander an, dass ihre Gesammtheit die Form eines ovalen Tubans annimmt« (pag. 58). Auch die Zeichnungen, welche HEUSER giebt, lassen sich trefflich mit den Bildern in Einklang bringen, die man von Salamanderkernen erhält; vor Allem gilt dies von der auf Taf. VII Fig. 6 gegebenen Abbildung eines turbanähnlichen Knäuels, der Jeden sofort an meine Fig. 4 erinnern wird. —

Die nun folgenden Stadien bezeichnet FLEMMING als diejenigen des segmentirten Knäuels. Der Bau der chromatischen Figur und die Anordnung der Fäden erfahren in denselben in der That so tiefgreifende Veränderungen, dass eine Trennung von den vorhergehenden vollkommen gerechtfertigt erscheint.

Ich will mich bei der Beschreibung wieder an ganz bestimmte Figuren halten, da dadurch das Verständniss wesentlich erleichtert

wird. Ich wende mich zunächst zur Beschreibung der Fig. 7: in *A* sieht man den Knäuel von der Polseite, in *B* von der Gegenpolseite. Die dem Beschauer zugewendeten Fäden habe ich dunkel, die abgewendeten blass gezeichnet: was also auf der einen Zeichnung dunkel erscheint, erscheint auf der anderen blass und umgekehrt. Man wird sich schon jetzt von dem Werth der Doppelbilder überzeugen können.

Diese Knäuelform ist aus einer Form, wie sie uns die Fig. 6 Taf. VII oder noch besser die Fig. 8 Taf. X zeigt, offenbar dadurch entstanden, dass die Schlingen am Polfelde aus einander gerückt sind, so dass dieses frei von solchen erscheint. Zugleich sind die Fäden kürzer und dicker geworden, so dass sie mit ihren Enden weiter von einander abstehen und die Unterbrechungen überall so scharf hervortreten, dass sie auf den ersten Blick erkannt werden können.

Die Zahl der Fäden beträgt vierundzwanzig. Ich muss es dahingestellt sein lassen, ob schon früher, in dem Stadium der Fig. 8 Taf. X, die Fäden in derselben Zahl vorhanden gewesen seien, und kann daher auch die Frage nicht entscheiden, ob die Segmentirung an einen bestimmten Zeitpunkt der Karyokinese geknüpft sei. Es ist möglich und selbst wahrscheinlich, dass Anfangs eine geringere Anzahl von Fäden vorhanden war und erst allmählich durch weitere Quertheilung größerer Fadenstücke deren vierundzwanzig entstanden sind.

Die meisten Fäden sind so gestellt, dass sie in weitem Umkreise das Polfeld umgeben. Sie haben fast durchgehends Schleifenform und kehren den Winkel dem Polfelde zu. Von den, der Gegenpolseite angehörigen Fäden bilden einige gleichfalls Schleifen (23, 24), aber mit weniger scharfem Winkel, als ihn die Polschleifen zeigen. andere (21) ziehen in sanft gebogenem, wellenförmigen Verlaufe durch die Mitte des Gesichtsfeldes, wieder andere endlich (20) halten in der Art ihres Verlaufes ungefähr die Mitte zwischen beiden.

Die Schleifenschenkel sind entweder von gleicher oder nahezu gleicher Länge (7, 8, 10, 13, 14, 15 etc.), oder aber es ist der eine sehr beträchtlich länger als der andere (3, 5, 6). Mit Vorliebe sind sie wellenförmig gebogen (7, 13, 23 etc.) oder selbst winkelig abgelenkt (10, 14); sind die Schenkel von ungleicher Länge, so weist meistens nur der längere eine Krümmung auf, während der kürzere mehr gerade gestreckt ist (1, 2, 5, 6 etc.). Diese Krümmungen der Schleifenschenkel will ich als sekundäre Schleifenwinkel von den, dem Polfelde zugekehrten, primären, unterscheiden. Die

primären sind offenbar dieselben, die wir schon früher beim lockeren und selbst schon beim dichten Knäuel im Bereich des Polfeldes kennen gelernt haben. Die sekundären sind wahrscheinlich aus den größeren Wellenbiegungen hervorgegangen.

Die einzelnen Fadensegmente sind von ungleicher Länge; neben ganz kurzen, wie 3 und 19, finden sich solche von sehr beträchtlicher Länge (20, 21, 24). Natürlich muss man sich, wenn man die Fadenlänge bestimmen will, zunächst an solche Segmente halten, die in ihrer ganzen Ausdehnung parallel zum Objektträger verlaufen; bei den anderen lässt sich die Länge meist nur annäherungsweise durch Verschieben des Tubus ermitteln.

Die dünne achromatische Hülle, welche bisher eine scharfe Grenze zwischen Kern und Zelleib bildete, ist jetzt verschwunden. In der Mitte des Polfeldes und mit der Längsachse etwas gegen dieses geneigt, habe ich an der abgebildeten Figur eine kurze, blasse Spindel gesehen. Ich habe dieselbe vielleicht etwas deutlicher gezeichnet, als sie auf dem Präparate zu sehen ist; aber ich habe sie an anderen Figuren des gleichen Stadiums, die nur mit Rücksicht auf die chromatische Figur etwas schwieriger zu durchblicken waren, mindestens eben so klar gesehen, wie ich sie hier gezeichnet habe. Im Zelleib habe ich auch jetzt noch nichts von einer Strahlung gesehen; doch muss ich bemerken, dass ich die Präparate in Nelkenöl aufgehellt und in Dammarlack eingeschlossen habe.

Obleich in diesem und den folgenden Stadien an den Chromameisensäurepräparaten keine Kernmembran mehr vorhanden ist, bewahrt doch der Kern noch durch geraume Zeit die Totalform des ruhenden Kerns.

Wesentlich dasselbe Bild, wie die Figur 7, zeigt uns auch noch die Figur 8 derselben Tafel. Ich habe diese Figur wieder von beiden Seiten gezeichnet und man kann ohne Weiteres den Unterschied der Polseite *A* von der Gegenpolseite *B* erkennen. An der Polseite ist wieder das Polfeld frei von Schleifen; in weitem Umkreise ordnen sie sich, mit ihren Winkeln nach innen und ihren Schenkeln nach außen gekehrt, um das chromatinfreie Feld herum an. Auf der Gegenpolseite trifft man wieder theils Schleifen, theils mehr gestreckte oder sanft wellenförmig gebogene Fäden. Es lässt sich darüber streiten, ob z. B. Fäden, wie die mit 2 oder 7 bezeichneten, der Polseite oder Gegenpolseite angehören. Fasst man aber die Figur als Ganzes ins Auge, so wird man finden, dass auch diese Schleifen den Totaleindruck nicht stören, vielmehr sich ganz

ungezwungen dem Schema einordnen lassen, das man von einer solchen Figur entwerfen kann.

Die Zahl der Fadensegmente beträgt auch in diesem Falle vierundzwanzig. Alles, was ich über die Länge und Form der Segmente mit Beziehung auf die Fig. 7 gesagt habe, gilt auch für diese Figur; die Unterschiede lassen sich fast sämtlich auf eine ganz zufällige Ursache zurückführen: man sieht nämlich bei der Fig. 7 *A* direkt aufs Polfeld, während auf der Fig. 8 *A* dasselbe etwas nach rechts verschoben erscheint. Damit hängt auch, wie ich glaube, zusammen, dass die primären Schleifenwinkel der letzteren Figur mehr abgerundet und bogenförmig, die der ersteren mehr zugespitzt sind.

Ein weiteres Stadium von ungefähr demselben Alter habe ich auf Taf. X Fig. 9 *A* und *B* abgebildet. Es betrifft ebenfalls einen Knäuel aus der Epidermis des Mundbodens der Salamanderlarve. Die Fig. 9 *A* zeigt uns den Knäuel wieder von der Polseite, die Fig. 9 *B* von der Gegenpolseite. Die Zahl der Segmente beträgt auch hier vierundzwanzig.

An den beiden zuletzt erwähnten Figuren habe ich nichts von einer Kernspindel sehen können, was darin seinen Grund haben mag, dass dieselbe in so frühen Stadien eine sehr geringe Resistenz zu besitzen scheint. Auch was ich an der Zellsubstanz gesehen habe, ist bald gesagt: es beschränkt sich darauf, dass ich die chromatische Figur wieder von einem hellen homogenen Hof umgeben gefunden habe und dass die Zellsubstanz erst an der Peripherie der Zelle ein mehr fein granulirtes oder zart streifiges Aussehen darbietet. Von einer Strahlung aber habe ich eben so wenig etwas im Zelleib gesehen, als früher.

Die drei zuletzt beschriebenen Figuren (Taf. VII Fig. 7 u. 8, Taf. X Fig. 9) lassen sich auf das Schema 3 der Tafel XII zurückführen oder, mit anderen Worten, es lässt sich von ihnen und zahlreichen ihres Gleichen das erwähnte Schema ableiten; nur ist im Schema die Kernfigur von der Seite gezeichnet, während sie uns auf den Abbildungen in mehr oder weniger reiner Ansicht vom Polfelde entgegentritt.

Bevor ich auf die Litteraturangaben, die man auf dieses Stadium beziehen kann, eingehe, will ich noch zwei weitere Entwicklungsstadien des Knäuels besprechen. Das erste von ihnen habe ich auf Taf. VIII Fig. 9 *A* und *B* von beiden Seiten abgebildet. Es ist dieses Stadium wieder eines der schwierigsten, die sich im

Ablauf der Kerntheilungsvorgänge finden. Auch hier führt nur die Beobachtung zahlreicher Figuren zum richtigen Verständnis. Übrigens trifft man derartige Figuren viel seltener, als die in Fig. 7 und 8 abgebildeten. Was ich früher von der Länge und Form der Segmente, von den primären und sekundären Schleifenwinkeln und dgl. gesagt habe, gilt auch für diese Figur; selbst die Zahl der Fäden ist wieder die gleiche; sie beträgt auch hier vierundzwanzig. Wir haben uns also nur über die Anordnung der Fäden ins Klare zu kommen.

Vielleicht wird man die Figur am leichtesten verstehen, wenn man für einen Augenblick annimmt, es lägen die Schleifen 21, 22, 23 und 24 der Fig. 9 A auf der hier dem Beschauer zugewendeten Fläche; in Wirklichkeit sind sie abgewendet, liegen in der Tiefe und erscheinen daher erst, wenn man das Präparat von der anderen Seite (Fig. 9 B) betrachtet, an der Oberfläche. Denkt man sie sich aber, wie gesagt, der Seite der Fig. 9 A zugewendet, so wird man sofort das typische Bild des Polfeldes wiedererkennen. Die Ähnlichkeit mit der Fig. 8 A tritt dann auf den ersten Blick hervor; so wie hier die Schleifen 1, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12 und 13 in weitem Umkreise das Polfeld umgeben, würde dies jetzt in Fig. 9 A mit den Schleifen 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 21, 22, 23 und 24 der Fall sein. Auch würde dann die Gegenpolseite der Fig. 9 derjenigen der Fig. 8 auffallend ähnlich werden.

In Wirklichkeit sind nun aber die Knäuselseiten der Fig. 9 einander viel ähnlicher, als dies im vorhergehenden Stadium der Fall war, und dies rührt augenscheinlich daher, dass einige ursprünglich der Polseite angehörige Schleifen (21—24) in die Tiefe gerückt sind. Es hat also an einem Theile der Schleifen eine Verschiebung stattgefunden und es drängt sich alsbald der Verdacht auf, dass diese Verschiebung mit einer veränderten Stellung der Pole und der Theilungsachse der achromatischen Figur in Zusammenhang stehe. An der abgebildeten Figur habe ich nun allerdings von einer Spindel nichts gesehen und habe es daher auch unterlassen, etwas davon einzuzeichnen. Wenn man aber andere Figuren desselben Entwicklungsstadiums zum Vergleiche heranzieht, so findet man oft genug und namentlich schön in reinen Seitenansichten, dass die Pole in der Weise schief gestellt sind, dass die Theilungsachse sowohl gegen die Längsachse als gegen die Querachse des Kerns geneigt erscheint. Die Theilungsachse hat also in solchen Stadien eine schiefe

Richtung und ich habe auf der beigegebenen Orientirungstafel versucht, die Lage der beiden Pole mit punktirten Linien anzugeben. Statt eines einzigen, einheitlichen Polfeldes lässt also jetzt die Figur deren zwei erkennen, wiewohl das der ursprünglichen Gegenpolseite (Fig. 9 *B*) angehörige noch eine gewisse Unregelmäßigkeit zur Schau trägt. Die Bezeichnungen »Polseite und Gegenpolseite des Kerns« haben von diesem Stadium an ihre Berechtigung verloren und wir dürfen nunmehr von zwei einander gegenüber liegenden Polfeldern sprechen.

Das Verständnis dieses Stadiums mag auch noch durch die Betrachtung des Schema *A* auf Taf. XII gefördert werden; nur möge man einstweilen von der dort angezeigten Längsspaltung der Schleifen absehen. Man sieht hier den Knäuel wieder von der Seite, während er in Fig. 9 *A* und *B* von den Polen dargestellt ist.

Wie oben angeführt, begegnet man solchen Theilungsfiguren relativ selten; selbst bei Salamanderlarven, in deren Epidermis Theilungsfigur an Theilungsfigur steht, sucht man oft vergebens danach; sie sind, so weit ich dies nach meinen Präparaten beurtheilen kann, selbst noch spärlicher, als Umordnungsstadien, deren Seltenheit schon von FLEMMING hervorgehoben wurde. Es scheint mir dies auf eine kurze Dauer dieses Stadiums hinzuweisen und es würde sich empfehlen, lebende Theilungsfiguren nach dieser Richtung zu studiren. Zur Zeit, als ich mich mit der Beobachtung der Karyokinese in lebenden Geweben beschäftigte, war ich über die Stellung der Pole in solchen Knäuelstadien noch nicht ins Reine gekommen und hatte seither noch nicht Gelegenheit, lebende Larven zu untersuchen.

Im Vergleich mit den bisher beschriebenen Stadien bieten alle folgenden keine namhaften Schwierigkeiten mehr. Dies gilt schon für die auf Taf. VIII Fig. 10 *A* und *B* abgebildete Figur. Ich fasse dieselbe noch als Knäuelstadium auf, weil sie noch die Totalform des ruhenden Kerns zeigt, obwohl sich bereits die Schleifen nach dem Centrum der Theilungsachse zusammendrängen beginnen. Allerdings lässt sich dies bei reiner Polansicht nur schwer sagen, aber man kann sich doch immerhin durch Höher- und Tieferstellen des Tubus auch eine Vorstellung von der Tiefenausdehnung oder Dicke einer solchen Figur verschaffen. Die Figur ist ohne Weiteres verständlich. Die beiden Pole, an denen man ganz hübsch die radienförmig angeordneten Spindelfasern sieht, liegen zu dieser Zeit schon einander gegenüber. Es hat also die Theilungsachse eine

Stellung angenommen, die der definitiven schon ziemlich genau entspricht.

Die Fäden haben fast durchweg Schleifenform und kehren den Winkel der Theilungsachse zu; die Enden der Schleifenschenkel richten sich demnach nach außen. Da man auf die Figur genau in der Verlängerung der Theilungsachse sieht, so kann man sich zugleich überzeugen, dass die Mitte der Kernspindel frei von chromatischen Fäden ist. Ich bemerke übrigens, dass dies nicht immer der Fall ist und es häufig genug vorkommt, dass auch in der Mitte Schleifen liegen. Ich habe dies nicht bloß beim Salamander, sondern auch bei Proteus wiederholt gesehen. Außer den primären oder eigentlichen Schleifenwinkeln sieht man wieder hier und da sekundäre Winkel an den Schleifenschenkeln (7, 9, 21, 24 etc.).

Alles, was ich früher von der Länge der Fadensegmente und der Schleifenschenkel gesagt habe, gilt auch für diese Figur. Es ist leicht, sich wieder davon zu überzeugen, dass die Länge der Fäden außerordentlich variabel ist und neben ganz kurzen solche von sehr ansehnlicher Länge vorkommen. Auch die Zahl der Fäden ist dieselbe, wie bei den früher beschriebenen Figuren: sie beträgt wieder vierundzwanzig.

Zum Schluss will ich noch auf eine Erscheinung aufmerksam machen, die uns auf der abgebildeten Figur entgegentritt und die man auch sonst ziemlich oft, aber keineswegs konstant wiederfindet. Sie besteht darin, dass die Kernspindel die chromatische Figur nicht genau central, sondern excentrisch durchsetzt, so dass also in der Ansicht Fig. 10 A an der rechten, in derjenigen von Fig. 10 B an der linken Seite weniger Schleifen liegen, als anderwärts. Die Fäden habe ich der Klarheit des Bildes zu Liebe, um eine Spur schmaler gezeichnet, als sie am Präparate zu sehen sind.

Mit diesem Stadium schließt die erste Entwicklungsphase des Kerns, der Knäuel, ab. Ich vermeide es absichtlich, ein Résumé meiner Darstellung zu geben, weil ich denke, dass sich Jeder, der meine Arbeit aufmerksam liest, ein solches mit Leichtigkeit bilden können. Wem aber die Geduld fehlt, sich in die Arbeit zu vertiefen, mag sie schnell wieder bei Seite legen.

Ich komme nun noch auf eine Erscheinung zu sprechen, die für das Verständnis der Zelltheilung von der größten Wichtigkeit ist und die durch lange Zeit die Gemüther in mächtiger Aufregung erhalten hat, bis sich endlich vor Kurzem der Sturm zur allgemeinen Zufriedenheit gelegt hat. Ich meine die Längsspaltung der chro-

matischen Fäden; ich spreche schon jetzt davon, weil es mir nicht ausgeschlossen erscheint, dass diese Erscheinung in der Regel schon am Ende der ersten Entwicklungsphase auftritt. Ich halte mich zunächst ausschließlich an die Ergebnisse, die man durch Fixirung der Theilungsfiguren mittels Platinchlorid erhält. Am lebenden Objekte kann man sich, wie FLEMMING (Hauptwerk pag. 215) angieht, nur von der Existenz der Längsspaltung überzeugen, ohne über den Zeitpunkt ihres Auftretens ins Klare zu kommen. Fixirt man die Theilungsfiguren mit Chrom-Ameisensäure, Chromsäure oder den üblichen Osmiumgemischen, so kann man zwar in späteren Stadien die Längsspaltung ganz deutlich sehen, in frühen dagegen quellen die Doppelfäden auf, so dass sie zur Verschmelzung gebracht werden und man dann einfache Fäden vor sich zu haben glaubt. Leider kann ich mich mit Rücksicht auf das erste Auftreten der Längsspaltung nur an Präparate von *Proteus* halten; zur Zeit, als ich die günstigen Wirkungen des Platinchlorids bemerkte, waren keine Salamanderlarven mehr zu haben und die im Sommer konservirten Larven waren sämmtlich in Chrom-Ameisensäure gehärtet.

Untersucht man nun Platinchloridpräparate, so findet man vor Allem, dass alle unzweifelhaften Muttersterne Doppelfäden zeigen. Unter den lockeren Knäueln findet man aber nur sehr selten solche mit durchwegs längsgespaltene Fäden. Einen solchen Knäuel aus der Epidermis von *Proteus* habe ich auf Taf. X Fig. 3 abgebildet. Die Schwesterfäden liegen zumeist in ihrer ganzen Länge parallel neben einander; nur ab und zu entfernt sich der eine vom anderen am Ende oder in der Mitte des Verlaufes. Zuweilen zieht ein Faden eine Strecke weit über oder unter dem Schwesterfaden hinweg und dann gewinnt es den Anschein, als wäre der Faden einfach. Eine regelmäßige Anordnung der Fadensegmente habe ich bei der abgebildeten Figur nicht herausfinden können, obwohl, wie aus den bisher geschilderten Befunden hervorgeht, eine solche schon existiren muss. Möglicherweise ist aber ein Theil der Knäulfäden am Präparate weggeschnitten, so dass schon dadurch die Regelmäßigkeit des Fadenverlaufs getrübt sein kann. Nebenbei möchte ich noch bemerken, dass ich an den Chlorplatinpräparaten meist noch in den Endstadien des Knäuels ziemlich deutlich eine achromatische Hülle sehe.

Ich glaube aber, dass meine Befunde nicht genügen, um zu entscheiden, ob die Längsspaltung konstant im Endstadium des Knäuels auftrete. Mit Sicherheit beweisen sie nur, dass die Längsspaltung selbst eine ganz konstante Erscheinung ist; es wäre aber

möglich, dass sie de norma nicht schon im Knäuel sondern erst in den Anfangsstadien des Muttersterns erfolgte¹.

Die Chlorplatinpräparate geben auch noch über eine andere, zuerst von PFITZNER beschriebene Erscheinung einen willkommenen Aufschluss. Es ist dies die Zusammensetzung der Fäden aus Körnern oder Kugeln, die man nach ihrem Entdecker als »PFITZNER'sche Chromatinkugeln« zu bezeichnen pflegt. Mit Rücksicht auf die Frage, wem die Priorität der Entdeckung gehört, PFITZNER oder BALBIANI, verweise ich auf die Litteratur. Eben so wenig habe ich Lust, mich in den unfruchtbaren Streit über die Bedeutung der Körner zu mengen und konstatire nur, dass die langathmige und geradezu widerliche Polemik zwischen PFITZNER und BLOCHMANN nicht das Geringste zu Tage gefördert hat, was uns einem Verständnis der Kerntheilung näher bringen kann.

Untersucht man mit Platinchlorid fixirte und mit Safranin oder Hämatoxylin gefärbte Präparate, so findet man, dass schon in ganz jungen Knäueln die chromatischen Fäden ein körniges oder knotiges Aussehen haben und dass die einzelnen Körner in den einfachen Fäden in einfacher, in den längsgespaltenen Fäden späterer Stadien aber in doppelter Reihe hinter einander liegen, so dass also in den letzteren jeder Schwesterfaden wieder aus einer einfachen Körnerreihe besteht, wie ich dies auf Taf. X Fig. 3 abgebildet habe. Die Körner oder, richtiger, knotigen Anschwellungen der Fäden haben eine annäherungsweise kugelige Gestalt und einen Durchmesser, der dem Dickendurchmesser der Fäden entspricht. Sie haben, wie man sich mit HARTNACK $\frac{1}{24}$ oder auch ZEISS $\frac{1}{15}$ und ABBÉ'schem Beleuchtungsapparate bei mittlerer Blendung überzeugen kann, eine raue Oberfläche, was möglicherweise auf eine schrumpfenmachende Einwirkung der Fixirungsflüssigkeit zurückzuführen ist. Zuweilen gelingt es auch, nach Chromsäurehärtung ohne nachfolgende Platin- oder Goldchloridbehandlung die Körner zu sehen und in diesem Falle zeigen sie stets eine viel glattere Oberfläche. Goldchlorid hat denselben Effekt, wie Platinchlorid; ich habe mich davon an Präparaten vom erwachsenen Triton und von Tritonlarven überzeugt. An lebenden Objekten habe ich von den Körnern nichts Sicheres sehen können. An Chromsäure - Safraninpräparaten von der Zunge eines hungernden

¹ Nachträgl. Bemerk. Nach meinen im vergangenen Sommer an Triton angestellten Untersuchungen tritt die Längsspaltung stets schon am Ende der Knäuelphase auf und ist selbst in ganz jungen Muttersternen schon vollendet. Ferner ist zu jener Zeit immer noch eine achromatische Hülle vorhanden.

Salamanders habe ich einmal die Körner deutlich durch schmale helle Zwischenräume getrennt gesehen. Auch sonst kann man zuweilen einzelne vom übrigen Faden abgelöste Körner sehen. Für gewöhnlich sieht man aber nur Einkerbungen am Rande der Fäden, den Zwischenräumen zwischen den knotigen Anschwellungen entsprechend.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch eines Befundes gedenken, der vielleicht einiger Beachtung und einer weiteren Verfolgung werth ist. Ich habe einmal, bei Beginn meiner Untersuchungen, in den meisten Kernen der Nierenepithelien, der Muskeln und des Sternalknorpels eines jungen, reichlich gefütterten *Proteus* die Fäden aus eigenthümlichen, an beiden Enden häkchenförmig umgebogenen Stäbchen zusammengesetzt gefunden; die Stäbchen waren etwa doppelt so lang als breit und ihre Länge entsprach beiläufig der Dicke eines Chromatinfadens. Die untersuchten Organe waren, wenn ich mich recht entsinne, in Chromsäure gehärtet. Später habe ich nie wieder etwas dergleichen gesehen; leider habe ich meine damaligen Präparate in der Hoffnung, später noch bessere zu erhalten, nicht aufbewahrt. Was für Gebilde hier vorgelegen und in welcher Beziehung sie zu den »Chromatinkugeln« gestanden haben, weiß ich nicht, muss aber mit Bestimmtheit dem etwaigen Einwande begegnen, dass ich es vielleicht mit Bakterien zu thun hatte. Die Häkchen waren nur in den Kernen zu finden und fehlten in der Zellsubstanz vollständig. Angesichts solcher Erfahrungen wird man sich so recht klar bewusst, dass man über das feinere und feinste Detail der Theilungsercheinungen ganz und gar nichts Vernünftiges weiß.

Es liegt natürlich die von PFITZNER erörterte Annahme nahe, dass bei der Längsspaltung der Chromatinfäden jedes Korn sich in zwei Körner spalte; vorläufig müssen wir uns aber damit bescheiden, die Längsspaltung überhaupt konstatiren zu können, und die Untersuchung des Details auf eine Zeit versparen, wo uns hoffentlich noch viel bessere optische Hilfsmittel zu Gebote stehen werden.

Die PFITZNER'sche Körnelung ist mit dem Querbau des Fadens in den ruhenden Kernen der Speicheldrüsen von *Chironomus*, wie ihn BALBIANI beschrieben hat, und mit dem Querbau der Fäden oder Gerüststränge in jungen Ovarialeiern von *Siredon*, wie ihn FLEMING nachgewiesen hat, verglichen worden. Hinsichtlich der Querscheiben von *Chironomus* besitze ich keine Erfahrung; dagegen habe ich bei Ovarialeiern von *Proteus* genau dieselben Strukturen gefunden, wie sie FLEMING von *Siredon* beschrieben hat. Ich werde darauf später genauer eingehen und bemerke hier nur, dass ich jeun

Vergleich nicht für berechtigt halte und dass die Fäden der Ovarialeier überhaupt nicht ohne Weiteres mit den Chromatinfäden homologisirt werden dürfen.

Ich gehe nun in Kürze auf die über die Endformen des Knäuels vorliegenden Litteraturangaben ein.

Zuerst FLEMMING. In seiner ersten Arbeit bezeichnet er die lockere Knäuelform als »Korbform des Mutterkerns«, ein Ausdruck, der in der That für Formen, welche meiner Fig. 7, Taf. VII entsprechen, ganz wohl passt. Später aber hat er diesen Ausdruck wieder fallen lassen und in seinem Hauptwerk geschieht desselben keiner Erwähnung mehr. Seine Figuren 6 und 7, Taf. XVII erinnern auf den ersten Blick an meine Fig. 10, Taf. VIII. In seiner zweiten Abhandlung erörtert er ausführlich die Frage, ob die Segmentirung des ursprünglich wahrscheinlich kontinuierlichen Knäuelfadens an einen bestimmten Zeitpunkt der Karyokinese gebunden sei, und kommt zu dem Schluss, dass dies wahrscheinlich nicht der Fall ist, es vielmehr vorkommen kann, dass sich die Segmentirung selbst bis in die Übergangsstadien vom Knäuel zum Stern verzögere. Dieselbe Ansicht spricht er auch später in seinem Hauptwerke aus. In seiner dritten Abhandlung theilt er mit, dass es ihm in drei Fällen gelungen sei, die Zahl der Fäden zu zählen; er fand jedes Mal vierundzwanzig. Einen neuen vierten Fall theilt er in seinem Hauptwerke mit; auch da betrug die Zahl vierundzwanzig. In III, pag. 52 schreibt er: »In etwa zwanzig anderen Fällen, Epithel und Binde-substanz betreffend, ließen sich die meisten Schleifen zwar deutlich abgrenzen, an einigen Stellen aber, wo die Fäden in optischen Schnitten und dichter lagen, blieb die Entscheidung unmöglich, ob Unterbrechungen vorhanden waren und ob sonach einige Schleifen mehr oder weniger vorlagen. In diesen circa 20 Fällen betrug die Zahl der gezählten Schleifen 17 bis 22, die der übrigen, unsicheren war der Schätzung nach so, dass auch hier überall die Annahme von 24 zulässig wäre.« Dagegen sagt er in seinem Hauptwerk (pag. 210 und 211), er habe das zeitraubende Zählen aufgegeben, da er »von vorn herein sah, dass es sich um ein ganz durchgehendes Zahlen-gesetz hier nicht handeln kann«. Es sei zwar vollkommen möglich, dass für die meisten Gewebe des Salamanders die Schleifenzahl stets 24 betrage; dagegen »machen die Hodenepithelien hier, wie in anderen Dingen, wieder eine Ausnahme«; denn wenn es auch bisher nicht gelingen wollte, hier die Schleifen mit Sicherheit zu zählen, so sei doch jedenfalls so viel sicher, dass sie »bedeutend weniger zahl-

reich wie bei Hautepithel- und Bindesubstanzzellen« sind. Ferner macht FLEMMING darauf aufmerksam, dass bei vielen Pflanzenzellen eine viel größere Anzahl von Schleifen vorhanden sei, als nach den bisherigen Erfahrungen bei Thierzellen; und endlich hebt er noch hervor, dass nach RETZIUS' Schätzung bei Triton ihre Zahl im Mittel 12—16 betrage und dem Wechsel unterworfen sei (vgl. RETZIUS, pag. 116). In den Echinideneiern ist schätzungsweise die Schleifenanzahl eine ähnliche, wie in Salamanderepithelien, nur sind die Schleifen sehr kurz und klein.

Da ich diesen Gegenstand für äußerst wichtig halte, so will ich etwas länger dabei verweilen. Ich habe, wie oben angeführt, in fünf Knänelfiguren die Fäden mit Sicherheit zählen können und habe gerade so wie FLEMMING vierundzwanzig gefunden. Außerdem habe ich in zwei Muttersternen mit Sicherheit vierundzwanzig Schleifen gezählt. In einer größeren Anzahl von Knäueln habe ich zwanzig bis zweiundzwanzig Schleifen gezählt und es blieb dann noch ein Rest, dessen Fadenzahl nicht sicher zu eruiren war. Alles in Allem sind also bisher die Schleifen in elf Fällen mit voller Sicherheit gezählt worden, in vieren von FLEMMING, in sieben von mir, und in allen diesen Fällen betrug die Zahl vierundzwanzig. Dagegen sind in keinem einzigen mit Sicherheit mehr gezählt worden und in allen Fällen, in denen weniger gefunden wurden, war noch ein Rest zurückgeblieben, der aus so vielen Schleifen bestehen haben mochte, dass sich die Gesamtzahl auf 24 stellte.

Ich halte daher diese Zahl für die Epithel- und Bindegewebszellen der Salamanderlarve für konstant.

Ich habe auch bei Proteus die Schleifen zu zählen versucht, bin aber zu keinem ganz sichern Resultat gekommen. Der Hauptgrund davon liegt darin, dass ich nur Schnitte untersuchte und ich mir daher die Möglichkeit vor Augen halten musste, dass eine oder die andere Schleife weggeschnitten war. Ich habe aber doch zum allermindesten tausend Theilungsfiguren gesehen und darf daher wohl eine Schätzung der Schleifenanzahl wagen. Ich glaube kaum, weit fehl zu gehen, wenn ich die Zahl auf ungefähr eben so hoch anschlage, wie beim Salamander. Auffallend ist aber, dass auch hier, wie dies FLEMMING vom Salamander angiebt, die Zahl der Schleifen in den Hodenfollikel-epithelien und eben so in den Eierstockfollikelzellen beträchtlich geringer ist; ich möchte sie hier auf etwa 16 schätzen.

Endlich möchte ich noch einer Beobachtung NUSSBAUM's gedenken, die neuerdings auch von ED. v. BENEDEN bestätigt wird, und aus

der hervorgeht, dass sowohl in den Spermatocyten, als später in den Furchungskugeln von *Ascaris megalocephala* bei der Zelltheilung vier Schleifen auftreten. Hier ist also die Schleifenzahl äußerst gering, so gering, wie in keinem zweiten bisher bekannten Fall.

Was die Pflanzen betrifft, so verweise ich auf die Angaben STRASBURGER'S in der ersten der citirten Abhandlungen. Er führt an, dass die Zahl der »Kernplattenelementpaare« bei den Pollenmutterzellen von *Lilium candidum* und *croceum* und eben so bei *Fritillaria* meist 12 betrage; überhaupt zeigen die meisten Liliaceen annähernd dieselbe Zahl (pag. 494); nur bei *Funkia Sieboldiana* beträgt sie circa 24, dagegen bei *Alstroemia chilensis*, einer Amaryllidee, ziemlich konstant 8; bei *Hemerocallis fulva* 12 etc. In anderen Fällen, wie in den Sporenmutterzellen von *Equisetum limosum* und *Psilotum triquetrum* ist die Zahl der, allerdings nur ganz kurzen Kernplattenelemente eine sehr beträchtliche; bei *Psilotum* etwa 140 (pag. 504); eben so ist im Wandbeleg des Embryosackes verschiedener Monocotyledonen die Zahl eine ziemlich große. Endlich möge man noch die Arbeit E. HEUSER'S damit vergleichen.

Da ich in botanicis viel zu wenig bewandert bin, um mir einen Schluss auf die morphologische und physiologische Werthigkeit der verschiedenen Zellen und Gewebe erlauben zu dürfen, so bemerke ich, dass Alles, was ich im Folgenden über die Bedeutung der Schleifenzahl sagen werde, zunächst nur für thierische Zellen und Gewebe gilt. Hoffentlich werden STRASBURGER und HEUSER, denen die Lehre vom Bau und Leben der Zelle schon so viel des Wissenswerthen und Interessanten verdankt, auch hier eingreifen und zur Erklärung einer Erscheinung beitragen helfen, für die eine bloße Kenntnis der Thierhistologie nicht völlig ausreicht.

