

# Studien über den Mechanismus der Zellteilung.

Von

Dr. L. Drüner,

Assistent am anatom. Institut zu Jena.

Mit Tafel IV—VIII.

---

## Einleitung.

Seit den ausgedehnten Arbeiten W. FLEMMING's über die Spermatogenese des Salamanders und die bei derselben auftretenden Kernteilungsformen ist der Hoden dieses Tieres von einer großen Zahl von Forschern zum Objekt genommen worden, deren Untersuchungen zum Teil auf die Vorgänge der Samenentwicklung im engeren Sinne gerichtet waren, zum Teil sich den hier sehr leicht zugänglichen Verhältnissen der direkten und indirekten Kernteilung zuwandten.

Die Größe und der Protoplasmareichtum der Zellen, sowie der Umstand, daß man in einem Schnitte Hunderte von Zellen nebeneinander findet, und daß unter diesen eine große Zahl, in gewissen Stadien fast die Hälfte in Karyokinese begriffen gefunden werden, erleichtert die Untersuchung sehr. Dazu kommt, daß hier nur zwölf Chromosomen gegenüber der Zahl von 24 bei den übrigen Gewebszellen auftreten. Das macht diese Zellen für Studien, die in erster Linie auf die Untersuchung der Kernspindel gerichtet sind, ganz besonders geeignet, und es ist nicht zu verwundern, daß gerade hier so wichtige Fortschritte in der Erkenntnis der Spindelentwicklung erzielt wurden.

HERMANN'S<sup>1)</sup> Angaben, die sich hauptsächlich auf die erste Generation der Spermatocyten mit vorwiegend heterotypischer Form der Kernteilung beziehen, wurden von NICOLAS<sup>2)</sup> und BENDA<sup>3)</sup> bestätigt und in einigen Punkten erweitert.

Die Kenntnis der ersten Entstehung der karyokinetischen Spindel haben diese Arbeiten wesentlich gefördert. Aber in Bezug auf den Mechanismus der Zellteilung haben sie wenig Neues zu Tage geliefert.

Daß durch die Kontraktion der von jedem Pol zu den chromatischen Schleifen ziehenden Fasern des Spindelmantels die Asterbildung und das Auseinanderweichen der Tochtersegmente veranlaßt wird, war durch die glänzenden Untersuchungen VAN BENEDEN'S und BOVERI'S für das Ei von *Ascaris megalcephala* festgestellt worden. Und daß dies auch beim Salamander als treibendes Agens anzunehmen sei, dafür waren schon damals eine große Zahl von Beobachtungen geltend zu machen.

Die Frage aber, durch welche Kräfte die Fixation der Pole gegen diesen Zug und ihre Entfernung voneinander bewirkt wird, war in diesen Arbeiten nicht aufgeworfen worden.

Für die Karyokinese des *Ascariseies* hatten auch diesen Punkt VAN BENEDEN und BOVERI aufgeklärt:

„Il est probable que les filaments des cônes principaux déterminent en se contractant, sinon le dédoublement des anses chromatiques primaires, tout au moins l'écartement et le cheminement des anses chromatiques secondaires vers les pôles de la figure dicentrique; que les filaments qui, partant de ce même corpuscule centrale, soit directement, soit indirectement, se fixent à la surface de la cellule, plus particulièrement suivant les surfaces coniques du cône antipode, retiennent le corpuscule central et, en l'empêchant d'être attiré vers le plan équatorial par l'action des fibrilles du fuseau, font de lui un point d'appui permettant l'écartement des anses chromatiques secondaires“<sup>4)</sup>.

VAN BENEDEN schreibt also der Kontraktion der von den Polen zu den Chromosomen ziehenden, den Mantelfasern ent-

1) F. HERMANN, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1891.

2) M. A. NICOLAS, Les sphères attractives et le fuseau achromatique dans le testicule adulte dans la glande genitale et le rein embryonnaires de la salamandre. Comptes rendus des séances de la société de Biologie, 28 mai et 23 juin 1892.

3) Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft. Anat. Anzeiger, 1893.

4) Nouvelles recherches, S. 67 u. 68.

sprechenden Fibrillen der *cônes principaux* hauptsächlich die Wirkung des Auseinanderweichens der sekundären chromatischen Schleifen, der Tochtersegmente, zu, während den *cônes antipodes* im wesentlichen nur die Bedeutung zukommt, die Pole zu fixieren.

BOVERI'S Darstellung weicht etwas davon ab: „Es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen“<sup>1)</sup>.

Eine große Zahl der Figuren VAN BENEDEN'S sowie BOVERI'S sprechen übereinstimmend dafür, daß beide Faktoren wirksam sind, daß aber die Entfernung der Pole voneinander für die Abstandszunahme der Tochtersegmente in erster Linie maßgebend ist. Ob aber diese Entfernung der Pole voneinander allein durch die Verkürzung der Fasern der *cônes antipodes* verursacht wird, ist damit noch nicht entschieden. Ich werde weiter unten versuchen, auch die durch die Zusammenziehung des ganzen Radiensystems bedingte Formveränderung des Eies hierfür heranzuziehen.

Jedenfalls aber sind es die sicher nachgewiesenen Beziehungen der Polstrahlen zu der Zellmembran und ein hoher Grad von Festigkeit und Regelmäßigkeit der letzteren, welche für alle diese Vorgänge Voraussetzung sind.

Vier Jahre später hat FLEMMING diese eben behandelte Frage nach der Ursache für die Fixation und Entfernung der Pole zum ersten Male berührt:

„Nach allem nämlich, was VAN BENEDEN und BOVERI gezeigt haben, können wir annehmen, daß das Auseinanderweichen der Pole bedingt wird durch eine centrifugale Verkürzung der Polstrahlen, speciell derer der Antipodenkegel“<sup>2)</sup>.

Hiergegen regt sich aber sofort einiges Bedenken:

1) Einmal liegt die stillschweigende, aber nicht bewiesene Annahme zu Grunde, daß Spindel und Polstrahlen im Ei von *Ascaris megalocephala* in morphologischer und physiologischer Beziehung wenigstens der Hauptsache nach mit den gleichen Bildungen in den von FLEMMING untersuchten Zellen der Larven von *Salamandra maculosa* übereinstimmen. Niemand anders als BOVERI selbst hat aber gerade vor einer solchen Annahme eindringlicher gewarnt und auf die Möglichkeit weitgehender Verschiedenheiten aufmerksam gemacht<sup>3)</sup>.

1) Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift, 1888, S. 804.

2) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. für mikr. Anat., 1891, S. 726.

3) l. c., S. 693.

2) Es wäre dann hier zu erwarten, daß im Text oder auf den Abbildungen etwas von den Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran zu erkennen wäre, die ja für die gleichen Verhältnisse im *Ascarisei* von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Es muß daher überraschen, daß überall da, wo Polstrahlen gezeichnet sind, diese in einiger Entfernung von der Zellmembran frei endigen. Weshalb diese Strahlen, welche nur „einen Zusammenhang mit den aufgelockerten Fadenwerken in dem hellen Innenteil des Zellenleibes und dadurch wieder mit der Peripherie erkennen lassen“<sup>1)</sup>, sich gerade „centrifugal“ verkürzen sollen, wenn sie sich kontrahieren, ist auf keine Weise zu ersehen, und auch im Text findet sich nichts, was dies verständlich zu machen versuchte. Dort heißt es nur: „In der Strahlung markieren sich eine Anzahl dickerer Fasern, welche ich für gleichwertig mit VAN BENEDEN'S „cônes antipodes“ halte.“

3) Es beziehen sich die Angaben VAN BENEDEN'S und BOVERI'S über die Wirkung der Polstrahlen bei der Entfernung der Pole voneinander ausschließlich auf das Monasterstadium und die auf dasselbe folgenden Phasen. Welche Kräfte die Bewegung und Entfernung der bei Beginn der Karyokinese einander sehr nahe und der Membran dicht anliegenden Pole bis zur Ausbildung des Monasters verursachen, ist in den Arbeiten von BOVERI und VAN BENEDEN nicht behandelt. FLEMMING übernimmt aber gerade für die diesen Stadien im *Ascarisei* entsprechenden die durch VAN BENEDEN und BOVERI für andere Phasen festgestellten Kraftäußerungen der Polstrahlen.

Wenn aber ein Forscher von so hervorragenden Verdiensten um die Cellularhistologie und von so reichen Erfahrungen, wie FLEMMING, eine derartige Annahme macht, so genügt es nicht, bloß Bedenken gegen dieselbe zu äußern, sondern es bedarf der strikten Widerlegung, bevor es erlaubt ist, von ihr abzusehen und andere Wege einzuschlagen.

Hierauf hatten sich weitere Untersuchungen über den Mechanismus der Karyokinese zunächst zu richten.

#### Untersuchungsverfahren.

Die mit Chrom-Osmium-Essigsäure in toto fixierten Hoden wurden mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin ( $\frac{1}{2}$  % wässrige

1) l. c., S. 724.

Lösung) 36 Stunden durchgefärbt, 24 Stunden mit einer  $\frac{1}{3}\%$  wässrigen Lösung von einfach chromsaurem Kali behandelt, gehärtet, eingebettet und in Schnitte von 3—7,5  $\mu$  (je nach Bedarf) zerlegt. Dann wurde eine 3-tägige Nachfärbung mit Safranin in alkoholischer Lösung mit nachfolgender Differenzierung in salzsaurem Alc. abs. (1  $\%$ ), Entwässerung in Alc. abs., Aufhellung in Xylol und Einschließung in Kanadabalsam angewandt. Diese Methode ist eine der besten für Untersuchungen von Protoplasmastrukturen und seit langer Zeit in Gebrauch. Die so behandelten Schnitte zeigen nun schon bei schwacher Vergrößerung große Verschiedenheiten in Bezug auf Fixierung und Färbung, je nachdem man mehr peripher oder central gelegene Partien ins Auge faßt.