Vorerst muss ich nun betonen, dass es, wenn die Schleifenzahl und die Menge der chromatischen Substanz in Betracht kommen, nicht erlaubt ist, die Zellen und Gewebe weit von einander entfernter Thierkreise mit einander zu vergleichen. So ist es z. B. nicht erlaubt, die Zellen eines Salamanders mit denen eines Säugethieres oder Vogels, geschweige denn mit denjenigen eines Echinodermen zu vergleichen. Will man vielmehr die Zellen des gefleckten Erdsalamanders mit denjenigen anderer Thiere vergleichen, so wird man sich zunächst etwa an diejenigen der *Salamandra atra* oder *perspicillata* zu wenden haben; erst in zweiter Linie können andere, entfernter verwandte Salamandrinen, vor Allem die Tritonen, in Betracht kommen: in noch weiterer Instanz kann man dann die

Perennibranchiaten auf der einen, die Batrachier auf der anderen Seite zum Vergleich heranziehen. Dagegen hat man schon die größte Vorsicht und Reserve zu beobachten, wenn man vielleicht die Zellen eines Perennibranchiaten mit denen eines Dipnoers oder Selachiers vergleichen wollte.

Zweitens darf man nur die Zellen homologer Gewebe und Organe mit einander vergleichen; es ist beispielsweise nicht erlaubt, die Epidermiszellen des einen Thieres mit den Hodenepithelien eines anderen zu vergleichen. Denn es könnte ja sein, dass de norma in gewissen Zellen die Menge der chromatischen Substanz und die damit zusammenhängende Zahl der Schleifen größer wären, als in anderen.

Wir haben uns also mit Rücksicht auf die Frage, ob die Schleifenzahl konstant sei, jedes Mal an ganz bestimmte Zellen zu halten, und in dieser Beziehung bin ich der Überzeugung, dass für jede Zellenart ein ganz bestimmtes Zahlengesetz existirt. So bin ich aus den oben angeführten Gründen überzeugt, dass in den Epidermiszellen der Salamanderlarve ganz konstant 24 Schleifen auftreten, dass ferner diese Zahl auch für die Bindegewebszellen gilt und dass endlich in den Hodenepithelien die Schleifenzahl stets eine geringere, aber gleichfalls ganz konstante ist. Bei anderen Thieren kann und wird die Zahl eine größere oder kleinere sein. Aber ich bin zu sehr von der Gesetzmäßigkeit aller, auch der unscheinbarsten Vorgänge überzeugt, als dass ich mit RETZIUS glauben könnte, die Schleifenzahl könne bei einem und demselben Thiere und in demselben Gewebe einem Wechsel unterworfen sein¹.

Es wäre von der allergrößten Wichtigkeit, zu untersuchen, wie sich die Schleifenzahl während der Entwicklung eines Thieres verändert. So leiten sich die Hodenepithelien und die Bindegewebszellen in letzter Linie von den Zellen des mittleren Keimblattes ab und doch beträgt die Schleifenzahl in den ersteren etwa 16, in den letzteren 24; es muss also in einer gewissen Entwicklungsperiode die Zahl sich geändert haben. Ferner ist es kaum glaublich, dass, abgesehen von den Spermatoocyten und Ureiern bei *Ascaris megaloccephala*, in den Zellen des erwachsenen Thieres bei einer Theilung stets nur 4 Schleifen auftreten sollten, wie in den ersten Furchungs-

¹ Nach meiner Erfahrung beträgt die Schleifenzahl bei Triton stets mehr als 16, mindestens 20, vielleicht sogar, wie beim Salamander, 24. RETZIUS ist hier entschieden im Irrthum.

kugeln. Auch wäre zu untersuchen, wie sich die Schleifenzahl bei der inäqualen Furchung und inäqualen Zelltheilung, falls eine solche bei erwachsenen Thieren vorkommt, verhält. Kurz, hier hat jede Frage zahlreiche andere im Gefolge.

So weit ich die bisher bekannt gewordenen Thatsachen überblicken kann, will es mir fast scheinen, als ob in embryonalen Zellen die Menge des Chromatins und, damit im Zusammenhang, die Zahl oder aber Größe der Schleifen eine geringere wäre, als in fertigen Geweben. Ich werde im zweiten Theile noch ausführlich von den Charakteren embryonaler Zellen und Zellkerne sprechen und will hier nur hervorheben, dass die Hoden- und Eierstocksepithelien die embryonalen Zellcharaktere reiner zu bewahren pflegen, als alle anderen Zellen oder Gewebe.

Von diesem Standpunkte kann man, wie mir scheint, mehrere der bekannten Thatsachen mit einander in Einklang bringen. So wird es einigermaßen verständlich, wie es kommt, dass sowohl beim Salamander, als beim Proteus die Schleifenzahl im Hoden eine geringere, als in der Epidermis und im Bindegewebe ist; damit stimmt ferner auch die geringe Schleifenzahl in den Furchungskugeln und Spermatocyten von *Ascaris* überein; endlich auch die geringe Größe der Schleifen in den Eiern der Echiniden. Doch muss man bei der Beurtheilung solcher und ähnlicher Fälle die größte Vorsicht walten lassen und sich eines bestimmten Urtheiles so lange enthalten, als nicht eine viel größere Zahl von Beobachtungen vorliegt, als gegenwärtig.

Wenn Proteus, den man zu den Perennibranchiaten stellt, in Beziehung auf die Schleifenzahl mit den Salamandriden übereinstimmt, so passt dies wieder vortrefflich zu den neueren Ergebnissen über den anatomischen Bau dieses Thieres. Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, dass sich Proteus in seinem Skelet viel mehr an die Salamandriden anlehnt, als an die Perennibranchiaten und in jüngster Zeit hat BOAS auf Grund seiner Untersuchungen des Aortensystems der Amphibien die Vermuthung ausgesprochen, dass Proteus eine modificirte, geschlechtsreife Salamandridenlarve sei, welche die Fähigkeit, sich umzuwandeln, verloren habe. Zu einem ganz ähnlichen Resultate ist auch unlängst KLAUSSNER durch die Untersuchung des Rückenmarkes gelangt. Er ist zu dem Schlusse gekommen, dass »das Mark des erwachsenen Proteus den embryonalen Charakter des Markes der höheren Wirbelthiere in ausgeprägterem Grade zeigt, als dies von anderen Vertebraten bekannt ist«. Ich kann die-

sen Satz nach Untersuchungen, welche Herr cand. med. F. HOCHSTETTER im letzten Sommer im hiesigen anatomischen Institute ausgeführt hat, vollinhaltlich bestätigten, nur mit der Modifikation, dass ich sagen möchte, Proteus zeige im Bau seines Rückenmarkes eine große Ähnlichkeit zunächst mit einer Salamandridenlarve, und erst in weiterer Folge mit gewissen Embryonen höherer Wirbelthiere. Dasselbe embryonale oder, richtiger ausgedrückt, larvale Verhalten des Proteus spricht sich auch in dem Bau seiner Haut und seines Darmes aus. Von dem Bau der Haut haben wir, abgesehen von den mehr gelegentlichen Bemerkungen LEYDIG's und MALBRANC's vor Allem durch die bekannte Arbeit BOUGNION's (Recherch. sur les organes sensitifs etc. Lausanne 1873) Kenntnis erhalten. Über den feineren Bau des Darmes sind mir aus der Litteratur nur ein paar kurze Angaben LEYDIG's bekannt; ich habe aber selbst Haut und Darm des Proteus genauer untersucht und mit den entsprechenden Organen der Larve von Salamandra maculosa verglichen und mich von der großen Ähnlichkeit beider in allen wesentlichen Punkten überzeugt. —

Ich verlasse diesen Gegenstand wieder, um zur Besprechung einiger anderer, den Knäuel betreffenden Litteraturangaben überzugehen.

Ich habe schon erwähnt, dass nach FLEMMING die »Zertheilung des kontinuierlichen Fadenknäuels in einzelne Fadenstücke« wahrscheinlich an keinen ganz bestimmten Zeitpunkt der Karyokinese geknüpft sei; in ganz ähnlichem Sinne spricht sich auch RETZIUS aus. Er sagt (pag. 115): »Man sieht zuerst an einer Stelle, dann an mehreren, den gewundenen Faden der Quere nach unterbrochen werden und die entstandenen Enden etwas aus einander ziehen. Dieser Vorgang setzt sich immer mehr fort, so dass zuletzt der ganze Faden in eine Anzahl kurzer, ziemlich, aber nicht ganz gleich langer Abschnitte zerfallen ist. Die Fäden liegen zu Anfang ihrer Entstehung ganz ungeordnet neben und über einander; etc.«

Wie hier RETZIUS, haben auch FLEMMING und in neuester Zeit HEUSER, an mehreren Orten angegeben, dass die einzelnen Faden-segmente alle annähernd gleiche Länge haben. Ich habe aber oben gezeigt, dass die Länge der Fadensegmente sehr beträchtlich variiert und in einem und demselben Knäuel Fäden von sehr ungleicher Länge angetroffen werden können. Eine Täuschung ist in dieser Beziehung ausgeschlossen. Auch die Länge der Schleifenschenkel variiert, wie oben gezeigt wurde; bald trifft man Schleifen mit gleich

langen, bald solche mit auffällig ungleich langen Schenkeln. Auch in dieser Beziehung ist eine Täuschung ausgeschlossen.

Über die Anordnung der Fadensegmente findet sich in den Arbeiten meiner Vorgänger nichts von Belang.

Auf die Angaben über die Bildung der Kernspindel und die Veränderungen der Zellsubstanz werde ich weiter unten zurückkommen.

2. Phase:

Sternform der Kernfigur. Mutterstern.

Aus der Knäuelform geht die chromatische Figur in die Sternform über. Die Vorgänge, durch welche dies geschieht, sind zum Theil dieselben, die wir schon kennen gelernt haben; sie bestehen zunächst in einer zunehmenden Verkürzung und damit verbundenen Verdickung der Fadensegmente. Als ein neues Moment, das sich übrigens gleichfalls schon in den Endstadien des Knäuels vorbereitet hat, kommt hinzu, dass sich die Schleifen in der Äquatorialebene zusammendrängen, so dass sie sich mit ihren primären Winkeln gegen das Centrum der Theilungsachse, mit ihren Schenkeln nach außen kehren. Dieser Vorgang ist in der Weise aufzufassen, dass man sich vorstellt, die Schleifen rücken längs der Theilungsachse und vielleicht entlang den Spindelfasern von den Polen gegen den Äquator.

Die nächste Folge davon ist, dass sich die Totalform der chromatischen Figur gründlich verändert. Betrachtet man sie von einem der Pole, so zeigt sie die Form eines Sternes, dessen Strahlen von den Schenkeln der Schleifen gebildet werden und dessen Mitte das Bündel achromatischer Fäden, das die Kernspindel aufbaut, durchsetzt.

Eine scharfe Grenze zwischen Knäuel und Stern existirt aber dennoch nicht. Das einfachste und natürlichste Unterscheidungsmerkmal zwischen den Endformen des Knäuels und den Anfangsformen des Muttersterns liegt darin, dass jene noch im Allgemeinen die Totalform des ruhenden Kerns bewahren, diese dagegen eine andere, neue Form angenommen haben.

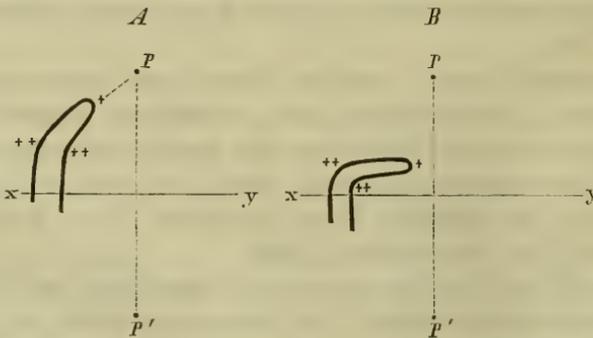
Ich werde mich bei der speciellen Beschreibung der Ausbildung und der Entwicklungszustände des Muttersterns wieder an ganz bestimmte Bilder halten.

Zunächst verweise ich auf die Figur 11 *A* und *B* auf Taf. VIII; sie stellt eine Anfangsform des Muttersterns von beiden Polen dar.

Die Zahl der deutlich abgrenzbaren Fäden beträgt etwa 20; dann bleibt noch ein Rest, der wohl aus vier Schleifen bestehen mag. Die Fäden haben fast durchgehends Schleifenform und kehren den primären Winkel der Theilungsachse zu; nur an der in Fig. 11 *A* abgebildeten Seite sieht man eine Schleife, die ihren Winkel nach außen gegen die Zellsubstanz kehrt. Solche Schleifen bilden aber Ausnahmen von der allgemeinen Regel und treten gegen die übergroße Mehrzahl der anderen, mit dem Winkel centralwärts gekehrten Schleifen ganz in den Hintergrund. In diesem Stadium wird die Sternform in den meisten Fällen noch durch den Umstand getrübt, dass zahlreiche Schleifen an ihren Schenkeln sekundäre Winkel aufweisen, die, an der Peripherie der Kernfigur gelegen, den Anschein erzeugen, als wären hier die Fäden innig mit einander verschlungen oder als hingen sie noch an ihren Enden theilweise zusammen.

In der That treten die sekundären Schleifenwinkel in diesem Stadium auffallender hervor und zeigen schärfere Knickungen als früher. Es hat dies seinen Grund in den räumlichen Verhältnissen der Zelle. Wenn sich die Schleifen von den Polen entfernen, an der Kernspindel nach abwärts rücken und sich mit ihrem Winkel gegen den Mittelpunkt der Theilungsachse kehren, so werden sie bei dieser Ortsveränderung nicht Raum genug finden, ihre Schenkel in gestreckter Lage zu erhalten und diese werden sich, falls nicht eine sehr beträchtliche und rasche Verkürzung derselben erfolgt, stärker krümmen müssen. Ein Schema wird das Verständnis erleichtern.

Fig. 2.



Es stelle xy die Theilungsebene, PP' die Theilungsachse dar. In *A* sehen wir eine Schleife in einem Knäuelendstadium, in wel-

chem die beiden Pole P und P' schon einander gegenüberliegen. Bei + sehen wir den scharfen primären, bei ++ die beiden stumpfen sekundären Schleifenwinkel. In B ist dieselbe Schleife im ersten Stadium des Muttersterns dargestellt. Der primäre Winkel ist dem Centrum der Theilungsachse zugewendet, die beiden sekundären ++ erscheinen in Folge dessen schärfer geknickt.

Es ist klar, dass sekundäre Schleifenwinkel nur bei Schleifen mit langen Schenkeln zu Stande kommen können und dass, wenn der eine Schenkel lang, der andere kurz ist, nur der erstere eine sekundäre Knickung zeigen wird. Tritt die Verkürzung rasch ein oder sind die Schleifenschenkel an und für sich so kurz, dass sie auch in gestreckter Lage in der Zelle Platz finden, wie z. B. in den Hodenepithelien, so werden sekundäre Knickungen überhaupt nicht auftreten.

In diesem Stadium ist auch an meinen Platinchloridpräparaten nichts mehr von einer achromatischen Hülle zu sehen. Die Kernspindel tritt, namentlich in Seitenansichten, an Chrom-Ameisensäurepräparaten meist sehr schön und scharf hervor; in Polansichten ist sie gewöhnlich weniger gut zu sehen. Es ist eigenthümlich, dass an keinem meiner Platinchloridpräparate auch nur eine Spur von der Kernspindel zu sehen ist.

Es ist klar, dass in Folge der Ortsveränderungen der chromatischen Schleifen auch an dem Kernsaft Verschiebungen auftreten müssen. Diese können natürlich nur darin bestehen, dass derselbe alle die Stellen einnimmt, welche von den Schleifen verlassen wurden. Die chromatische Figur, so wie die Kernspindel, erscheinen von einem hellen Hofe umgeben: die Substanz, die diesen Hof erfüllt, ist wohl einerseits Kernsaft, andererseits aber auch jene Flüssigkeit, welche den gleich bei Beginn der Theilung den Kern umgebenden Hof erfüllt. Eine Grenze zwischen beiden ist nicht vorhanden und es lässt sich überhaupt über das Verhalten und die etwaigen Veränderungen des Kernsaftes nichts Sicheres aussagen. An der abgebildeten Figur tritt auch an der Zellsubstanz eine nicht uninteressante Eigenthümlichkeit hervor, die sich, wie es scheint, schon in den Endformen des Knäuels vorbereitet. Diese besteht darin, dass der nach außen von dem hellen Hofe gelegene Theil der Zellsubstanz zwei, übrigens nicht scharf geschiedene Zonen erkennen lässt: eine dichtere Innen- und eine weniger dichte Außenzone.

Solche und ähnliche Stadien beginnender oder bereits formirter Muttersterne sind von FLEMMING früher als Kranzformen bezeichnet

und als Stadien charakterisirt worden, in denen »nicht bloß die bleibenden centralen, sondern auch hier und da periphere Umbiegungsschlingen der Fäden« vorkommen. Die peripherischen Schlingen sollen darauf hinweisen, dass »die Segmentirung an Stellen, die gerade in der Peripherie liegen, noch nicht erfolgt ist«. In neuerer Zeit hat aber FLEMMING, nachdem inzwischen auch RETZIUS durch seine Untersuchungen an Triton zu ähnlichen Anschauungen gelangt war (RETZIUS pag. 117), die Kranzform als typische Form aufgegeben. Er sagt (Hauptwerk pag. 212): »Im Ganzen ist das, was an Mutter- oder an Tochterfiguren als ‚Kranzform‘ imponirt, nichts Anderes als eine schon radiär geordnete, oder auf dem Wege dazu begriffene Form zu nennen und verdient also nicht besonders von den Sternformen unterschieden zu werden.« Ich stimme darin mit FLEMMING und RETZIUS vollkommen überein. Dagegen hält FLEMMING auch heute noch daran fest, dass sich ab und zu die Segmentirung an einzelnen Stellen bis in dieses Stadium verzögern und dass eben durch diesen Umstand solche Anfangsformen des Mutterstern gebildet werden können. Allerdings giebt er zu, dass es sich dabei »zum Theil« um Sterne handle, »die schon vollständig durchsegmentirt sind und bei denen die freien Fadenenden der Schleifen nur umgerollt liegen«. Ich muss nun mit aller Bestimmtheit der Ansicht entgegentreten, dass sich die Segmentirung manchmal bis in dieses Stadium verzögern könne. Ich habe zwar oben angeführt, dass ich nicht entscheiden konnte, wie viele Fäden Anfangs vorhanden sind und ob die Segmentirung schon im »lockeren« Knäuel beendet ist, dagegen bin ich der Überzeugung, dass in dem Stadium meiner Figuren 7 und 8 keine weitere Quertheilung mehr statthat, vielmehr stets schon 24 Segmente vorhanden sind. FLEMMING be ruft sich unter Anderem auf eine Figur (I, Taf. XVII Fig. 11), an der zwei Schlingen an ihren peripherischen Enden noch mit einander zusammenhängen. Obgleich ich nicht im geringsten zweifle, dass die Figur vollkommen naturgetreu ist, so meine ich doch, dass solche Bilder auch dadurch zu Stande kommen können, dass zwei benachbarte Fäden an ihren Enden mit einander verquellen oder sich so über einander legen, dass es den Anschein gewinnt, als gingen sie in einander über. Habe ich mich doch selbst davon überzeugt, wie außerordentlich schwierig es zuweilen ist, zwei Fäden in ihrem Verlaufe und namentlich an ihren Enden aus einander zu halten; in solchen Fällen hilft oft nur die Beobachtung von beiden Seiten.

Sehr zutreffend sind die Angaben, die RETZIUS in Beziehung

auf die beginnenden Sternformen macht. Nachdem er aus einander gesetzt hat, dass er »die ganze Kranzform, wenigstens als eine typische, aufgeben möchte«, sagt er: »Eine Kranzform wird hin und wieder dadurch vorgetäuscht, dass die äußeren Enden der sternförmig angeordneten Fadenschleifen stark nach unten oder oben umgebogen sind, als ob es ihnen an Raum gebräche, sich vollständig auszustrecken; bei genauerer Betrachtung findet man dann aber die quer abgestutzten Enden dieser umgebogenen Fäden« (pag. 117). Es stimmt dies ganz trefflich zu meiner Beschreibung der Entstehung der sekundären Knickungen.

Was endlich die Angaben STRASBURGER's über diese »Kranzformen« betrifft, so würde mich eine ausführliche Berücksichtigung wohl zu weit führen. Ich will daher nur das Wichtigste berühren. STRASBURGER sagt: »Jeder Faden beschreibt (— bei der Kranzform —) eine mehr oder weniger regelmäßige doppelte Schleife, die so orientirt ist, dass zwei Umbiegungsstellen nach innen, eine nach außen gekehrt erscheinen. Die beiden Schleifen eines jeden Fadens liegen nicht in gleicher, vielmehr in verschiedener Höhe, so zwar, dass die beiden Schleifen auf die beiden Kernhälften vertheilt sind« (pag. 553). Dazu bemerke ich Folgendes: die »doppelten Schleifen«, welche STRASBURGER im Auge hat, sind meine Schleifen mit den zwei sekundären Knickungen; die zwei nach innen gewendeten (oder richtiger nach innen offenen) Umbiegungsstellen sind demnach meine sekundären, die nach außen gewendete (nach außen offene) meine primäre Knickung. Die beiden Schleifenschenkel brauchen nicht nothwendig in gleicher Höhe zu liegen, doch liegen sie viel häufiger in gleicher, als in verschiedener Höhe; nie aber gehört der eine Schleifenschenkel der einen, der andere der anderen Kernhälfte an. STRASBURGER's Erfahrungen sind in dieser Beziehung und speciell mit Rücksicht auf den Salamander nicht zahlreich genug. Die Schlüsse, die er daraus zieht und die man in seiner Abhandlung nachlesen mag, treffen, wenigstens für die Zelltheilung beim Salamander, nicht zu.

Ich habe auch bei Proteus, namentlich schön in der Niere, solche »Kranzformen« wiederholt gesehen. Auch hier finden sich außer den primären noch je zwei sekundäre Schleifenwinkel. Die Mitte der Kernspindel, die in der abgebildeten Fig. 11 frei von Schleifen erscheint, wird zuweilen von einigen, bald längeren bald kürzeren Fadensegmenten durchsetzt.

Ein etwas weiter entwickeltes Stadium, in welchem die Stern-

form schon viel schärfer hervortritt, als in den »Kranzformen«, stellt die Fig. 12 *A* und *B* Taf. VIII dar. Die Figur ist von beiden Seiten in der Ansicht vom Pol gezeichnet und man sieht, wie die Kernspindel jederseits einen Strahlenkegel bildet, dessen Basis der chromatischen Figur zugewendet ist. Zugleich wird man finden, dass die beiden Pole etwas schief über einander liegen und dass auch hier, wie früher, die Mitte der Kernspindel von Fäden frei ist. Der wesentliche Unterschied gegen früher lässt sich auf die beträchtlichere Verkürzung und die damit verbundene Verdickung der Schleifen zurückführen. In Folge dessen sind auch die sekundären Schleifenwinkel ganz oder nahezu ganz ausgeglichen und man bemerkt nur mehr an einem Theil der Schleifenschenkel als Reste dieser Winkel leichte wellenförmige Krümmungen. Man wird sich zugleich auch von der Richtigkeit der schon von RETZIUS ausgesprochenen Vermuthung überzeugen können, dass die sekundären Winkel nur die Folge des Umstandes sind, dass die Anfangs sehr langen Schleifenschenkel zu wenig Raum haben, um sich gerade ausstrecken zu können.

Während aber die sekundären Winkel verschwunden sind, treten nunmehr die centralen oder primären Winkel um so schärfer und entschiedener hervor; ja es sieht oft aus, als hätten sich die Schleifen hier noch nachträglich der Quere nach in je zwei Stücke getheilt. Ich war auch in der That lange im Zweifel, ob nicht doch, wie STRASBURGER früher wollte, im Stadium des Muttersterns wenigstens an einem Theil der Fäden, nämlich an den langen Schleifen, eine zweite Segmentirung erfolge. Durch Beobachtung späterer Stadien des Muttersterns, so wie durch Zählung der Schleifen in solchen Stadien, endlich auch durch Zählung der Schleifen in Anfangsstadien des Tochterknäuels bin ich aber zur Überzeugung gekommen, dass eine solche sekundäre Quertheilung nicht statthat, dass vielmehr die scheinbare Quertheilung der Schleifen im Bereich des centralen Winkels nur durch die Verschärfung eben dieses Winkels vorgetäuscht wird. Die Fäden erscheinen flachgedrückt, bandförmig, mit länglichem Querschnitt und man kann an vielen von ihnen jetzt auch an den mit Chrom-Ameisensäure fixirten Objekten die Längsspaltung erkennen.

Die Figur wird, wie früher, wieder von einem hellen Hof umgeben, an dessen Bildung, wie oben erwähnt, wohl außer dem Kernsaft auch ein Theil der Zellsubstanz Antheil nimmt. An der Grenze dieses Hofes sieht man wieder eine dichtere, grobfädige oder grobkörnige Innenzone der Zellsubstanz.

Auf Taf. IX Fig. 15 habe ich einen Mutterstern von der Seite abgebildet. Die Figur hält ungefähr die Mitte zwischen der »Kranzform« und dem zuletzt beschriebenen Stadium. Sie ist ohne Weiteres verständlich und ich möchte daher nur auf ein paar Punkte besonders aufmerksam machen. Vorerst beachte man die rechts unten gelegene Schleife, die, von den anderen getrennt, ihren Winkel gegen den einen Pol kehrt. Es ist das offenbar eine Schleife, die die Ortsveränderung der anderen Schleifen nicht mitgemacht hat und an ihrem ursprünglichen Platze zurückgeblieben ist. Solche Schleifen trifft man, wie schon FLEMMING und RETZIUS hervorgehoben haben, gar nicht selten; es ist natürlich keineswegs ausgeschlossen, dass sie noch später das Versäumte nachholen und sich mit ihrem Winkel dem Mittelpunkte der Theilungsachse zuwenden. Ein zweiter Punkt, auf den ich aufmerksam machen möchte, betrifft die Strahlung, die von den Polen in die Zellsubstanz ausläuft. Die Strahlen oder Fäden unterscheiden sich wesentlich von den Spindelfasern; sie sind viel weniger stark lichtbrechend als diese und scheinen sich aus der Substanz des die Theilungsfigur umgebenden hellen Hofes aufzubauen. Endlich möge man auch die zarten von der Außenzone der Zellsubstanz auslaufenden Fortsätze beachten: es sind dies »Intercellularbrücken«, welche die Zwischenräume zwischen den benachbarten Zellen durchsetzen und bekanntlich früher für »Riffe« oder »Stacheln« gehalten worden sind.

In solchen und späteren Stadien habe ich zuweilen an den Polen ein mattglänzendes, wie es schien, scharf umschriebenes Korn gesehen; es entspricht dies dem schon vor längerer Zeit von VAN BENEDEN und Anderen beschriebenen Polkörperchen (*corpuscule polaire*). FLEMMING beschreibt es als »eine körperlich differenzirte, stärker lichtbrechende kleine Substanzportion«. Das Ding ist beim Salamander zu klein, um eine genaue Beobachtung zu gestatten. Im ersten Augenblick erweckt es den Verdacht, als ob es nur durch das Zusammentreffen der Spindelfäden zu Stande käme; in Anbetracht der Untersuchungen aber, welche MARK, VAN BENEDEN u. A. an Eiern, bei denen die Polkörperchen viel größer sind, angestellt haben, muss man annehmen, dass man es hier in der That mit einer »körperlichen Differenzirung der Theilungspole« zu thun habe. Ich sehe die Polkörperchen am deutlichsten an Präparaten, die ich in der oben angegebenen Weise zuerst schwach mit Hämatoxylin, darauf stark mit Safranin gefärbt habe.

Ich gehe nun zur Beschreibung desjenigen Stadiums über, in

welchem die Sternform ihre schönste Entfaltung zeigt. Ich habe zwei solche Figuren auf Taf. VIII Fig. 13 und 14 abgebildet. Die Bilder sind so klar, die Schleifen so scharf von einander abgrenzbar, dass man sich kaum noch deutlichere und schönere Figuren wünschen kann. Die Sternform prägt sich namentlich bei der Fig. 14 *A* und *B* sehr klar aus; bei der Fig. 13 ist die ganze chromatische Figur etwas nach der Seite verschoben und die Kernspindel, im Zusammenhang damit, excentrisch angeordnet. Daher tritt auch hier die Sternform etwas zurück; jedoch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass beide Figuren demselben Entwicklungsstadium angehören.

Ein Umstand, der, wie ich glaube, wesentlich zur größeren Klarheit und leichteren Durchblickbarkeit der Figuren beiträgt, besteht darin, dass in beiden Fällen eine Anzahl von Fäden eine ganz auffallende Kürze zeigt. In anderen Fällen, in denen die Schleifen im Allgemeinen die gleiche oder doch wenigstens nicht eine sehr verschiedene Länge haben, gelingt es gewöhnlich nicht, die Schleifen zu zählen und von einander abzugrenzen. Mir ist es wenigstens nur bei den beiden abgebildeten Figuren dieses Stadiums gelungen, die Schleifen mit Sicherheit zu zählen, aber auch das war nur bei Beobachtung der Figuren von beiden Seiten möglich. Für gewöhnlich decken sich einzelne Schleifenschenkel oder es schieben sich die Winkel so durch und über einander, dass eine Zählung ganz unmöglich wird.

Die Zahl der Schleifen beträgt in beiden Fällen 24; also genau eben so viel, wie in den Endformen des Knäuels. Wenn ich hier von Schleifen spreche, so ist das mit einiger Vorsicht aufzunehmen; es zeigen nämlich nur die langen Fadensegmente durchwegs Schleifenform, wogegen sich unter den kurzen auch solche befinden, welche nur leicht gebogen oder selbst ganz gerade gestreckt sind. Einige Schleifen sind nur in einer Ansicht zu sehen, wie z. B. die kurze Schleife 17 der Fig. 13 nur in der Ansicht von der Seite *B*; bei der Betrachtung von der anderen Seite ist sie hinter den Schleifen 1 und 3 versteckt; freilich, sobald man sich einmal von ihrer Anwesenheit überzeugt hat, gelingt es auch, sie bei der Betrachtung von der Seite *A* durch Tieferstellen des Tubus, obgleich nicht ganz klar, zu sehen.

Die Fäden sind in beiden Figuren durchwegs der Länge nach gespalten und an einzelnen weichen sogar die Spalthälften an den Fadenenden gabelförmig aus einander. Jede Spalthälfte oder jeder Schwesterfaden, wie ich sie schon jetzt nennen will, hat einen kreis-

runden Querschnitt, zum Unterschiede von dem länglichen Querschnitte der ungespaltenen Fäden früherer Stadien. Die Doppelfäden stellen sich, wie mir scheint, mit Vorliebe derart, dass sie ihre Breitseite der Theilungsachse zukehren, also mit ihren Kanten oder Schmalseiten nach den Polen sehen. Die sekundären Schleifenwinkel sind vollständig verschwunden; auch von den sanften wellenförmigen Biegungen des früheren Stadiums ist nichts mehr zu sehen. Es hat dies offenbar seinen Grund in der nun ad maximum getriebenen Verkürzung und Verdickung der Schleifen.

Ich will nun in Kürze jede der beiden Figuren für sich besprechen. Die Fig. 13 ist, wie erwähnt, entschieden die unregelmäßigere von beiden. Unter den langen, schleifenförmigen Segmenten findet man mehrere von sehr ansehnlicher Länge und gleich langen Schleifenschenkeln (1, 6, 7, 8, 10, 11, 13); sodann solche mit ungleich langen Schenkeln (3 und 5), wiewohl zu bemerken ist, dass in diesem Falle die Länge des kürzeren Schenkels nicht sicher zu eruiern ist, da er dem Objektträger nicht parallel liegt; endlich kommen auch ein paar mit sehr wenig ausgesprochener Krümmung vor (2 und 12), was übrigens gleichfalls nicht mit voller Sicherheit zu erfahren ist. Unter den kurzen und mittellangen Segmenten trifft man einige, an denen eine Krümmung überhaupt gar nicht zu erkennen ist, andere wieder mit deutlicher, mitunter hakenförmiger Krümmung. Nicht ganz ohne Interesse ist der Umstand, dass eine Anzahl ganz kurzer Segmente stark nach der Seite hin verschoben ist (14, 15, 16, 23 und 24). — Die Pole und Strahlungen der achromatischen Figur sind scharf ausgeprägt und auch der Unterschied zwischen den Spindelfasern und den in die Zellsubstanz auslaufenden Radien ist deutlich zu erkennen.

Regelmäßiger und in mancher Hinsicht noch interessanter ist die Fig. 14 A und B. Das Erste, was Jedem, der die Figur aufmerksam ansieht, in die Augen fällt, ist wohl die merkwürdige Vertheilung der kurzen und langen Fadensegmente auf die beiden Seiten des Sterns. Der Seite 14 A sind im Allgemeinen nur die langen, der Seite 14 B dagegen nur die kurzen Fadensegmente zugekehrt. Im ersten Momente fühlt man sich versucht, eine Ungleichwerthigkeit der Pole anzunehmen und zu glauben, dass sich noch eine Andeutung der Schleifenvertheilung des Stadiums der Fig. 9 bis in dieses Stadium erhalten habe. Denn auch in jener Figur war ja unmittelbar nach erfolgtem Durchtritte des einen Poles auf die ursprüngliche Gegenpolseite das Polfeld der einen Seite noch nicht

ganz demjenigen der anderen gleichwerthig. Ich habe daher wochen- und monatelang nach solchen Muttersternen gesucht, von zahlreichen Skizzen angefertigt und mich schließlich überzeugt, dass die ungleichmäßige Vertheilung der langen und kurzen Schleifen keine konstante Erscheinung ist. Einmal habe ich sogar einen Stern desselben Alters mit gerade so eigenthümlicher und merkwürdiger Schleifenvertheilung gefunden; und doch wurde gerade auch durch sie die Annahme einer Ungleichwerthigkeit der Pole sofort ausgeschlossen. Der Stern, den ich noch heute unter meinen Präparaten zeigen kann, lag mit der Theilungsachse parallel dem Objektträger und die kurzen und langen Schleifen waren zu zwei Gruppen angeordnet, von denen die eine — wenn ich so sagen darf — nach rechts, die andere mit den langen Schleifen nach links von der Theilungsachse zu liegen kam, so dass die ganze chromatische Figur die Gestalt eines Fächers darbot. In weitaus der Mehrzahl der Fälle findet man die Schleifen ganz gleichmäßig vertheilt, die kurzen und langen bunt durch einander und beide Pole von demselben Aussehen, so dass also von einer typischen Ungleichwerthigkeit der Pole nicht die Rede sein kann.