Die am meisten peripher gelegenen Zelllagen sind für feinere auf die Struktur der Spindel gerichtete Untersuchungen gänzlich unbrauchbar. Nur die chromatischen Schleifen treten scharf und gut gefärbt hervor, alles andere ist bis auf spärliche Reste zerstört und in einen feinkörnigen Detritus verwandelt. In der Spindel erkennt man nur selten einmal Fasern, die aber viel zu undeutlich sind, als daß man über ihren Verlauf irgend etwas Sicheres angeben könnte. Von Polkörperchen und Polstrahlung ist auch nur sehr wenig zu erkennen.

Ganz anders ist das in den nur 2—3 Zelldicken tiefer nach innen gelegenen Partien. Hier finden sich ganz vortreffliche Bilder, die in Bezug auf Feinheit und Schärfe der Struktur in nichts den von HERMANN und FLEMMING in ihren neueren Arbeiten gezeichneten Figuren nachstehen. Die Centrosome der Prophasen, des Asterstadiums und der nächstfolgenden Phasen waren an gelungenen Präparaten intensiv dunkelrot gefärbt, die Fibrillen der Spindel und die Polstrahlen blauschwarz. Die Centrosome an den ruhenden Kernen hatten die Safraninfärbung nicht angenommen.

An diesen Präparaten habe ich meine Studien begonnen, und die meisten Resultate über die Beschaffenheit der Centralspindel und der Mantelfasern wurden hier erzielt.

Nach und nach wurde ich aber auf gewisse Unterschiede, namentlich in der Beschaffenheit der Polstrahlung und der Mantelfasern aufmerksam, die die Vermutung nahelegten, daß auch hier nicht alles erhalten war, was im lebenden Zustand dagewesen sein mochte. Namentlich aber waren es die Strukturen der ruhenden Zelle und die der ersten Stadien der Spindelentwicklung, welche dazu Veranlassung gaben, nach besseren Methoden Ausschau zu halten.

Die schon bei früheren Untersuchungen <sup>1)</sup> angewandten Mischungen, Sublimat-Essigsäure und Sublimat-Osmium-Essigsäure, haben sich auch hier so vortrefflich bewährt, daß ich keine weiteren Mittel zur Hilfe zu nehmen brauchte.

Als Färbungsmittel wurde hauptsächlich die EHRlich-BIONDI'sche Mischung angewandt, doch in etwas anderer Weise als von M. HEIDENHAIN <sup>2)</sup>. Die auf dem Objekträger aufgeklebten Schnitte wurden für 10 Minuten in die unverdünnte Lösung gethan, dann flüchtig (2 Sek.) mit Brunnenwasser abgespült und für 1 Minute der Wirkung von salzsaurem. Alc. abs. 1 ‰ ausgesetzt, dann in Alc. abs. entwässert. Die chromatische Kernsubstanz nimmt dann einen blau-schwarzen Ton an, die außerordentlich scharfen Protoplasmastrukturen erscheinen intensiv rot gefärbt. Namentlich für die Strukturfeinheiten der Polstrahlung und des Protoplasmas der ruhenden Zelle giebt diese Methode vortreffliche Resultate. Vor dem von HEIDENHAIN angegebenen Verfahren hat sie den Vorzug der schnelleren und leichteren Ausführbarkeit.

Gut fixierte Präparate geben fast bei jeder beliebigen Färbung, selbst bei Durchfärbung mit Bleu de Lyon und Karmin Resultate, und kleine Mängel der Färbung können zum Teil durch gutes Licht und enge Blende ausgeglichen werden. Niemals aber ist ein Mangel der Fixierung durch irgend eine Art der Färbung oder durch Anwendung starker Vergrößerungen zu ersetzen.

## I. Ueber die Bedeutung, welche FLEMMING den Polstrahlen zuschreibt.

Zunächst bedarf es nur eines Blickes auf die Tafeln VAN BENEDEN's <sup>3)</sup>, die in Bezug auf die Polstrahlung und die cônes antipodes aus Gründen, die M. HEIDENHAIN ausführlich erörtert hat <sup>4)</sup>, ergiebiger sind, als die BOVERI's, um festzustellen, daß es in den Phasen vom Knäuel bis zum Monaster die Kontraktion der Polstrahlung, speziell der cônes antipodes nicht sein kann, welche die Entfernung der Pole voneinander hervorbringt. Denn die Entfernung zwischen den Polen und den jedesmaligen Ansatz-

1) L. DRÜNER, Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellen-degeneration. Diese Zeitschrift, Bd. XXVIII, N. F. XXI.

2) Kern und Protoplasma, S. 116.

3) l. c., Tafel I u. VI. Nach diesen wurden die Schemata Fig. 58—61 angefertigt.

4) Kern u. Protoplasma, S. 153, 154.

punkten der cônes antipodes wird immer größer statt kleiner (vergl. die Schemata Fig. 58, 59, Taf. VIII), und die Bewegung der Pole erfolgt in einer ganz anderen Richtung. Wollte man diese auf die Kontraktion irgend welcher anderer Fasern zurückführen und aus der Richtung der Bewegung auf die sie hervorrufenden Kräfte schließen, so kämen zunächst die äußersten, an die Membran ansetzenden Strahlen in Betracht, welche ungefähr in der Richtung der Bewegung der Pole verlaufen. Aber auch diese verkürzen sich nicht, sondern verlängern sich mit dem allgemeinen Wachstum der Sphäre, und das Gleiche dürfte für alle anderen Strahlen gelten, wenn man etwa versuchen wollte, die Richtung der Bewegung als die Resultante mehrerer wirksamer Zugkräfte aufzufassen. Das einzige Zeichen, daß in den Prophasen überhaupt eine Kontraktion von Fasern stattfindet, ist die cirkuläre Einziehung an der Eioberfläche da, wo die Fasern der Antipodenkegel ansetzen und ein Teil der Bewegungen der Chromosomen. Aus den in dieser Richtung wirksamen Kräften ist aber die Wanderung der Pole bis zum Monasterstadium unter keinen Umständen ableitbar.

So viel glaube ich mit Sicherheit aus den Abbildungen VAN BENEDEN'S und BOVERI'S entnehmen zu können, auch ohne eigene Untersuchungen am *Ascarisei* angestellt zu haben.

Die Annahme, welche FLEMMING in Bezug auf diesen Punkt gemacht hat, stimmt also nicht zu den thatsächlichen Befunden am *Ascarisei*.

In den Zellen des Salamanders, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, sind die Verhältnisse zunächst ganz die gleichen.

Im allgemeinen liegen die Pole während der Prophasen und der Spindelentwicklung der Zellmembran näher als zur Zeit der Ausbildung des Monasters (vergl. die Fig. 1, 3, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16—24 der Tafeln IV und V mit Fig. 28, Taf. V, und Fig. 35, Taf. VI. Schemata 52—56, Taf. VIII).

Ihre Entfernung voneinander und von der Membran erfolgt nicht in der Richtung von mit der Membran verbundenen Polstrahlen (soweit solche Verbindungen hier überhaupt vorhanden sind), sondern in der Richtung von Strahlen, welche nicht so weit reichen, oder in einer solchen, in der Polstrahlen überhaupt nicht vorhanden sind (Schemata Fig. 54, 55, 56, Taf. VIII; Fig. 43, 45, 47, 48, Taf. VII). Alle Polstrahlen verlängern sich und erreichen im Monasterstadium ihre größte Länge und stärkste Ausbildung. Eine Verkürzung ist bis hierher nicht nachzuweisen. Auch hier können es also keine Zugkräfte sein, welche

die Entfernung der Pole voneinander und die Wanderung derselben verursachen.

Ein sehr wesentlicher Unterschied von den gleichen Verhältnissen im Ei von *Ascaris* besteht aber darin, daß hier, beim Salamander, von vornherein alle typischen Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran fehlen, die im Ei von *Ascaris* so deutlich ausgeprägt sind.

Die Lage der Polkörperchen zur Zellmembran ist hier vielmehr in den Prophasen eine ganz willkürliche, von der Ausbildung und Richtung der Polstrahlen unabhängige (Fig. 7, 9, 10, 13, Taf. IV). Nur zum Kern, zu den Chromosomen bilden sich sehr bald feste und konstante Beziehungen heraus.

Erst in den späteren Stadien, in denen die Centralspindel schon herangewachsen ist, und die Chromosomen beginnen, dem Zuge der Mantelfasern folgend, sich nach der Äquatorialebene hinzubewegen und um die Centralspindel anzuordnen, erst dann pflegt sich ein bei beiden Polkörperchen annähernd gleicher Abstand von der Kernmembran herauszubilden (Fig. 17, 18, 19, 22, Taf. V), der aber auch jetzt noch meist geringer ist, als der Abstand im Monasterstadium nach vollendeter Entwicklung der Centralspindel.

Ist dies Stadium endlich erreicht, so sind gewisse regelmäßig vorhandene Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran nicht mehr zu verkennen. Der Abstand beider Pole von der Zellmembran in der Richtung der Spindelachse ist jetzt annähernd gleich. Legt man durch das Polkörperchen eine zur Spindelachse senkrechte Ebene, so liegt das Polkörperchen annähernd in der Mitte der auf dieser Ebene durch die Zellmembran begrenzten Fläche (Fig. 28, 30, 32, 35, vergl. auch 50). Kleinere und größere Abweichungen erklären sich in jedem Falle leicht und ohne Zwang aus den durch äußere Umstände bedingten Unregelmäßigkeiten der Zellmembran.

Aber auch jetzt findet sich nichts den *cônes antipodes* und den durch ihre Anheftung an der Zellmembran hervorgerufenen ringförmigen Furchen (*cercle polaire*) Ähnliches. Es muß vielmehr auffallen, daß gerade diejenigen Fasern, welche bei einem Vergleich mit denen der *cônes antipodes* in erster Linie in Betracht kämen, häufig am allerschwächsten ausgebildet sind, während die zur Spindelachse ungefähr senkrecht vom Polkörperchen abgehenden Strahlen viel mehr hervortreten (Fig. 28, 32, 35). Es muß ferner auffallen, wie außerordentlich variabel die Ausbildung der Polstrahlen, sowohl bei Zellen desselben wie auch ver-

schiedener Gewebe sich verhält. Ja sogar an den beiden Polen derselben Zellen finden sich nicht selten erhebliche Unterschiede.

Auf die mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixierten Präparate ist dabei verhältnismäßig wenig Gewicht zu legen, denn hier zeigt sich oft die Polstrahlung gar nicht oder nur mangelhaft erhalten. Aber Sublimatpräparate und der Vergleich der Figuren anderer Arbeiten erheben dies über allen Zweifel (z. B. M. HEIDENHAIN, Fig. 18, Taf. X, und F. REINKE's Fig. 16, 17, Taf. XXIII u. Taf. XXIV<sup>1)</sup>).

Wenn schon damit die Richtigkeit der, wie schon gesagt, durch nichts bewiesenen Annahme, daß die Fixation der Pole und ihre Entfernung voneinander auch in diesen und den folgenden Stadien durch Spannung und centrifugale Verkürzung der an die Zellmembran (oder Peripherie) angehefteten Polstrahlen bedingt sei, im höchsten Maße zweifelhaft ist, so wird die Unrichtigkeit derselben zur Gewißheit, wenn man an der Zellmembran Spuren findet, die davon zeugen, daß von den Polen aus nicht nur kein Zug, sondern sogar ein unter Umständen nicht unerheblicher Druck auf die Zellmembran ausgeübt wird. Dies ergibt aber die Untersuchung der Karyokinese der Follikelzellen.

Diese während der Ruhe flachen, schalenförmig den Genitalzellen anliegenden Gebilde nehmen während der Karyokinese eine polygonale, den sich ihnen bietenden Lücken angepaßte Gestalt an. Von den Geschlechtszellen sind sie dann durch ihre geringere Größe und die größere Zahl der Chromosomen (24 gegenüber 12 der Genitalzellen) zu unterscheiden. Hier ist die Polstrahlung ganz auffallend schwach entwickelt (Fig. 36, 37), oft liegt das Polkörperchen der Membran auch im Monasterstadium dicht an.

In solchen Fällen findet man nun nicht selten an diesen Stellen, daß die Membran nach außen aufgetrieben ist; diese Auftreibung setzt sich auch auf die Membran der Nachbarzelle fort, diese wird dort eingebuchtet. In der Mitte der Auftreibung, der Membran dicht anliegend, findet sich das Polkörperchen (Fig. 37 a u. b). Der Abstand der beiden Polkörperchen voneinander ist aber deshalb nicht geringer, als in Zellen, in denen sie in einiger Entfernung von der Membran liegen<sup>2)</sup>. Ich kann diese Erscheinungen nicht anders deuten, als daß hier zwischen den beiden Pol-

1) Archiv für mikr. Anat., Bd. 43.

2) Da in der Fig. 37 a zu Grunde liegenden Zelle die Spindelachse die Horizontalebene in einem Winkel von nahezu  $45^{\circ}$  schneidet, so ist hier die Annäherung der Pole im Vergleich zu Fig. 36 eine nur scheinbare.

körperchen wirksame Stützen, kräftiger als der Widerstand der Zellmembran der eigenen und der benachbarten Zelle, vorhanden sind, welche die Polkörperchen von einander entfernt halten, und kann die an der Membran hervorgerufenen Veränderungen nur als von den Polen ausgeübte Druckwirkungen auffassen.

Ein Gegenstück zu diesen Zellen bilden solche im Ei von Triton alp. zur Zeit der Gastrulation<sup>1)</sup>, in denen in einem Falle gar keine Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran (Fig. 12) vorhanden sind; in anderen steht der eine Pol durch eine Anzahl von Polstrahlen mit der Zellmembran in Verbindung (Fig. 38, Taf. VI). Die entsprechenden Strahlen des anderen Pols endigen frei. In weiteren Fällen lassen sich von beiden Polen Strahlen bis zur Membran verfolgen. Der Abstand der Pole voneinander ist aber, auch hier ganz unabhängig von der Polstrahlung, in allen Fällen bei entsprechenden Stadien (abgesehen von geringfügigen individuellen Verschiedenheiten) der gleiche.

Die Angaben FLEMMING's über die Wirkung der Polstrahlen scheinen mir durch diese Befunde widerlegt zu sein. Ich werfe also von neuem die Frage auf:

Durch welche Kräfte werden die Centrialkörperchen voneinander entfernt und im Moment der stärksten Anspannung der Mantelfasern in ihrer Lage gegen die Wirkung derselben fixiert?

## II. Die Bedeutung der Mantelfasern.

Außer den Polstrahlen gehen von den Polen zwei andere Arten von Fasern ab: 1) die Fasern der Centralspindel (Centralfasern), welche kontinuierlich von Pol zu Pol verlaufen und nach vollendeter Spindelentwicklung im Centrum der um sie sternförmig angeordneten Chromosomen liegen (Fig. 29, 32, Taf. V), und 2) die Fasern des Spindelmantels (Mantelfasern), welche, von den Polen kommend, sich an die chromatischen Schleifen anheften und zwar so, daß von einem Pole her an die eine Hälfte der längsgespaltenen Chromosomen Fasern herantreten, von dem anderen Pole an die andere Hälfte.

Diese Verhältnisse zum ersten Male mit Klarheit und Sicher-

---

1) Die Präparate, nach welchen ich die Zeichnungen 4—6, 12, 15, 30, 31, 34, 38 angefertigt habe, verdanke ich meinem Kollegen Herrn Dr. BRAUS. Für die mir dadurch geleistete freundschaftliche Unterstützung sage ich ihm auch hier meinen besten Dank.

heit aufgefaßt und ihre Entwicklung an einer Zellart gründlich studiert zu haben, ist das große Verdienst F. HERMANN'S.

HERMANN hat auch schon auf die optische Verschiedenheit beider Faserarten aufmerksam gemacht<sup>1)</sup>, enthält sich aber einer präzisen Angabe über den Charakter derselben. Sie ist, wie ich bestätigen kann, an den der heterotypischen Teilungsform folgenden Zellen schwer genauer zu bestimmen.

FLEMMING macht über die von den Polen zu den Schleifenwinkeln ziehenden Fasern folgende Angabe<sup>2)</sup>: „Ich bemerke hier noch, daß ich“ — — „die stärkeren Fasern, die von einem Pol zu einem der nächsten benachbarten Schleifenwinkel ziehen, doppelt finde (Fig. 38) und diese zwei Fasern annähernd parallel; ob dies eine bestimmte Bedeutung hat, weiß ich für jetzt nicht zu sagen — —.“

Etwas vorher ist von der Entwicklung derselben die Rede, es heißt dort: „— — eine immer größere Zahl von ihnen ist in Verbindung mit Chromosomen zu erkennen, und zwar treten die dicksten an die Schleifenwinkel.“ Auch HERMANN hat gefunden, daß von jedem Pol aus viele Fasern (16—20 nach RABL) zu den chromatischen Elementen ziehen<sup>3)</sup>.

Schon BOVERI<sup>4)</sup> giebt über die gleichen Verhältnisse im Ascarisei an, daß „zwischen den axialen kürzesten und peripheren längsten“ — — „sich eine Differenz in der Dicke mit Sicherheit erkennen“ läßt, ferner, daß „in den frühesten Stadien, in denen die Verbindung besteht, die Fibrillen sehr häufig an einen bestimmten Teil der Elemente, nämlich an den mittleren Abschnitt herantreten“<sup>5)</sup>. Die Zahl der von einem Pol zu einem Chromosom ziehenden Fibrillen giebt er auf 23 oder 24 an.

Ueber die feineren Strukturunterschiede zwischen diesen und den Polstrahlen sind auch hier schon VAN BENEDEN und BOVERI sehr genaue Angaben zu verdanken. So berichtet BOVERI: „Die kontrahierten Polfäden sind wie früher körnig, die Spindelfasern von gleicher Länge vollkommen homogen und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig dick.“ „Es vollzieht sich also bei der Arbeit, welche die an den Schleifen festgehefteten Fibrillen zu leisten haben, eine Strukturveränderung in ihnen, wodurch dieselben, genau genommen, erst jetzt zu Muskeln werden, während die indifferenten Polradialen auf diesen Namen noch keinen Anspruch erheben

---

1) l. c., S. 581.

2) l. c., S. 744.

3) l. c., S. 575.

4) l. c., S. 779.

5) l. c., S. 781.

können“<sup>1)</sup>). VAN BENEDEN, dessen Untersuchungen durch die vortrefflichen Arbeiten M. HEIDENHAIN's<sup>2)</sup> neuerdings bis ins Einzelne eine glänzende Bestätigung erfahren und umfassendere Bedeutung erhalten haben, weicht hier von BOVERI nicht unerheblich ab. Er bringt gerade die durch das Vorhandensein von Mikrosomen, die in regelmäßigen Abständen auf den Radien angeordnet sind, hervorgerufene Quergliederung der Fibrillen in Vergleich mit quergestreiften Muskelfasern. HEIDENHAIN stimmt in seinen Ausführungen ganz mit VAN BENEDEN überein.