Ich bemerke, dass ich nur in der Fig. 14 *B* alle Schleifen gezeichnet habe, während in der Fig. 14 *A* einige der kurzen weggelassen sind. Wenn auch, wie gesagt, im Allgemeinen die langen Schleifen der Sternseite 14 *A* angehören, so liegen doch nicht alle in ganz derselben Höhe. Bei ganz hoher Einstellung kommen zunächst nur die Schleifen 2, 4, 5, 10 und 24 zu Gesicht, während z. B. die Schleifen 3, 9, 13 u. a. schon mehr der Äquatorialebene genähert sind. Die Schleifenwinkel sind meist ziemlich scharf, nur an einer (15) trifft man einen ganz auffallend stumpfen Winkel. Wie früher, weichen auch jetzt an einigen Schleifen die Schwesterfäden gabelig aus einander (vgl. 4, 15). Die Zahl der kurzen Fadensegmente beträgt 10; zwei davon (18 und 19) sind etwas länger als die übrigen.

Auf Taf. IX Fig. 16 und 17 habe ich zwei Muttersterne dieses Stadiums von der Seite abgebildet. In der ersten der Figuren sind die je eine Schleife zusammensetzenden Schwesterfäden fast durchwegs mit einander verquollen, so dass nur an ein paar Stellen die Längsspaltung zu erkennen ist. An der zweiten Figur tritt aber die Längsspaltung sehr klar und deutlich hervor. Natürlich kann man in eine solche Seitenansicht nur die dem Beschauer zugewendeten Schleifen einzeichnen; wollte man auch die abgewendeten in die Zeichnung eintragen, so würde diese ein so verworrenes Aussehen bekommen, dass man sich unmöglich daran zurecht finden könnte.

Überhaupt thut man gut, sich bei der Beobachtung dieser Stadien an Polansichten zu halten und die Seitenansichten nur zum Vergleich und zur Kontrolle heranzuziehen.

Auf Taf. X Fig. 11 habe ich einen Mutterstern aus dem Bindegewebe der Mundbodenplatte der Salamanderlarve abgebildet, doch sind nicht alle Schleifen gezeichnet. Interessant ist, dass die Totalform der Zelle sich noch gar nicht geändert hat und dass auch hier, gerade so wie in den Epidermiszellen an der Zellsubstanz eine dichtere grobkörnige Innenzone und eine hellere Außenzone, von der die Fortsätze ausgehen, zu unterscheiden sind. — Auf derselben Tafel, Fig. 4, habe ich einen Mutterstern aus der Epidermis des Proteus gezeichnet; er zeigt durchwegs längsgespaltene Fäden, an denen die PRITZNER'sche Körnelung zu sehen ist.

Endlich vergleiche man noch die Figuren 12 und 13 derselben Tafel. Die Fig. 12 zeigt einen Mutterstern aus einer Hodenepithelzelle des Proteus, die Fig. 13 einen solchen aus einem Hämatoblasten der Milz desselben Thieres. Wenn auch bei letzterem die Fäden einfach erscheinen, so haben sie doch schon einen länglichen Querschnitt, was darauf hinweisen dürfte, dass, da ja sonst schon in diesem Stadium die Längsspaltung vollzogen ist, die Spaltheilfäden unter dem Einfluss des Fixierungsmittels wieder mit einander verquollen sind. Beim Mutterstern aus dem Hoden sind aber die Schleifen durchwegs deutlich längsgespalten und ich mache zugleich darauf aufmerksam, dass die Hodenepithelien das günstigste Objekt sind, wenn man sich rasch von der Längsspaltung überzeugen will. Zwischen beiden Figuren bemerkt man mehrere wesentliche Differenzen: im Hoden ist die Kernspindel von außerordentlicher Länge, in der Milz ist sie kurz; im Hoden sind die chromatischen Schleifen kurz und dick, in der Milz lang und dünn; im Hoden ist (was allerdings auf der Zeichnung nicht hervortritt, da ich nicht alle Schleifen gezeichnet habe) die Schleifenzahl gering, in der Milz groß; endlich ist im Hoden die in die Zellsubstanz auslaufende Strahlung sehr schön und scharf ausgeprägt, während ich in den Hämatoblasten nie etwas davon habe sehen können. Dazu will ich noch, ohne mich aber vor der Hand in weitere Reflexionen einzulassen, bemerken, dass wir es bei den Hodenepithelien mit exquisit embryonalen Zellen zu thun haben, während uns in den Hämatoblasten Zellen entgegentreten, die sich weit vom embryonalen Zustande entfernen und nahe auf der Höhe ihrer Ausbildung angelangt sind.

Die über die Sternform vorliegenden Litteraturangaben habe ich

schon z. Th. bei der Besprechung der sogenannten Kranzformen berücksichtigt. Auch über die entwickelte Sternform verdanken wir das Meiste, was wir darüber wissen, FLEMMING. Vor Allem sind es zwei Sätze, die FLEMMING sicher gestellt hat; der erste lautet: »in der Sternform kehren sich die Winkel der Schleifen nach dem Centrum, die Enden der Schenkel nach der Peripherie«; der zweite, hauptsächlich gegen die Angaben STRASBURGER's gewendete, lautet: »die centralen Umbiegungen der Fäden in der Kranz- und Sternform trennen sich nicht«. Ich kann nach dem oben Gesagten beide Sätze vollinhaltlich bestätigen. Dass die Längsspaltung, dieser für die Theilung der chromatischen Substanzen wichtigste Vorgang, gleichfalls von FLEMMING entdeckt und zuerst genau beschrieben wurde, habe ich schon oben erwähnt. Die Resultate RETZIUS' stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen FLEMMING's überein. Mit Rücksicht auf die Mechanik des Zustandekommens der Sternform sagt RETZIUS, es scheine »im Centrum des Kerns eine Kraft vorhanden zu sein, welche gerade den gebogenen Theil jedes Fadens an sich ziehe«. Er erwähnt auch, dass einzelne Fäden noch lange peripherisch liegen bleiben können, »als ob die anziehende Kraft auf sie nicht hinreichend wirksam sei« (pag. 116). Von solchen peripheriewärts gelegenen Schleifen war schon früher die Rede und ich möchte hier noch erwähnen, dass ich manchmal die Schleifen zu zwei Gruppen geordnet fand, die die beiden Pole umgaben; Ähnliches findet man auch bei FLEMMING angegeben; einmal habe ich sogar gefunden, dass die durchwegs längsgespaltenen Fäden, obwohl sie alle in der Nähe der Äquatorialebene lagen, zur Hälfte mit ihrem Scheitel gegen den einen, zur anderen Hälfte gegen den anderen Pol sahen, so dass eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Äquatorialplatte daraus resultirte. Es existirt eben, gerade so, wie in der Anordnung der Fäden im Knäuel, auch hier eine gewisse Freiheit.

Einige eigenthümliche Angaben finden sich bei STRASBURGER. Nach diesem Forscher erfolgt bei Pflanzen die Segmentirung des Knäulfadens in zwei getrennten Schritten und er glaubt, diese Angabe durch seine Beobachtungen an Salamanderlarven auch auf die Theilung thierischer Zellen ausdehnen zu können. Er sagt, dass beim Übergang der Kernfigur aus der Kranz- in die typische Sternform »die nach außen gekehrten Umbiegungen der Schleifen«, meine primären Schleifenwinkel, »geöffnet« werden (pag. 554) und sucht damit auch die Angabe FLEMMING's in Einklang zu bringen, dass die Segmentirung an keinen bestimmten Zeitpunkt der Karyokinese ge-

knüpft sei. Ich habe schon oben die große Schwierigkeit betont, sich in gewissen Stadien des Muttersterns davon zu überzeugen, dass die primären Schleifenwinkel sich nicht lösen und also keine zweite Segmentirung erfolgt. Stadien, wie ich sie in Fig. 13 und 14 abgebildet habe, hat STRASBURGER offenbar nie zu Gesicht bekommen. sonst würde er wohl kaum seine Annahme für stichhaltig befunden haben.

STRASBURGER hat durch lange Zeit mit großer Entschiedenheit die Längsspaltung der Schleifen bestritten und erst in neuester Zeit, nachdem inzwischen die Arbeit HEUSER's erschienen war und STRASBURGER dessen Präparate gesehen hatte, dieselbe anerkannt. Damit sind auch seine früheren Erörterungen über diesen Vorgang gegenstandslos geworden und ich darf daher mir und meinen Lesern eine Berücksichtigung derselben ersparen.

Über die Veränderungen der Zellsubstanz sagt STRASBURGER u. A.: »Die Grenze gegen das umgebende Cytoplasma wird jetzt (nämlich zur Zeit, wann die Halbirung der Schleifen erfolgen soll) aufgegeben und letzteres wandert zwischen die Fadenwindungen ein. Das muss freilich an Hämatoxylin-Präparaten studirt werden, wo das Plasma mitgefärbt erscheint; an Safranin-Nelkenöl-Präparaten ist kaum etwas von diesem Vorgang zu sehen« (pag. 554). Da das Eindringen des Cytoplasma in die Kernhöhle in STRASBURGER's Arbeit eine große Rolle spielt, so möchte ich mir nur erlauben, darauf aufmerksam zu machen, dass STRASBURGER zweiundzwanzig Seiten früher erwähnt, dass von seinen Salamandra-Präparaten nur eines mit Hämatoxylin gefärbt war. Seine Untersuchungen an Salamander-Larven haben aber nur den Zweck gehabt, die Analogien zwischen der Theilung thierischer und pflanzlicher Zellen aufzusuchen und sich, wie er selbst sagt, »ein eigenes Urtheil über den Aufbau der Zellkerne, sowohl im Ruhezustande als auch während der Theilung zu bilden«; sie reichen aber keineswegs aus, um mit Bestimmtheit ein Urtheil über das Eindringen der Zellsubstanz und den Aufbau der Kernspindel abzugeben. Dagegen hat STRASBURGER sehr sorgfältige und ausgedehnte Untersuchungen an Pflanzen angestellt, die ihn zu der Ansicht geführt haben, dass hier konstant das Cytoplasma in die Kernhöhle eindringe und die Kernspindel aufbaue. Er hat auch erkannt, dass die Bildung der Kernspindel eine ganz konstante, stets mit der Zelltheilung einhergehende Erscheinung ist und die Schwierigkeiten wohl erwogen und gewürdigt, die der Beantwortung solcher Fragen im Wege stehen.

Bevor ich aber auf diesen Gegenstand eingehe, will ich ein paar Sätze aus PFITZNER's noch immerhin bester Abhandlung (III, pag. 307) anführen, um zu zeigen, mit welcher Leichtfertigkeit PFITZNER solche Fragen behandelt. Es heißt da unter Anderem: Die Rolle, welche das Achromatin bei dem karyokinetischen Prozesse spielt, »tritt gegen die des Chromatins ganz in den Hintergrund, sowohl optisch als physiologisch, so dass wir es vorläufig ganz von der Betrachtung ausschließen konnten. Wir sehen indess bisweilen achromatische Fadenfiguren auftreten, die einige Forscher mit zur karyokinetischen Figur rechnen wollen. Dass sie jedenfalls nichts Primäres, überhaupt nichts für den Process Wesentliches darstellen, beweist wohl ihre Unscheinbarkeit und Inkonstanz. So wenig wir auch vom Achromatin wissen, so können wir doch mit gewisser Sicherheit behaupten, dass es aus sehr verschiedenen Stoffen bestehen und eine wechselnde Zusammensetzung haben muss. Es wird wahrscheinlich Moleküle von sehr verschiedenem Werthe besitzen, neben solchen von ziemlich hohem, auch welche von ganz niedrigem Molekulargewicht, stets aber an letzterem weit hinter dem Chromatin zurückstehend. Die Chromatinkugeln üben ihre molekularen Wirkungen natürlich nicht nur auf einander, sondern auch auf die umgebenden Moleküle aus und wenn sich im Achromatin eine größere Anzahl relativ großer Moleküle vorfinden, so können diese Wirkungen auch dadurch einen optischen Ausdruck gewinnen, dass sich im Anschluss an die chromatische Figur eine sekundäre karyokinetische Figur zeigt, ja vielleicht noch eine tertiäre im Zellprotoplasma.« Doch genug davon. In dieser Molekularthätigkeit geht die Arbeit weiter. Wer an solcher Philosophie noch nicht genug hat, der lese desselben Autors »Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungsercheinungen«.

Ich bin längst entwöhnt, mich durch wohlklingende Phrasen verblüffen zu lassen und schätze eine einzige gute Beobachtung — selbst dann, wenn sich der betreffende Forscher gar nichts dabei gedacht hat — weit höher, als diese Sorte von »Reflexionen«. Man wird daher auch begreifen, wenn ich mich auf eine Berücksichtigung der Ansichten PFITZNER's über die »äquipotenten Segmente«, die Zusammensetzung der Pole aus zwei Komponenten, die Spannungsverhältnisse des Kerns in der Ruhe und Theilung und was dergleichen Dinge mehr sind, nicht weiter einlasse.

Ich gehe nun auf die Bildung der Kernspindel ein. Die ausführlichste und zusammenhängendste Schilderung des Eindringens

des Cytoplasmas und des Aufbaues der Kernspindel finde ich bei STRASBURGER in der ersten seiner citirten Arbeiten auf pag. 540 und 541. Er sagt da: nachdem (bei den Pollenmutterzellen) die einzelnen Fadenstücke zusammengeklappt sind, beginnt das Cytoplasma in die Kernhöhle vorzudringen, während gleichzeitig die Kernwandung schwindet. Er nimmt an, dass hierbei »das enge Gerüstwerk, welches die Hautschicht bildet, sich nur zu erweitern, die Elemente desselben nur auseinander zu treten brauchen«. Alsbald ist die ganze Kernhöhle von Cytoplasma erfüllt und die isolirten Stücke des Kernfadens werden durch das vordringende Cytoplasma nach der Mitte des ursprünglichen Kernraumes zusammengedrängt. Erst nachdem der ganze Raum mit Cytoplasma erfüllt ist, weichen die Fadenstücke wieder aus einander und die Kernfigur erweitert sich wieder. »Jetzt nimmt das im Innern der Zelle befindliche Cytoplasma streifige Struktur an« und es bilden sich die nach zwei Polen hin konvergirenden Spindelfasern aus. »Die Spindelfasern sind feine Stränge von Cyto-Hyaloplasma, mit sehr kleinen, oft äußerst spärlichen Cyto-Mikrosomen versehen« und gehen nach dem Gesagten aus dem Cytoplasma hervor (pag. 541). Man vergleiche auch die Zusammenstellung der Resultate auf pag. 570¹.

Ganz anders beschreibt FLEMMING die Bildung der Kernspindel. In segmentirten Knäueln, die noch die Totalform des ruhenden Kernes und eine achromatische Hülle haben, sieht man zuweilen zwischen den chromatischen Fäden zarte, anscheinend granulirte, achromatische Stränge, die Anfangs noch ganz unregelmäßig verlaufen, bald aber sich zu zwei blassen Sternen anordnen, deren Strahlen in das Innere der Kernfigur sich fortsetzen. Die Centren, gegen welche sich die Sterne richten, liegen dicht an der Kernmembran, jedoch lässt sich nicht eruiren, ob sie nach innen oder nach außen von ihr liegen. FLEMMING nimmt an, sie lägen außen und die blassen, nach innen gerichteten Stränge würden zur Kernspindel. »Nach dieser Auffassung entstände also die achromatische Figur mit aus dem Kern« (pag. 228, Hauptwerk).

Es stehen sich also hier die Angaben FLEMMING's und STRASBURGER's sehr schroff gegenüber und ich will nun untersuchen, wie sich meine Resultate dazu verhalten. Wie erwähnt, habe ich die

¹ In ähnlichem Sinne spricht sich STRASBURGER auch in seiner letzten Arbeit aus.

erste Anlage der Spindel in Stadien beobachtet, welche meinen Figuren 7 und 8 Taf. VII entsprechen; es sind dies lockere, segmentirte Knäuelstadien im Sinne FLEMMING's. Hier kommt aber der Umstand in Betracht, dass an meinen Präparaten zu dieser Zeit keine Kernmembran mehr wahrzunehmen ist; freilich habe ich an den Platinchloridpräparaten von Proteus zu dieser Zeit meist noch eine deutliche achromatische Hülle gesehen¹. Es ist nun möglich, dass die Kernmembran in späteren Knäuelstadien aufquillt und dass diese Quellung durch Chrom-Ameisensäure so erhöht wird, dass nun nichts mehr von der Membran zu sehen ist; und dass andererseits durch Platinchlorid die gequollene und in Auflösung begriffene Kernmembran zum Schrumpfen gebracht und wieder deutlich sichtbar gemacht wird. Aber es ist auch nicht kurzweg auszuschließen, dass sich Proteus und Salamander in solchen Punkten verschieden verhalten. Leider zerstört, wie erwähnt, Platinchlorid die Spindelfasern und es lässt sich daher kaum hoffen, mit Hilfe der heutigen Methoden Spindelfasern und Kernmembran gleichzeitig zur Anschauung zu bringen. Man ist also hier darauf angewiesen, eine möglichst richtige und ungezwungene Deutung des Beobachteten anzustreben, und das ist immer eine missliche Sache. Denn eine bessere Methode würde alles Deuten und Deuteln überflüssig machen.

Es ist nun vor Allem zu bedenken, dass die Stelle am Zellkern, an welcher die Kernspindel auftritt, häufig eine kleine Delle, eine Art Nabel, trägt, so dass hier gewiss am allerleichtesten Zellsubstanz in die Kernhöhle eindringen könnte. Der Kern ist aber schon in den Anfangsstadien des Knäuels von einem hellen Hofe umgeben, und die Substanz, die diesen Hof erfüllt, würde zunächst in den Kern einströmen müssen. Der Kernsaft, der den Binnenraum des Kerns und die Zwischenräume zwischen den chromatischen Fäden erfüllt, müsste von dem einströmenden Zellsafte verdrängt werden. Es ist kaum denkbar, dass all' dies ohne Verschiebung der chromatischen Schleifen erfolgen sollte. So lange man die Anordnung der Fäden im Knäuel nicht kannte, hatte man allerdings leichtes Spiel: sie erschien nach dem vermeintlichen Eindringen des Zellsaftes eben so unregelmäßig wie früher; die Unregelmäßigkeit brauchte nur eine andere geworden zu sein. So wie man aber einmal zur Einsicht gekommen ist, dass gleich von Anfang an eine strenge Regelmäßigkeit existirt und die Fäden nirgends unordentlich durch einander

¹ Vgl. die nachtr. Bemerkung auf pag. 245.

laufen, würde man eine Unregelmäßigkeit sofort erkennen müssen. Nun ist aber nirgends davon etwas zu entdecken und der Knäuel zeigt nach dem Auftreten der Spindel eine eben so große Regelmäßigkeit, wie zuvor. Auch ein anderer Umstand scheint mir die Annahme eines Eindringens von Zellsaft zu verbieten; es ist das die Länge der Spindel. Diese ist Anfangs sehr kurz und kann im Bereich des Kerns, auch an der Peripherie, ganz gut Platz finden; erst später nimmt die Länge zu, so dass ihre Enden, die Pole, an Stellen zu liegen kommen, die früher in den Bereich des Zelleibes fielen. Ich werde auf diesen Punkt noch später zurückkommen. Nach dem Gesagten erscheint es mir außerordentlich wahrscheinlich, dass die Spindelfasern aus dem Kernsaft und nicht aus eingedrun- genem Cytoplasma hervorgehen. Freilich, ob auch die Polkörperchen aus Kernsaft entstehen, ist eine andere Frage.

Ganz anders verhält es sich mit den in die Zellsubstanz ausstrahlenden Fasern. Diese bieten, wie erwähnt, gleich Anfangs ein anderes Aussehen dar; sie sind weit schwächer lichtbrechend und erscheinen reichlich mit Körnchen besetzt. Sie laufen direkt in die Zellsubstanz aus, gehen in dieselbe über und nehmen wohl auch zweifellos aus ihr ihren Ursprung.

Ich habe wiederholt und mit den verschiedensten Mitteln versucht, die Spindelfasern zu färben. So habe ich Silbernitratlösung und darauf Chromsäure, wodurch chromsaurer Silber entsteht, verwendet; ferner Goldchlorid mit nachfolgender Behandlung mit Zinnchlorid und Tetrachlorid, wodurch »Goldpurpur« entsteht; dann noch andere Metallchloride, endlich Chrom-Alaun und noch vieles Andere, aber Alles ohne nennenswerthen Erfolg. Am besten ist immer noch Hämatoxylin, worauf schon von FLEMMING hingewiesen wurde.

3. Phase:

Umordnung der chromatischen Figur. Äquatorialplatte.

Die Vorgänge, welche diese, für das physiologische Verständnis der Zelltheilung so wichtige Entwicklungsphase des Kerns charakterisiren, laufen darauf hinaus, dass die durch die Längsspaltung entstandenen Schwesterhälften jeder Schleife aus einander weichen und in der Art nach den Polen vorrücken, dass jedes Mal die eine Hälfte dem einen, die andere dem anderen Pole zugeführt wird. Durch die

Längsspaltung sind aus den ursprünglichen vierundzwanzig Schleifen achtundvierzig entstanden, die in den Endstadien des Muttersterns noch paarweise an einander liegen und jetzt derart in zwei Gruppen getheilt werden, dass auf jeden der beiden Tochterkerne wieder vierundzwanzig Schleifen entfallen.

Es handelt sich also vor Allem darum, die Processe kennen zu lernen, die eine solche, vollkommen gleichmäßige Vertheilung der Spalthälften ermöglichen und sichern.

Ich habe auf Taf. IX Fig. 18, 19 und 20 drei Umordnungsstadien aus dem Epithel der Mundbodenplatte der Salamanderlarve und auf Taf. X Fig. 5 und 6 zwei eben solche aus der Niere des Proteus abgebildet. Dazu möge man auch die schematischen Darstellungen der Umordnung auf Taf. XII Fig. 7 und 8 beachten.

Die allerersten Anfänge der Umordnung sind wegen der dichten Lage der Schleifen äußerst schwer naturgetreu wiederzugeben und ich habe mich daher entschlossen, mich zunächst an solche Figuren zu halten, in denen die Umordnung schon im vollen Gange ist und die Schleifenwinkel schon etwas weiter von der Äquatorialebene entfernt sind. Der Unterschied der abgebildeten Figuren gegen etwas jüngere liegt nur darin, dass bei diesen die Schenkel der Spalthälften noch in größerer Ausdehnung an einander liegen und die ganze chromatische Figur daher von den Polen her stärker zusammengedrückt erscheint. Doch lassen die abgebildeten Figuren noch mit voller Sicherheit den Process der Umordnung durchschauen. Derselbe besteht in Folgendem:

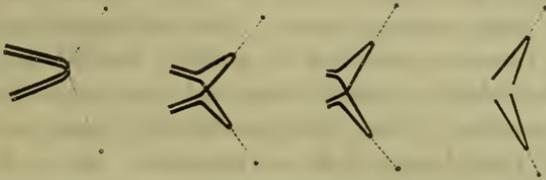
Die beiden Spalthälften jeder Schleife weichen zunächst am Schleifenwinkel aus einander und es kehrt sich der Schleifenwinkel der einen Hälfte dem einen, derjenige der anderen dem anderen Pole zu; wir können des besseren Verständnisses wegen die Spalthälften je einer Schleife als Tochterschleifen bezeichnen, zum Unterschiede von der Mutterschleife, wie wir einen chromatischen Faden so lange nennen wollen, als seine beiden Hälften noch in ihrer ganzen Ausdehnung an einander liegen. Jede Mutterschleife besteht also noch am Ende des Stadiums des Muttersterns aus zwei Tochterschleifen.

Die beiden Tochterschleifen treten also nicht sofort in ihrer ganzen Ausdehnung aus einander, sondern zunächst nur an ihren Winkeln, so dass die Schenkel mit einander noch einige Zeit in Berührung bleiben. Dadurch aber, dass sich die Winkel nach den Polen kehren, erfahren ihre Schenkel eine Knickung, die um so mehr gegen das peripherische Ende derselben hinausrückt, je mehr sich die

Winkel den Polen nähern. Schließlich berühren sich die Schenkel der Tochterschleifen nur mehr an ihren äußersten Enden, bis sie sich auch hier von einander trennen.

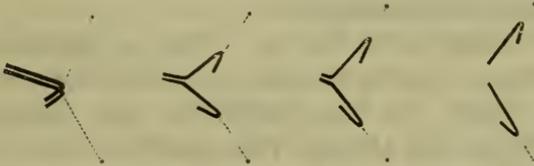
Ein Schema wird dies versinnbildlichen:

Fig. 3.



Von diesem Verhalten giebt es aber eine wichtige Abweichung, die leicht irre leiten und eine andere Art der Umordnung vortäuschen könnte. Sie findet sich dann, wenn die Schleifen auffallend ungleich lange Schenkel haben. Weichen die beiden Spalthälften einer solchen Schleife an ihren Winkeln aus einander, so bleiben nur die langen Schleifenschenkel noch durch einige Zeit mit einander in Berührung, während die kurzen sich alsbald vollständig von einander entfernen. Jede Tochterschleife weist also in diesem Fall zu einer gewissen Zeit zwei Winkel auf: einen, der sich nach dem Pol kehrt, und einen zweiten, der in der Theilungsebene liegt.

Fig. 4.



Sind beide Schleifenschenkel kurz, so werden sich die beiden Tochterschleifen alsbald nach Beginn der Umordnung nirgends mehr berühren. Treffen endlich die beiden Schenkel einer Mutterschleife unter sehr stumpfem Winkel auf einander, so wird sich dies auch wieder an den Tochterschleifen zu erkennen geben.

Von diesen Gesichtspunkten aus, zu denen ich erst durch lange, eigens darauf gerichtete Untersuchungen gelangt bin, wird man, wie ich glaube, die abgebildeten Umordnungsstadien ohne Weiteres verstehen. So sieht man auf Fig. 18 an zahlreichen Stellen (s. Orientirungstafel *a—h* und a. a. O.) die Schleifenschenkel je zweier zusammengehöriger Tochterschleifen in mehr oder minder großer

Ausdehnung an einander liegen. An zwei Stellen sieht man die kreisrunden Querschnitte solcher Schenkel, die dadurch so scharf hervortreten, dass sich die Fäden senkrecht gegen den Objektträger stellen. An anderen Stellen wieder (wie bei i und i') sieht man kurze Schleifen, die sich schon ganz von einander getrennt haben. Wesentlich dasselbe Bild bietet auch die Fig. 19, nur ist sie auf den ersten Blick etwas weniger klar. Sehr instruktiv ist die Fig. 20; sie stellt ein Umordnungsstadium in schiefer Ansicht dar; vor Allem möge man die Schleife d und die dazu gehörige Schwesterschleife der Gegenseite beachten. Die Schleifenschenkel liegen noch etwa zu einem Drittel ihrer Länge dicht an einander. Bei a , b und c sieht man drei Kreise; es sind das die Scheitel dreier Schleifen; stellt man etwas tiefer ein, so sieht man am Präparat ganz deutlich, wie jeder der Kreise in zwei Kreise aus einander weicht, die eben den Durchschnitten je zweier Schleifenschenkel entsprechen.

Die Figuren vom Proteus lehren ganz dasselbe, wie diejenigen vom Salamander. Die Fig. 6 stellt ein beträchtlich jüngeres Stadium dar, als die Fig. 5. Bei der Fig. 5 habe ich nur etwa ein Drittel der auf dem Präparate sichtbaren Fäden gezeichnet; bei der Fig. 6 alle dem Beschauer zugewendeten. Namentlich beachte man in dieser Figur den Faden rechts unten; er wird aus dem zweiten der oben gegebenen Schemata verständlich: man sieht an ihm einen polaren — den eigentlichen — Schleifenwinkel und einen zweiten, entsprechend der Theilungsebene.

Durch die abgebildeten Figuren, denen ich leicht noch zahlreiche andere hinzufügen könnte, wird mit voller Sicherheit bewiesen, dass in der That immer die eine Spaltheilung einer Mutterschleife dem einen, die andere dem anderen Pole zugeführt wird. Damit wird ohne Weiteres der Sinn der Längsspaltung verständlich. Zugleich aber geht aus den angeführten Thatsachen auch, wie ich glaube, ganz unzweifelhaft hervor, dass der primäre Winkel der Mutterschleifen beim Auseinanderweichen der Spaltheilungen erhalten bleibt, dass also, mit anderen Worten, der primäre Winkel der Tochter-
schleifen auf den primären Winkel der Mutterschleifen zurückzuführen ist. Aus dem ganzen Vorgange resultirt eine Lagerung der Schleifen, die sich mit FLEMMING am besten mit den Worten charakterisiren lässt: »Winkel nach dem Pol, Schenkelenden nach dem Äquator«.

Es ließe sich darüber streiten, ob man die Fig. 6 vom Proteus noch als Umordnungsstadium, oder schon als Stadium der Tochtersterne aufzufassen habe. Im Grunde genommen bleibt sich dies auch ganz

gleichgültig, da eine scharfe Grenze zwischen je zwei auf einander folgenden Stadien selbstverständlich nirgends existirt. Ich rechne aber noch alle jene Stadien zur Umordnungsphase, in denen sich eine größere Anzahl von Schleifen mit ihren Schenkeln in der Theilungsebene berührt. Es ist ja klar, dass ab und zu die Spaltheilung einer Mutterschleife rascher aus einander weichen können, als andere, vielleicht benachbarte, aber eine Störung des Gesamtbildes wird dadurch nicht bewirkt.

So einfach sich jetzt der ganze Vorgang präsentirt, so ist die Erkenntnis desselben doch nur nach langen Mühen möglich geworden. FLEMMING, dem wir auch hier den besten Theil unseres Wissens verdanken, sagt: »Die Bewegung in dieser Phase ist, kurz gefasst, diese: die Schleifen, nachdem sie vorher in dem Formwechsel des Sterns verschiedentliche Ansätze dazu gemacht haben, formiren sich in der Art in zwei Gruppen, dass ihre Winkel nach den Polen, ihre Schenkel theils schräg, theils senkrecht gegen die Äquatorialebene zu stehen kommen.« Auch das verschiedene Aussehen der Schleifen bei der Umordnung ist FLEMMING nicht entgangen. Er bemerkt ausdrücklich, dass man oft lange, ziemlich geradlinig verlaufende Fäden finde, welche nur nahe dem einen Ende kurz umgeschlagen sind, also erheblich ungleich lange Schenkel zeigen. Er glaubt daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass der Knickungswinkel, der in der Sternform in der Mitte gelegen habe, »jetzt am Faden entlang schwanke«, bis er später wieder ganz oder nahezu in der Mitte anlange.

Sehr wichtige Angaben über das Verhalten der freien Enden der Schleifenschenkel in der Metakinese, wie er auch die Umordnungsphase nennt, finden sich auch schon in den älteren FLEMMING'schen Abhandlungen. So wirft er schon in seiner ersten Arbeit die Frage auf, ob die Fäden zu Beginn der Umordnung im Äquator zusammengehangen haben und kommt zu dem Resultate, dass »in einzelnen Fällen« solche Zusammenhänge sicher zu finden seien; nur, meint er, könnten sie auch sekundäre Zusammenlagerungen sein (pag. 383). In ähnlichem Sinne spricht er sich auch in seiner zweiten Abhandlung aus (pag. 209 und ff.). In neuerer Zeit hat FLEMMING, in Anbetracht der Ergebnisse STRASBURGER's, die Möglichkeit zugegeben, dass die Deutung, die letzterer seinen Befunden an Pflanzenzellen gegeben hat, auch für die Theilung thierischer Zellen zulässig sei. Ich werde darauf später zurückkommen.

RETZIUS beschreibt die Umordnung in derselben Weise wie FLEMMING. Nachdem er aus einander gesetzt hat, dass aus einem Sterne zwei Sterne, aus einer monocentrischen Kernfigur eine dicentrische entstanden ist, fährt er fort: »Die Schleifen scheinen sich in zwei ungefähr gleich große Gruppen zu vertheilen; in welcher Weise dies geschieht, bleibt uns bis auf Weiteres eben so räthselhaft, wie die trennende oder anziehende Kraft selbst. Durch die Annahme, dass sich die durch die FLEMMING'sche Längsspaltung der Fäden entstandenen feinen Fadenschleifen zu zwei solchen verschiedenen Gruppen anordneten, ließe sich Einiges erklären; es liegen aber noch keine direkten Beweise dafür vor, dass die zwei Zwillingsfäden jedes Mutterfadens nach den beiden entgegengesetzten Centren sich trennen und ziehen lassen« (pag. 119).

Sehr interessante Angaben finden sich bei STRASBURGER. In seiner ersten Abhandlung heißt es¹: »Die Trennung der beiden Kernplattenhälften wird durch eine Umbiegung (Andersbiegung) der Kernplattenelemente eingeleitet. Aus der J- oder U-förmigen Gestalt gehen sie, durch C- oder S-förmige in eine im Allgemeinen f- oder n-förmige über. Die Umbiegung erfolgt direkt, indem sich das polare Ende krümmt, während das äquatoriale sich gerade streckt; oder es schreitet die Umbiegung bei sehr langen Kernfäden an denselben entlang nach dem Pol zu fort, so dass ∞-Gestalten den Übergang vermitteln. — Während der Umbiegung stellen sich die gegenüber liegenden, zu je einem Paar gehörenden Fäden mit ihren äquatorialen Enden auf einander. — Der Umbiegung folgt das Auseinanderweichen; die umgebogene Stelle geht voran.« Dazu muss ich bemerken, dass sich STRASBURGER zu jener Zeit von der Längsspaltung der Fäden noch nicht hatte überzeugen können und dass er annahm, dass im Stadium des Muttersterns eine zweite Quertheilung der Kernfäden erfolge. Nunmehr hat er die letztere Annahme aufgegeben, die Längsspaltung bestätigt (vgl. II. Abhandl. pag. 255). Die Umordnung schildert er in ganz ähnlicher Weise wie HEUSER, wesshalb ich zunächst auf dessen Angaben eingehe.

Es ist das unstreitige und jedenfalls sehr große Verdienst HEUSER's, zuerst mit Sicherheit nachgewiesen zu haben, dass von den Zwillingshälften je eines Mutterfadens immer die eine dem einen, die andere dem anderen Pole zuwandert und also eine vollständig

¹ Ich folge hier der Zusammenstellung seiner Resultate auf pag. 572, da mich eine Berücksichtigung der Detailangaben wohl zu weit führen würde.

gleichmäßige Vertheilung der Spalthälften auf die beiden Tochterkerne stattfindet. Ich war ganz unabhängig von HEUSER durch meine Untersuchungen an Proteus zu demselben Resultate gelangt und habe darüber in einer der Sitzungen der anatomischen Sektion auf der Naturforscherversammlung in Freiburg i. B. Mittheilung gemacht. Später habe ich auch beim Salamander dasselbe Verhalten wiedergefunden. Ich erwähne dies nur, weil ich betonen möchte, dass ich ganz unabhängig von HEUSER zu wesentlich demselben Ergebnis gelangt bin und nicht etwa, weil ich ihm die Priorität streitig machen möchte. Ich habe auch weder für das Tagblatt, noch für den amtlichen Bericht der Naturforscherversammlung ein Manuskript eingeschickt. Es gebührt also HEUSER nicht bloß die Priorität der Entdeckung, sondern auch die Priorität der Publikation. Zudem hat HEUSER den Nachweis für die Pflanzen, ich aber für die Thiere geliefert. Übrigens stimmen wir auch in einzelnen Details nicht überein und es entspricht HEUSER'S Darstellung mehr den Ansichten, die ich mir Anfangs gebildet und auch noch in Freiburg vertreten hatte, später aber in einem nicht ganz unwichtigen Punkte modificiren musste.

Ich hatte nämlich, irre geleitet durch die verschiedenen Formzustände ungleichschenkeliger Schleifen, Anfangs geglaubt, dass sich die Schleifen vor Beginn der Umordnung gerade streckten und erst dann die beiden Spalthälften nach den Polen aus einander rückten: in der Nähe der Pole angelangt, würden sie hakenförmig umgebogen, so dass nun wieder Schleifen entständen. HEUSER scheint nun in der That eine solche Längsstreckung der Schleifen unmittelbar vor der Umordnung anzunehmen (vgl. namentlich das Schema Fig. 35 a). Er unterscheidet zwischen äußeren und inneren Strahlenpaaren und führt an, dass die äußeren fast oder ganz parallel zur Äquatorialebene verlaufen, die inneren dagegen mehr in der Richtung der Spindelfasern gelagert sind. Bei den äußeren Strahlenpaaren geht die Umordnung ganz einfach in der Weise vor sich, dass sich die Spalthälften an ihren centralen Enden von einander entfernen und gegen die Pole vorrücken. (Man vergleiche das auf meiner Taf. XII Fig. 14 nach HEUSER gegebene Schema.) Die Trennung der nach innen gelegenen Elemente ist dagegen nicht ganz frei von Nebenerscheinungen. Die Elemente befinden sich hier so dicht zusammengedrängt, dass die Mehrzahl wohl nicht im Stande sein dürfte, sich in dem beschriebenen Maße frei zu bewegen. Um nun doch, ohne den Nachbar mehr als nöthig aus seiner Lage zu

bringen, mit dem der äquatorialen Mitte zunächst gelegenen Ende zu dem Pole zu gelangen, könnte ein Theil dieser centralen Spaltstrahlen die von STRASBURGER entdeckte eigenthümliche Umbiegung erfahren. Die Anfangs J-förmigen Elemente würden sich in diesem Falle zunächst gerade strecken und alsdann dicht oberhalb der früheren hakenförmigen Umbiegungsstelle eine scharfe Knickung zeigen, die in wellenförmiger Bewegung an den Elementen gegen die Pole hin fortschreitend, dieselben durch die S-Form in die f-Form überführen würde. Ob dieser Vorgang in voller Reinheit verläuft, oder ob nicht doch bloß ein einfaches Zusammenklappen mit nachheriger Umbiegung des polaren Endes den geschilderten ähnliche U- und S-Formen herbeiführt, habe ich zwar mit voller Sicherheit nicht zu entscheiden vermocht, jedoch sprechen die meisten der beobachteten Fälle für diese letztgenannte Annahme (pag. 55). Man vergleiche dazu die nach HEUSER kopirten Schemata auf Taf. XII Fig. 14 und 15. HEUSER nimmt an, dass immer nur einer von zwei Tochterstrahlen die beschriebene Umbiegung erfährt. Die Beschreibung bezieht sich auf die Zellen des Wandbeleges des Embryosackes von *Fritillaria imperialis*.

Es fragt sich, wie sich diese Darstellung der Umordnung mit der von mir gegebenen in Einklang bringen lässt. Da möchte ich nun vor Allem bemerken, dass mir die Fig. 35 a des HEUSER'schen Schemas nicht ganz mit den sowohl von diesem Forscher, als später von STRASBURGER gegebenen, gewiss sehr naturgetreuen Zeichnungen nach Präparaten übereinzustimmen scheint. In dem Schema zeichnet er die Strahlenpaare vollständig gerade gestreckt, die äußeren senkrecht, die inneren mehr oder weniger parallel zur Theilungsachse gestellt. Auf Taf. VII Fig. 11, 12 und 13, und namentlich schön und scharf in Fig. 14, welche der Umordnung unmittelbar vorhergeht, sieht man an den äquatorialen Enden der inneren und oft auch an den centralen Enden der äußeren Strahlenpaare je zwei scharf umschriebene schwarze Punkte, welche nach HEUSER's eigener Angabe anzeigen sollen, dass hier die Strahlenpaare sich gegen den Beschauer richten. Daraus ergiebt sich aber der Schluss, dass die Strahlenpaare nicht gerade gestreckt sind, sondern schleifenförmig mit centralwärts gerichtetem Winkel. Dass dieser Schluss richtig ist, wird durch STRASBURGER direkt bestätigt; man vgl. seine Figuren 6, 7 und namentlich 8 und den erläuternden Text. Da heißt es auf pag. 255 wörtlich: »Jedes Segment ist im Äquator umgebogen und zeigt ein längeres polares und kürzeres

äquatoriales Ende. Die Segmente, welche das Innere der Kernplatte einnehmen, sind einander und der Längsachse der Kernspindel annähernd parallel; die an den Rändern der Kernplatte befindlichen neigen mit dem polaren Ende nach außen.« Demnach sind also auch hier Schleifen vorhanden mit centralwärts gekehrtem Winkel, aber, allem Anscheine nach, mit auffallend ungleich langen Schenkeln. Es fehlen also an dem beanstandeten HEUSER'schen Schema die kurzen Schleifenschenkel und es können demnach auch seine Schemata 35 *b* und 35 *c*, die ich auf Taf. XII Fig. 14 und 15 kopirt habe, unmöglich ganz richtig sein; auch hier fehlen durchwegs die kurzen Schleifenschenkel.

Das Schema der Umordnung muss sich also so stellen, wie ich es in dem Holzschnitt Fig. 4 dargestellt habe; und damit wäre nun auch in diesem Punkte die Übereinstimmung in der Theilung pflanzlicher und thierischer Zellen hergestellt.

Die Auffassung, dass die Fäden bei der Umordnung aus der **J**-Form in die **S**-Form und aus dieser in die **f**-Form übergehen, ist nur für ungleichschenkelige Schleifen zulässig und auch da nur in folgendem Sinne: **J**-förmig sind die Schleifen noch vor Beginn der Umordnung im Endstadium des Muttersterns; so wie die primären Schleifenwinkel aus einander weichen, werden sie **S**-förmig, weil ihr längerer Schenkel eine sekundäre Knickung erfährt; so wie sie endlich in der Äquatorialebene aus einander rücken, streckt sich der sekundäre Winkel wieder und die Schleifen werden **f**-förmig.

4. Phase:

Sternform der Tochterkerne. Tochtersterne.

Als Tochtersterne bezeichne ich mit FLEMMING alle Formen der chromatischen Tochterfiguren, welche radiären Bau haben und in denen die Schleifen so gestellt sind, dass ihre Winkel nach dem Pol, ihre Schenkel nach der Äquatorialebene gerichtet sind. Ich schließe davon, wie schon angeführt, diejenigen Formen aus, bei welchen sich die beiden Tochterhälften der chromatischen Figur noch in größerer Ausdehnung in der Äquatorialebene berühren.

Die Tochtersterne kommen, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, dadurch zu Stande, dass die beiden Hälften der Äquatorial- oder Kernplatte nach den Polen aus einander weichen.

Man kann in dieser Entwicklungsphase wieder zwei Stadien unterscheiden: im ersten liegen die Schleifen ziemlich lose neben einander, im zweiten sind sie so dicht gedrängt, dass sie sich nur ausnahmsweise in ihrem ganzen Verlaufe verfolgen lassen.

Die Zahl der Schleifen muss nach dem früher Mitgetheilten in jedem Tochterstern 24 betragen, also eben so viel wie in den Endstadien des Knäuels und im Mutterstern; jedoch muss ich bemerken, dass ich in den Tochtersternen nie mit Sicherheit alle Schleifen habe zählen können. So viel ich sehe, ist dies auch FLEMMING nicht gelungen. In späteren Stadien, in lockeren Tochterknäueln, habe ich mehrmals nahe an 24 Fäden gezählt und hier ist es FLEMMING einmal gelungen, in der That mit Sicherheit 24 Schleifen zu zählen. Daraus, so wie namentlich aus der Art der Umordnung darf der Schluss gezogen werden, dass auch in den Tochtersternen 24 Schleifen vorhanden sind.

Die Schleifen haben ein verschiedenes Aussehen; wie früher im Mutterstern, trifft man auch hier wieder lange und kurze, gleichschenkelige und ungleichschenkelige, solche mit stumpfen und andere mit spitzem Winkel oft bunt durch einander. Zuweilen zeigt ein Schleifenschenkel eine sekundäre Knickung, vielleicht als Rest des sekundären Schleifenwinkels im Umordnungsstadium. Bei ungleichschenkeligen Schleifen kann der kurze Schenkel nach außen oder nach innen sehen. Gerade so, wie es Muttersterne mit durchwegs gleichschenkeligen Schleifen giebt, kommen auch derartige Tochtersterne vor und diese zeigen dann stets ein ungemein regelmäßiges Aussehen. Nicht selten sind die Schleifenschenkel vollkommen gerade gestreckt und der ganze Stern erinnert in seiner Form an das Gerüst eines Regenschirmes mit gerade gestreckten Spangen.

Ich habe auf Taf. IX Fig. 21 und 22 zwei junge Tochtersterne aus dem Epithel der Mundbodenplatte der Salamanderlarve abgebildet; die Fig. 23 stellt ein etwas älteres Stadium dar. In Fig. 21 und 23, weniger in Fig. 22, bei welcher die Spindelfasern nicht deutlich zu sehen sind, trifft man ein Verhalten, das sich, so weit meine Erfahrung reicht, ganz konstant im Stadium der Tochtersterne vorfindet. Man bemerkt nämlich, dass die Spindelfasern nicht in der direkten Verlängerung der Schleifenschenkel liegen, sondern mit denselben unter einem, allerdings sehr stumpfen Winkel zusammenreffen; oder genauer ausgedrückt: wenn man durch beide Schleifenschenkel eine Ebene hindurchlegt, den Schleifenwinkel halbirt und die Halbierungslinie gegen den Pol hinaus verlängert, so trifft diese

Linie nicht den Pol, sondern sie schneidet die Theilungsachse in ihrer Verlängerung über den Pol hinaus (Fig. 5). Der Kegel von Spindelfasern erscheint also gewissermaßen in das Centrum des chromatischen Sterns hineingedrückt. Der Stern zeigt daher an seiner polaren Seite eine Delle. Dies tritt am schärfsten an den Tochtersternen ganz flacher Zellen hervor, wie eine solche in Fig. 23 abgebildet ist. Dasselbe trifft man aber auch in den untersten Epidermisschichten des Proteus, in den Nierenepithelien, ja selbst in den Hämatoblasten der Milz. Auch in den Follikelepithelien des Hodens habe ich es gesehen. Es kommt also in allen möglichen Zellen ganz unabhängig von deren Form vor und kann daher auch nicht in äußeren Verhältnissen den Grund haben.

Schon während der Umordnung, noch mehr aber während des Auseinanderrückens der Tochtersterne macht sich eine ganz allmähliche Verkürzung und Verdickung der Fadenschleifen bemerkbar und dies mag auch zum Theil der Grund sein, weshalb man in den Endformen der Tochtersterne, wie in der Fig. 23, nicht mehr im Stande ist, die einzelnen Schleifen in ihrem ganzen Verlaufe mit Sicherheit aus einander zu halten. Sehr leicht und oft genug selbst bei sehr sorgfältiger Behandlung verquellen die Schleifen an ihren polaren Enden, so dass der ganze Stern dann einen Klumpen darstellt, aus dessen äquatorialer Seite die einzelnen Schleifenschenkel wie die Borsten aus einer Bürste hervorragen.

Sobald einmal die Tochtersterne etwas weiter aus einander gerückt sind, kann man sehen, wie von den freien äquatorialen Enden der Schleifenschenkel zarte blasse Fäden ausgehen, die gegen die Theilungsebene hinziehen und hier mit solchen der Gegenseite zusammentreffen. Zuweilen bilden diese Fäden ein zartes Netzwerk, wie ich dies in Fig. 23 abgebildet habe. Die Fäden oder Stränge sind viel weniger lichtbrechend, als die Spindelfasern und treten im Farbenbilde des Beleuchtungsapparates meist ganz zurück. Am besten sind sie bei Anwendung enger Diaphragmen zu sehen.

Hinsichtlich des Baues und der Zusammensetzung der Tochtersterne stimmen die Angaben der Autoren im Wesentlichen überein und ich will mich daher nur an die Angaben FLEMMING's und RETZIUS' halten, zumal ich mit FLEMMING in einem mir wichtig erscheinenden Punkte nicht übereinstimmen kann. Die Annahme, dass während und unmittelbar nach der Umordnung der polwärts

Fig. 5.



gerichtete Schenkel gestreckt sei und erst später eine Abknickung, die zur Bildung eines Schleifenwinkels führt, erfährt, habe ich schon oben kritisiert. Die Anordnung der Schleifen und die Verkürzung und Verdickung ihrer Schenkel sind von FLEMMING sehr genau und sorgfältig beschrieben worden. Auch bemerkt er, dass man zu dieser Zeit, gerade so wie schon früher, »einzelne Segmente finde, die viel kürzer sind, als alle übrigen« (pag. 236). Diese Beobachtung selbst ist vollkommen korrekt; die Betrachtung dagegen, die er an diesen Befund knüpft, und die Auffassung der ganzen Erscheinung kann ich durchaus nicht billigen. Er sagt nämlich: »Jedenfalls ist dies (die ungleiche Länge der Schleifen) nichts Reguläres; man muss es möglich lassen, dass es sich dabei wirklich um eine vitale Abtrennung kleinerer Segmente handelt, wahrscheinlicher ist es mir aber, dass die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixirenden Reagentien beruht.« Er kommt dann auf die Beurtheilung der Fadenlängen und Dicken zu sprechen und hebt die Kautelen hervor, die man dabei zu beachten hat. In diesen Punkten stimme ich mit ihm vollkommen überein und ich habe ja selbst schon früher ausdrücklich betont, dass man sich zunächst an solche Fäden und Schleifen zu halten habe, die in ihrem ganzen Verlaufe parallel dem Objektträger liegen. Aber ich muss auch hier, wie schon früher, aufs entschiedenste die Angabe bekämpfen, dass die Schleifen de norma gleich lang und gleichschenkelig seien. Man sehe sich einmal ein Dutzend schöner Tochtersterne an und führe folgendes einfache Rechenexempel aus: wenn die Schleifen gleich lang und gleichschenkelig wären, müssten von der äquatorialen Seite des Sterns 48 Fäden hervorragen; nun findet man aber in den meisten Fällen nur etwa 30 längere und eine Anzahl kürzere Schleifenschenkel; es kann daher unmöglich die Schleifen- und Schenkellänge durchwegs die gleiche sein. Dasselbe lehrt aber auch die Beobachtung der oberflächlich gelegenen Schleifen. Wenn ab und zu die Länge der Tochterschleifen durchweg dieselbe ist, so halte ich dies für eine Ausnahme von der allgemeinen Regel.

Abgesehen von diesem einen Punkte stimme ich mit FLEMMING überall überein. Was RETZIUS betrifft, so kann ich nicht umhin, zu bemerken, dass seine Tochtersterne doch etwas gar zu schön und regelmäßig sind. In der Beschreibung stimmt RETZIUS mit FLEMMING überein. Er bestätigt dessen Angaben über die Stellung der Schleifen, die Verkürzung und Verdickung der Schlei-

fenschenkel u. dgl. und erwähnt auch, dass an der Polseite des Tochtersternes »eine größere oder kleinere Einbuchtung, ein Hilus«, bestehe, der »bis auf Weiteres von der achromatischen Substanz ausgefüllt zu sein scheine« (pag. 121).

5. Phase:

Knäuelform der Tochterkerne. Tochterknäuel.

So wie die Tochtersterne etwas weiter aus einander gertickt sind, krümmen sich die Enden der Schleifenschenkel nach einwärts gegen die Theilungsachse und die chromatische Figur bekommt eine zarte achromatische Hülle. Die Verkürzung und Verdickung der Fäden macht dabei Anfangs noch weitere Fortschritte, bis endlich die Ränder der Fäden rauh und zackig werden, die Fäden seitliche Fortsätze treiben und der Kern zur Ruhe übergeht. Diese Vorgänge sind es, welche die letzte Phase der Kerntheilung charakterisiren.

Da ich über die Anfangsformen der Tochterknäuel und den Übergang der Tochtersterne in dieses Stadium nichts wesentlich Neues mittheilen kann, werde ich mich sehr kurz halten. Anfangsformen der Tochterknäuel habe ich auf Taf. IX Fig. 24 aus der Epidermis der Salamanderlarve, auf Taf. X Fig. 7 aus der Niere des Proteus abgebildet. Solche Kerne haben eine eigenthümliche Form: sie zeigen polarwärts eine Delle, den von RETZIUS erwähnten Hilus, den auch FLEMMING genau beschreibt und auf seinen Figuren zur Anschauung bringt, und an der entgegengesetzten Seite, der Theilungsebene zugewendet, eine ähnliche, nur tiefere, Einsenkung. Die kurzen, dicken Knäulfäden halten im Allgemeinen eine zur kurzen Achse des Kerns parallele Richtung ein und zeigen wesentlich denselben Verlauf, wie in den Anfangsstadien des Mutterknäuels: sie beginnen an der äquatorialen Seite, die wir jetzt wieder als Gegenpolseite des Kerns bezeichnen können, ziehen quer über die Oberfläche oder auch, wiewohl im Ganzen seltener, durch den Binnenraum des Kerns zur Polseite und ins Polfeld, biegen hier schlingenförmig um und kehren wieder zur Gegenpolseite zurück. Mit anderen Worten, die Fäden bilden Schleifen, deren Winkel nach dem Pol, deren freie Schenkelenden nach der Äquatorialebene sehen; nur ist zu beachten, dass der junge Kern an der Gegenpolseite schon durch eine achromatische Hülle abgeschlossen wird; dasselbe ist auch allenthalben an den Seiten der Fall. Dagegen möchte ich bezweifeln, dass in solchen Anfangsformen des Tochterknäuels auch an

Pol schon eine achromatische Hülle vorhanden sei. Hier sieht man zunächst eine helle, stark lichtbrechende Masse, die wohl unzweifelhaft aus dem Rest der Spindelfasern hervorgegangen ist, aber keine faserige Struktur mehr erkennen lässt und die sich in die kleine polare Delle des Kerns einlagert und dieselbe vollständig ausfüllt. Vom Polkörperchen ist keine Spur mehr zu sehen.

Die Fäden sind, wie erwähnt, dicker als in den vorhergehenden Tochterfiguren, treten aber an ihren freien Enden mit einander nicht in Verbindung. In manchen Knäuelformen, wie z. B. in den Tochterknäueln aus der Niere des Proteus, sind sie so kurz, dass man auf den ersten Blick Körner statt Fäden vor sich zu haben glaubt.

Untersucht man etwas ältere Kerne, so fällt Einem außer der nicht unbeträchtlichen Größenzunahme namentlich das körnige, rauhe Aussehen der Fäden auf. Die Schleifen haben ihre glattrandige Beschaffenheit verloren, ihre Ränder sind unregelmäßig zackig geworden und senden ganz kurze, dünne Fortsätze von körnigem Aussehen aus. Es ist ganz wohl möglich, dass die Schleifen jetzt zum Theil an ihren freien Enden mit einander verschmelzen und die Zahl der Kernfäden dadurch eine geringere wird. Dafür spricht wenigstens der ganze Habitus solcher Kerne; aber ich muss doch gestehen, dass ich mich von einer solchen von manchen Autoren behaupteten Verbindung gröberer Fäden mit Sicherheit nicht habe überzeugen können (vgl. Fig. 25).

Die Kerne nehmen in der Folge rasch an Größe zu und ihre ganze Ausbildung läuft wesentlich darauf hinaus, dass die chromatische Substanz immer gleichmäßiger vertheilt wird. Einen schon ziemlich weit entwickelten Kern habe ich auf Taf. IX Fig. 26 abgebildet. Er lässt noch in groben Zügen die Zusammensetzung jüngerer Knäuel erkennen; statt einheitlicher, kontinuierlicher Fäden finden sich aber nur mehr grobe, eckige Körner, die durch derbere Gerüststränge mit einander in Verbindung stehen und von deren Ecken Fortsätze ausgehen, die sich ihrerseits wieder weiter verzweigen und mit anderen benachbarten Fäden in Verbindung treten, so dass ein reiches Netzwerk zu Stande kommt. In dieser Weise geht auch die ganze weitere Ausbildung von Statten: einerseits nimmt der Kern allmählich an Größe zu, anderseits verfeinert sich das Gerüst- oder Netzwerk durch Aussendung zarter Fäden und Bälkchen immer mehr und mehr. Von den gröberen Gerüststrängen, den Resten der früheren Knäulfäden, bleibt wenig mehr zurück und

auch die größeren Ansammlungen chromatischer Substanz schwinden immer mehr, so dass schließlich kaum mehr etwas auf den Bau des Knäuels und die typische Anordnung seiner Schleifen hinweist. Nur an der ursprünglichen Polseite des Kerns bleibt zuweilen, wie schon RETZIUS erkannt hat, als Rest der polaren Delle eine seichte Impression zurück.

Auf den Bau des fertigen Kerns werde ich ohnedies später noch des Genaueren zurückkommen.

Der Zelleib erleidet im Stadium der Tochtersterne keine merklichen Veränderungen. Er zeigt zu dieser Zeit im Wesen die gleiche Beschaffenheit, wie früher während der Umordnung und während des Stadiums des Muttersterns. Die einzige wichtigere Veränderung betrifft diejenigen Theile der Zellsubstanz, welche die äquatorialen Flächen der beiden Tochtersterne verbinden und auf die bereits früher aufmerksam gemacht wurde. Um so wichtiger sind die Veränderungen, die sich im Beginn der Knäuelphase einleiten und die binnen Kurzem zu einer Theilung des Zelleibes in zwei gleiche oder doch nahezu gleiche Partien führen.

Die helle Innenportion der Zellsubstanz, welche die beiden Tochtersterne mit einander verbindet, verschmälert sich immer mehr und mehr und zugleich macht sich an der dunkleren Außenportion eine Einschnürung des Zelleibes bemerkbar. Es tritt an der Peripherie der Zelle, ungefähr der Mitte zwischen den beiden Tochterknäueln entsprechend, eine Ringfurehe auf, welche (wie es scheint, ganz konstant) an der einen Seite tiefer in den Zelleib einschneidet, als an der entgegengesetzten. Dies ist wenigstens in der Mehrzahl der Fälle direkt zu beobachten und wenn man auch ab und zu Zellen findet, welche an beiden Seiten gleich tiefe Furchen zeigen, so liegt doch die Vermuthung nahe, dass die Furehe an der dem Beschauer zu- oder abgewendeten Seite tiefer eindringt, als an der entgegengesetzten.

Am Boden der Furehe zieht eine stark lichtbrechende, mit Hämatoxilin sich ziemlich intensiv färbende Substanz rund um die Zelle (vgl. Taf. X Fig. 16), die sich auch auf die beiden Zelleiber fortsetzt, dabei aber immer dünner wird und schließlich ganz verschwindet. Dieser stärker färbbare Theil der Zellsubstanz ist an derjenigen Seite der Zelle, an welcher die Ringfurehe tiefer eingreift, mächtiger entwickelt und setzt sich auch auf die beiden Tochterzellen weiter fort, als an der entgegengesetzten Seite.

Endlich schneidet die Furehe vollständig durch und theilt die

Zelle in zwei ungefähr gleich große Hälften. An den beiden Tochterzellen erkennt man noch durch geraume Zeit die beiden, schon von früher her bekannten Zonen der Zellsubstanz: die hellere Innen- und die dunklere Außenzone. Beide sind an gut fixirten Präparaten meistens recht scharf von einander geschieden. Die Innenzone geht direkt in den hellen, den Kern umgebenden Hof über.

Der ganze Process der Theilung des Zelleibes geht ziemlich rasch von Statten. Er beginnt, wie gesagt, in den ersten Anfängen der Tochterknäuel und ist schon vollendet, noch bevor die Knäulfäden ihre glattrandige Beschaffenheit verloren und Fortsätze auszutreiben begonnen haben.

Vieles von dem hier über das Stadium der Tochterknäuel Gesagten wird man schon in den Abhandlungen FLEMMING's in ganz ähnlicher Weise ausgesprochen finden und ich habe das Ganze nur des Zusammenhanges und der Vollständigkeit wegen erörtert. Immerhin wird man aber auch manches Neue und gewiss auch Wichtige in meinen Auseinandersetzungen finden. Eine geordnete Zusammenstellung des bisher Bekannten und des neu Hinzugekommenen schien mir aber namentlich zum Verständnis der theoretischen Betrachtungen über die Zelltheilung und den Bau des Zellkerns, mit welchen ich diesen Abschnitt schließe, von Wichtigkeit.

Es konnte keinem meiner Vorgänger entgehen, dass im Stadium der Tochterknäuel die chromatischen Fäden parallel zur kurzen Achse des Kerns verlaufen. Dies ist auch von allen hervorgehoben worden. Eine merkwürdige Übereinstimmung besteht aber auch in einem anderen Punkte. FLEMMING und RETZIUS eben sowohl, wie STRASBURGER und HEUSER, geben an, dass die Knäulfäden an ihren Enden mit einander verschmelzen und dass aus dieser Verbindung »ein einziger Tochterkernfaden« hervorgehe. Ich habe oben die Möglichkeit zugegeben, dass einzelne Fäden mit einander zu größeren Fadenabschnitten verschmelzen und will sogar nicht bestreiten, dass bei gewissen Kernen alle Knäulfäden mit einander in Verbindung treten. Ich habe mich aber weder beim Salamander, noch beim Proteus mit Sicherheit davon überzeugen können, obwohl doch meine Untersuchungsmethoden mindestens eben so viel, meiner Ansicht nach aber beträchtlich mehr leisten, als die meiner Vorgänger. Dass die feinen Fortsätze, welche nach meinen Befunden von den Knäulfäden ausgehen, so wie die Knäulfäden selbst, nachdem sie sich sehr viel verfeinert haben, zur Bildung eines Gerüst- oder Netzwerkes

zusammentreten, habe ich oben gesagt; aber eine Verschmelzung aller größeren Fäden in solchen Stadien, in denen man noch von einer Knäuelform reden kann, kommt beim Salamander und Proteus; wenn überhaupt, nur ganz ausnahmsweise vor.

Endlich möchte ich noch erwähnen, dass FLEMMING angiebt, die Zellsubstanz färbe sich mit Hämatoxylin bei sich theilenden Zellen intensiver, als bei Zellen in der Ruhe. Ich kann dies in der Hauptsache bestätigen, muss aber bemerken, dass solche Hämatoxylinpräparate keineswegs Musterpräparate sind. Woher es kommt, dass manchmal die ruhenden Zellen keine Farbe annehmen, die Zellen in Theilung aber dieselbe sehr zähe an sich halten, kann ich nicht sagen. Für tadellose Hämatoxylinpräparate trifft FLEMMING'S Angabe nicht zu.

An stark gelockerten Tochterknäueln aus dem Hoden vom Proteus habe ich mehrmals nach Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure und Safranin-Färbung eine interessante Eigenthümlichkeit an den Knäulfäden wahrgenommen (vgl. Taf. X Fig. 14). Die chromatische Substanz bildete hier nicht kompakte Stränge, zeigte sich auch nicht in Form der sogenannten PFITZNER'schen Chromatinkugeln, sondern war in äußerst feinen Körnchen vorhanden, die in blasse, nicht färbbare Stränge eingelagert waren. Mit anderen Worten, die Knäulfäden bestanden aus blasser, »hyaloplasmatische« Substanz, in welche zahllose feine chromatische Körnchen eingelagert waren. Diese Körnchen waren schon FLEMMING bekannt, nur scheint er sie zuweilen mit den PFITZNER'schen Körnern verwechselt zu haben. Manchmal scheinen die Körner in Doppelreihen zu liegen, so dass es aussieht, als ob die Knäulfäden der Länge nach gespalten wären. Dies dürfte jedoch niemals der Fall sein und ich nehme an, dass die scheinbare Längsspaltung dadurch zu Stande kommt, dass die Körnchen in den hyaloplasmatischen Strängen nicht gleichmäßig vertheilt sind, sondern hauptsächlich an deren Oberfläche liegen; betrachtet man dann einen Knäulfaden im optischen Längsschnitte, so muss eine Längsspaltung vorgetäuscht werden. Ob auch in früheren Theilungsstadien eine solche Zusammensetzung der chromatischen Fäden aus hyaloplasmatischer Grundsubstanz und darin eingelagerten chromatischen Körnchen vorkomme, vermag ich nicht zu entscheiden. Es mag sein, dass sich die scheinbare Längsspaltung der chromatischen Fäden im Stadium der Tochtersterne, die FLEMMING und auch ich in vereinzelt Fällen beobachtet haben, in ähnlicher Weise erklärt, wie jene Längsspaltung der Knäulfäden;

möglich auch, dass zuweilen durch eine engere Aneinanderdrängung zweier benachbarter Fäden eine Längsspaltung vorgetäuscht wird.

Ich will nun noch kurz folgende Punkte besprechen: 1) die Dicke der chromatischen Fäden und die Länge der Theilungsachse in den auf einander folgenden Stadien; 2) die Beziehungen der indirekten Zelltheilung zur Ernährung und zum Wachstum, zur Entzündung und Neubildung; 3) drei- und mehrpolige Kernfiguren; 4) pathologische Kernfiguren; und endlich 5) direkte Theilung und Zerklüftung. Ich habe aber nicht die Absicht, das von anderen Forschern Mitgetheilte zu wiederholen und in Ordnung zu bringen, sondern beziehe mich fast ausschließlich auf meine eigenen Ergebnisse.

1) Wenn es sich darum handelt, die Dicke der chromatischen Fäden und die Länge der Theilungsachse in den auf einander folgenden Stadien zu bestimmen, muss man einige Vorsicht walten lassen. Vor Allem darf man Messungen nur an sehr gut fixirten Objekten anstellen und zweitens müssen alle Figuren, von denen man Maße nimmt, in genau derselben Weise behandelt sein. Es ist selbstverständlich, dass man die Kernfäden nicht das eine Mal an Chrom-Ameisensäurepräparaten und das andere Mal an Platinchloridpräparaten messen und dann die Zahlen mit einander vergleichen darf. Die von mir mitgetheilten Zahlen wurden abgenommen von einem außerordentlich schönen Chrom-Ameisensäurepräparat eines Kiemenblättchens der Salamanderlarve, das mit Hämatoxylin-Safranin gefärbt war. Ich gebe die Zahlen in Theilstrichen des Ocularmikrometers (ZEISS II) bei einer Tubuslänge von 220 mm; ein Theilstrich bedeutet 0,000909 mm. Man kann sich, wenn man es für nöthig findet, die wirklichen Maße daraus leicht berechnen.

Die Entfernung der Pole beträgt:

im Stadium der Fig. 7 (Mutterknäuel)	ca. 11 Theilstriche
- - - - 15 (erstes Stadium des Muttersterns)	17—18 -
- - - - 19 (Umordnung)	20 -
- - - - 23 (Tochtersterne)	26 -
- - - - 24 (Tochterknäuel, gemessen vom einen zum anderen Hilus)	28—32 -

Daraus geht hervor, dass die Entfernung der Pole kontinuierlich zunimmt und zwar am langsamsten zwischen Mutterstern und Umordnung, am raschesten von der Umordnung bis zu den Tochter-

knäueln. Zugleich drängt sich die Vermuthung auf, dass ursprünglich statt zweier Pole oder zweier Attraktionscentren nur ein solches vorhanden war, das erst später in zwei aus einander gewichen ist.

Die Dicke der Fäden kann nur ganz beiläufig gemessen, oft nur geschätzt werden. Sie beträgt:

im Stadium der Fig. 2 (Übergang vom dichten zum lockeren			
	Knäuel)	nicht ganz 1 Theilstrich
- - - -	7 (lockerer Mutterknäuel)	ca. 1,4 -
- - - -	15 (erstes Stadium des Muttersterns)	ca. 1,6 -
- - - -	17 (Mutterstern mit deutl. Längsspaltung)		
			nicht ganz 2 -
- - - -	19 (Umordnung); ein Faden misst:	- -	1 -
- - - -	24 (Tochterknäuel); ein Faden misst:	1 -

Es nimmt also die Dicke der Fäden zu bis zur Längsspaltung, dann nimmt die Dicke jeder Spaltheilung in ähnlicher Weise zu.