Die Berechtigung dieses Vergleiches scheint mir aber deshalb nicht groß zu sein, weil gerade an den Fasern, welche ihrer Funktion nach in erster Linie als kontraktile anzusehen sind, diese Erscheinung von vornherein zurücktritt und im ausgebildeten Zustande, wenn überhaupt, dann nur andeutungsweise noch nachweisbar ist<sup>3)</sup>. Daß auch diese Fasern vor dem ausgebildeten Zustande in den ersten Stadien der Spindelentwicklung mikrosomalen Bau haben, davon kann man sich ohne Mühe überzeugen. Ich kann mich aber nicht dazu verstehen, das Verschwinden derselben nur auf die mit der Konstruktion der Radien im allgemeinen verbundenen Verschmelzungen von Mikrosomen zu beziehen, sondern glaube, daß hierin ein schon früh hervortretendes Zeichen höherer Differenzierung zu erblicken ist, das nicht allein kontraktile, sondern auch anderen Funktionen dienenden, vor den ursprünglich nach allen Seiten hin gleichmäßig mikrosomal gebauten Radien durch eine höhere Entwicklung ausgezeichneten Fibrillen zukommt. Die Quergliederung der Fibrillen ist hier nicht als ein Zeichen von höherer Differenzierung, wie bei den Muskeln, sondern umgekehrt als ein ursprünglicherer Zustand anzusehen und läßt deshalb nicht von vornherein auf Kontraktilität schließen. Damit befinde ich mich mit den Ausführungen BOVERI's in Übereinstimmung. Diese Strukturen zum ersten Male an Zellen des Salamanders dargestellt und genau beschrieben zu haben, ist, wie schon erwähnt, das Verdienst M. HEIDENHAIN's. Seine Beschreibung gilt im allgemeinen auch für die von mir untersuchten Zellen. Nur in Bezug auf die Fasern des Spindelmantels habe ich einige Zusätze zu machen.

Es treten mit jedem Chromosom von den beiden Polen aus eine größere Zahl von mikrosomal gebauten Fibrillen in Verbindung

1) l. c., S. 784.

2) Kern und Protoplasma, S. 151, 152.

3) Vergl. M. HEIDENHAIN, l. c., S. 146.

(Fig. 12—23, Taf. IV. u. V.), an denen sich auch hier bisweilen eine oder mehrere konzentrische Mikrosomenreihen erkennen lassen. Der Versuch einer Zählung führte zu so unsicheren Resultaten, daß ich alle Angaben darüber unterlasse und nur bemerke, daß ich im allgemeinen den Eindruck gewonnen habe, daß die Zahl in weiten Grenzen variabel ist. Schon wenn die Entfernung der Centrosomen voneinander weniger als die Hälfte der Spindellänge im Monasterstadium erreicht hat, erkennt man unter ihnen für jedes Chromosom von beiden Polen oder erst von einem kommend 2 dickere, nur wenig divergente Fasern, welche sich am Schleifenwinkel anheften. Auch FLEMMING (v. o.) hat diese gesehen.

Die Fasern des einen Poles heften sich nur an die eine, die des anderen nur an die andere Hälfte der durch Spaltung halbierten Chromosomen.

Die beiden stärkeren nahezu parallelen Fasern verschmelzen nach den Polen hin zu einem Band. An ihnen ließ sich keine Spur von Quergliederung erkennen. Auf Querschnitten (Fig. 20, 27) erkennt man besonders deutlich, daß sie auch nach den Chromosomen zu durch eine weniger färbbare, feine Membran zu einem Band vereinigt sind. Die Breite dieses Bandes ist bei allen Chromosomen einer Zelle die gleiche und wechselt mit der Größe der Zellen. Ob die Entwicklung durch Vereinigung von mehr als 2 Fibrillen zustande kommt, darüber habe ich nichts feststellen können. Die übrigen die Pole mit den Chromosomen verbindenden, in ihrer Ausbildung sehr variablen Fibrillen behalten ihren mikrosomalen Bau bei. Sie verfallen einer regressiven Metamorphose und sind häufig schon im Monasterstadium nicht mehr nachzuweisen. Sind sie aber dann noch vorhanden, so zeigen sie meist unregelmäßige Biegungen und ungleichmäßige Körnelung. Ich kann diese Bildungen nur (Fig. 35, Taf. VI.) als Rudimente von Fasern auffassen, welche früher, alle untereinander gleichmäßig ausgebildet, in größerer Zahl die Pole mit der ganzen Länge der Chromosomen verbanden, ein primitiveres Verhalten, das bei *Ascaris megalcephala* in der Eizelle bestehen geblieben ist.

Ursachen, deren Aufklärung weiteren Untersuchungen vorbehalten bleibt, haben bei den Zellen des Salamanders (und wahrscheinlich auch bei den meisten Zellen anderer Tiere) unter diesen ursprünglich einander ganz gleichen kontraktile Verbindungsfasern, welche vom Pol kommend sich an den Chromosomen befestigen, zu einer höheren Ausbildung der am Schleifenwinkel ansetzenden Fasern geführt. Ich halte es für wahrscheinlich,

daß sich noch mehr Übergänge zwischen diesen beiden Extremen oder andersartige Differenzierungen finden lassen werden. Wie auch im Zellstaat der Metazoen rudimentäre Organe dem biogenetischen Grundgesetz gemäß, trotz ihrer Bedeutungslosigkeit für den ausgebildeten Organismus, vererbt und in der Ontogenie immer wieder angelegt werden, später aber einer regressiven Metamorphose verfallen, so verhält es sich auch hier mit den Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, den Organen der Zelle.

Das Ei von *Ascaris megalcephala* zeigt im Bau der ausgebildeten Spindel zwei, vielleicht in ursächlichem Zusammenhang stehende wesentliche Unterschiede von den Zellen des Salamanders:

1) Es fehlt eine Centralspindel; daraus ergeben sich die Verschiedenheiten in der Lagerung der chromatischen Schleifen im Monasterstadium. In den Zellen des Salamanders sind dieselben sternförmig um einen von Chromatinschleifen meist freien Raum, der von der Centralspindel eingenommen wird, angeordnet, der Schleifenwinkel ist nach der Mitte zu gerichtet, die Schenkel divergent nach außen (Fig. 29, Taf. V, Schema Fig. 65, Taf. VIII). Im Ascarisei fehlt dieser freie Raum in der Mitte; die chromatischen Schleifen liegen, wie sie nebeneinander Platz gefunden haben, bald mit dem Schleifenwinkel nach innen, bald nach außen in der Äquatorialplatte vereinigt (Schema Fig. 66, Taf. VIII)<sup>1</sup>).

2) Die Anheftung kontraktile Fibrillen findet im Ascarisei an der ganzen Länge der Chromatinschleifen statt, diese Fibrillen haben bei gleicher Länge gleiche Spannung (Stärke, Kontraktionszustand)<sup>2</sup>). Daraus folgt, daß sich nach erfolgter Trennung der gespaltenen chromatischen Elemente die peripheren so lange mehr verkürzen als die centralen, bis sie dieselbe Länge haben wie diese (BOVERI's Fig. 79, seine Schemata Fig. 64 a u. b, meine Schemata Fig. 60, 61). Wenn also keine störenden Momente (Zusammenhaften der verdickten Schleifenenden) hinzutreten, werden sich alle Punkte einer Schleife nach erfolgter Metakinese gleich weit von dem Polkörperchen befinden, d. h. die Tochter-schleifen liegen ihrer größten Ausdehnung nach in einer Kugel-fläche, deren Mittelpunkt das Centrosom ist, deren Radius gleich der Länge der bis zum Maximum kontrahierten (nun gleich langen) Fibrillen ist<sup>3</sup>).

1) Vergl. auch BOVERI's Ausführungen, l. c., S. 693.

2) BOVERI, l. c., S. 786.

3) Vergl. BOVERI, l. c., S. 795.

In den Zellen des Salamanders heften sich nicht an die ganze Länge der chromatischen Schleifen Fibrillen an, welche bei gleicher Länge gleiche Spannung haben, sondern es werden vorwiegend die den Schleifenwinkeln nahen Teile besetzt. Unter diesen Fibrillen treten 2 zu einem Bande vereinigte Fasern als höher differenzierte, in erster Linie als kontraktile anzusehende Gebilde hervor. Die Folge ist, daß bei der Trennung der gespaltenen Chromosomen zuerst die Schleifenwinkel zu den Polen hingezogen werden und auch zuerst sich ihrem Bestimmungsort nähern. Die Schleifenschenkel der Tochtersegmente liegen daher nie in einer Kugelfläche, sondern sind vor der Anaphase radiär um das Centrosom angeordnet, setzen also die Richtung der sie bewegenden Fasern fort (Fig. 33, 50, Schema Fig. 57).

Diese Beziehungen kommen auch bei jenen kleinen, zuerst von BOVERI am *Ascarisei* genau beschriebenen Abweichungen vom normalen Verlauf zum Ausdruck, wo sich zunächst nur ein Pol mit einem Schleifenpaar verbindet, die Verbindung des anderen Poles verzögert wird. Kontrahieren sich die Verbindungsfasern, so wird die Schleife ohne Widerstand so lange dem einen Pole genähert, bis die Fibrillen ihren maximalen Kontraktionszustand erreicht haben. Im *Ascarisei* sind auch dann alle Teile einer Schleife vom Pol gleichweit entfernt. In den Zellen des Salamanders ist (wie im *Dyasterstadium*) nur der Schleifenwinkel mit dem Pole durch die maximal kontrahierte Mantelfaser nahe verbunden, die Schleifenschenkel sind der Kontraktion derselben nur so weit gefolgt, als ihre Kontinuität mit dem Schleifenwinkel notwendig macht, sie liegen in der Richtung der kontrahierten Mantelfasern, sind also radiär gestellt (Fig. 36, Taf. VI; vergl. auch FLEMMING l. c. S. 740, 741, Fig. 19, 37, 38, 44, 45).