2) Dass die Ernährung einen wichtigen Einfluss auf die Häufigkeit der Zelltheilungen habe, war schon von vorn herein zu erwarten, zumal wir längst wissen, dass auch bei den Individuen höherer Ordnung, den Personen und Stöcken, die Produktion von Nachkommen mit den Ernährungsverhältnissen in innigem Zusammenhange steht. In der That haben nun auch FLEMMING und RETZIUS gezeigt, dass »reichliche Ernährung das Eintreten reichlicher Zelltheilungen befördern, und Nahrungsmangel es hindern kann«. RETZIUS sagt (pag. 112): »Wenn man die Larven mehrere Tage hungern lässt, wird die Zellentheilung immer sparsamer und hört endlich ganz auf, so dass man keine einzige sich theilende Zelle aufzufinden vermag.« Ich habe nun folgendes, für die Kenntnis des Zellenlebens gewiss interessante Experiment angestellt; ich habe mehrere Exemplare von *Salamandra atra* von Ende August 1882 bis Ende Januar 1883, also volle fünf Monate, hungern lassen und dann in mehreren Organen nach Theilungsfiguren gesucht. Die Thiere hatte ich in ein Glasgefäß gesetzt, in dasselbe etwas Moos gegeben, das ich aber zuvor von den darin befindlichen Limaciden gereinigt hatte und dann von Zeit zu Zeit etwas Wasser zugegossen. Als ich die Thiere Ende Januar untersuchte, fand ich sie hochgradig abgemagert, alles Fett geschwunden, im Magen einiger Exemplare spärliche Mengen von Moos; letzteres konnte gewiss nicht als Nahrung, sondern nur zur Befriedigung des Lokalgeföhles der Mageneleere gedient haben. Die übrigen, am Leben gelassenen Exemplare gingen Mitte März an Inanition zu Grunde. Nun ist allerdings zu bedenken, dass die Thiere auch im Freien während des Winters

hungern; doch dürfte das Hungern kaum länger als drei Monate dauern. Ich erinnere mich wenigstens, schon wiederholt Ende Oktober und Anfangs November Salamander eingefangen zu haben, die im Magen einen *Arion empiricorum* oder *Limax maximus* hatten, der nur an der Oberfläche geringe Spuren der Einwirkung des Magensaftes zeigte, so dass es noch möglich war, die Species zu bestimmen.

Ich war nun Anfangs erstaunt, als ich in den Zungendrüsen und in der untersten Epidermisschicht der untersuchten Thiere ziemlich reichliche Zelltheilungsfiguren fand. Und doch glaube ich, dass diese Beobachtung den Erfahrungen FLEMMING's und RETZIUS' nicht widerspricht; wissen wir ja, dass erwachsene Thiere das Hungern weit besser ertragen als junge und wir brauchen nur diesen Erfahrungssatz auf die Zellen zu übertragen und zu sagen: erwachsene Zellen ertragen das Hungern besser als junge und embryonale. Es ist auch klar, dass in beiden Fällen die Ursache der Resistenz dieselbe sein muss: bei jungen Thieren und jungen Zellen ein lebhafter Stoffwechsel, bei alten oder erwachsenen ein träger oder doch langsamerer Stoffwechsel.

In jüngster Zeit ist von einem Forscher die Ansicht ausgesprochen worden, die chromatische Substanz in den Zellen stehe in irgend einer Beziehung zur Ernährung und ihre Menge müsse daher beim Hungern abnehmen. Dem gegenüber kann ich nur versichern, dass ich an den Theilungsfiguren der hungernden Salamander keine Abnahme des Chromatins habe wahrnehmen können.

Es ist gewiss keinem meiner Vorgänger entgangen, dass man oft in großen Stücken der Mundbodenplatte oder eines Kiemenblättchens oder auch der Epidermis anderer Körperregionen nur ganz vereinzelte Theilungsfiguren antrifft, während sich die übergroße Mehrzahl der Zellen »in Ruhe« befindet. Auch sonst habe ich nie gefunden, dass sich alle Zellen irgend einer Region gleichzeitig theilten. Was der Grund davon ist, wissen wir nicht; wir wissen aber auch nicht und sehen es einer Zelle nicht an, ob sie besser oder schlechter ernährt werde als ihre Nachbarn. Es ist immerhin möglich, dass hier die Ernährungsverhältnisse mitspielen. Ich erinnere übrigens an das analoge Verhalten bei der inäqualen Furchung: auch da theilen sich nicht alle Furchungskugeln gleichzeitig, sondern die der animalen Seite im Allgemeinen rascher und öfter, als die der vegetativen.

Ich habe oben der sorgfältigen Arbeit ARTHUR KOLLMANN's über den Tastapparat der Hand und der darin niedergelegten Resultate über die Beziehung der Karyokinese zum Wachsthum der Epidermis gedacht. Außerdem haben auch FLEMMING, EBERTH, MAYZEL und Andere über die Regeneration der Epithelien Untersuchungen angestellt und gezeigt, welche wichtige Rolle dabei der indirekten Theilung zukommt. Wenn DRASCH auf Grund seiner Untersuchungen über die Regeneration des Trachealepithels zu dem Schlusse kommt, dass in den Flimmerzellen keine Theilungsfiguren vorkommen, so steht dies doch sicherlich nicht mit der Ansicht im Gegensatz, dass die Epithelregeneration nur auf karyokinetischem Wege erfolgt. DRASCH selbst giebt ja die Möglichkeit zu, dass eine »Karyokinese vorausgegangen sein könne, als die Flimmerzellen noch Basalzellen waren«. Freilich meint er, »man stehe nun abermals vor der Frage warum denn gerade nur die eine der beiden Tochterzellen bis zur Flimmerzelle sich entwickelte, die andere aber in dieser ganzen Zeit im Wachsthum still gestanden ist«. Ich kann nicht umhin, eine solche Fragestellung etwas naiv zu finden. Hat denn DRASCH gar nicht bedacht, dass es im Laufe der Entwicklung eines Thieres tausend- und abertausendmal vorkommt, dass von je zwei Tochterzellen sich die eine zu dieser, die andere zu jener Zellart entwickelt? Was müsste nur für ein sonderbares Gewebe aus dem Mesoderm werden, wenn immer je zwei Tochterzellen denselben Entwicklungsgang einschlägen? Und ist denn die Epithelregeneration nicht auch eine Entwicklungserscheinung?

DRASCH ist der Ansicht, »dass die Regeneration des Flimmerepithels so vor sich geht, dass in den pyramidenförmigen Anschwellungen der Fortsätze der Flimmer- und Keilzellen oft noch zur Zeit ihres Zusammenhanges mit, meist aber nach ihrer mechanischen Abschnürung von den Zellen durch andere Zellen ein Kern sich bildet und die »Rudimente« dadurch zu Rudimentzellen, den kleinsten Zellen in der Basalzellenregion werden«, dass also, kurz gesagt, die Kerne durch »freie Kernbildung« entstanden sind. Meiner Ansicht nach übernimmt Derjenige, der eine freie Kernbildung behauptet, auch die Verpflichtung, sie zu beweisen. Bis dies geschehen sein wird, halte ich an dem bekannten Satze fest: »Omnis nucleus e nucleo«.

Für das Verständnis des Wachsthumes und der Regeneration geschichteter Epithelien scheint mir die oben mitgetheilte Beobach-

tung von Wichtigkeit zu sein, dass bei der Theilung die Theilungsachse sich nicht genau der Cutisoberfläche parallel stellt, sondern gegen dieselbe unter einem spitzen Winkel geneigt ist. Dadurch kommt die eine Tochterzelle etwas höher und oberflächlicher zu liegen, als die andere. Findet eine solche Theilung dicht unter der oberflächlichsten Zellschicht statt, so wird die tiefer gelegene Tochterzelle den Charakter der Mutterzelle beibehalten, während die höher gelegene und ganz an die Oberfläche gerückte sich mit einer Stäbchencuticula bekleiden wird, nach Art ihrer Nachbarinnen. In einem solchen Falle haben wir dann eine divergente Ausbildung zweier Zellen gemeinsamen Ursprunges vor uns.

Von derselben Wichtigkeit, wie für die Erkenntnis des Wachstumes ist auch der Nachweis der Karyokinese für die Lehren von der Entzündung und Neubildung. Über das Wesen und Zustandekommen der Entzündung stehen sich bekanntlich die Ansichten STRICKER's und COHNHEIM's sehr schroff gegenüber und es darf wohl von den mit Berücksichtigung der Karyokinese angestellten Untersuchungen eine Lösung dieser Frage erwartet werden. In neuerer Zeit haben HOMÉN und KLEMENSIEWICZ¹ reichliche karyokinetische Figuren in den fixen Hornhautzellen des Frosches nach künstlich durch Ätzmittel erzeugter Entzündung nachgewiesen; dagegen war KLEMENSIEWICZ nicht im Stande, in irgend einer von jenen Zellen, »welche ihrer Form und Lage nach als Wanderzellen bezeichnet werden müssen«, eine Kerntheilungsfigur aufzufinden. Im Epithel der entzündeten Frosch- und Kaninchencornea wurden schon viel früher (1876) von EBERTH in einer für jene Zeit ganz ausgezeichneten Arbeit karyokinetische Figuren in großer Menge nachgewiesen. Fast gleichzeitig und unabhängig davon hat auch MAYZEL Ähnliches mitgeteilt. Endlich haben kürzlich UNNA (ZIEMSEN's Handbuch, XIV. Bd., I) und OSTRY in der Haut des Menschen bei entzündlichen Processen Kerntheilungsfiguren beobachtet. UNNA hat sie in spitzen Condylomen, OSTRY gleichfalls in spitzen Condylomen, ferner in syphilitischen Papeln, beim Lupus, bei der syphilitischen Initial-Sclerose etc. gefunden (vgl. Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. IV. Prag, 1884).

Das was an den Arbeiten ARNOLD's, MAYZEL's, MARTIN's u. A. über die Karyokinese in Geschwülsten, vor der Hand wenigstens,

¹ Die Untersuchung HOMÉN's kenne ich nur aus KLEMENSIEWICZ, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1884. Nr. 11.

von dem größten Interesse erscheint, ist Folgendes: erstens die große Häufigkeit von Theilungsfiguren in den Carcinomen und Sarkomen, also in exquisit malignen Tumoren; zweitens die relativ geringe Menge von chromatischer Substanz und die mächtige Ausbildung der Kernspindel in solchen Figuren und drittens das Vorkommen drei- und mehrpoliger Kernfiguren. Ich werde auf die beiden ersten Punkte noch im zweiten Theile zurückkommen.

3) Nachdem schon ARNOLD darauf hingewiesen hatte, dass drei- und mehrpolige Theilungsfiguren in rasch wachsenden Geschwülsten, namentlich in Sarkomen und Carcinomen, »eine ganz gewöhnliche Erscheinung« sind, wurden solche Figuren später von MARTIN in einem Falle von Brustdrüsenkrebs, »der sehr rasch gewachsen war und im Verlauf von sieben Monaten die ganze Brustdrüse ergriffen hatte«, genauer untersucht. Dreitheilung wurde häufiger angetroffen, als Viertheilung. Das Interessanteste dabei ist, dass in solchen Fällen nicht bloß drei bis vier Kernspindeln vorhanden sind, sondern auch die aus den chromatischen Elementen bestehende Kernplatte in drei oder vier Strahlen aus einander weicht. Die Angaben EBERTH's und HEGELMAIER's, deren Beweiskraft mit Recht von FLEMMING und STRASBURGER bestritten wurde, kann ich füglich übergehen. Bei Pflanzen wurden schon wiederholt Kernspindeln mit drei Polen gesehen; so von STRASBURGER und SOLTWEDEL im Wandbeleg des Embryosackes von *Leucoium aestivum*.

Ich selbst besitze über solche Figuren keine Erfahrung; aber ich möchte doch eine Beobachtung erwähnen, die geprüft und weiter verfolgt werden sollte. Ich habe einmal in einem Hämatoblasten aus der Milz des Proteus drei Tochtersterne gesehen, die so gestellt waren, dass sie ihre konkave Seite einer gemeinsamen Mitte zukehrten; der betreffende Hämatoblast befand sich aber in einem Schnittpräparat und es wäre daher möglich, wenn auch nicht sehr wahrscheinlich, dass ein vierter Tochterstern weggeschnitten war. In diesem Falle könnte eine zweikernige Zelle vorgelegen haben, deren Kerne sich ohne vorherige Theilung des Zelleibes wieder weiter theilten, ähnlich wie dies FLEMMING einmal in einer Epithelzelle der Salamanderlarve gesehen hat.

Wichtig wäre es, zu erfahren, wie sich bei solchen pluripolaren Theilungen die Spalhhälften der chromatischen Fäden verhalten. Sind 24 Schleifen vorhanden mit 48 Spalhhälften, so könnten diese so vertheilt werden, dass bei einer Dreitheilung auf jeden Kern 16 Fäden entfielen.

4) Gerade so, wie »ruhende« Zellen von Krankheiten befallen werden können, kann sich auch während der Theilung ein krankhafter Process einstellen, der dann zur Bildung pathologischer Kernfiguren führt. Es ist freilich schwer, immer genau aus einander zu halten, was noch als gesund und was schon als krank bezeichnet werden muss. Dass zuweilen beim Übergang vom Knäuel zum Stern einzelne Schleifen zurückbleiben können, wurde bereits erwähnt; solche Fälle sind auch von FLEMMING und RETZIUS beschrieben worden. Aber man darf dieselben, wie ich glaube, nicht kurzweg als pathologische Formen bezeichnen, zumal es nicht auszuschließen ist, dass solche dislocirte Schleifen noch später sich in die Reihe der übrigen stellen. Es ist eben zu bedenken, dass bei allen an organisirten Wesen ablaufenden Processen sich eine gewisse Freiheit und Variabilität kund giebt: in der Natur herrscht überall ein festes Gesetz, aber nirgends Pedanterie.

Ich bezeichne daher nur solche Figuren als pathologisch, bei denen jeder Zweifel an ihrer Krankhaftigkeit ausgeschlossen ist. Einen derartigen, sehr schönen Fall habe ich auf Taf. X Fig. 15 abgebildet; er stellt eine Nierenepithelzelle von Proteus mit ungleich großen Tochtersternen vor. Der eine Stern ist etwa halb so groß oder vielleicht noch etwas kleiner, als der andere; dabei ist die Dicke der Fäden in beiden Sternen dieselbe. Wie dieser Fall zu erklären ist, ist schwer zu sagen; vielleicht wird er noch am ersten durch die Annahme verständlich, dass ursprünglich abnormerweise drei Pole vorhanden gewesen seien, von denen zwei dicht neben einander gelegen und später sich mit einander vereinigt haben. Ich muss mich aber darüber einer bestimmten Meinungsäußerung enthalten. Ein zweites Mal ist mir etwas dergleichen nicht vorgekommen.

Einen anderen Fall habe ich auf derselben Tafel, Fig. 16 abgebildet. Während die beiden Tochterknäuel ein ganz »gesundes« Aussehen zeigen, ist in der Mitte zwischen ihnen ein Stück einer Schleife zurückgeblieben; es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass in einem solchen Falle, wo die beiden Tochterkerne schon so weit aus einander getückt und so weit ausgebildet sind, noch eine Wiedervereinigung erfolgen könne. Bemerkenswerth ist, dass das kleine zurückgebliebene Fadenstück gerade so, wie die Tochterknäuel selbst, von einem hellen homogenen Hofe umgeben ist. Solche Fälle habe ich mehrmals beobachtet.

Einen dritten Fall führt uns die Fig. 17 vor; die beiden Tochterkerne sind schon zur Ruhe übergegangen, stehen aber doch noch

durch einen dünnen Faden mit einander in Verbindung. In der einen der beiden Tochterzellen sieht man neben dem eigentlichen Kern, ganz außer Zusammenhang mit ihm, einen kleinen, mit einem Hof umgebenen Nebenkern. Solche Fälle können leicht zu Missverständnissen Veranlassung geben, indem sie zur Annahme verleiten, die beiden Tochterkerne seien durch direkte Theilung eines Mutterkerns nach dem REMAK'schen Schema entstanden. Mit Rücksicht auf den kleinen Nebenkern muss ich aber doch die Möglichkeit hervorheben, dass er durch Abschnürung von dem größeren Kern entstanden sei. Wenn die Fixirung gut gelungen ist, so sieht man sehr häufig die Kerne ganz unregelmäßig buchtig und lappig geformt; es ist dies keineswegs Effekt einer Schrumpfung, sondern die Bilder entsprechen genau den vitalen Formveränderungen, die man an ganz gesunden und lebenskräftigen Kernen beobachtet. Nun findet man nicht selten einzelne Lappen an ihrer Basis mehr oder weniger tief eingeschnürt und ich habe auch mehrmals kleine rundliche Kernpartien, wie in dem abgebildeten Falle, von dem Mutterkern vollständig losgetrennt gefunden; es liegt daher die Annahme nahe, dass auch *intra vitam* zuweilen einzelne Kernpartikeln sich abschnüren und einige Zeit neben dem eigentlichen Kern liegen bleiben können, bis sie sich vielleicht später wieder mit ihm vereinigen.

5) Es führt mich dies zur Besprechung der sogenannten direkten Theilung, d. h. derjenigen Zelltheilung, bei welcher der Kern keine Metamorphose erleidet, sondern sich direkt in zwei oder mehr gleich oder nahezu gleich große Hälften theilt. Auf die zahlreichen darüber vorliegenden Litteraturangaben gehe ich nicht ein: theils weil sie zu unbestimmt sind, theils weil sie zumeist einer Zeit entstammen, zu der man von der indirekten Theilung nichts oder nur wenig wusste.

Es kann für mich, eben so wie für FLEMMING und STRASBURGER, auch nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass die indirekte oder karyokinetische Zelltheilung der bei Weitem häufigste und wichtigste Process der Zellenvermehrung ist. Fast überall, wo man mit Sicherheit eine Zelltheilung nachzuweisen vermag, — im Epithel und Endothel, im Bindegewebe, in der glatten und quergestreiften Muskulatur, im Centralnervensystem — erfolgt sie auf dem Wege der Karyokinese. Sie ist nicht bloß im Thier- und Pflanzenreiche außerordentlich weit verbreitet, sondern findet sich auch, wie erst jüngst GRUBER und RICH. HERTWIG gezeigt haben,

unter den Protisten. Und wenn auch vielleicht, wie HERTWIG meint, hier etwas einfachere Verhältnisse vorliegen, so ist doch klar, dass der Process seiner Wesenheit nach der gleiche ist.

Gegenüber der karyokinetischen Theilung tritt die direkte ganz in den Hintergrund. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass sie überhaupt nicht existirt; aber es scheint, als sei sie auf bestimmte Zellarten beschränkt. Sie dürfte namentlich unter den Leukocyten eine weite Verbreitung besitzen und hier ist sie auch von RANVIER schon vor längerer Zeit direkt beobachtet und verfolgt worden. Man trifft bekanntlich in den Leukocyten häufig ganz eigenthümlich gestaltete, gelappte Kerne, in anderen wiederum zwei oder mehr fertig ausgebildete Kerne, so dass sich die Vermuthung aufdrängt, dass hier eine Kernvermehrung durch Einschnürung und ohne Metamorphose erfolgt. Solche Bilder, wie sie FLEMMING beschreibt und abbildet, habe ich selbst wiederholt gesehen. In derartigen Fällen braucht nicht nothwendig einer Kerntheilung eine Theilung des Zelleibes nachzufolgen und aus diesem Verhalten erklärt sich das Vorkommen mehrkerniger Leukocyten. Freilich folgt auch bei der Karyokinese nicht immer auf die Theilung des Kerns eine Theilung des Zelleibes und es können daher mehrkernige Zellen auch auf karyokinetischem Wege entstehen. Dies ist z. B. bei den quergestreiften Muskelfasern ganz allgemein der Fall; man darf nur nicht, wie später des Genaueren aus einander gesetzt werden soll, an der alten MAX SCHULTZE'schen Auffassung der Muskelkörperchen festhalten.

Eine Fundstelle mehrkerniger, rundlicher Zellen ist auch die unterste Epidermisschicht des Proteus. Hier findet man zwischen den vielen hohen Cylinderzellen und den LEYDIG'schen Zellen dicht an der Cutis, kleine, von spärlichem Zelleibe umgebene Kernhaufen; zuweilen auch statt mehrerer getrennter, einen oder zwei, tief eingeschnürte und gelappte Kerne, so dass es wieder den Eindruck macht, als fände hier eine Kerntheilung auf direktem Wege statt. Eine Theilung des Zelleibes habe ich aber hier nie gesehen und sie dürfte wohl auch nicht vorkommen. Es können daher diese Zellen für die Epithelregeneration gar keine Bedeutung haben. Solcher Zellen giebt es aber nicht in großer Menge und sie unterscheiden sich von den übrigen, in denen die Kernvermehrung mit Karyokinese leicht nachzuweisen ist, durch ihren ganzen Charakter.

Alles in Allem genommen, ist das Kapitel der direkten Thei-

lung noch in großes Dunkel gehüllt und es wird die Aufgabe direkter Beobachtung lebender Gewebe sein, hier Klarheit zu schaffen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch auf die jüngste Arbeit ARNOLD's über die Kerne und Kerntheilungen im rothen Knochenmark des Kaninchens (VIRCHOW's Archiv 93. Bd.) aufmerksam machen. Hier findet man einen Typus der Kernvermehrung, der sich nach ARNOLD's Ansicht den bisher bekannten Arten der Kernvermehrung nicht anreihen lässt. »Von der direkten Theilung unterscheiden sich die in Rede stehenden Prozesse durch die Zunahme der chromatischen Substanz des Kerns, von der indirekten durch die Anordnung dieser, so wie durch den Modus der Abschnürung, welcher bei der letzteren in der Äquatorialebene beziehungsweise in den Segmentalebenen, bei den Kernfiguren der Riesenzellen an der Oberfläche derselben sich vollzieht« (pag. 30). Er findet es daher nothwendig eine »neue Art oder Unterart der Kerntheilung« aufzustellen und nennt den im rothen Knochenmark, namentlich in den Riesenzellen, gefundenen Theilungsmodus »indirekte Fragmentierung«. Zugleich stellt er ein neues Schema der Kerntheilungsvorgänge auf, indem er zwischen Segmentirung und Fragmentirung unterscheidet und in jeder Gruppe wieder zwei Theilungsmodi, einen direkten und einen indirekten, aufstellt. Es würde mich zu weit führen und wäre auch ohne Abbildungen zu wenig verständlich, wenn ich genauer auf diesen Gegenstand eingehen wollte. So viel ich urtheilen kann, stellt sich die Kerntheilung im Knochenmark als eine Art Knospung dar und einige Figuren erinnern in der That an diejenigen, welche RICH. HERTWIG schon vor längerer Zeit von der Schwärmerbildung von *Podophrya gemmipara* gegeben hat (Morph. Jahrb. I. 1876). Eine solche Knospung des Kerns, wie sie in der HERTWIG'schen Abhandlung sehr genau beschrieben wird, dürfte aber wohl als eine Unterart der direkten Theilung angesehen werden.

Zweiter Abschnitt.

Als »Ruhezustand« bezeichnet man denjenigen Zustand der Zelle, in welchem sich keine der, während der Theilung auftretenden Strukturveränderungen wahrnehmen lässt. Man fasst also den Begriff der Ruhe im Gegensatz zu jenem der Theilung. Von einer

Ruhe im eigentlichen Sinne des Wortes kann natürlich, so lange die Zelle lebt, nicht die Rede sein und, was man als Ruhe bezeichnet, ist nur eine besondere Form des Lebens.

Bevor ich auf eine Besprechung des Baues der ruhenden Zelle eingehe, ist es nothwendig, ein paar Worte über die für die Zellstrukturen übliche Nomenclatur zu sagen: denn, Dank den vielen, in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten hat sich eine so complicirte und überflüssige Nomenclatur herausgebildet, dass es für Jeden, der über die Zelle schreibt, geboten erscheint, zuerst zu sagen, zu welcher Sprache er sich bekenne.

Als Protoplasma hat man bis in die jüngste Zeit nach dem Vorgange MAX SCHULTZE's fast allgemein die jetzt so genannte Zellsubstanz oder den Zelleib, also die Substanz der Zelle weniger der des Kerns, bezeichnet. Später hat E. VAN BENEDEN sekundäre Einlagerungen als »Deutoplasma« vom Protoplasma unterschieden. Darauf hat KUPFFER in seinem denkwürdigen Aufsatz »über Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe« nur einen Theil der Zellsubstanz, nämlich die zu Fäden, Balken oder Netzen geformten Bestandtheile, als Protoplasma, die Zwischensubstanz dagegen als Paraplasma bezeichnet. Endlich hat STRASBURGER den »ganzen lebendigen Leib der Zelle«, also Zellsubstanz sammt Kern, bei Pflanzen überdies noch die Chromatophoren, Protoplasma genannt. In ähnlicher Weise, wie STRASBURGER, hatten sich schon früher andere Autoren ausgesprochen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn es FLEMMING für angezeigt hält, um der Verwirrung zu steuern, den Namen Protoplasma ganz fallen zu lassen. Er selbst unterscheidet an der Zelle zunächst Zellsubstanz und Kern.

Ich kann mich nicht entschließen, das Wort Protoplasma ganz aufzugeben; ich gebrauche es in demselben Sinne, wie STRASBURGER. Auf die Resultate der chemischen Untersuchungen von REINKE und RODEWALD über die Zusammensetzung des Protoplasma von *Aethalium septicum*, so wie auf die Arbeiten ZACHARIAS' und Anderer über andere Zellbestandtheile (z. B. Nuclein) gehe ich nicht ein; denn so werthvoll diese Arbeiten, consequent fortgeführt, für das Verständnis des Zellenlebens zu werden versprechen, so können sie doch gegenwärtig auf eine rein morphologische Betrachtung noch von gar keinem Einfluss sein. Wir müssen eben, wie BRASS hervorhebt, immer bedenken, dass wir noch nicht einmal eine »anständige« Formel für einen Eiweißkörper besitzen und dass wir, selbst wenn wir eine solche besäßen, noch unendlich weit entfernt wären,

etwas über die Zusammensetzung der im Protoplasma der Zelle auftretenden Strukturen zu wissen.

An der Zellsubstanz unterscheidet KUPFFER, wie erwähnt, das Protoplasma vom Paraplasma. Was KUPFFER als Protoplasma bezeichnet, nennt FLEMMING Filarmasse oder Mitom, und was jener Paraplasma nennt, bezeichnet dieser als Interfilarmasse oder Paramitom. LEYDIG unterscheidet neuerdings die beiden Substanzen als Substantia opaca und Substantia hyalina. Etwas komplicierter ist die von STRASBURGER eingeführte Terminologie; die Zellsubstanz nennt er Zellplasma oder Cytoplasma, die in Form von Fäden und Netzen angeordnete Substanz nach dem Vorgange HANSTEIN's Hyaloplasma und die im Hyaloplasma eingebetteten Körnchen Mikrosomen. Die Zwischensubstanz, also FLEMMING's Interfilarmasse, nennt er Cyto-Chylema. Ich werde im Folgenden nur die Ausdrücke Filarmasse und Interfilarmasse gebrauchen; die Ausdrücke Mitom und Paramitom halte ich für überflüssig: es muss nicht Alles griechisch klingen. LEYDIG's Bezeichnungen dürften für den Gebrauch zu schwerfällig sein; bedient er sich doch selbst derselben nur sehr selten.

Am Kern unterscheidet STRASBURGER das Nucleo-Hyaloplasma mit den Nucleo-Mikrosomen, dazwischen das Nucleo-Chylema; dann die Nucleolen, die Kernwandung — die er aber vom Zellplasma ableitet, — ferner in einzelnen Fällen noch besondere Gebilde, wie das »Sekretkörperchen« u. dgl. Das Protoplasma, das den ganzen Kern aufbaut, nennt er Nucleoplasma. FLEMMING unterscheidet am Kern das Kerngerüst (Kernnetz, Kernstruktur), die Nucleolen, den Kernsaft und die Kernmembran. Die Substanz des Kerngerüstes und der Nucleolen wurde schon früher von RICH. HERTWIG als »Kernsubstanz« zusammengefasst. Ich halte mich an die Bezeichnungen FLEMMING's.

Es würde mich zu weit führen und liegt auch nicht im Rahmen dieser Arbeit, wenn ich auf alle über Zellsubstanz und Zellkern vorliegenden Litteraturangaben eingehen wollte. Ich beschränke mich darauf, einige eigene Befunde zu schildern und die wichtigsten der bezüglichen Befunde anderer Autoren zu citiren.

A. Zellsubstanz. Ich unterscheide, wie KUPFFER, FLEMMING, LEYDIG, STRASBURGER u. A. im Zelleib zwei Substanzen, von denen die eine, stärker lichtbrechende, in Form von Fäden angeordnet ist (Filarmasse), die andere den Raum zwischen den Fäden erfüllt (Interfilarmasse). In Beziehung auf die Anordnung der Filarmasse bestehen zwischen LEYDIG und FLEMMING einige Differenzen.

die ich kurz hervorheben muss. LEYDIG sagt (»Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere«, Bonn 1883, pag. 142): »Die Zellsubstanz hat einen schwammigen Bau und die Anordnung des Balkenwerkes zeigt sich verschieden in typischer Weise nach den Gruppen der Zellen und deren Form.« Die Bälkchen und Blättchen können sich zu gleichmäßig maschigem oder netzigem Gefüge verbinden; ein anderes Mal »erscheinen die Netzzüge in der Mitte von derberer Beschaffenheit und nach dem Umfang zu von feinerer Natur. Auch können stärkere faser- und stabartige Züge des Balkenwerkes sich abheben und sich so reihen, dass sie das Protoplasma parallel streifig erscheinen lassen, sei es nach der Länge oder in die Quere«; oder die Bälkchen stellen sich radiär oder verlaufen konzentrisch und geben dann der Zelle ein radiär- oder konzentrisch-streifiges Aussehen. Die Bälkchen, Fasern oder Stäbchen entwickeln zwischen sich abermals ein feinstes Maschenwerk (pag. 143). — FLEMMING weicht von dieser Darstellung und der ähnlichen früherer Autoren in so fern ab, als er kein Recht findet, die Fadenwerke ohne Weiteres »netzförmig zu nennen«, obgleich er die Möglichkeit eines netzförmigen Baues ganz wohl zugiebt (Hauptwerk, pag. 58 und a. a. O.).

Es ist in der That oft ungemein schwer, wenn nicht geradezu unmöglich, zu entscheiden, ob die Fäden nur über und an einander vorbei ziehen oder mit einander in netzartige Verbindung treten. Zuweilen kann man (wenigstens vor der Hand, so lange uns nicht noch stärkere Vergrößerungen zu Gebote stehen) nichts Besseres thun, als sich nach dem allgemeinen Eindrücke richten den das Faden- oder Balkenwerk macht; und gewiss wird sich Jeder, der sich längere Zeit mit Protoplastastudien beschäftigt hat, sagen müssen, dass er über die Anordnung der Fäden unendlich wenig wisse und mit dem Wenigen wieder nur ganz wenig anfangen könne. Auf mich macht das Fadenwerk in den meisten Zellarten den Eindruck, als ob es in der Nähe des Kerns ein schwammiges oder netzartiges Gefüge besäße, im Sinne LEYDIG's, und sich gegen die Peripherie, entweder allseitig oder nur an bestimmten Stellen, Fäden, Stäbchen, Balken, Blättchen u. dgl. aus dem centralen Netzwerke entwickelten, die unter einander nicht mehr netzförmig in Verbindung treten. Überdies findet sich in vielen Zellen in unmittelbarer Umgebung des Kerns ein mehr oder weniger ansehnlicher Hof, der von schwächer lichtbrechender, nicht genetzter Substanz

erfüllt ist oder in welchen sich bis an den Kern heran nur einzelne Netzzüge fortsetzen.

a) Epithel- und Drüsenzellen. Ein treffliches Beispiel für die »streifige Struktur des Protoplasmas« oder, wie man jetzt besser sagen kann, für die Differenzirung des Zelleibes in Filar- und Interfilarsubstanz, zeigen uns die sogenannten Stäbchenepithelien¹. Ich weiß zwar, dass ich hiermit auf Widerspruch stoßen werde; denn das, was ich mit BRETTAUER und STEINACH als »Stäbchenorgan« bezeichne, wird von den meisten Forschern für eine durchbohrte Cuticula gehalten. So sagt z. B. F. E. SCHULZE, dass die »Deckelschicht« oder Cuticula solcher Epithelien von einer »großen Zahl kanalartiger Poren« durchsetzt werde und in ähnlichem Sinne haben sich auch KÖLLIKER, MAX SCHULTZE und Andere ausgesprochen. Ich habe die Stäbchenepithelien von der Haut des Petromyzon und Ammocoetes, ferner des Proteus und der Salamander- und Tritonenlarven, endlich vom Darm der Amphibien und Säugethiere untersucht und schon längst die Überzeugung gewonnen, dass die vermeintliche Cuticula aus zahlreichen kleinen Stäbchen besteht. Ich fasse diese Stäbchen als Filarsubstanz auf, die am freien Ende der Zelle eine so mächtige Entwicklung gewinnt, dass von der Zwischen-substanz kaum mehr etwas übrig bleibt. Wie die Stäbchen mit dem feinfaserigen Netzwerk, das den Kern umgibt und die Hauptmasse des Zelleibes bildet, zusammenhängen, lässt sich nicht entscheiden; selbst, dass der Zelleib einen faserigen Bau zeigt, lässt sich, wenigstens bei Proteus und den Salamanderlarven, nur daraus erkennen, dass die kleinen Körnchen häufig reihenweise angeordnet sind. Am schönsten ist das Stäbchenorgan meiner Erfahrung nach beim Petromyzon, wo es schon lange bekannt und namentlich von F. E. SCHULZE und LANGERHANS als poröse Cuticula beschrieben ist. Meine Auffassung der Stäbchenepithelien schließt sich ziemlich eng an die neuerlich von LEYDIG vertretene Auffassung an.

Eine sehr merkwürdige Erscheinung habe ich am Stäbchenepithel der Mundbodenplatte der Salamanderlarve beobachtet. Bei oberflächlicher Einstellung sieht man hier nach geeigneter Behandlung zahlreiche, äußerst zarte, gekörnte, mäandrisch verschlungene Linien, welche in ungefähr gleichen Abständen von einander die ganze freie dem Stäbchenorgan entsprechende Oberfläche der Zellen

¹ Ich bezeichne damit nicht bloß Drüsenzellen mit Stäbchenorgan, sondern auch die hier erwähnten Epithelien.

überziehen (Taf. XI Fig. 8). Die Linien erleiden an der Grenze der Zellen keine Unterbrechung, sondern setzen sich kontinuierlich von einer Zelle auf die andere fort. An Zellen, die sich in Theilung befinden, sind sie eben so scharf und in derselben Anordnung zu sehen, wie bei ruhenden Zellen. Stellt man etwas tiefer ein, so verschwinden die Linien und an den Grenzen der Zellen sieht man die, in letzter Zeit so ausführlich beschriebenen, von feinen Zellfortsätzen überbrückten Intercellularlücken. Ähnliche Protoplasmastrukturen, wie die hier beschriebene, hat GROBBEN in den Zellen der Antennendrüse von *Leucifer* beobachtet, nur mit dem Unterschied, dass sie sich hier im Zelleib selbst vorfinden, beim Salamander dagegen nur an der Oberfläche der Zellen.

Ich suche mir die Beobachtung in der Weise zurecht zu legen, dass ich mir denke, die Stäbchen stehen reihenweise neben einander und bilden Platten, deren jede aus einer einfachen Reihe von Stäbchen besteht: die Zwischenräume zwischen den einzelnen, ein Stäbchenorgan zusammensetzenden Platten werden durch jene zarten, gekörnten Linien markirt. Da das Ganze auf eine sehr weitgehende Differenzirung der Zelle hindeutet und daher wohl einer weiteren Verfolgung werth ist, so gebe ich die Methode an, nach welcher die betreffenden Präparate hergestellt wurden. Die Larven wurden 24 Stunden in Chrom-Ameisensäure gelassen, ausgewaschen, in Alkohol gegeben, dann in sehr verdünntem GRENACHER'schem Hämatoxylin 24 Stunden lang gefärbt, dann schwach mit Safranin nachgefärbt. Der Verdacht, dass man es mit einem Kunstprodukt zu thun habe, ist ausgeschlossen.

Interessant ist, dass sich die Linien, wie erwähnt, kontinuierlich von einer Zelle auf die andere fortsetzen. Es erinnert dies an ein ähnliches Verhalten der obersten, verhornten Epidermisschicht der Reptilien; wenn man z. B. einer Natter kurz vor der Häutung die oberste Hornschicht, welche beim Häutungsprocesse abgestoßen wird, abstreift und diese mit stärkeren Vergrößerungen untersucht, so findet man an ihr Epithelialstrukturen, die jenen der Stäbchenepithelien der Amphibien nicht ganz unähnlich sind; man sieht an ihr zarte Linien (vielleicht Riffe), die ohne Unterbrechung von einer Hornzelle auf die andere hinüberziehen und sich oft auf sehr weite Strecken verfolgen lassen. Nur sind diese Linien viel weniger zart, als bei den Amphibienlarven, und haben überdies einen gestreckten Verlauf.

Bei dieser Gelegenheit will ich noch einer anderen Eigenthümlichkeit der Hornzellen gedenken. Bekanntlich lassen sich in ihnen

keine Kerne nachweisen; färbt man aber mit Hämatoxylin, so nimmt die ganze Hornschicht gleichmäßig die Farbe an, obwohl doch sonst dieses Färbemittel, wenn auch nicht exclusiv, so doch vorwiegend die Kerne tingirt. Ganz merkwürdig verhält sich die oberste Epidermisschicht erwachsener Amphibien gegen reine Kernfärbemittel. Bekanntlich führt hier jede Zelle ihren Kern (LEYDIG, F. E. SCHULZE, EBERTH u. A.). Zieht man nun einem erwachsenen Triton cristatus oder taeniatus nach Chromsäure-Alkoholhärtung die oberste Epidermisschicht vom Leibe und färbt sie mit Safranin, so kann man schon mit freiem Auge sehen, dass selbst, wenn man sehr lange in Alkohol und Tage lang in Nelkenöl entfärbt hat, der Farbstoff aus der Epidermis nicht vollständig extrahirt wurde. Aber, interessanter als das, man findet, dass der Farbstoff nur von einzelnen, rundlichen, in ziemlich regelmäßigen Abständen von einander entfernten Zellgruppen oder -Inseln zurückgehalten wurde, während die Zwischenräume blass erscheinen. Ein solches Stück Epidermis hat ein eigenthümlich scheekiges Aussehen. Nimmt man dann das Mikroskop zu Hilfe, so findet man, dass die rothen Inseln den Stellen entsprechen, unter denen die Drüsen gelegen sind; in der Mitte jeder solchen Insel findet man den Ausführungsgang einer Drüse. In den hellen, blassen Zwischenräumen stehen in ziemlich regelmäßigen Abständen vereinzelte, nie zu größeren Gruppen vereinigte Zellen mit ziemlich intensiv tingirtem Zelleib zwischen anderen ganz hellen und ungefärbten Elementen. In den gefärbten Zellen findet man bald mehr, bald weniger Pigmentkörnchen.

Ich erwähne diese Verhältnisse, obwohl sie nicht direkt mit meinem Thema zusammenhängen, bloß, weil sie nicht bekannt sind. Die Verschiedenheit im Verhalten gegen Kernfärbemittel scheint hier mehr auf eine Verschiedenheit in der chemischen Beschaffenheit der Zellsubstanz, als auf eine Verschiedenheit des morphologischen Baues hinzuweisen.

Eine schöne und zuweilen sehr regelmäßige Anordnung der Filarsubstanz trifft man bei den Flimmerzellen an. Nachdem schon im Jahre 1866 EBERTH¹ sich durch seine Untersuchungen des Flimmerepithels aus dem Darm von Anodonta von einer Fortsetzung der Flimmerhaare ins Innere der Zellen überzeugt hatte, wurde diese

¹ »Zur Kenntniss des feineren Baues der Flimmerepithelien.« VIRCHOW'S Archiv, XXXV. pag. 477. Ich lese hier, dass sich schon früher VALENTIN, BUHLMANN und FRIEDREICH in ähnlichem Sinne geäußert haben.

Angabe bald darauf von MARCHI¹ bestätigt. Zwei Jahre später trat aber RABL-RÜCKHARD² dieser Auffassung entgegen und meinte, dass die Streifung der Zellen, die er bestätigte, durch eine Faltenbildung der Zellmembran hervorgerufen werde. Dieser Auffassung ist unlängst LEYDIG³ beigetreten, indem er sich dahin aussprach, dass man es hier mit »Skulpturstreifen der Cuticularschicht der Zellen« zu thun habe. Wenige Jahre früher hatte sich aber ENGELMANN⁴ der Ansicht EBERTH'S und MARCHI'S angeschlossen. Ich ging nun Angesichts dieses Widerstreites der Meinungen an die Untersuchung der Flimmerzellen an den Kiemenleisten von *Unio pictorum* und *Dreissena polymorpha*.

An den Kiemenleisten von *Unio* habe ich in einer, ENGELMANN unbekannt gebliebenen kleinen Arbeit⁵ mehrere Zellarten unterschieden. Meine naturgetreue Abbildung wurde dann von POSNER⁶ schematisirt und die verschiedenen Zellarten wurden von ihm mit besonderen Namen belegt, als: Höhenzellen, Eckzellen, Schaltzellen, Seitenzellen etc. An den verschiedenen Arten der Flimmerzellen sind die Flimmern in verschiedener Weise vertheilt; an den Höhenzellen stehen sie ganz gleichmäßig an der Oberfläche vertheilt, an den Eckzellen stehen sie in zwei parallelen Reihen, an den Seitenzellen in zahlreichen schrägen Linien. ENGELMANN hat nun nicht bloß an diesen Zellen der Muscheln, sondern auch an verschiedenen Flimmerzellen höherer Thiere (Lufttröhrenschleimhaut des Kaninchens, Nasenschleimhaut des Frosches u. a.) intracellulare Fortsetzungen der Flimmern, die er als »Wimperwurzeln« bezeichnet, beobachtet. Ich verweise mit Rücksicht auf das Detail auf ENGELMANN'S Arbeit und bemerke nur, dass ich sowohl die von ihm geschilderte Anordnung der Flimmern, als auch die Zusammensetzung derselben aus einer Reihe auf einander folgender Abschnitte bestätigen kann. Über die Wimperwurzeln der sogenannten Eckzellen kann ich aber eine

¹ MARCHI, »Betrachtungen über Wimperepithel«. Arch. f. mikr. Anat. II. pag. 467.

² »Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen.« Arch. f. Anat. u. Phys. 1868. pag. 72.

³ LEYDIG, l. c. pag. 57 u. f. S.

⁴ TH. W. ENGELMANN, »Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen«. PFLÜGER'S Arch. XXIII. 1880.

⁵ »Bemerkungen über den Bau der Najadenkieme.« Jenaische Zeitschr. f. Nat. XI. Bd. 1877.

⁶ »Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken.« Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877.

neue, gewiss sehr interessante Thatsache beibringen. Die Eckzellen haben einen rechteckigen Querschnitt und die lange Seite des Rechteckes steht senkrecht auf der Längsachse der Kiemenleiste: die Cilien entspringen hier, wie ENGELMANN ganz richtig angiebt, »oben auf jeder Zelle von zwei den langen Seitenrändern (des freien Zellenendes) parallelen Leistchen, die nichts Anderes sind, als die verschmolzenen oder, richtiger, reihenweise an einander gefügten Fußstücke der elementaren Cilien« (pag. 512). Betrachtet man nun diese Zellen, nachdem man sie mit Chlorgold fixirt und darauf isolirt hat, von der schmalen Seite mit homogener Immersion und bei engem Diaphragma, so kann man die Wimperwurzeln ganz deutlich als äußerst feine variköse Fäserchen sehen, welche zu den Fußstücken der Flimmern hinziehen. Man kann aber auch sehen, dass sich die Wimperwurzeln der beiden Flimmerreihen überkreuzen, so dass die oberhalb des Kerns entspringenden zu der unteren, die unterhalb des Kerns entspringenden zu der oberen Flimmerreihe gelangen (Taf. XI Fig. 9). Ich habe dies besonders schön an den Eckzellen der Kiemenleisten von *Dreissena* gesehen. Manchmal ist es gut, bei schiefer Beleuchtung zu untersuchen. Wie die Wimperwurzeln im Zellleib entspringen, habe ich eben so wenig, wie ENGELMANN, entscheiden können; sie werden in der Nähe des Kerns als feine Fäden sichtbar, treten aber mit dem Kern selbst sicher nicht in Verbindung. Auf ENGELMANN'S und GAULE'S Ansichten über die physiologische Bedeutung dieser Wimperwurzeln werde ich im zweiten Theile zurückkommen.

Allgemein bekannt ist die streifige Struktur der Sinnesepithelien. Sie findet sich eben sowohl bei Wirbelthieren, als bei Wirbellosen und ist fast von allen Forschern, die über Sinnesepithelien gearbeitet haben, gesehen und beschrieben worden. Sie muss gleichfalls auf eine bestimmte Anordnung der Filarsubstanz bezogen werden. Ich gehe nicht weiter darauf ein und bemerke nur, dass eines der besten Objekte, um sich von ihr zu überzeugen, die Seitenorgane des *Proteus* sind, wo sie zuerst von BUGNION sorgfältig untersucht wurde. Zugleich benutze ich die Gelegenheit, um eine Angabe LEYDIG'S gegenüber LANGERHANS zu bestätigen. LANGERHANS, der eine kurze Arbeit über die Epidermis der Larve von *Salamandra maculosa* geschrieben hat, giebt an, dass die birnförmigen Zellen des »zelligen Innenkörpers« (LEYDIG) »in ein glänzendes feines und ziemlich langes Haar« auslaufen, das, wie es scheint, mit gezählelter Basis der Zelle aufsitzet. LEYDIG dagegen hat an-

gegeben, dass die Zellen mit kurzen geknöpften Härchen endigen. Wenn man nun Salamanderlarven mit $\frac{1}{2}\%$ iger Chlorgoldlösung behandelt, gut auswäscht, die Haut abzieht und mit PRICHARD'scher Flüssigkeit gut reducirt, so dass die ganze Epidermis tief dunkelviolett gefärbt wird, und nun Schnittserien durch die Seitenorgane anfertigt, so kann man an den durch die Mitte eines Organes geführten Schnitten an den freien Zellenenden ganz deutlich kurze, mit einem kleinen Knopfe endigende Härchen sehen, ganz wie sie LEYDIG beschrieben hat. Auffallend ist ferner, dass das äußere freie Ende der Zellen, so wie die Härchen sich mit Chlorgold und nachheriger Reduktion viel intensiver färben, als das den Kern umgebende Protoplasma. Schon LANGERHANS und F. E. SCHULZE haben ein ähnliches Verhalten der birnförmigen Zellen gegen Osmiumsäure beobachtet.

Ganz ausgezeichnet schön präsentiren sich die Fäden der Filarsubstanz in den Epidermiszellen der Haftballen des Laubfrosches. Auch hier hat sie zuerst LEYDIG beobachtet (»Organe eines sechsten Sinnes« pag. 23 u. ff.), so wie man denn überhaupt, wenn man sich mit Protoplastastudien befasst, auf jedem Schritt und Tritt auf den Namen des Altmeisters LEYDIG stößt. Vor etwa einem Jahre hat Herr cand. med. SCHLÖSS im hiesigen anatomischen Institute Präparate von den Haftballen angefertigt und ich habe mich an denselben von der streifigen Struktur der Zellsubstanz überzeugen können. Die Sache verhält sich, kurz, folgendermaßen: Die oberflächlichste Epidermisschicht besteht aus niedrigen, schief gestellten, verhornten Zellen mit den von LEYDIG beschriebenen Epithelialstrukturen; die zweite, dritte und vierte Schicht wird von hohen, senkrecht gestellten Cylinderzellen zusammengesetzt; darauf folgen einige Schichten niedriger, nicht besonders charakteristischer Zellen. In den Cylinderzellen ist die Streifung am deutlichsten; die runden Kerne derselben stehen nahe dem Cutisende der Zellen. In der Nähe der Kerne treten nun Fäden auf, die schon mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen gut sichtbar sind und den ganzen peripherischen Theil der Zellen in parallelen Zügen durchsetzen. Sieht man diese Fäden mit starken Systemen an, so findet man, dass sie ein variköses Aussehen besitzen oder, richtiger, die ganzen Fäden stellen Körnerreihen dar. Dass man aber nichtsdestoweniger von Fäden sprechen darf, ist klar; denn eine rosenkranzförmige Aneinanderreihung der Körner kann doch wohl nur dadurch zu Stande kommen, dass Fäden vorhanden sind. Dass es sich nicht etwa

um Falten- oder Leistenbildungen an der Zellmembran handelt, davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man die Epidermis eines Haftballens flach abträgt und nun die Zellen bei wechselnder Einstellung von der Fläche betrachtet. — An feinen, senkrechten Durchschnitten kann man noch eine andere Beobachtung machen; man sieht da an der Grenze zwischen der äußeren verhornten Zellschicht und der ersten Schicht von Cylinderzellen, aber schon in das Bereich der letzteren gehörig, den Zellgrenzen entsprechend, kleine rundliche Lücken; sieht man die Epidermis von der Fläche an, so findet man, dass diese Lücken einem Kanalsysteme entsprechen, welches den Kanten der äußeren Cylinderzellenschicht entlang die Epidermis durchzieht. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Kanalsystem aus Intercellularlücken hervorgegangen ist.

Eben so allgemein bekannt, wie die streifige Struktur der Sinnesepithelien, ist diejenige der verschiedensten Drüsenzellen. Ich werde im zweiten Theile darauf ausführlicher zurückkommen und erinnere hier nur an die schönen Untersuchungen HEIDENHAIN's und seiner Schüler, ferner NUSSBAUM's, SCHWALBE's u. A. Auch die bekannten Angaben PFLÜGER's über die Nervenendigung im Epithel der Speicheldrüsen dürfte sich durch die Anwesenheit intracellulärer Fäden, die den Zellen selbst, nicht den eindringenden Nerven angehören, erklären. In neuerer Zeit hat namentlich LEYDIG in sehr dankenswerther und wirklich bewunderungswürdiger Weise unsere Kenntnisse in dieser Richtung wesentlich bereichert und gezeigt, dass sich die Differenzirung in Filar- und Interfilarsubstanz, oder nach seiner Bezeichnung Substantia opaca und hyalina, auch in den Drüsenzellen wirbelloser Thiere findet. Ich selbst habe die streifige Struktur namentlich schön in der Niere der Eidechse und des Salamanders, so wie in den großen Epithelien der Malphighischen Gefäße der Larve des *Hydrophilus* gesehen. In den letzteren zeigt die Filarsubstanz ein eigenthümliches Verhalten. Man sieht auf Schnitten in den Zellen nahe dem rundlichen Kerne kleine kugelige oder auch unregelmäßig gestaltete Säckchen, deren enger Ausführungsgang in das Lumen der Drüse führt. Die Wand der Säckchen ist dick und zeigt ein senkrecht streifiges Aussehen; man würde sie früher gewiss als durchbohrte Cuticula bezeichnet haben. Eine interessante Ausnahme von dem sonstigen Bau der Drüsenepithelien machen die durch F. E. SCHULZE zuerst näher bekannt gewordenen Becherzellen, über deren Bedeutung bekanntlich noch heute die Ansichten getheilt sind. Während sie von den Einen für schleimig

metamorphosirte Flimmer- oder Drüsenepithelien gehalten werden, werden sie von Anderen, vor Allem von F. E. SCHULZE, LEYDIG und FLEMMING, als einzellige Drüsen gedeutet. Indem ich mich der Ansicht der zuletzt genannten Autoren anschließe, verweise ich als auf das günstigste mir bekannte Objekt zu ihrer Untersuchung auf die großen, schon mit freiem Auge sichtbaren Becherzellen der Haut der Pteropodenlarven, oder, als auf ein näherliegendes Objekt, auf die von BOLL, CARRIÈRE u. A. beschriebenen Becherzellen der Haut unserer einheimischen Schnecken. Interessant ist auch ein Vergleich der Becherzellen junger, mit denen alter Thiere: die Kerne der Becherzellen des Pharynx und Oesophagus der Salamanderlarve z. B. stehen etwa in halber Höhe der Zelle, die des erwachsenen Thieres sind tief bodenständig. Die (ektodermalen) Becherzellen des Gaumens der Salamanderlarve haben aber gleichfalls bodenständige Kerne. Oft bemerkt man an der spärlichen den Kern der Becherzellen umgebenden Zellsubstanz eine reihenweise Anordnung der kleinen Körnchen, die, wie ich glaube, wieder auf die Existenz einer Filarsubstanz hinweist.

Einen sehr eigenthümlichen Bau zeigen ferner auch die zuerst von LEYDIG als »Riesenzellen« beschriebenen Zellen der Parotidendrüse des Salamanders und anderer Amphibien. Denselben Bau, wie diese Riesenzellen der Parotis, zeigen übrigens auch alle anderen, in ihrem Sekrete der Parotidendrüse verwandten Hautdrüsen der Amphibien. Beim Triton wurden sie von KLEIN genau beschrieben; ich habe auf Tafel XI Fig. 10 ein Stück einer solchen Zelle aus einer Drüse des Rückenkamms von Triton cristatus abgebildet. Man sieht hier ganz hübsch das von KLEIN beschriebene intracellulare Netzwerk und die von demselben umschlossenen Hohlräume (KLEIN's Vacuolen). In jedem Hohlraum sieht man einen Sekretropfen; zwei oder mehr solcher Hohlräume können mit einander in Verbindung treten und die Sekretropfen zusammenfließen. Eine scharfe Grenze gegen das Lumen der Drüse existirt nicht. Man kann sich nun eine Becherzelle ganz einfach aus einer solchen Drüsenzelle dadurch hervorgegangen denken, dass man annimmt, es seien alle Vacuolen mit einander verschmolzen und das Sekret zu einem einzigen, großen Tropfen zusammengeflossen. — Einen ähnlichen Bau zeigen auch die Zellen der einen der beiden Arten der Kloakendrüsen¹:

¹ Ich bemerke hier, dass bei Triton, vielleicht auch bei anderen Amphibien, zwei Arten von Kloakendrüsen vorkommen, die sich in ihrem Bau auf die beiden Arten von Hautdrüsen zurückführen lassen.

bemerkenswerth ist vielleicht, dass sich die Sekretröpfchen dieser Drüsen gegen Safranin und Hämatoxylin ganz ähnlich verhalten, wie die chromatischen Substanzen des Kerns. Karmin dagegen färbt das Sekret nur ganz wenig.

Ob das intracellulare Netzwerk solcher Drüsenepithelien bloß der Filarsubstanz entspreche oder ob hier Filarsubstanz und Interfilarsubstanz nicht von einander getrennt sind, ist mir nicht klar.

Eigenthümlicherweise zeigen gewisse Zellen der Epidermis der Amphibienlarven und des erwachsenen Proteus einen ganz ähnlichen Bau, wie diese Parotidenzellen. Es sind dies die von LEYDIG als Schleimzellen, neuerdings als LEYDIG'sche Zellen beschriebenen Gebilde. Am schönsten finde ich sie beim Proteus; sie stellen hier sehr große, ovale Zellen mit rundlichen, dem Cutisende genäherten Kernen dar. Die Zellsubstanz zeigt im Wesen den gleichen Bau, wie bei den Parotidenzellen; nur finden sich an dem äußeren Zellende mehrere große Vacuolen. Eine Ausmündungsöffnung an der Hautoberfläche habe ich nie gesehen, auch bei den Salamander- und Tritonenlarven nicht. Diese Zellen sollen nach F. E. SCHULZE den Becherzellen der Haut der Fische homolog sein: ich habe sie, wie schon vor Langem SCHULZE, auch in der Epidermis vom Petromyzon und Ammocoetes gesehen, mich aber auch hier nicht von einer Ausmündungsöffnung überzeugen können.

Ich will nun noch ein paar Worte über ein eigenthümliches Verhalten der Zellsubstanz oder des Dotters mittelreifer Eier des Proteus sagen. Wenn man das Ovarium aufschneidet und in Alkohol oder Chromsäure oder Chrom-Ameisensäure oder endlich Chrom-Osmium-Essigsäure härtet und nun Schnitte anfertigt, so kann man schon mit ganz schwachen Vergrößerungen sehen, dass der Dotter aus zwei Schichten besteht: einer inneren, das Keimbläschen umhüllenden, fein granulirten, die ich der Kürze halber als inneren Dotter bezeichnen will, und einer äußeren, ziemlich grobfaserigen, die ich äußeren Dotter nenne. Am äußeren Dotter kann man ohne Weiteres die Zusammensetzung aus einer Filar- und Interfilarsubstanz erkennen; der innere Dotter dagegen zeigt, wie erwähnt, nur eine äußerst zarte feinkörnige Beschaffenheit und ich habe mich auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht von der Existenz von Fäden überzeugen können. Die beiden Schichten gehen nicht etwa kontinuierlich in einander über, sondern sind durch eine scharfe Grenze von einander geschieden; zu bemerken ist noch, dass beide Schichten an der vegetativen Seite des

Eies eine mächtigere Entfaltung zeigen, als an der animalen, so wie ja auch das Keimbläschen der animalen Seite genähert liegt.

Untersucht man solche Eier im frischen Zustande, so ist von einer Grenze zwischen den beiden Dotterschichten kaum etwas Sicheres zu sehen. An der vegetativen Seite des Eies sieht man in den größeren Eiern ziemlich zahlreiche, glänzende Fetttropfen. Lässt man nun Osmiumsäure zulaufen, so tritt sofort im Dotter die Grenze scharf hervor; die Fetttropfen erscheinen an der Grenze beider Dotterschichten, gehören aber gewiss nur dem äußeren Dotter an. Das Keimbläschen ist sowohl im frischen Zustande, als auch nach Zusatz von Osmiumsäure deutlich erkennbar und man kann sich ohne Mühe davon überzeugen, dass es in Folge des Osmiumzusatzes keine Formveränderung erleidet.

An ganz jungen Eiern ist noch kein Unterschied im Dotter wahrnehmbar; bei etwas älteren tritt um den Kern herum ein heller Hof auf; dieser wird allmählich größer und die Grenze zwischen ihm und dem äußeren Dotter tritt schärfer hervor. Nach dem Gesagten kann es wohl nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier mit einer normalen, physiologischen Erscheinung zu thun haben, die mit der Reifung und dem Wachstume des Eies im innigsten Zusammenhange steht.

Eine ganz ähnliche Zusammensetzung des Dotters haben IWA-KAWA an den Eierstockseiern von Triton pyrrogaster und FLEMMING an mittelreifen Eiern von Siredon beobachtet. FLEMMING meint aber, dass der helle, oft recht große Raum um den Kern »möglicherweise durch eine schrumpfende Zurückziehung des Eikörpers nach der Peripherie« entstehen könne. Ich kann nach dem Gesagten eine solche Möglichkeit nicht zugeben: man sieht nach Osmiumsäurebehandlung nichts, was auf eine Schrumpfung des Dotters hinweisen würde. Es müsste, wenn eine solche statthätte, wohl auch das Keimbläschen eine Veränderung erfahren; dieses ist aber stets glatt und kugelig, ganz wie bei frischen Eiern, die Kernmembran nirgends eingezogen oder ausgebuchtet, und auch die Grenze zwischen innerem und äußerem Dotter zeigt keinerlei Unregelmäßigkeiten. Übrigens haben E. VAN BENEDEN und SELENKA an ganz frischen, vollkommen durchsichtigen und mit keinerlei Reagentien behandelten, mittelreifen Eiern von Echinodermen ganz genau dieselbe Erscheinung beobachtet. Ja, SELENKA unterscheidet sogar drei Schichten am Dotter, indem er die Grenzschicht als selbständige, mittlere Dotterschicht auffasst.

b) Nerven-, Binde-Substanz- und Muskelzellen. Meine Erfahrungen über die Anordnung der Filarsubstanz in den Ganglienzellen müssen gegen diejenigen anderer Forscher ganz zurücktreten. Um mich von der Existenz der Fäden in der Zellsubstanz zu überzeugen, habe ich bisher nur das Rückenmark und die Spinalganglien des Frosches und den Bauchstrang des Flusskrebse nach den neuen Methoden und mit den neuen Linsen untersucht und hier auch ganz deutlich die Filarsubstanz gesehen. Etwas Neues habe ich nicht gefunden und ich verweise daher auf die Arbeiten MAX SCHULTZE'S, SCHWALBE'S, HANS SCHULTZE'S, FREUD'S, FLEMMING'S und LEYDIG'S.

Auch in verschiedenen Arten von Binde-Substanzzellen habe ich die Fäden in der Zellsubstanz gesehen; namentlich schön in den Knorpelzellen des Sternums des Frosches und der Salamandra atra. Allerdings befanden sich in den von mir untersuchten Zellen die Fäden nicht in so lebhafter Bewegung, wie dies SCHLEICHER in so drastischer Weise geschildert hat. Auch in den embryonalen Bindegewebszellen der Salamanderlarven kann man zuweilen, wie dies FLEMMING beschrieben hat, die Filarsubstanz sehen. Übrigens hoffe ich noch in einer späteren Arbeit auf die Auffassung der Gewebe der Binde-Substanzen zurückzukommen.

Nachdem schon vor langer Zeit SCHWALBE, WAGENER und Andere auf das Vorkommen von Fibrillen in den glatten Muskelfasern hingewiesen hatten, wurden dieselben in neuerer Zeit namentlich von KÖLLIKER und ENGELMANN genauer untersucht und beschrieben. Wer sich von dieser Fibrillenstruktur überzeugen will, dem empfehle ich die großen, die Ausführungsgänge der Kloakendrüsen des Triton umspinnenden Muskelfasern als das beste Objekt. Nur muss man auf der Hut sein, diese Muskelfasern, wenn man sie auf Schnitten untersucht, für Epithelien zu halten; die Muskelfasern liegen dicht nach außen vom Epithel und umgeben die Ausführungsgänge in Form von Ringen. Das Epithel selbst besteht aus sehr flachen plattgedrückten Zellen mit wenig prominirenden Kernen. Auch an den von MARGO, FLEMMING und mir beschriebenen Zellen des Schließmuskels der Najadenembryonen kann man die fibrilläre Struktur ganz leicht sehen. Es kann wohl nicht zweifelhaft sein, dass diese Fibrillen der glatten Muskelfasern mit den Fäden der Filarsubstanz anderer Zellen homologisirt werden müssen.

Ich muss nun noch ein paar Worte über die Bedeutung der quergestreiften Muskelfasern und ihre Stellung zu den anderen Zellen sagen, da in dieser Beziehung durchaus keine Klarheit und

Übereinstimmung herrscht, mir aber gerade die richtige Deutung der quergestreiften Muskelfasern von Wichtigkeit für das Verständnis der Bedeutung der Substanzen des Zelleibes zu sein scheint.

Bekanntlich hat MAX SCHULTZE in seinem Aufsatz »über die Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe«, als »Muskelkörperchen« die »Kerne sammt dem umgebenden Protoplasma, aber ohne das Protoplasma zwischen den Fibrillen« bezeichnet, während WELCKER, der diesen Ausdruck zuerst gebrauchte, nur die Kerne allein damit bezeichnet hatte. Hinsichtlich der Bedeutung dieser Muskelkörperchen kommt SCHULTZE zu dem Schluss, dass sie »wirkliche Zellen« seien. Er fährt dann fort: »Zum Begriff einer Zelle gehört zweierlei, ein Kern und Protoplasma, und beides muss Theilprodukt der gleichen Bestandtheile einer anderen Zelle sein. Beide Bestandtheile sind gleich wichtig, ein Schwinden des einen wie des anderen zerstört den Begriff der Zelle.« Ich kann mich mit dieser Definition der Zelle nicht unbedingt einverstanden erklären, sondern halte mit BRÜCKE den Kern zwar für einen überaus häufigen, keineswegs aber unbedingt nothwendigen Bestandtheil einer Zelle. Dagegen halte ich es für den Begriff der Zelle für wesentlich, dass sie, falls sie kernlos ist, in ihrer Jugend einen Kern besessen habe, und durch Theilung aus einer kernhaltigen Zelle hervorgegangen sei.

Es ist mit Definitionen immer eine missliche Sache, aber man kann sich ihrer nicht völlig ent schlagen. In jüngster Zeit hat FLEMMING in seinem Hauptwerk (pag. 72—76) eine Definition der Zelle zu geben gesucht und es ist dieselbe gewiss auf alle Zellen nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens anwendbar. Aber seine Definition ist eine Definition voller Klauseln und sie wollte mir daher schon gleich von Anfang an nicht recht behagen. Es scheint mir am zweckmäßigsten, den Begriff der Zelle in genetischem Sinne zu fassen und demnach die Zelle in folgender Art zu definiren:

Die Zelle ist ein räumlich begrenztes, organisirtes Gebilde, das durch Theilung aus einem ähnlich oder gleich gearteten, mit einem (und zwar nur einem einzigen)¹ Kerne versehenen Gebilde entstanden ist. — Diese Definition empfiehlt sich vor Allem durch ihre Einfachheit und ferner dadurch, dass sie nur ganz weniger Einschränkungen bedarf. Diese betreffen den Ausdruck »räumlich begrenzt« und ich schließe mich in dieser Hinsicht vollkommen den Ausführungen

¹ Dieser Zusatz gilt nur mit Rücksicht auf die Zellen der Metazoen.

FLEMMING's an, die man in dem citirten Werke nachlesen möge. Dagegen erscheint es nothwendig, der Definition eine kurze Erläuterung beizufügen. Vor Allem einige Bemerkungen über das Wort »organisirt«. Ich verstehe unter Organisation solche Bau- oder Strukturverhältnisse, welche eine Aufnahme und Assimilation fremder Substanzen ermöglichen. Ich befinde mich hierin im vollen Einklange mit BRÜCKE, der in seinen »Elementarorganismen« sagt: »Wir können uns keine lebende vegetirende Zelle denken mit homogenem Kern und homogener Membran und einer bloßen Eiweißlösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweiß als solchem durchaus nicht wahr. Wir müssen desshalb der lebenden Zelle, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise complicirte Struktur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen.« Eine solche Organisation wird also sowohl der Zellsubstanz als dem Kern zuzuschreiben sein und es ist das Verdienst der histologischen Forschung des letzten Decenniums, diese Organisation wenigstens in einigen allgemeinen Umrissen thatsächlich nachgewiesen zu haben. Bei solchen Zellen, bei denen der Kern zu Grunde gegangen ist, wie bei den Hornzellen und den rothen Blutkörperchen der Säugethiere, lässt sich am Zelleib die Organisation noch ganz wohl erkennen. Es wurde schon früher auf die eigenthümlichen Epithelialstrukturen der Hornzellen hingewiesen und in neuärer Zeit hat MEISEL in einer kleinen Abhandlung über das Zooid und Oekoid gezeigt, dass sich selbst an den rothen Blutkörperchen der Säugethiere durch Borsäurelösung noch die Zusammensetzung aus diesen beiden Theilen nachweisen lasse, nur enthalte hier das Zooid »keinen Kern als besonderen Bestandtheil«. Es kann für mich nicht zweifelhaft sein, dass das, was BRÜCKE bei den rothen Blutzellen der Amphibien als Zooid bezeichnet hat, nichts Anderes ist, als der Kern sammt der Filarsubstanz des Zelleibes und dass also das Oekoid der Interfilar-masse oder dem KUPFFER'schen Paraplasma entspricht. Wenn also auch, wie bei den Säugethieren, der Kern der rothen Blutkörperchen zu Grunde gegangen ist, so sind doch die beiden Substanzen des Zelleibes, Filar- und Interfilar-masse, erhalten geblieben und haben sich nun auf Borsäurezusatz als Zooid und Oekoid von einander getrennt. Demnach dürfen wir also auch den kernlosen Zellen eine Organisation nicht absprechen.