Daß sich auch im Verlauf der Stadien vom lockeren Knäuel bis zur Anordnung der Schleifen im *Mouaster* gewisse Abweichungen aus den geschilderten Verschiedenheiten ergeben müssen, leuchtet ein. Ich glaube aber keinem mit der Sache einigermaßen Vertrauten nach den mit so vielem Scharfsinn bis in alle Einzelheiten ausgedachten Erörterungen BOVERI's etwas Neues sagen zu können, wenn ich hierauf genauer eingehe, zumal da sich über die durch das Vorhandensein der Centralspindel bedingten Folgerungen für die Bewegung der anfangs an ihrer einen Seite gelegenen chromatischen Schleifen genaue Angaben bei HERMANN finden. Zudem wird sich im nächsten Abschnitt Gelegenheit bieten, noch

einmal auf diesen Punkt zurückzukommen und daraus Schlüsse für die Beschaffenheit der Centralspindel zu ziehen.

„Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur Äquatorialplatte das Resultat der vermittelt dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln“<sup>1)</sup>.

### III. Die Bedeutung der Centralspindel.

Die im I. Abschnitt angestellten Erwägungen hatten zu dem Schlusse geführt, daß in den Zellen des Salamanders nicht die Polstrahlen, sondern nur zwischen den beiden Centralkörperchen wirksame Stützen die Entfernung derselben voneinander bedingen könnten. Da auch die kontraktile Mantelfasern hierfür nicht in Betracht kommen, so ist damit per exclusionem schon auf die Centralspindel hingewiesen.

Ich werde nun die an der Centralspindel selbst erkennbaren Zeichen zusammenstellen, welche direkt auf diese ihre Bedeutung schließen lassen.

Bei weitem am ausgeprägtesten sind dieselben in den zum Monasterstadium nach vor- und rückwärts in direktester Beziehung stehenden Phasen.

Vergleicht man den Abstand der beiden Centrosomen kurz vor der Bildung der Äquatorialplatte mit dem des entwickelten Monasterstadiums, so erkennt man, daß hier nur sehr geringe Unterschiede sind<sup>2)</sup>.

Dagegen bemerkt man eine erhebliche Differenz in der Gestalt der Centralspindel. Während sie in den ersteren Stadien eine schlanke Form hat (von dem durchschnittlichen Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 1) und die Fasern alle dementsprechend in gleichen Abständen glatt von Pol zu Pol verlaufen, hat sie in dem der Äquatorialplatte an Breite beträchtlich zugenommen (durchschnittliches Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 2) (Fig. 18, 28, 32, 35, Taf. V u. VI). Die Biegung der Fasern ist (vorwiegend in der Äquatorialgegend) erheblicher geworden. In

1) BOVERI, l. c., p. 784.

2) Es ist natürlich notwendig, Zellen von möglichst gleicher Größe und gleicher sonstiger Beschaffenheit zu wählen und nur solche, bei denen die beiden Pole genau in einer Ebene liegen.

der Mitte der Centralspindel findet man nicht selten Fasern, welche einen unregelmäßig bald nach der einen Seite, bald nach der anderen gebogenen Verlauf nehmen (Fig. 35, Taf. VI; vergl. auch FLEMMING, l. c., Fig. 18).

Trotz des weiter fortgeschrittenen Längenwachstums der Fasern ist also keine weitere Entfernung der Pole voneinander erfolgt, und daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß sie sich biegen mußten.

Aber auch ein Bündel von gleichlangen Fäden ohne jede Biegungsfestigkeit würde, wenn die beiden Pole desselben einander genähert würden, diese Krümmung zeigen. Daraus folgt jedoch noch nicht, daß auf die beiden Pole von ihnen ein divergenter Druck ausgeübt wird.

Daß aber diesen Fasern der Centralspindel in der That Biegungsfestigkeit zukommt, dafür scheint mir folgendes zu sprechen.

Kurz vor der Bildung der regelmäßigen Sternfigur, wenn die Schleifen ihre Wanderung von ihrem ursprünglichen Platze neben der Centralspindel noch nicht vollendet haben, sondern zum größeren Teil an der einen Seite dichter zusammengedrängt, aber schon der Äquatorialebene genähert liegen, findet man auf einem Querschnitt den Bezirk der Centralspindel annähernd rund und scharf begrenzt. Die Querschnitte der Fibrillen sind in ihm überall ziemlich gleichmäßig verteilt. Höchstens kann man erkennen, daß dieselben, zu kleineren Untergruppen vereinigt, hier und da etwas dichter nebeneinander stehen (Fig. 26 u. 27, Taf. V).

Jedes einzelne Chromosom wird um diese Zeit, der Kontraktion der sich von beiden Seiten an dasselbe festheftenden Mantelfasern folgend, sich möglichst der Spindelachse zu nähern suchen; erst dann, wenn die von beiden Polen kommenden Fibrillen gleich lang sind und eine mit dieser Achse zusammenfallende gerade Linie bilden, würden sich die wirksamen Kräfte das Gleichgewicht halten und Ruhe eintreten. Dies Verhalten kommt aber deshalb nicht zustande, weil die Chromosomen auf dem Wege nach der Spindelachse zu auf die Fasern der Centralspindel treffen und nun naturgemäß auf dieselben einen zur Spindelachse senkrechten Druck ausüben müssen. Da nun dieser Druck eine Zeitlang vorwiegend von einer Seite erfolgt, so müßten die Centralspindelfasern von dieser Seite her zusammengedrückt werden und nach der entgegengesetzten Seite hin, an der noch keine oder doch nur wenige Chromosomen liegen, ausweichen, also nach dorthin gebogen werden, wenn sie in sich nicht die Kraft besäßen, diesem Drucke Widerstand zu leisten, wenn ihre Biegungsfestigkeit nicht größer

wäre, als der auf dieselben ausgeübte Druck. Ein Chromosom hat also hier in den Zellen des Salamanders schon dann eine vorläufige Ruhelage erreicht, wenn es in der Äquatorialebene sich möglichst der Centralspindel genähert hat und dem durch dasselbe nach der Spindelachse zu ausgeübten Druck durch die Festigkeit der Centralspindel das Gleichgewicht gehalten wird. Treffen mehrere Chromosomen an derselben Stelle zusammen, so werden sie aufeinander so lange einen Druck ausüben und demselben seitlich ausweichen, bis jedes eine freie Stelle an der Centralspindel gefunden hat.

Dies wird sich so oft wiederholen müssen, bis alle Chromosomen sternförmig in der Äquatorialplatte um die Centralspindel angeordnet sind. Dann sind alle Mantelfasern gleich lang und haben gleiche Spannung. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen schneidet die Äquatorialplatte in ihrem Mittelpunkt. Alle Chromosomen haben dann ihre vorläufige Ruhelage erreicht.

Verlängern sich nun die Fasern der Centralspindel weiter, so muß die Spannung der Mantelfasern zunehmen, und wenn sie nicht nachgeben, eine Biegung der Fasern der Centralspindel erfolgen und damit die Spannung bis zu einem gewissen Gipfelpunkt anwachsen. Dieser ist erreicht, wenn sie größer ist als die Kohäsionskraft der gespaltenen Chromosomen. Die Verbindungsbrücke (*lamelle intermédiaire*) wird dann gedehnt und zerreißt schließlich, und damit ist der Ausgleichung der angesammelten Kraft freies Spiel gelassen. Die Energie der Lage wird in Energie der Bewegung umgewandelt.

Die in Spannung gehaltenen Mantelfasern kontrahieren sich, die durch die Fixierung der Pole bedingte Biegung der Centralspindelfasern gleicht sich aus.

Auf das lang dauernde Ruhestadium des Monasters folgt die schnell vorübergehende Trennung der Chromosomen und Wanderung derselben zu den Polen.

Was bei diesem Vorgange ganz besonderes Interesse erregt, das ist das Verhalten der Centralspindel.

Wie schon oben erwähnt, sind vor der Beendigung der Monasterbildung die Querschnitte der Centralspindelfasern auf einem nicht ganz regelmäßig runden Bezirk gleichmäßig verteilt. Untersucht man einen Monaster, der der Höhe der Spannung nahe steht (Fig. 29, Taf. V), so findet man, daß der ganze, durch die Centrafaserquerschnitte eingenommene Raum nach allen Seiten hin verbreitert ist, wie das der auf Längsschnitten festzustellenden stärkeren Biegung der Fasern und der Änderung des Verhält-

nisses von Länge und Breite entspricht. Der von den Chromosomen nach der Spindelachse zu ausgeübte Druck ist aber zu erheblich gewesen, als daß die rundliche Gestalt der Centralspindel hätte bestehen bleiben können. Ihre Fasern sind zum Teil zwischen den Chromosomen und Mantelfasern hervorgetreten, und dadurch ist die unregelmäßig gezackte Form des Centralspindelquerschnitts zu erklären. Ja, es kommt sogar vor, daß einige Schleifen ganz tief in die Centralspindel eingebettet werden und dann die Mantelfasern einen sehr stumpfen Winkel miteinander bilden<sup>1)</sup>.

Zugleich bemerkt man, daß im Centrum der Spindel, dort, wo auf dem Längsschnitt vorwiegend geschlängelte und unregelmäßig gekrümmte Fasern zu finden sind, im Querschnitt die Fasern entfernter voneinander stehen, während an der Peripherie eine beträchtliche Ansammlung stattgefunden hat.

Diese Erscheinung ist nur dann verständlich, wenn man entweder annimmt, daß in dem die Centralspindel zusammensetzenden Bündel alle Fasern im Verlauf dieses Stadiums sich gleichmäßig verlängert haben, während den Polen ein Ausweichen durch die Spannung der Mantelfasern nicht möglich war, oder daß dem Augenblick der höchsten Spannung ein Stadium vorausgegangen ist, in dem die Pole voneinander weiter entfernt waren, als in diesem Moment, daß also durch eine Annäherung der Pole unter den Fasern ein Verhalten hervorgerufen ist, wie es ein von beiden Seiten zusammengedrücktes Bündel elastischer Stäbe zeigen würde. Diese letztere Annahme hatte deshalb etwas Verlockendes, weil im Ei von *Ascaris* nach BOVERI'S Angaben sich eine ganz ähnliche Erscheinung abspielt. Auch hier erhalten in diesem Moment die sich kontrahierenden Fibrillen der cônes principaux das Übergewicht über die den Pol fixierenden Kräfte der cônes antipodes, die Fasern derselben werden gedehnt, und dadurch wird vorübergehend eine Annäherung der Pole bewirkt, die erst nach der erfolgten Trennung der chromatischen Segmente schnell in das Gegenteil umschlägt (Schemata Fig. 68—61, Taf. VIII).

Vergleicht man nun z. B. die Länge der Spindel in Fig. 18 mit der der Fig. 28, so ist auch hier leicht festzustellen, daß die Spindel in Fig. 18 um etwa 5 mm länger ist, als die von Fig. 28 in einem ausgebildeten Monasterstadium. Indessen die

---

1) In viel höherem Maße noch findet sich dies bisweilen im Ei von Triton. Auch ist die Anordnung der Chromosomen hier keine so regelmäßig sternförmige, sondern erinnert mehr an diejenige im *Ascarisei*.

Untersuchung vieler nebeneinander gelegener Zellen hat gezeigt, daß die individuellen Verschiedenheiten in der Größe der Spindel so erhebliche sind, daß selbst ausgedehnte Messungen zu keinem sicheren Resultate führten; ich habe keine von beiden Möglichkeiten ausschließen können, und glaube annehmen zu dürfen, daß je nach den Verhältnissen bald das eine, bald das andere stattfinden kann.

Ist dann die Trennung aller Chromosomen in die Tochtersegmente erfolgt, dann verschwindet dieses Bild der Spannung sehr schnell. Die Centralspindel nimmt wieder ihre frühere Gestalt (mit einem durchschnittlichen Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 1) an (Fig. 33, Taf. VI, Fig. 50, Taf. VII), und auf dem Querschnitt findet man dann auch nichts mehr von der vorher beschriebenen Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der Fasern. Sie sind wieder auf der ganzen Schnittfläche ungefähr gleichweit voneinander entfernt (Fig. 49, Taf. VII) und nicht an der Peripherie zusammengedrängt. Die Centralspindelfasern haben also auch die Fähigkeit, durch polaren Druck hervorgerufene Biegungen nach Aufhören desselben wieder auszugleichen. Sie besitzen Biegungselastizität. Die Entfernung der Pole voneinander ist aber dann beträchtlich größer als zur Zeit der gestreckten Gestalt vor dem Monasterstadium. Alle Fasern haben sich ja durch Wachstum verlängert.

Die Abstandszunahme der Chromosomen erfolgt hier aber nicht vorwiegend durch die Wanderung der Pole, von denen sie einfach durch die an sie festgehefteten Fibrillen nachgezogen werden (v. o.) wie im *Ascarisei*, sondern die Mantelfasern verkürzen sich um mehr als die Hälfte ihrer Länge im Monasterstadium.

Der Effekt ihrer Kontraktion summiert sich zu dem durch das Wachstum der Centralspindelfasern bewirkten Auseinanderücken der Pole.

Es sind also in erster Linie die im Verlauf der Monasterentwicklung und von da bis zum Dyasterstadium sich vollziehenden Gestaltveränderungen der Centralspindel, welche auf ihre Bedeutung als Stützorgan schließen lassen. Nicht minder interessant sind von diesem Gesichtspunkt aus ihre früheren Entwicklungsstadien vor Ausbildung des Monasters von ihrem ersten Entstehen an.

Die von HERMANN gegebene Darstellung hat nur für die späteren, der heterotypischen Kernteilungsform zugehörigen Generationen der Genitalzellen Giltigkeit. Die von mir vorwiegend untersuchten Zwischenstufen zwischen Spermatogonien und Sper-

matocyten und die frühesten Generationen der Spermatocyten, welche Cysten angehören, deren Wand nicht mehr als 3 dem Geschlechtszyclus angehörige Zellenlagen übereinander enthält, weichen in ihrer Entwicklung von dem von HERMANN dargestellten Verlauf sehr erheblich ab.

Nach HERMANN's Angaben bleibt von der Teilung des Centrosoms eine Verbindung zwischen beiden Tochter-Centrosomen, eine Centrodese (HEIDENHAIN<sup>1</sup>), bestehen, welche die Anlage der Centralspindel repräsentiert (HERMANN, l. c., Fig. 2). Dieselbe vergrößert sich, während die Kernmembran aufgelöst wird und die von einem hellen Hof umgebenen Chromosomen ganz an die eine Seite der Zelle gedrängt werden. Erst wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat (l. c., Fig. 6), bemerkt man eine von beiden Polen der zur Centralspindelanlage gewordenen Centrodese nach den Chromosomen gerichtete Strahlung (Fig. 48, Taf. VIII).

Ganz anders die von mir untersuchten Zellen. Sie haben während der Ruhe 2 Centrosomen, welche in eine durch eine Archoplasmanembran umschlossene Sphäre vereinigt liegen, aber keine Centrodese zeigen (Fig. 1—3, Taf. IV, Fig. 42, Taf. VII). In seltenen Fällen findet man, daß zwei völlig getrennte Sphären, jede mit einem Centrosom und von einer Sphärenhülle (Mikrosomen-Stratum VAN BENEDEN?) umschlossen, vorhanden sind (Fig. 43, Taf. VII). Genauere Angaben über die feinere Struktur des ruhenden Protoplasmas will ich auf ein späteres Kapitel verschieben.

Während der Prophasen nun rücken die beiden Centrosomen auseinander und man bemerkt um jedes schon innerhalb der Sphärenhülle eine feine Strahlung. Wenn der Kern sich im Stadium des lockeren Knäuels befindet, erkennt man an ihm das Polfeld, an dem alle 12 Schleifenwinkel vereinigt sind. Auffallend ist, daß dasselbe zur Lage der Centrosomen keine konstanten Beziehungen hat. Bald liegt es bis zu 90° gegen die Stelle des Kerns, wo sich die Centrosomen befinden, verschoben (Fig. 8, 9, Taf. IV), bald sind die seit RABL's Untersuchungen als Regel angenommenen Beziehungen vorhanden. Die beiden Centrosomen liegen dem Polfeld an.

Um diese Zeit haben sich auch in der Umgebung der Centrosomen interessante Veränderungen vollzogen. Die Sphärenhülle

---

1) Neue Untersuchungen über den Centralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1891, S. 463.

ist gesprengt und liegt in unregelmäßigen Fetzen den nun von einer sehr deutlichen Strahlung umgebenen und weiter auseinandergerückten Centrosomen an. Im weiteren Verlauf verfallen diese Reste der Sphärenhülle weiter und sind bald nicht mehr nachzuweisen (Fig. 7—11, Taf. IV, Fig. 45, Taf. VII).

Die von einer nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelten Strahlung umgebenen Centrosomen liegen nun schon in einer erheblichen Entfernung voneinander, aber noch immer ist keine Spur einer Centralspindelanlage zu erkennen, wie sie bei den späteren Generationen der Geschlechtszellen, die von HERMANN untersucht wurden, auftritt (Fig. 47, 48, Taf. VII). Nicht eine einzige Faser ist vorhanden, die von Pol zu Pol kontinuierlich zu verfolgen wäre.

Bald beginnt auch da, wo die Centrosomen der Kernmembran am nächsten liegen, die Auflösung derselben, und man sieht unter den Strahlen einige stärker hervortreten, die schon jetzt in Zusammenhang mit den nächstgelegenen Chromosomen treten (Fig. 45). Zugleich gelingt es nun zum ersten Male, in diesen Stadien (Fig. 10, Taf. IV, Fig. 45, Taf. VII), hier und da einmal eine Faser von Pol zu Pol zu verfolgen. Ihr Verlauf ist aber nicht gestreckt, sondern nach der Kernseite hin stark gebogen, er folgt der Richtung, in der die Centrosomen ausweichen würden, wenn sie dem Zug der an die Chromosomen festgehefteten Fasern nachgäben. Diese Fasern sind also von allen Stützen zwischen beiden Polen die wirksamsten. Jede derselben kann nur dadurch entstanden sein, daß zwei ursprünglich getrennte, je einem Pole angehörige Fasern, die sich in der vorher genauer gekennzeichneten Richtung stärker ausgebildet hatten, im Winkel aufeinander getroffen sind und sich verbunden haben. Auch in diesem Verhalten giebt sich vom ersten Anbeginn die Funktion der Centralspindel als Stützorgan zu erkennen. (Vgl. auch FLEMMING, Fig. 27—29, l. c., Taf. XXXIX.)

Daß eine solche Stützung der Pole aber schon in diesen Stadien notwendig angenommen werden muß, erhellt aus der Tatsache, daß sich auch jetzt schon Zeichen finden, daß von den vom Pol zu den Chromosomen ziehenden Fasern, den späteren Mantelfasern der entwickelten Spindel, Zugwirkungen ausgeübt werden. Denn in den folgenden Stadien findet sich nichts mehr von der regelmäßigen Anordnung der Schleifen zum Polfeld. Zuerst zeigen die der Spindelanlage benachbarten Schleifen Bewegungseffekte,

dann auch die entfernteren. Das Resultat derselben ist, daß alle Schleifenwinkel der Centralspindel zugekehrt werden (Schema Fig. 53, 54, 55, Taf. VIII, Fig. 11—25, Taf. IV u. V, Fig. 45, Taf. VI).