Ich habe gesagt, dass es wesentlich zum Begriff der Zelle gehöre, dass sie aus einem ähnlich oder gleich gearteten, mit einem, und zwar nur einem einzigen Kern versehenen Gebilde durch Theilung entstanden sei. Dieser Satz enthält allerdings eine Hypothese, aber eine Hypothese, die so gut begründet ist, dass ich sie nicht weiter zu rechtfertigen brauche. Zu dem, zuerst von VIRCHOW aufgestellten Satze »*omnis cellula e cellula*« kommt noch als Corollar der zuerst — wenn ich nicht irre — von STRASBURGER ausgesprochene: »*omnis nucleus e nucleo*«. — So wie aber einerseits der Kern einer Zelle zu Grunde gehen oder rudimentär werden kann, wenn die Funktionen ausfallen, die sonst der Kern zu leisten hat, so können andererseits durch Theilung des ursprünglich einfachen Kerns später deren mehrere oder viele entstehen, ohne dass der Theilung des Kerns eine Theilung des Zelleibes nachfolgt. Auf diese Weise entstehen mehrkernige Gebilde, die ich so lange noch als einfache Zellen auffasse, als die formelle räumliche Abgrenzung erhalten bleibt. Die Größe solcher Zellen kann gewiss keinen Grund abgeben, sie als Aggregate mehrerer oder vieler Zellen aufzufassen; denn wir wissen, dass auch einkernige Zellen, über deren Zellennatur kein Zweifel existiren kann, konstant oder unter gewissen Umständen zu ganz kolossaler Größe auswachsen können. Ich erinnere nur an die langen glatten Muskelfasern von Nephelis-Embryonen oder an die ähnlichen Gebilde des schwangeren Uterus. Eben so wenig aber kann uns die Mehrkernigkeit solcher Gebilde veranlassen, sie für Zellaggregate anzusehen. Es wird gewiss Niemand eine zweikernige Leber- oder Knorpelzelle oder eine zweikernige Ganglienzelle aus dem Sympathicus der Säugethiere (SCHWALBE) oder einen zweikernigen Kolben aus der Epidermis des Petromyzon (F. E. SCHULZE), oder einen Myeloplaxen oder eine Riesenzelle aus einem Riesenzellensarkom und dgl. für Aggregate eben so vieler Zellen, als Kerne vorhanden sind, halten wollen. Hier giebt eben die Entwicklungsgeschichte das Kriterium an die Hand, was noch als einfache Zelle und was als Komplex mehrerer Zellen anzusehen sei.

Ich halte aus den angeführten Gründen auch die quergestreiften Muskelfasern für einfache, aber (in den meisten Fällen) mehrkernige Zellen und glaube an dieser Auffassung so lange festhalten zu dürfen, als ihre unicelluläre Abstammung nicht widerlegt ist. Damit stelle ich mich allerdings in Gegensatz zu MAX SCHULTZE, der, wie erwähnt, die Muskelkörperchen für echte Zellen, die ganzen Muskel-

fasern also für Aggregate zahlreicher solcher Zellen gehalten hat. In ganz demselben Sinne, wie ich, fasst auch FLEMMING die quergestreiften Muskelfasern auf. Als Filarsubstanz der Muskelzellen betrachte ich die Fibrillen, als Interfilarsubstanz die Zwischensubstanz; an der Filarsubstanz ist aber hier noch in so fern eine weitere Differenzirung aufgetreten, als dieselbe in Segmente oder Metameren getheilt erscheint. Jede Fibrille besteht also aus einzelnen Metameren, den Muskelementen MERKEL's; aber auch an der Zwischensubstanz lässt sich eine ganz deutliche, wiewohl wahrscheinlich nur passive Differenzirung nachweisen. Es ist hier wohl der Ort, in Kürze auf die neuerdings von RETZIUS beschriebenen Körnerreihen, die durch Chlorgold mit nachfolgender Reduktion dargestellt werden können, einzugehen. Ich darf diese Arbeit als bekannt voraussetzen und will dazu nur Folgendes bemerken: das, was RETZIUS als Zwischensubstanz bezeichnet, ist nicht Zwischensubstanz, sondern besteht aus den Fibrillen und das, was sich mit Chlorgold färbt, ist die eigentliche Interfilarsubstanz. Man kann sich davon am besten überzeugen, wenn man die Flügelmuskeln eines *Hydrophilus* oder *Dytiscus*, nachdem man sie mit Chlorgold gefärbt hat, mit ähnlichen Präparaten der Extremitätenmuskeln vergleicht. In den Flügelmuskeln haben die Fibrillen eine viel größere Selbständigkeit, sind viel dicker und erscheinen durch eine bedeutend reichlichere Zwischensubstanz von einander getrennt. Diese Zwischensubstanz, die als solche hier gar nicht zu verkennen ist, besteht aus großen ovalen Körnern und verhält sich gegen Chlorgold genau eben so, wie die Substanz, aus der die RETZIUS'schen Körnerreihen in den Extremitätenmuskeln bestehen. Der Körnerreihe erster Ordnung entspricht an den Fibrillen die Grundmembran KRAUSE's oder Endscheibe MERKEL's, der Körnerreihe zweiter Ordnung der HENSEN'sche Streifen, der Körnerreihe dritter Ordnung endlich aller Wahrscheinlichkeit nach die Nebenscheibe. Die einzelnen Körnerreihen stehen unter einander nur längs der auf dem Querschnitte von der Umgebung des Kerns ausstrahlenden Membranen, die von RETZIUS beschrieben wurden, in Verbindung, aber nicht quer durch die Fibrillen hindurch, wie dies RETZIUS beschreibt und abbildet. Ich führe dies an, weil es vielleicht gegen meine Auffassung der Fibrillen und der Zwischensubstanz ins Feld geführt werden könnte¹.

¹ Genauer wird darüber eine von Herrn Cand. med. ZERNER im hiesigen Institute ausgeführte Arbeit berichten.

Ich werde auf diesen Gegenstand noch im zweiten Theile zurückkommen.

B. Kern. Ich gehe bei meinen Erörterungen von solchen Kernen aus, die sich ganz zweifellos im Zustand »tiefer Ruhe« befinden. Sie stammen aus der Harnblase des Proteus. Ich hatte die Harnblase mäßig mit Chromsäure gefüllt, dann abgebunden und ausgeschnitten und in Chromsäure gelegt, so dass also die Fixirungsflüssigkeit gleichzeitig von innen und außen einwirken konnte. Später, nach dem Auswaschen in Wasser und dem Härten in Alkohol, wurde die Harnblase in Stücke geschnitten und diese gefärbt und untersucht. Es fand sich nun unter den vielen Tausenden von Kernen aus dem Epithel, der Muscularis und der Serosa kein einziger, der auch nur die geringste Spur einer beginnenden oder eben abgelaufenen Theilung zeigte, geschweige denn sich gerade in Theilung befand. Ich habe daher wohl Recht, wenn ich hier von ruhenden Kernen spreche.

Ich habe auf Taf. XI Fig. 1—4 solche Kerne aus den einzelnen Schichten abgebildet. Fig. 1 stellt einen Kern einer Epithelzelle, Fig. 2 einen solchen aus einer glatten Muskelfaser, Fig. 3 einen Bindegewebskern und Fig. 4 einen Kern einer Endothelzelle dar. Ich will diese Kerne zunächst für sich und dann alle zusammen besprechen. In Fig. 1 sehen wir ein außerordentlich zartes, reich verzweigtes Netzwerk von Fasern oder Fäden, die nach den verschiedensten Richtungen hin verlaufen und von denen sich ein Theil an der Oberfläche des Kerns verbreitet, während andere den Innenraum durchziehen. An mehreren Stellen sieht man im Kern gröbere Chromatinmassen von unregelmäßiger, zackiger oder eckiger Begrenzung, nucleolenartige Bildungen, von denen wieder feine Fäden oder Fortsätze auslaufen. Stellt man scharf auf den Rand eines solchen Kernes ein, so bemerkt man an demselben an einzelnen Stellen gleichfalls gröbere Chromatinmassen und dadurch, dass auch an der Oberfläche ein reichliches Netzwerk chromatischer Substanz vorhanden ist, gewinnt man bei nicht sehr genauer Betrachtung den Eindruck, als ob eine chromatische Wandschicht vorhanden wäre. Eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Fäden des Netzwerkes ist nicht zu erkennen und nur die excentrische Lage der gröberen Chromatinmassen und der excentrische Verlauf der gröberen Gerüstfäden weist darauf hin, dass dem Kern als Ganzem gleichfalls ein excentrischer Bau zugeschrieben werden muss.

An der Fig. 2, welche den Kern einer glatten Muskelfaser vor-

stellt, sieht man vor Allem, dem Längsdurchmesser des Kerns entsprechend, in dessen Mitte oder nur wenig davon entfernt, grobe, eckige Chromatinmassen, die zumeist unter einander durch derbere Gerüstbalken in Verbindung stehen und von denen gegen die Kernoberfläche hin feinere Balken auslaufen, die wieder zu größeren Massen anschwellen können. Die chromatische Substanz solcher Kerne färbt sich mit Safranin und Hämatoxylin außerordentlich intensiv. Eine Eigenthümlichkeit solcher Muskelkerne besteht darin, dass sie häufig an dem einen oder an beiden Enden in längliche Zipfel auslaufen, die von dem übrigen Kern durch eine seichtere oder tiefere Furche geschieden sind (vgl. das untere Ende des abgebildeten Kerns).

Wesentlich denselben Bau zeigen auch die Bindegewebskerne (Fig. 3) und es lassen sich wohl alle Differenzen des Baues durch die verschiedene Form der Kerne erklären. Entsprechend der weniger gestreckten, mehr rundlichen Form sind auch die Chromatinmassen mehr gleichmäßig vertheilt und man könnte höchstens in so fern einen wichtigeren Unterschied zwischen Muskel- und Bindegewebskernen statuiren, als in den letzteren, wenigstens allem Anscheine nach, die groben Chromatinmassen etwas lockerer unter einander verbunden sind, als in den Muskelkernen.

Den Bindegewebskernen in der Anordnung der chromatischen Substanz sehr ähnlich erscheinen auch die Kerne der Endothelzellen (Fig. 4); nur sind diese viel blässer und nehmen Tinktionsmittel weniger begierig auf.

Vergleicht man nun alle vier Kernarten mit einander, so wird man ohne Weiteres finden, dass die Muskel-, Bindegewebs- und Endothelkerne unter sich eine viel größere Ähnlichkeit zeigen, als mit den Kernen des Epithels. In allen vieren findet man ein Netzwerk, das aus chromatischer Substanz besteht; aber während dieses Netzwerk in den Epithelkernen eine außerordentliche Zartheit besitzt, erscheint es in den drei anderen Kernarten von mehr derbem Gefüge. Vielleicht ist dieser Unterschied im Bau und der Anordnung des Gerüsts auch von genetischer Bedeutung; denn während die Muskel-, Bindegewebs- und Endothelzellen dem mittleren Keimblatte entstammen, leiten sich bekanntlich die Epithelien der Harnblase von Zellen des inneren Keimblattes ab.

An den beschriebenen Kernen haben wir zweierlei Substanzen zu unterscheiden: die eine ist geformt, bildet Netze oder Gerüste und ist tinktionsfähig, die andere ist ungeformt, erfüllt die Maschen

des Gerüstwerkes und lässt sich mit den specifischen Kernfärbemitteln nicht tingiren. Die erstere will ich mit R. HERTWIG Kernsubstanz oder mit FLEMMING chromatische Substanz nennen, die letztere mit HERTWIG Kernsaft. Nucleolen kann man an den beschriebenen Kernen nicht unterscheiden; man müsste denn die gröberen Chromatinmassen, die in den Knotenpunkten des Kernnetzes liegen, Nucleolen nennen. Ich glaube aber, dass man nur solche Gebilde als Nucleolen bezeichnen sollte, die scharf begrenzt sind, eine kugelige oder nahezu kugelige Form und eine glatte Oberfläche haben. — Eben so wenig kann man an unseren Kernen eine achromatische Hülle wahrnehmen, obgleich es ganz wohl möglich ist, dass eine solche vorhanden ist. Wie schon früher erwähnt, tritt eine solche achromatische Hülle namentlich an denjenigen Kernen hervor, welche sich eben zur Theilung anschicken oder gerade aus einer Theilung hervorgegangen sind, also bei Mutter- und Tochterknäueln. Später aber, wenn die Kernsubstanz der Knäueln sich mehr ausbreitet und gleichmäßiger vertheilt, oder aber früher, bevor die chromatische Substanz in die Bildung der Knäueln aufgegangen ist, kann man in den meisten Fällen selbst mit den stärksten Vergrößerungen von einer achromatischen, vielleicht, wie STRASBURGER meint, der Zellsubstanz angehörigen Membran nichts sehen.

Ich halte den geschilderten Bau des Kerns für typisch für den Ruhezustand; denn es kann, wie erwähnt, einerseits nicht zweifelhaft sein, dass in diesen Kernen keinerlei Veränderungen Platz gegriffen haben, die einer Theilung vorausgehen oder nachfolgen, andererseits dürften wohl kaum so namhafte funktionelle Veränderungen an den Zellen der Harnblase auftreten, dass dadurch der Bau der Kerne wesentlich beeinflusst würde. Jedoch kann man in letzterer Beziehung in seinem Urtheile kaum vorsichtig genug sein. Vorläufig wissen wir allerdings über die funktionellen Veränderungen des Epithels der Harnblase durch die Untersuchungen PANETH's und LONDON's nur so viel, dass die Zellen je nach dem Füllungszustande der Blase eine verschiedene Form annehmen; aber wenn es richtig ist, dass der Harn durch Diffusion in der Blase concentrirter wird, so bleibt die Möglichkeit offen, dass dabei die Epithelien und vielleicht sogar die andern Zellen irgend eine Veränderung erleiden.

Man trifft aber den beschriebenen Bau so häufig in Kernen an, die man mit allem Grund für ruhende halten darf, dass ich nicht anstehe, denselben für typisch zu halten. Ich stimme hierin vollkommen mit RETZIUS überein, der die ruhenden Kerne aus der

Epidermis der Tritonlarve fast genau eben so zeichnet, wie ich die Kerne aus dem Harnblasenepithel des Proteus. Dagegen kann ich RETZIUS nicht zustimmen, wenn er die größeren Ansammlungen chromatischer Substanz als Nucleolen bezeichnet. RETZIUS sagt: »Die Nucleolen hängen stets durch Fortsätze direkt mit dem Balkengerüste zusammen und sind eigentlich nur als Ansammlungen der Substanz desselben zu betrachten. Sie sind sehr verschiedener Größe und Zahl, je nach der Menge der Gerüstsubstanz; zuweilen findet man nur einige wenige sehr kleine Nucleolen, zuweilen und öfter eine mehr oder weniger bedeutende Menge größerer Nucleolen in der Kernsubstanz zerstreut.« Diese Beschreibung stimmt vollkommen zu meinen eigenen Befunden, nur kann ich eben RETZIUS in seiner Deutung der Chromatinmassen als Nucleolen nicht folgen. Ich stimme ferner auch darin mit RETZIUS und eben so mit FLEMMING und Anderen überein, dass ich die Existenz einer kontinuierlichen, chromatischen Wandschicht nicht zugeben kann. Ob die achromatische Kernmembran, wenn eine solche konstant oder doch häufig vorkommen sollte, allseitig abgeschlossen oder aber stellenweise durchbrochen sei, kann ich eben so wenig entscheiden, wie die genannten Forscher.

Ich lasse nun noch die Beschreibung einiger anderer Kerne folgen. Das beschriebene Kernnetz oder Kerngerüst kann man mit nur geringfügigen Modifikationen in den Zellkernen der verschiedensten Organe und Gewebe wiederfinden. Mag man bei Proteus die Kerne der Epidermis oder der Schleimhautepithelien oder der Nierenzellen untersuchen, überall trifft man wesentlich dieselben Verhältnisse. Ich habe auf Taf. XI Fig. 5 einen Kern aus dem Schleimhautepithel des Afters abgebildet und man wird auch hier wieder das Kerngerüst und die excentrische Lage der größeren Gerüststränge und der nucleolenartigen Gebilde erkennen.

Eine merkwürdige Übereinstimmung zeigen die Kerne der Wanderzellen. Ich habe in Fig. 6 einen solchen Kern einer Wanderzelle aus dem Nierenepithel abgebildet und genau eben so sehen die Kerne der Wanderzellen aus den verschiedensten Geweben aus. Stets sieht man in der Mitte eine Anzahl größerer Chromatinmassen, wiewohl auch an der Oberfläche die chromatische Substanz nicht ganz fehlt.

In Fig. 7 sieht man einen Kern aus der oberflächlichsten Epidermisschicht eines erwachsenen Triton cristatus. Er stammt aus einer der dunklen Epidermiszellen, die, wie erwähnt, über den Haut-

drüsen liegen. Hier ist die chromatische Substanz gleichmäßiger vertheilt, als dies sonst bei Kernen, auch Epidermiskernen, der Fall zu sein pflegt; das Safranin lässt sich aus solchen Kernen selbst bei langem Liegen in Alkohol und Nelkenöl nicht extrahiren. Homogen erscheinen aber, wie man an der Abbildung auf den ersten Blick sieht, auch hier die Kerne nicht. In ähnlicher Weise verhalten sich auch die Kerne der rothen Blutkörperchen gegen spezifische Kernfärbemittel; es wurde schon von FLEMMING erwähnt, dass sich dieselben mit Safranin außerordentlich intensiv färben; sie bekommen ein eigenthümlich glänzendes, gelblichrothes Aussehen und werden dadurch auch für ganz schwache Vergrößerungen leicht von allen anderen Kernen unterscheidbar. Homogen sind aber auch diese Kerne nicht; wenn man das frisch aus den Gefäßen fließende Blut eines Proteus in ein Uhrschildchen mit $\frac{1}{3}\%$ iger Chlorgoldlösung fließen lässt und dann die Kerne untersucht, so findet man ganz deutlich begrenzte, grobe, zum Theil zu plumphen Haken geformte Chromatinmassen. Noch deutlicher treten diese hervor, wenn man die mit Chlorgold behandelten Blutkörperchen mit PRICHARD'Scher Flüssigkeit reducirt oder, ohne Reduktion, mit Safranin färbt. Allerdings sieht man häufig genug rothe Blutkörperchen mit scheinbar homogenem Kern; aber daran trägt regelmäßig die Behandlung Schuld. Dass solche Chromatinmassen auch in den Kernen lebender Blutkörperchen nicht fehlen, kann man an den hellen, stark lichtbrechenden Gebilden erkennen, die man bei Untersuchung des frischen Blutes in den Kernen sieht.

In neuerer Zeit sind von FLEMMING in den Keimbläschen der Eierstockseier von Siredon eigenthümliche Stränge beschrieben worden, die einen queren Bau besitzen und in bald längeren, bald kürzeren Stücken den Kern durchziehen. FLEMMING giebt an, dass er auch bei anderen Amphibien- und selbst bei Fischeiern ähnliche Verhältnisse vorgefunden habe. Ich habe ganz ähnliche Gebilde, wie FLEMMING beim Siredon, beim Proteus, und zwar an mittelreifen Eiern gefunden und will, da ich in einigen Punkten von diesem Forscher in meiner Auffassung der Theile solcher Keimbläschen abweiche, eine kurze Beschreibung folgen lassen. Ich stütze mich auf Präparate, die mit Chrom-Ameisensäure, so wie mit Chrom-Osmium-Essigsäure gehärtet und mit Safranin gefärbt waren. Ein solches Präparat habe ich auf Taf. XI Fig. 11 bei ganz schwacher Vergrößerung abgebildet. Meine Beschreibung bezieht sich jedoch zumeist auf das, was man mit starken Vergrößerungen sieht. Ich habe

solche Eier auch ganz frisch in Speichel und ohne allen Zusatz untersucht und dabei Folgendes gefunden.

Das Keimbläschen wird von einer ziemlich derben, strukturlosen, durchsichtigen Hülle umschlossen, die zugleich eine Grenze gegen den früher beschriebenen inneren Dotter abgiebt. An der Innenseite dieser Membran sieht man in unregelmäßigen Abständen von einander kugelige, stark glänzende, wie Öltropfen aussehende Körperchen; dieselben liegen durchweg der Membran dicht an und fehlen in der Höhle des Keimbläschens vollständig. In dieser sieht man blasse, nach verschiedenen Richtungen verlaufende, undeutliche Stränge.

An gehärteten Eiern sieht man auf Schnitten, wie FLEMMING ganz richtig angiebt, schon mit mittelstarken Linsen an den Strängen eine unregelmäßige Querzeichnung und mit stärkeren Linsen kann man sich ohne Mühe überzeugen, »dass von den Querportionen feinere Fäden mit blasserer Tinktion aus den Strängen herausziehen, verästelt den Raum zwischen diesen durchsetzen und mit anderen Strängen zusammenhängen«. Auf dem optischen Querschnitt geben die Stränge das Bild von Sternen mit dunkler Mitte und blassen Strahlen. Bis hierher stimme ich mit FLEMMING überein; dagegen kann ich seine Auffassung der oben beschriebenen, schon im frischen Zustande sichtbaren Körperchen nicht billigen. FLEMMING hält dieselben für »wahre Nucleolen« und beschreibt sie als »kleine, kugelige Körper, welche theils in gröberen Netzsträngen, theils in dem feinen Faserwerk dazwischen suspendirt, oft anscheinend freiliegend vorkommen. Sie bleiben . . . bei Hämatoxylinfärbung blasser als die Gerüststränge«.

Es ist nun allerdings vollkommen richtig, dass man auf Schnitten — und an solchen hat FLEMMING seine Untersuchungen angestellt — häufig die anscheinenden Nucleolen ganz regellos im Keimbläschen zerstreut findet. Dies kommt aber nur daher, dass sie beim Schneiden von dem Messer mitgenommen und an Stellen getragen werden, an denen sie ursprünglich nicht gelegen hatten. Man kann sich davon auf zweierlei Weise überzeugen: erstens durch die Untersuchung der Eier in toto, wobei man, wie erwähnt, die runden Körper nur an der Innenseite der Kernmembran antrifft, und zweitens, wenn man die Eier schneidet, nachdem sie vollkommen mit Celloidin durchtränkt sind. Im letzteren Falle müssen die Schnitte mit Origanumöl aufgehellert werden; nimmt man Nelkenöl, so können, so wie das Celloidin gelöst wird, die Körperchen von

ihren Plätzen leicht weggeschwemmt werden und an Stellen liegen bleiben, wo sie früher nicht gewesen waren. — Die Lage dieser Körperchen spricht nun entschieden gegen ihre Nucleolennatur; denn wenn auch die Nucleolen gleichfalls eine excentrische Lage zu besitzen pflegen, so liegen sie doch kaum jemals direkt an der Peripherie der Kerne. Es wäre kaum denkbar, dass bei einer so großen Zahl von Nucleolen kein einziger im Inneren des Kerns gelegen sein sollte. Gegen die Annahme, dass man es hier mit Nucleolen zu thun habe, spricht auch ihr Verhalten gegen spezifische Kernfärbemittel, wie Safranin. Während sich doch sonst die Nucleolen konstant mehr oder weniger intensiv tingiren, nehmen diese Körper nur eine ganz blass rosaroth Farbe an. Ich bin daher der Ansicht, dass man es hier nicht mit Nucleolen zu thun habe.

Was die Gebilde sind und welche Bedeutung sie besitzen, kann ich allerdings nicht angeben. Sie machen, wie gesagt, im frischen Zustande den Eindruck von Öltropfen; jedoch bestehen sie ganz gewiss nicht aus Fett: denn sie werden von Äther nicht gelöst und von Osmiumsäure nicht geschwärzt. Gegen Osmiumsäure verhalten sie sich ähnlich, wie Eiweiß; sie nehmen nämlich, wie dieses, eine bräunliche Farbe an.

Auffallend ist der geringe Gehalt der Gerüststränge, so wie der ganzen Keimbläschen, an färbbarer Substanz; selbst wenn die Bindegewebskörperchen sehr intensiv gefärbt sind, erscheinen die Gerüststränge der Eier noch ziemlich blass. Es ist dies auch FLEMMING aufgefallen; er giebt an, dass ihm eine gute Färbung von Osmiumschnitten durch die Ovarien von Siredon »leider bisher mit keinem Mittel gelungen« sei. Ich glaube, dass der Grund davon nicht so sehr in der Methode, als in der chemischen Zusammensetzung der Gerüste zu suchen sei.

In ganz jungen Eiern von Proteus habe ich ein paar Mal sehr lange, gewundene Fäden gesehen, von ganz ähnlichem Querbau, wie die beschriebenen Gerüststränge in älteren Eiern. Ja, es schien mir sogar einmal, als ob ein einziger kontinuierlich zusammenhängender Faden vorhanden wäre, ganz ähnlich, wie dies von BALBIANI, FLEMMING und neuerdings auch von LEYDIG von den Kernen der Speicheldrüsenzellen der Chironomuslarve beschrieben worden ist. In Ovarialzellen, die sich wohl später zu Eizellen entwickeln mögen, aber noch nicht als Eier bezeichnet werden dürfen, ist von einem Kernfaden noch nichts zu sehen. Vielmehr findet sich statt eines solchen ein Gerüst- oder Netzwerk, ähnlich dem in

jungen Hodenepithelien. Es scheint demnach, dass ein quergebauter Faden erst später, wenn das Ei rascher zu wachsen beginnt, auf-trete, derselbe aber bei weiterer Größenzunahme wieder in einzelne Stücke zerfalle.

Endlich will ich noch der Kerne der sogenannten Riesenzellen in den früher erwähnten Hautdrüsen der Amphibien gedenken. Wie die ganzen Zellen, zeigen auch deren Kerne eine ganz kolos-sale Größe (Fig. 10). Sie sind tief bodenständig und durch eine deutliche achromatische Hülle vom Zelleib geschieden. Im Innern enthalten sie sehr reichliche, derbe, unregelmäßig geformte Chroma-tinmassen; oft sind diese noch reichlicher, als in dem abgebildeten Falle. Außer diesen chromatischen Bestandtheilen bemerkt man noch blasse Stränge im Kern, die mit kleinen Körnchen durch-setzt sind.

Damit will ich die Beschreibung ruhender Kerne schließen. Ich verzichte darauf, Kerne abzubilden und zu beschreiben, in den-nen wahre Nucleolen vorkommen, da in der Litteratur bekannt-lich genug solcher Fälle beschrieben sind.

Rückblick und Schluss.

Das Studium des Baues und der Lebenserscheinungen der Zelle ist vielleicht mehr als irgend ein anderes geeignet, uns die Kläglich-keit unseres Wissens vor Augen zu führen. Wir finden im Kern und im Zelleib eigenthümliche Strukturen und wissen nicht, wozu sie da sind; wir sehen bei der Theilung merkwürdige, fast absonder-liche, Figuren auftreten und wissen nicht, was sie bedeuten; ja, wir sind nicht einmal im Stande, eine bündige und bestimmte Ant-wort auf die Frage zu geben, was der Zellkern sei.

Und doch weist Alles, was wir an und in der kleinen Fabrik, die wir Zelle nennen, sehen, klar und unverkennbar darauf hin, dass ein großes Gesetz dem Ganzen zu Grunde liegt. Wir bege-gnen denselben oder doch sehr ähnlichen Vorgängen, wie wir sie bei der Theilung thierischer Zellen antreffen, auch bei der Theilung pflanzlicher Zellen, und wir sehen sogar wesentlich den gleichen Process bei der Theilung jener niederen Organismen ablaufen, die wir mit Sicherheit weder zu den Thieren noch Pflanzen stellen dür-fen. Es berechtigt uns dies wohl zu dem Schluss, dass auch in der ruhenden Zelle eine typische Übereinstimmung des Baues vor-handen sein müsse. — Aber einem solchen Schlusse scheint die

direkte Beobachtung nicht günstig zu sein; denn nicht bloß im Zelleib, sondern auch im Kern zeigt sich je nach den verschiedenen Zellarten eine so mannigfache Verschiedenheit, dass es auf den ersten Blick ganz unmöglich und unzulässig erscheint, alle Erscheinungen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen. Ich will vom Zelleib ganz absehen, da dieser mehr direkt an den spezifischen Funktionen der Zelle betheiligt zu sein scheint und je nach deren Verschiedenheit auch Differenzen im Bau und der Anordnung seiner Substanzen zur Schau tragen muss; im hohen Grade auffallend muss es dagegen erscheinen, dass auch im Bau des Zellkerns durchaus nicht jene Übereinstimmung wahrzunehmen ist, die man erwarten sollte. Denn, wenn uns nicht Alles trügt, fallen dem Zellkern vornehmlich solche Funktionen zu, welche allen Zellen in wesentlich gleicher Weise zukommen; im zweiten Theile werde ich den Nachweis zu liefern suchen, dass der Zellkern hauptsächlich zwei Funktionen zu versehen hat: Ernährung und Fortpflanzung, und dass immer und überall mit dem Verschwinden des Kerns auch ein Ausfall dieser beiden Funktionen verknüpft ist.

Es ist daher wohl der Versuch gerechtfertigt, alle die verschiedenen Kernformen auf ein gemeinsames Schema zurückzuführen. Ich unternehme diesen Versuch im Vertrauen auf die Erfahrung, dass schon oft, wenn alle anderen Erklärungsversuche gescheitert waren, die Entwicklungsgeschichte das erlösende Wort sprach und ganze Gruppen von Erscheinungen klar legte, die vorher jeglicher Erkenntnis hartnäckig widerstanden hatten. Die Theilung des Kerns ist ja, im Grunde genommen, nichts Anderes, als ein Stück Entwicklungsgeschichte und ich will ihr daher bei meinen Erörterungen die Führerschaft überlassen.

Es ist gewiss kein Spiel des Zufalls, dass junge Tochterknäuel den Anfangsknäueln des Mutterkerns in ihrem Bau so außerordentlich ähnlich sehen. So wie sich ein Kern zur Theilung anschickt oder aus einer Theilung hervortritt, lässt er ganz deutlich eine Polseite und eine Gegenpolseite erkennen und an der Polseite selbst wieder eine enger begrenzte Stelle, das Polfeld. Die einzelnen Regionen werden durch den Verlauf der Fäden charakterisirt. Diese laufen von der Gegenpolseite aus, ziehen nach der Polseite und ins Polfeld, biegen hier schlingenförmig um und kehren wieder zur Gegenpolseite zurück. Nur in so fern weichen die Tochterknäuel von den jungen Mutterknäueln ab, als in ihnen die Fäden dicker sind und weniger gewunden verlaufen. Diese typische Übereinstimmung

in den Anfangs- und Endstadien der Theilung findet sich nicht allein, wie ich gezeigt habe, bei den Thierzellen, sondern kommt, wie man aus den Untersuchungen STRASBURGER'S und HEUSER'S schließen darf, in derselben Weise auch bei den Pflanzenzellen vor. Es ist nun nicht denkbar, dass in der ruhenden Zelle keine Spur von dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte. Niemand wird annehmen wollen, dass die Fäden im Mutterknäuel anschießen, wie die Kristalle in einer Mutterlauge, oder dass, beim Übergang des Tochterknäuels zur Ruhe, die Fäden sich vollständig auflösen oder in Stücke zerfallen. Kann man doch direkt beobachten, wie die Fadenbildung ganz allmählich anhebt, wie die Fäden Anfangs rauhe, zackige Ränder besitzen, gleichsam als stünden sie hier noch durch zarte Ausläufer mit einem feinsten Fasernetz in Verbindung, und wie, in den Endstadien der Theilung beim Übergang zur Ruhe, die Fäden wieder knotig werden und feine Fortsätze ausschicken.

Es liegt daher wohl die Annahme nahe, dass auch im Ruhezustand, nach der Ausbildung des Kerngerüstes oder Kernnetzes, ein Rest dieser Fäden erhalten bleibt mit wesentlich derselben Verlaufsweise, wie im Knäuel. Von diesen Fäden, die ich als »primäre Kernfäden« bezeichnen will, gehen, wie ich annehme, feine sekundäre Fäden als seitliche Fortsätze aus, von diesen vielleicht noch tertiäre, etc. Die einzelnen Fäden können unter einander in Verbindung treten und in den Knotenpunkten des dadurch entstandenen Netzes können sich gröbere Chromatinmassen zu nucleolenartigen Gebilden sammeln. Erreichen dann solche Chromatinmassen eine größere Selbständigkeit gegenüber dem Kernnetz, so können sie zu wahren Nucleolen werden. Ich habe auf Taf. XII Fig. 12 *a* und 12 *b* den Bau des ruhenden Kerns schematisch darzustellen gesucht. Fig. 12 *a* stellt den Kern in seitlicher Ansicht, Fig. 12 *b* in der Ansicht vom Polfelde dar; linkerseits habe ich nur die primären Kernfäden gezeichnet, rechterseits das Kernnetz mit einigen größeren Chromatinmassen.

Wenn man diese Hypothese zulässig findet, so wird man die Erscheinungen der Kerntheilung, wie ich glaube, um Vieles besser verstehen. Man braucht dann nur anzunehmen, dass beim Beginn einer Theilung die chromatische Substanz auf vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden ströme; dadurch wird in der einfachsten Weise der Mutterknäuel aufgebaut. Der Winkel, welchen die primären Fäden am Polfelde bilden, bleibt, wie wir gesehen haben, während der ganzen Theilung erhalten und geht direkt in den Winkel über, welchen die Fäden des Tochterknäuels am Polfelde zeigen.

Beim Übergang des Tochterknäuels zur Ruhe treiben die Knäuel-fäden seitliche Sprossen, welche ihrerseits selbst wieder Fortsätze aussenden können und längs dieser Sprossen und Fortsätze vertheilt sich wieder die chromatische Substanz mehr gleichmäßig durch den ganzen Kern. Die Theilung der chromatischen Substanz des Kerns ist also in letzter Instanz auf eine Längsspaltung der Knäulfäden zurückzuführen und ich kann mir — vorausgesetzt, dass meine Hypothese des Zellkerns richtig ist — keinen einfacheren Modus der Kerntheilung denken, als den, welchen wir thatsächlich beobachten.

Es ist für meine Auffassung ganz gleichgültig, ob die Kern-fäden nur aus einer einzigen Substanz oder aber, wie STRASBURGER meint, aus zwei Substanzen, den Hyaloplasmasträngen und den eingelagerten chromatischen Mikrosomen, bestehen; in Anbetracht der früher mitgetheilten Beobachtungen über den Bau der Tochterknäuel im Hodenepithel gewinnt die Ansicht STRASBURGER's einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Auch andere, von FLEMMING mitgetheilte Befunde lassen sich für STRASBURGER's Ansicht verwerthen. —

Ich will nun einige der bekannteren Kernformen auf mein Kernschema zurückzuführen suchen. In voller Übereinstimmung mit meiner Ansicht steht die bekannte Erfahrung, dass sowohl die grö-bereren Gerüstfäden, als auch die Nucleolen (falls solche vorhanden sind) eine excentrische Lage zeigen und dass überhaupt niemals im Kern eine regelmäßige concentrische oder auch radiär-concentrische Anordnung der chromatischen Substanz vorkommt. Es ist klar, dass je nach der verschiedenen Ausbildung und Rückbildung der primären Kernfäden und je nach der Art der Verbindungen, die sie oder ihre Ausläufer eingehen, sehr verschiedene Kernarten zu Stande kommen müssen. Treten die Fäden eines Tochterknäuels an ihren freien Enden wechselseitig mit einander in Verbindung, so muss daraus ein einfacher, kontinuierlich zusammenhängender, in Folge des Querbaues der Knäulfäden gleichfalls quergebauter Kernfaden resultiren, wie wir einen solchen in der That in den Chironomus-Kernen antreffen und in den Keimbläschen junger Eier des Proteus vermuthen. Vielleicht ist ein solcher Bau charakteristisch für rasch wachsende Kerne und Zellen. Ein anderes Mal kann es geschehen, dass die primären Kernfäden an ihren polaren Winkeln durch Ausläufer oder direkte Aneinanderlagerung und Verschmelzung in Verbindung treten, so dass Kerne entstehen, wie sie z. B. R. HERTWIG in den Malpighi'schen Gefäßen einer Spthingidenraupe beobachtet hat. Wieder

ein anderes Mal können sich alle oder einige Fäden sehr beträchtlich verkürzen und verdicken und zu massigen, unregelmäßigen, von der Umgebung mehr oder weniger getrennten Gebilden werden; dadurch werden Kerne entstehen, ähnlich denjenigen, welche wir in den Riesenzellen der Amphibien angetroffen haben. Endlich können noch in der oben beschriebenen Weise wahre Nucleolen auftreten, wenn einzelne Theile des Kerngerüstes sich schärfer begrenzen, abrunden und eine größere Selbständigkeit erlangen. Um solche Nucleolen können sich helle Höfe bilden und im Umkreis dieser Höfe kleine sekundäre Körner absetzen, so dass dann Formationen entstehen, ähnlich den EIMER'schen Körnerkugeln.

Kurz, es ergibt sich eine große Mannigfaltigkeit der möglichen Bauverhältnisse des ruhenden Kerns. Es ist ganz gut denkbar, obwohl es bisher nicht bewiesen ist, dass bestimmte Formzustände des Kerngerüstes immer auch bestimmten Funktionszuständen des Kerns entsprechen. Eben so erscheint es ganz wohl möglich und sogar wahrscheinlich, dass, wenn sich im ruhenden Kern nur einzelne scharf abgegrenzte Chromatinmassen, aber kein chromatisches Kernnetz vorfindet, dennoch als Reste der ursprünglichen Fäden zarte Hyaloplasmastränge im Sinne STRASBURGER's zurückgeblieben sind.

FLEMMING hat die Formenfolge der chromatischen Figur durch folgendes, schon früher erwähntes »Repetitionsschema« zum Ausdruck gebracht:

(Progressiv)	(Regressiv)
Mutterkern.	Tochterkern.
↓ (Gerüst, Ruhe).	(Gerüst, Ruhe).
1) Knäuel	5) Knäuel ↑
↓ 2) Stern	4) Stern ↑
→ 3) Umordnung. →	

Es soll demnach der Tochterkern in umgekehrter Reihenfolge die Stadien des Mutterkerns wiederholen. Ich will diesen Satz, dem FLEMMING eine große Wichtigkeit beimisst, etwas näher beleuchten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass aus dem Gerüst des Mutterkerns sich der Knäuel aufbaut, gerade so, wie umgekehrt aus dem Tochterknäuel das Gerüst des ruhenden Kerns hervorgeht. Es kann ferner keinem Zweifel unterliegen, dass der Knäuel des Mutterkerns in seinen Anfangsstadien wesentlich denselben Bau zeigt,

wie der Knäuel des Tochterkerns; ja, es ist diese Übereinstimmung noch viel größer, als sie von FLEMMING vermuthet wurde. Es kann endlich nicht geleugnet werden, dass die Tochtersterne eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Mutterstern besitzen. Aber trotzdem kann ich mich der Auffassung FLEMMING's nicht anschließen.

Vor Allem muss ich betonen, dass die scheinbare Wiederholung eine ungemein lückenhafte und oberflächliche ist; es werden vom Tochterkern alle die zahlreichen Stadien, die zwischen den ersten Anfängen des lockeren Knäuels und der Anbildung des Muttersterns liegen, übersprungen. Nun sind aber gerade diese Stadien für die Theilung von der größten Wichtigkeit. Aber auch ganz abgesehen davon bin ich der Ansicht, dass FLEMMING's Auffassung im Princip nicht berechtigt sei. Denn es scheint mir doch etwas gewagt, die Endstadien der Entwicklung des Mutterkerns mit den Anfangsstadien der Entwicklung des Tochterkerns zu vergleichen. Es ist ja auch sonst in der Entwicklungsgeschichte Regel, dass man nur homologe, gleichalterige, Stadien mit einander vergleiche und es dürfte wohl kaum ein zwingender Grund vorliegen, hier die Methode der Vergleichung umzukehren. Man wird daher, meiner Ansicht nach, den Tochterknäuel nicht mit dem, zu Anfang der Theilung auftretenden Mutterknäuel, sondern mit jenem Knäuel vergleichen müssen, welchen der Mutterkern in seiner Jugend durchlaufen hat. Eben so wird man den Übergang des Tochterknäuels in das Gerüst nicht mit dem Übergang des Gerüstes in den Knäuel, sondern gleichfalls mit den homologen Stadien des Mutterkerns vergleichen müssen. Wenn man bei der Vergleichung in dieser Weise vorgeht, so wird man finden, dass der Tochterkern bei seiner Entwicklung die Stadien des Mutterkerns nicht in umgekehrter, sondern in völlig gleicher Reihenfolge wiederholt. Und dies stimmt auch mit unseren allgemeinen biologischen Erfahrungen überein. Kein Thier und keine Pflanze wiederholt die Entwicklungsstadien der Vorfahren in umgekehrter, sondern immer und ausnahmslos in gleicher Reihenfolge. Was aber für jeden vollendeten Organismus gilt, gilt auch für jedes Organ. Ich fasse den Zellkern (und darin stimme ich mit FLEMMING überein) als Organ der Zelle, die Zelle selbst als einen Elementarorganismus auf und dieser Elementarorganismus und seine Organe folgen denselben Gesetzen, denen auch die Organismen höherer Ordnung unterworfen sind.

Wenn also in dem kurzen Stück Entwicklungsgeschichte, das wir bei der Theilung beobachten, die Mutterformen dem Anscheine

nach in umgekehrter Reihenfolge von den Tochterformen kopirt werden, so hat dies, meiner Überzeugung nach, einzig und allein seinen Grund in dem oben geschilderten Bau des ruhenden Kerns.

Vor etwa einem Jahre hat ROUX in einer kleinen, tief durchdachten und klar abgefassten Schrift »über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren« die Frage aufgeworfen, welchen Nutzen die komplirten Vorgänge der Karyokinese für den Endzweck der Theilung des einfachen Kerns in seine zwei Hälften haben. Er sagt: »Da hier ein elementarer Vorgang vorliegt, welchen fast alle Zellen bei ihrer Theilung durchmachen, welcher aber Zeit und Kraft erfordert, so muss er einen sehr evidenten Nutzen haben, um überhaupt durch allmähliche Züchtung entstanden und erhalten worden zu sein. Er muss also in viel höherem Maße den biologischen Bedürfnissen entsprechen, als der Zeit und Kraft sparende Vorgang der direkten Halbierung des Kerns durch Ein- und Abschnürung in der Mitte desselben.« ROUX führt dann aus, dass eine direkte Theilung nur dann dem Zweck der Kerntheilung vollkommen entsprechen würde, wenn alle Theile des Kerns einander gleichwerthig wären und es nur darauf ankäme, die Masse des Kerns zu halbiren und die beiden Hälften von einander zu trennen. Dagegen würde dieser Vorgang nicht ausreichen, wenn es sich darum handelte, eine größere Anzahl verschiedener Qualitäten zu sondern und in je zwei gleiche Theile zu zerlegen. Aus den komplirten Verrichtungen der scheinbar homogenen chromatischen Substanz sei nun in der That der Schluss zu ziehen, dass im Kern eine große Menge verschiedener Qualitäten aufgespeichert sei. Die Kerntheilungsfiguren seien nun »Mechanismen, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloß seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen«. Der wesentliche Kerntheilungsvorgang sei also die Theilung der Mutterkörner; »alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen«.

Ich habe schon mehrmals die Überzeugung ausgesprochen, dass der Zellkern eine komplirte Struktur, einen hohen Grad von Organisation, besitzt, aber ich kann mich eben so wenig, wie STRASBURGER zu der Ansicht bekennen, dass jedes Mutterkorn der Träger einer andern Qualität sei. Es mag immerhin sein, dass die einzelnen Kernfäden einander nicht durchweg gleichwerthig sind, aber es

liegt bisher keine Nöthigung vor, jedem Korn eine andere Qualität zuzuschreiben. Die Form der Kerntheilungsfiguren, namentlich aber der Verlauf der Knäuelfäden, scheint sich mir eben am besten zu erklären, wenn man das von mir gegebene Kernschema adoptirt. —

Ich habe bei meinen allgemeinen Betrachtungen die Kernspindel ganz außer Acht gelassen, weil wir über ihre Bedeutung nichts Sicheres wissen; am wahrscheinlichsten dürfte es sein, dass die Spindelfasern der Ausdruck von Strömungen, die Pole Attraktionscentren sind. Übrigens möge Jeder selbst darüber ins Reine zu kommen suchen, ob bei der Theilung Attraktion oder Repulsion, Oberflächenspannung oder Elektrizität, und was dergleichen Dinge mehr sind, im Spiele sei. Ich zweifle nicht, dass es uns durch genaue Beobachtung noch gelingen wird, einen befriedigenden Einblick in das bei der Theilung wirksame Kräftespiel zu erlangen; vor der Hand aber sind wir noch nicht einmal im Stande, eine auch nur einigermaßen plausible Theorie der Theilung aufzustellen. Gute Theorien, wie gute Gedanken, lassen sich nicht erzwingen; man muss schon warten, bis sie selber kommen.

(Schluss des ersten Theiles.)

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren der Tafeln VII, VIII und IX stellen Theilungsstadien aus der Epidermis der Mundbodenplatte und der Kiemenblättchen der Larve von *Salamandra maculata* dar. Mit Ausnahme der Fig. 24 der Taf. IX sind alle mit Hilfe der Camera von NACHET bei ausgezogenem Tubus (ZEISS'sches Statif *Va*) in der Höhe des Mikroskopfußes bei Ocular II und ZEISS' homogener Immersion $\frac{1}{18}$ skizzirt. Die Fig. 24 ist bei eingeschobenem Tubus mit HARTNACK's homogener Immersion Nr. III, $\frac{1}{24}$ gezeichnet.

Taf. VII.

- Fig. 1. Kern beim Übergang vom dichten zum lockeren Knäuel. Ansicht schief vom Polfeld.
 Fig. 2 und 3. Etwas späteres Stadium.
 Fig. 4. Lockerer Knäuel. Fast reine Seitenansicht.
 Fig. 5 *A* und 5 *B*. Lockerer Knäuel. 5 *A* von der Polseite, 5 *B* von der Gegenpolseite.
 Fig. 6 *A* und 6 *B*. Lockerer Knäuel. 6 *A* von der Polseite, 6 *B* bei Einstellung auf die Kernmitte.
 Fig. 7 *A* und 7 *B*. Späteres Knäuelstadium von beiden Seiten. 7 *A* Polseite, 7 *B* Gegenpolseite. Auftreten der Spindel. 24 Fäden.
 Fig. 8 *A* und 8 *B*. Knäuel von gleichem Alter mit dem vorigen. 8 *A* schief von der Polseite, 8 *B* schief von der Gegenpolseite. 24 Fäden.

Taf. VIII.

- Fig. 9 *A* und 9 *B*. Etwas älterer Knäuel von beiden Seiten. 24 Fäden.
 Fig. 10 *A* und 10 *B*. Endstadium des Knäuels mit gegenüber liegenden Polen von beiden Seiten. 24 Fäden. (In 10 *A* und eben so in der entsprechenden Figur der Orientirungstafel ist eine kleine, links von der Schleife 14 gelegene Schleife weggeblieben.)
 Fig. 11 *A* und 11 *B*. Anfangsstadium des Muttersterns von beiden Polen. Fadenzahl nicht genau bestimmbar.
 Fig. 12 *A* und 12 *B*. Etwas älterer Mutterstern von beiden Polen. Gleichfalls nicht alle Fäden deutlich abgrenzbar; an einzelnen die Längsspaltung deutlich hervortretend.
 Fig. 13 *A* und 13 *B*. Entstadium des Muttersterns von beiden Polen. 24 Fadenpaare; Längsspaltung durchwegs deutlich.
 Fig. 14 *A* und 14 *B*. Mutterstern desselben Alters von beiden Polen. 24 Fadenpaare; in 14 *A* nicht alle gezeichnet.

Taf. IX.

- Fig. 15. Mutterstern von der Seite; ungefähr dem Stadium der Fig. 12 *A* und 12 *B* entsprechend.
 Fig. 16. Älterer Mutterstern in Seitenansicht mit fast durchwegs verquollenen Spalthälften.
 Fig. 17. Endstadium des Muttersterns mit deutlicher Längsspaltung der Schleifen.
 Fig. 18. Stadium der Umordnung.
 Fig. 19 und 20. Dessgleichen. Fig. 20 in schiefer Seitenansicht.
 Fig. 21 und 22. Erstes Stadium der Tochtersterne.
 Fig. 23. Zweites Stadium der Tochtersterne.
 Fig. 24. Tochterknäuel nach vollzogener Theilung des Zelleibes.
 Fig. 25. Älterer Tochterknäuel.
 Fig. 26. Tochterknäuel beim Übergang zur »Ruhe«.

Taf. X.

Theilungsfiguren aus verschiedenen Geweben. Fig. 1—7 Theilungsfiguren vom Proteus.

- Fig. 1. Knäuel aus der Epidermis in der Nähe der Kiemen.
 Fig. 2. Knäuelhälfte aus dem Nierenepithel.
 Fig. 3. Knäuelendstadium aus der Epidermis nach Platinchloridhärtung und Safraninfärbung.
 Fig. 4. Mutterstern aus der Epidermis.
 Fig. 5 und 6. Umordnungsstadien aus der Niere.
 Fig. 7. Tochterknäuel aus der Niere.
 Fig. 8 *A* und 8 *B*. Knäuel aus der Epidermis der Salamanderlarve von beiden Seiten gesehen.
 Fig. 9 *A* und 9 *B*. Etwas älterer Knäuel eben daher, schwächer vergrößert. 9 *A* Polseite, 9 *B* Gegenpolseite. 24 Fäden.
 Fig. 10. Bindegewebsknäuel der Salamanderlarve; von der Polseite gesehen.
 Fig. 11. Mutterstern im Bindegewebe der Salamanderlarve.
 Fig. 12. Mutterstern in einer jungen Hodenepithelzelle des Proteus.
 Fig. 13. Dessgleichen in einem Hämatoblasten der Milz. In Fig. 11, 12 und 13 nicht alle chromatischen Fäden gezeichnet.
 Fig. 14. Tochterknäuel aus dem Hodenepithel des Proteus. Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch. — Safranin.

Fig. 15—17. Pathologische Theilungsfiguren. Fig. 15 aus der Niere des Proteus. Fig. 16 und 17 aus der Epidermis der Salamanderlarve.

Die Fig. 1—8 und 14 bei ausgezogenem, die übrigen bei eingeschobenem Tubus gezeichnet. Oc. II; ZEISS $\frac{1}{18}$.

Taf. XI.

Fig. 1—4. Kerne aus der Harnblase des Proteus; bei ausgezogenem Tubus, Ocular II und HARTNACK $\frac{1}{24}$ in der Höhe des Mikroskopfußes gezeichnet. Hämatoxylin.

- Fig. 1. Zellkern aus dem Blasenepithel.
 Fig. 2. Zellkern einer Muskelfaser.
 Fig. 3. Zellkern aus dem Bindegewebe.
 Fig. 4. Zellkern aus dem Endothel der Serosa.
 Fig. 5. Zellkern aus der Schleimhaut des Afters von Proteus. ZEISS $\frac{1}{18}$. Safranin.
 Fig. 6. Kern einer Wanderzelle aus dem Nierenepithel des Proteus. ZEISS $\frac{1}{18}$. Safranin.
 Fig. 7. Kern aus der oberflächlichen Epidermisschicht von Triton cristatus vor der Häutung. ZEISS $\frac{1}{18}$. Safranin.
 Fig. 8. Stäbchensaum der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. ZEISS $\frac{1}{18}$.
 Fig. 9. Zwei Eckzellen einer Kiemenleiste von Dreissena polymorpha. ZEISS $\frac{1}{18}$.
 Fig. 10. Stück einer Drüsenzelle aus dem Rückenamm eines Triton crist.
 Fig. 11. Mittelreifes Ei des Proteus bei schwacher Vergrößerung mit Einzeichnung der bei stärkerer Vergrößerung sichtbaren Strukturen. *k* Keimbläschen; *kf* Fäden in demselben; *m* Membran desselben; *t* die derselben anliegenden Körperchen; *Da* äußerer, *Di* innerer Dotter; *g* Grenze zwischen beiden.

Taf. XII.

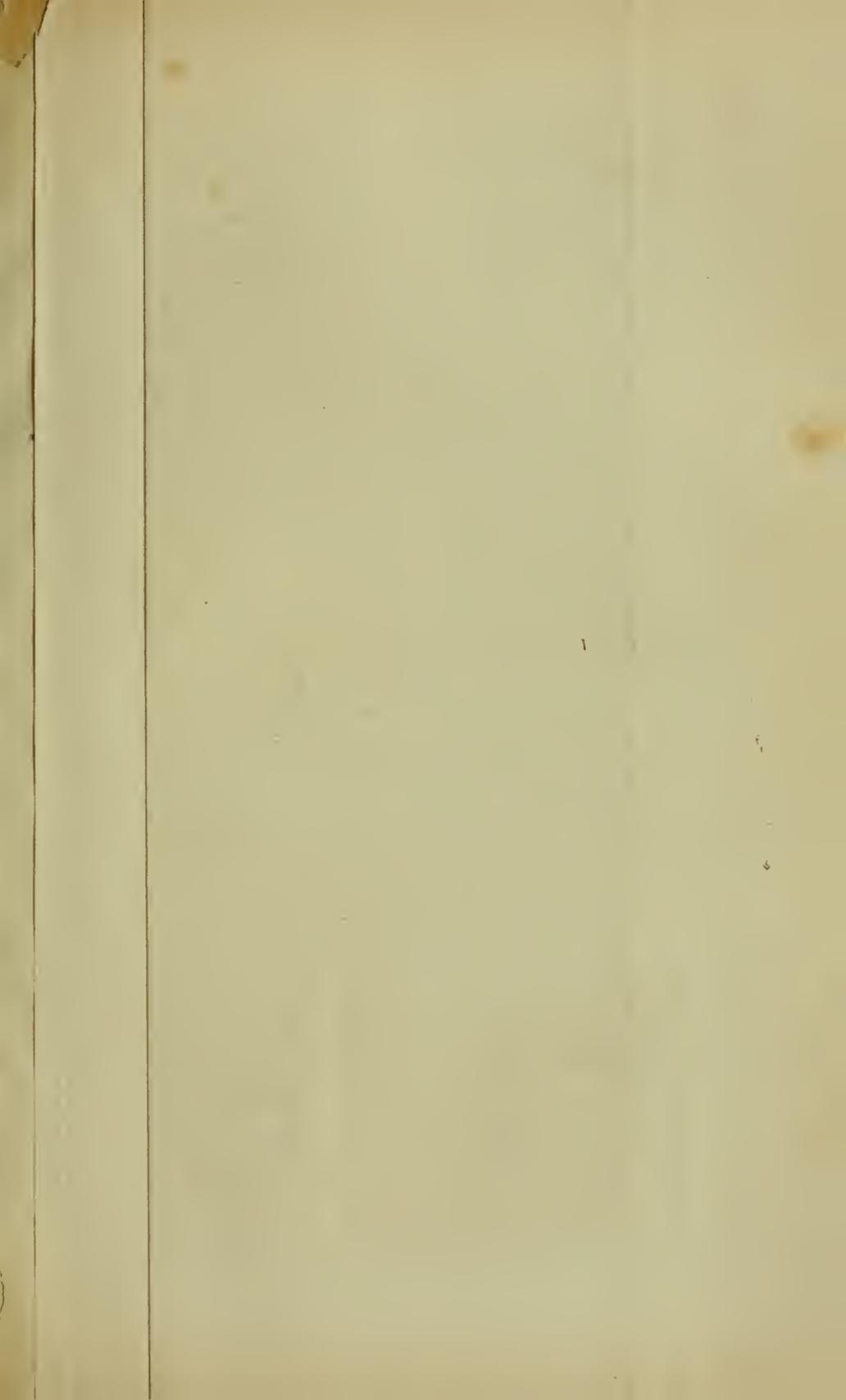
Schemata der Kerntheilung und des ruhenden Kernes.

- Fig. 1. Dichter Knäuel; *a* von der Seite, *b* vom Polfeld, *c* von der Gegenpolseite.
 Fig. 2. Lockerer Knäuel; *a*, *b* und *c* wie in Fig. 1.
 Fig. 3. Späteres Knäuelstadium.
 Fig. 4. Endstadium des Knäuels mit längsgespaltene Fäden.
 Fig. 5. Anfang des Muttersterns.
 Fig. 6. Ende des Muttersterns.
 Fig. 7. Umordnung.
 Fig. 8. Ende der Umordnung.
 Fig. 9. Stadium der Tochtersterne.
 Fig. 10. Tochterknäuel (Anfang).
 Fig. 11. Älterer Tochterknäuel.
 Fig. 12 *a* und 12 *b*. Schema des ruhenden Kernes. 12 *a* von der Seite, 12 *b* vom Polfeld. In der linken Kernhälfte sind nur die primären Kernfäden gezeichnet, in der rechten das Kernnetz.
 Fig. 13. Schema einer Drüsenzelle.
 Fig. 14 und 15. Schemata der Umordnung nach HEUSER.

Taf. XIII.

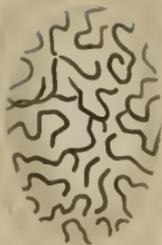
Orientirungstafel.

Die mit punktirten Linien umzogene und mit *P* bezeichnete Stelle giebt das Polfeld an. Im Übrigen erklärt sich die Tafel von selbst.





1



2



6.1



6.B



5



4



7.1



7.B



3.1



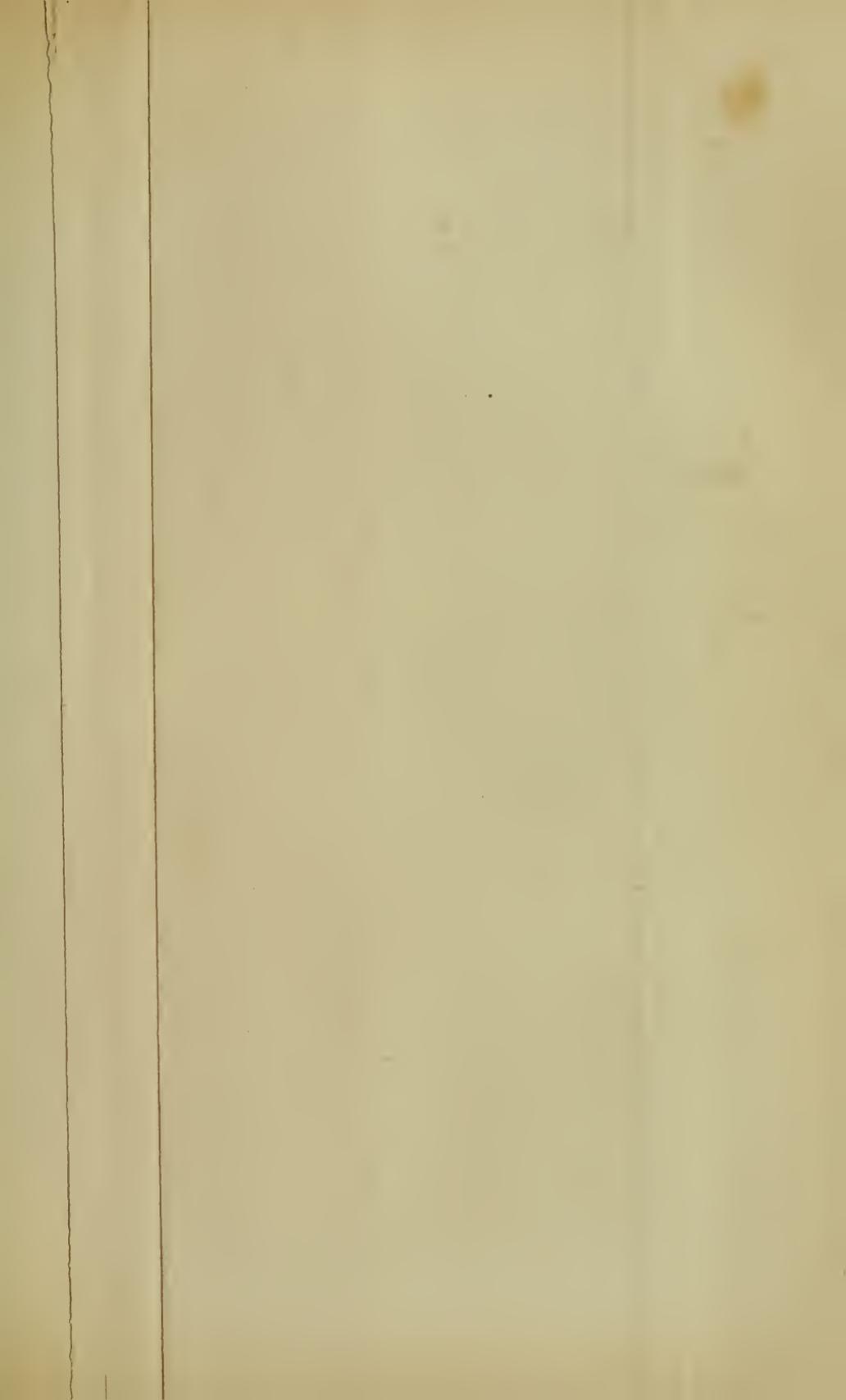
3.B



8.A



8.B



9.A



9.B



12.A



12.B



10.A



10.B



13.A



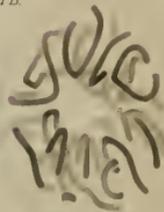
13.B



11.A



11.B



14.A



14.B





15



16



21



22



17



18



23



24



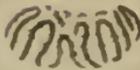
19



20



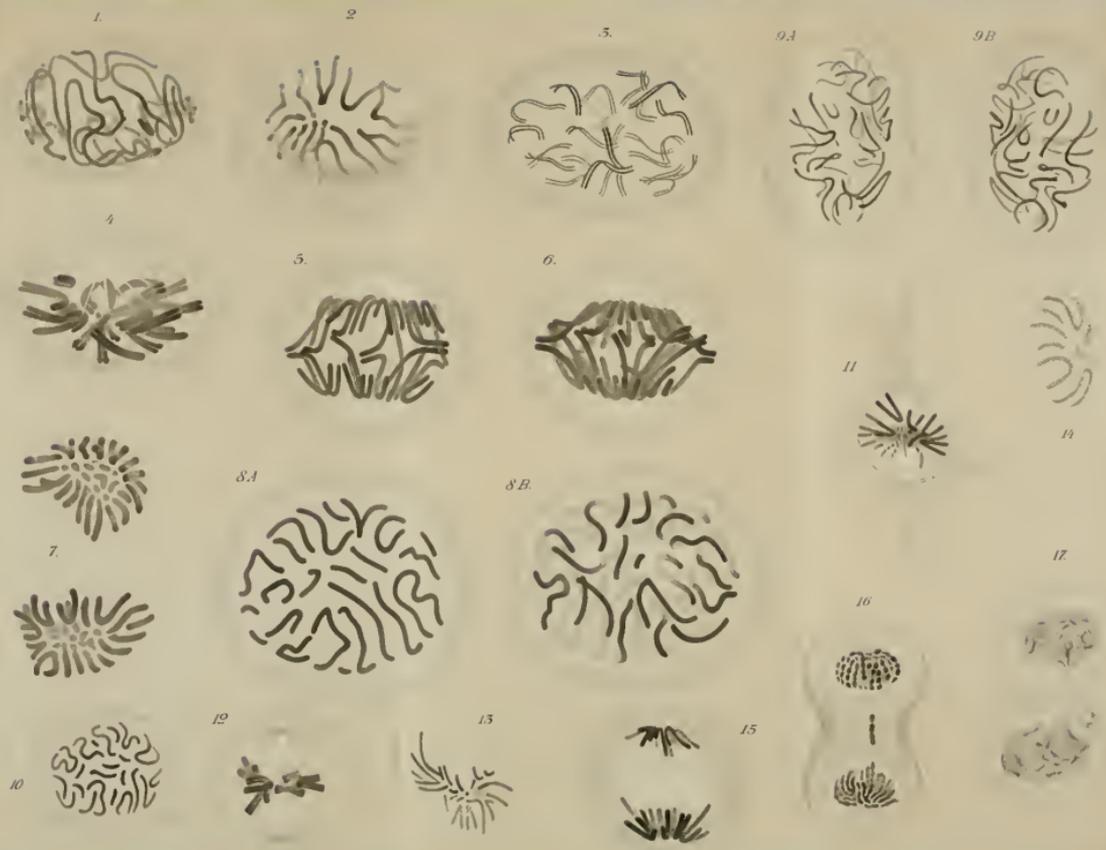
25

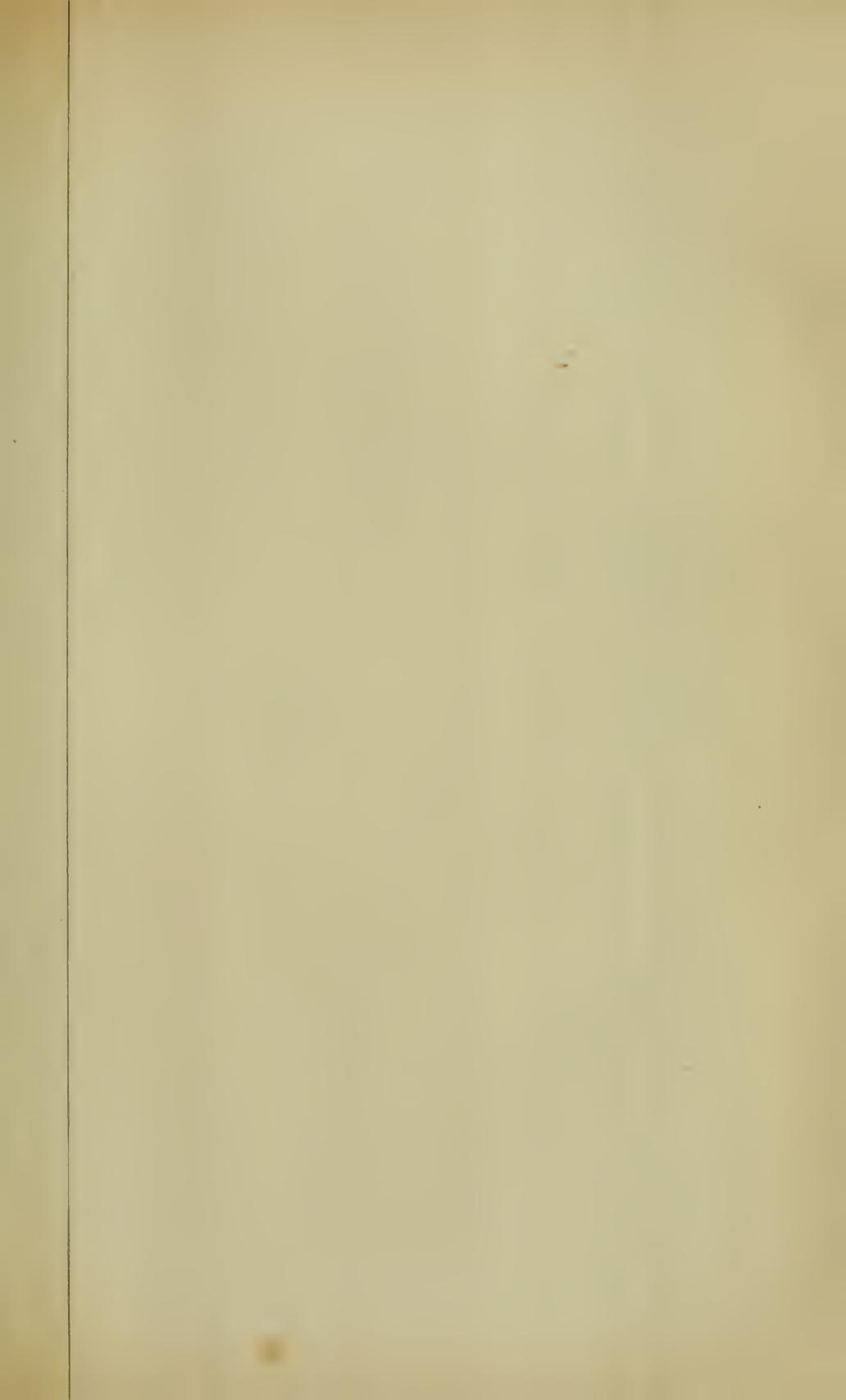


26



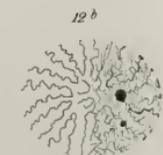
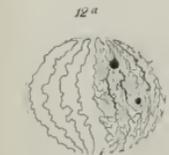
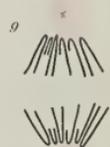
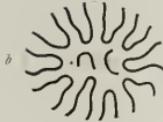
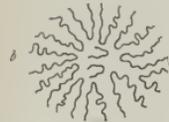
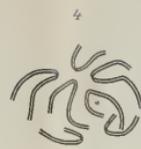
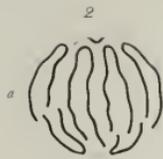








1875





Orientirungs Tafel

Taf I Fig 1



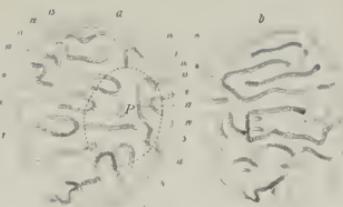
Taf I Fig 2



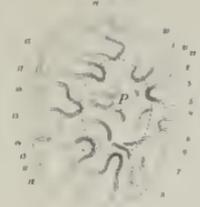
Taf I Fig 4



Taf I Fig 5



Taf I Fig 6 A



Taf I Fig 6 B