Man könnte darin einen Widerspruch finden, daß trotz dieser eben von mir schon für diese Zeit angenommenen Zugwirkung der Mantelfasern im allgemeinen eine gleichmäßige Verlängerung derselben in den folgenden Stadien festzustellen ist; also können sie sich nicht kontrahiert haben. Allein dieser Widerspruch ist nur ein scheinbarer, denn eine Kontraktion braucht gar nicht stattzufinden, sondern es muß nur die durch Wachstum bedingte Verlängerung der Mantelfasern nicht gleichen Schritt halten mit der der Centralspindelfasern, um eine Zugwirkung auch ohne Kontraktion zustande kommen zu lassen. Für einen Teil der Bewegungen hat diese Überlegung wohl sicherlich Giltigkeit. Bei einem Teil der Fasern, welche zu entfernten Schleifen gehen, findet aber auch eine wirkliche Verkürzung schon im Verlauf dieser Stadien statt. Der Effekt für die Wechselwirkung zwischen Centralspindel und Polen ist in beiden Fällen der gleiche: er muß zu einem von den Polen ausgeübten konvergenten Druck führen, dem aber nicht nur die Festigkeit der Centralspindelfasern das Gleichgewicht hält, sondern der durch ihr Wachstum auch überwunden wird.

Eine weitere Folge dieser mit dem ersten Beginn der Centralspindelentwicklung gleichzeitig eintretenden, durch den Zug der Mantelfasern hervorgerufenen Bewegung der Chromosomen ist, daß die Centralspindel hier von Anfang an zwischen die Chromosomen zu liegen kommt (Fig. 13, Taf. IV), nicht, wie in den von HERMANN untersuchten Zellen, in einiger Entfernung von den beiseite geschobenen chromatischen Schleifen. Eine solche einseitige Anhäufung der Chromosomen habe ich nie bei den von mir vorwiegend untersuchten Zellen gefunden.

Daher gelingt es in diesen Teilen des Hodens auch niemals, Centralspindeln durch einen zu ihrer Achse parallelen und durch die Mantelfaserkegel senkrecht geführten Schnitt von den zugehörigen Chromosomen abzutrennen und zu isolieren, wie das bei den Zellen der heterotypischen Teilungsform so leicht ist<sup>1)</sup>.

Die zwei von dem zugehörigen, in Ruhe oder im Knäuelstadium befindlichen Kern abgeschnittenen Centrosomen bekommt man nicht selten zu Gesicht (Fig. 2, 43), niemals aber findet man

1) Vergl. F. HERMANN, l. c., S. 574.

eine Centralspindel, ohne daß neben ihr an beiden oder an einer Seite mehrere Chromosomen mit im Schnitt getroffen sind (Fig. 14—20, Taf. IV u. V). Das ist ja aus den gegebenen Verhältnissen leicht zu verstehen.

Es ist auch unschwer einzusehen, daß die Centralspindel eine ganz verschiedene Gestalt zeigen muß, je nachdem man sie von der freien Seite (von vorn) oder von der, wo die meisten Chromosomen liegen (von hinten), oder in einer dritten zu den beiden ersten Blickrichtungen und zur Spindelachse senkrechten Stellung (von der Seite) betrachtet. Fast reine Seitenansichten geben die Figuren 13, Taf. IV u. Fig. 22, Taf. V. Nur liegen in beiden Fällen die Polkörperchen nicht ganz in einer Ebene. Man erkennt hier sehr deutlich den gekrümmten Verlauf der Centralspindelfasern, welcher der Beanspruchung durch den von den Polen ausgeübten Druck entspricht.

Anders nimmt sich dies von vorn oder von hinten aus. Die Fig. 17—19 und 21 der Taf. V stellen schräg von vorn getroffene Ansichten dar. Die einseitige Biegung tritt nicht so deutlich hervor, man sieht in die Hohlseite hinein. Die Spindel erscheint in ihrer Gesamtheit breiter. Ganz regelmäßig von vorn getroffene Ansichten müßten eine zu beiden Seiten gleiche, zu einer die Pole verbindenden Mittellinie symmetrische Biegung aller Fasern zeigen. Wären bei einer gegebenen Tubuseinstellung die in einer Ebene gelegenen Centrosomen deutlich, so müßte man den Tubus etwas senken, um die Mitte der Fasern zu Gesicht zu bekommen. Fig. 16 zeigt ein solches Bild, nur liegt die Spindelachse nicht ganz parallel zur Schnittfläche, sondern schneidet dieselbe. Das eine Centrosom liegt tiefer, das weiter oben gelegene ist gerade noch vom Messer abgehoben worden, man erblickt an der Stelle die nach dem Pol zu konvergenten Querschnitte der Centralspindel und der sich entwickelnden divergent nach den Chromosomen gerichteten Mantelfasern.

Gerade umgekehrt muß es bei Rückansichten sein. Wären hier bei einer gewissen Tubuseinstellung die genau in einer Ebene gelegenen Centrosomen deutlich, so müßte man den Tubus durch die Mikrometerschraube etwas heben, um die Mitte der Centralspindelfasern deutlich zu sehen. Aus den gleichen Gründen wie vorher, weil nämlich die Pole nicht ganz in einer Ebene liegen, sondern die Verbindungslinie derselben die Schnittfläche schneidet, stellt sich dies Verhältnis in Fig. 20 etwas anders dar. Bei hoher Tubuseinstellung sieht man ein Centrosom und die parallel zur

Schnittebene von ihr abgehenden Fasern der Centralspindel. Senkt man nun den Tubus, so verschwinden diese und man kann die schräg im optischen Querschnitt getroffenen, nach dem anderen Pole konvergent absteigenden Fasern verfolgen, bis das Centrosom selbst deutlich wird.

Ein Teil der Chromosomen ist vom Schnitt nach oben abgehoben worden, und die zugehörigen schon gebildeten Mantelfasern sind daher durchschnitten worden. Man erkennt hier sehr deutlich das oben genauer dargestellte Verhalten: zwei zu einem Bande vereinigte Faserquerschnitte für jedes Chromosom. Einige der im Schnitt sichtbaren Chromosomen lassen sehr gut die Verbindung mit beiden Polen erkennen; jede Spalthälfte erhält nur von einem Pol Fasern.

Aus alledem ergibt sich, daß die Mitte der Centralspindel im Querschnitt ungefähr die im Schema Fig. 63 dargestellte Anordnung der Fasern zeigen muß. Aber ich habe vergeblich gesucht, ein solches Bild wirklich zu Gesicht zu bekommen, und mußte mich daher damit begnügen, dies Verhalten aus den Längsschnitten abzuleiten.

In dem Maße, wie die Chromosomen um die Spindel herumgezogen werden, ändert sich auch die Gestalt der letzteren. Sie nimmt eine mehr runde und schlankere Form an (Schema Fig. 64, Taf. VIII, u. Fig. 24, 25, Taf. V). Es ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob diese Gestaltänderung mehr auf einer Streckung und Verlagerung der vorher schon vorhandenen Fasern beruht, oder darauf, daß mit der Verschiebung der Chromosomen stets eine der jedesmaligen Belastung der Pole entsprechende Neubildung von stützenden Centralspindelfasern einhergeht.

Die Funktion der Centralspindel ist also auch während dieser frühen Stadien darin zu suchen, daß sie die beiden Pole gegen den Zug der Mantelfasern voneinander abspannt. Als Folge ergibt sich aus ihrem Vorhandensein, daß die Chromosomen nicht, wie bei *Ascaris*, dicht nebeneinander ohne freien Raum in der Mitte zur Äquatorialplatte, nur dem Zuge der Mantelfasern folgend, vereinigt werden, wie sie gerade nebeneinander Platz finden, sondern daß sie sich sternförmig, mit dem Schleifenwinkel der Mitte zugekehrt, um die Centralspindel herumgruppieren müssen.

Die Annahme eines von den Insertionsstellen der Mantelfasern an den Polen ausgeübten richtenden Einflusses auf die Bewegung der Chromosomen ist auch hier nicht notwendig.

#### IV. Die Bedeutung der Polstrahlen.

Auf die Wirkung der Centralspindel ist aber nur ein Teil der Bewegungen der Pole zurückzuführen. Die Thatsache, daß die Centralspindel, während sich die beschriebenen Vorgänge der Wanderung der Chromosomen um sie abspielen, immer mehr und regelmäßig in die Mitte der Zelle zu liegen kommt, hat bis jetzt keine Erklärung gefunden. Hierfür nun ist die Polstrahlung heranzuziehen.

Schon im I. Abschnitt ist zu zeigen versucht worden, daß an nicht einem Polstrahl von dem ersten Beginn bis zur Ausbildung des Monasters eine Kontraktion nachzuweisen ist, daß im Gegenteil alle sich gleichmäßig verlängern und im Monasterstadium ihre größte Länge und ihre stärkste Entwicklung zeigen.

Beim Beginn der Centralspindelbildung lagern die Centrosomen ohne Beziehungen zur Zellmembran in einiger Entfernung von ihr (Fig. 1—3, 7—11, Taf. IV; Fig. 45, Taf. VII). Mit der durch das Wachstum der Centralspindel bedingten Entfernung der Pole voneinander, die mit der Ausbildung der Polstrahlung einhergeht, werden die Pole so lange der Zellmembran genähert, bis ihre Strahlen auf dieselbe treffen; und von nun an muß notwendigerweise von denselben ein ihrer Festigkeit entsprechender Druck auf dieselbe ausgeübt werden. Dies ist wenigstens das gewöhnliche Verhalten (Fig. 14, Taf. IV, u. folgende Taf. V). Daraus folgt, daß sie entweder die Zellmembran ausbuchten oder sich auseinanderspreizen müssen, wenn sie sich nicht biegen; oder endlich die Pole müssen ausweichen, und zwar in der Richtung der Diagonale des Parallelogramms der auf sie wirksamen Kräfte, der sich verlängern-den Centralspindel von der einen und der Polstrahlen von der anderen Seite (Fig. 53, Taf. VIII). Dies findet auch in der Mehrzahl der Fälle statt.

Ein Ausweichen der Pole kann aber nur so lange stattfinden, bis in der Richtung des Ausweichens sich ihnen eine dem Drucke der zwischen Membran und Centrum wirkenden Polstrahlen gleiche Kraft entgegenstellt, bis also nach der Seite hin, nach welcher die Pole wandern, auch die Polstrahlen die Membran treffen und nun von allen Seiten her auf die Pole gleiche Kräfte wirksam sind. Dann liegt die Spindelachse in einer durch die Mitte der Zelle gehenden Linie.

Alle von den Polen senkrecht zur Spindelachse abgehenden Strahlen sind gleich lang<sup>1)</sup> und in gleicher Spannung, und nun muß zunächst eine weitere Bewegung aufhören, bis die von den Polen aus durch die Polstrahlen wirksamen Kräfte über die Festigkeit der Zellmembran das Übergewicht erhalten und dieselbe demgemäß dehnen.

Denn wenn man annimmt, daß alle Polstrahlen unter sich gleichwertig sind, und also bei gleicher Länge gleichen Druck ausüben, so ist ersichtlich, daß nach den Schnittpunkten von Spindelachse und Zellmembran hin zunehmend ein Druck nach außen wirksam sein muß, da hier die Strahlen daran verhindert sind, die gleiche Länge anzunehmen, wie die senkrecht zur Spindelachse abgehenden (Schema Fig. 56, Taf. V), was ihnen doch ihrer inneren Veranlagung nach zukäme. Wird dieser Druck größer als die Widerstandskraft der Zellmembran, dann muß dieselbe in der Richtung der Spindelachse gedehnt werden, die Zelle streckt sich in die Länge (Fig. 50, Taf. VII, Fig. 57, Taf. VIII). Für diese Deutung ließen sich eine große Zahl von Belegen aufführen, und ich werde wiederholt in einem späteren Abschnitt hierauf zurückkommen.

Anfangs glaubte ich mit Bestimmtheit, dies als die einzige Ursache der Gestaltveränderung der Zelle annehmen zu dürfen.

In einer Beziehung aber trägt diese Ableitung nicht ganz den wirklich vorhandenen Verhältnissen Rechnung.

Wie schon oben erwähnt, findet man meist die senkrecht zur Spindelachse abgehenden Strahlen stärker ausgebildet und dicker als die anderen, obgleich diese kürzer sind (Fig. 28, 32, 35, Taf. V u. VI). Zugleich verlieren sie den bei den übrigen sehr deutlichen mikrosomalen Bau und werden homogen. Dieser Umstand weist darauf hin, daß ihnen eine höhere Bedeutung zukommt als den anderen. Ja, in vielen Fällen findet man gerade die Strahlen, denen eine Druckwirkung behufs Verlängerung der Zelle in erster Linie zukäme, ganz auffallend schwach und unscheinbar (z. B. Fig. 32). Dies erregt berechtigten Zweifel gegen die eben ihnen zugesprochene Bedeutung, wenigstens gegen die Verallgemeinerung derselben.

Nun kann ja die stärkere Ausbildung der senkrecht zur

---

1) Von den durch die Unregelmäßigkeit der Zellmembran bedingten Abweichungen abgesehen.

Spindelachse abgehenden Strahlen nur darin ihren Grund haben, daß sie für die Fixierung der Centralspindel in der Mitte der Zelle unzweifelhaft die wichtigsten sind. Die Thatsache aber, daß man aus ihrem gestreckten Verlauf und ihrem straffen Aussehen darauf schließen kann, daß sie sich in einem Zustande starker Spannung befinden, legt auch die Vermutung nahe, daß ihre während der Monasterbildung sich vollziehende Differenzierung einem neuen Zweck dient.

Es ist klar, daß durch ihre Kontraktion eine Gestaltveränderung der Zelle herbeigeführt werden müßte, welche wesentlich in einer Dehnung in der Richtung der Zellachse bestände. Indessen, es ist mir nicht möglich, für diese Vermutung Beweismaterial zu liefern, und ich muß die Frage bis zu einem gewissen Grade offen lassen, welcher Faktor im einen oder im anderen Falle der ausschlaggebende für die meist im Laufe der Monasterbildung beginnende Dehnung der Zelle in der Richtung der Spindelachse ist, ob die Kontraktion der zur Spindelachse senkrecht abgehenden Fasern der Polstrahlung oder die Expansion der übrigen, oder je nach den gegebenen Verhältnissen beides.

Von dem ersten Entstehen der Spindel an bis zum Monasterstadium findet unter den Polstrahlen jedenfalls eine Kontraktion nicht statt, und ihre Bedeutung beruht hier einzig und allein darin, die Pole durch ihr Wachstum gegen die Zellmembran zu verschieben; auch ihre Fasern haben also stützende Funktion.

Ähnlich verhalten sich hierin die Eier von *Triton alpestris*.

Beginnt die Karyokinese, so vergrößert sich der von Dotterkrystalloiden freie, mit von Strahlen durchzogenem Protoplasma erfüllte Raum um die Centrosomen in demselben Maße, wie die Polstrahlung sich ausbildet.

Die Dotterkrystalloide werden alle subradiär und zwar mit ihrem längsten Durchmesser in die Richtung der Radien gestellt und peripherewärts auseinandergeschoben. Irgend welche Wirkungen auf die Zellmembran sind hier meist deshalb nicht möglich und auch nicht notwendig, weil die Polstrahlen weit von der Kernmembran entfernt endigen (Fig. 38, Fig. 12). Also auch hier beruht die Bedeutung der Polstrahlen nicht in einer Kontraktibilität ihrer Fasern, sondern in der Fähigkeit, die Dotterkrystalloide fortzuschieben und so den Raum für Metakinese und Anaphase frei zu machen.

## V. Die Kernhöhle.

Im Monasterstadium liegen die Chromosomen nur an den Mantelfasern suspendiert und in ihren Bewegungen nur von ihnen abhängig in einem von körnigem Protoplasma freien, nur von Zellsaft erfüllten Raum (Fig. 28, 32, 35).

Meines Wissens zum ersten Male ist dies Verhalten von FR. REINKE richtig abgebildet worden<sup>1)</sup>. Diese unregelmäßig cylindrische, vielfach gebuchtete Höhle wird in ihrer Mitte durch die Spindel durchsetzt, deren Achse mit der des Cylinders zusammenfällt. Nur durch die Pole und durch die von denselben ausgehenden Polstrahlen steht sie mit dem übrigen Protoplasma der Zelle und mit der Zellmembran in Verbindung. Die Spindel mit den Chromosomen liegt in dieser Höhle völlig frei wie das Schaufelrad in der Kapsel eines Ventilators, nur an den Polen, allerdings hier nicht drehbar, durch die Achsenlager fixiert.

Dies garantiert eine freie Beweglichkeit der Chromosomen und ist für das Zustandekommen einer regelmäßigen Sternfigur Voraussetzung. Auf einem durch die Mitte der Zelle senkrecht zur Spindelachse gelegten Schnitt erkennt man ebenfalls dies Verhalten sehr deutlich (Fig. 26 b, 27, 29, 49, Taf. V, VI, VII). In der Mitte findet man den Querschnitt der Centralspindel, um die die Chromosomen in dem freien Raume, mit dem Schleifenwinkel nach der Mitte gekehrt, angeordnet sind. In diesem freien Raume sieht man auch die Querschnitte der Mantelfasern, wenn der Schnitt dieselben getroffen und die zugehörigen Chromosomen abgehoben hat (Fig. 27). Nach außen davon folgt ein schmaler, unregelmäßiger Randbeleg von körnigem Protoplasma, das von der Zellmembran umschlossen wird. Von dem protoplasmatischen Randbeleg gehen nicht selten unregelmäßige, zackige Fortsätze nach der Mitte zu aus, die auch hier und da einmal mit einem Chromosom in Berührung kommen können. Bisweilen finden sich auch einzelne Klümpchen unkörnigen Protoplasmas frei (vielleicht nur scheinbar), ohne Zusammenhang mit dem übrigen granulierten Zellprotoplasma in der Höhle.

Diese annähernd runde cylinderförmige Gestalt hat der Raum aber erst zugleich mit der Ausbildung des Monasters gewonnen.

---

1) Zellstudien. Arch. für mikr. Anatomie, 1894, Bd. XLIII, Heft 3, Tafel XXIII, Fig. 16 u. 17.

Zu der Zeit, wo die Chromosomen noch regellos neben der Spindel liegen, ist auch die Form des sie umschließenden Raumes eine ganz andere (Fig. 14, Taf. IV, Fig. 16—25, Taf. V, Schemata 54—56, 62—65, Taf. VIII). Verfolgt man seine Entstehung noch weiter zurück, so findet man, daß er aus der Kernhöhle hervorgeht.

Im Stadium des lockeren Knäuels, wenn die Chromosomen anfangen glattrandig zu werden, und die achromatischen Kernfäden und die in sie eingebetteten oxychromatischen Körnchen verschwinden oder in andere Form übergehen (eine Streitfrage, auf die ich mich hier nicht einlassen will), hat die so entstandene Höhle, in der die Chromosomen dann fast ganz freiliegen, eine kugelige Gestalt, die nur an der einen Seite eine erhebliche Modifikation erlitten hat, da, wo sich die Anlage der Spindel befindet<sup>1)</sup>. Hier ist die sie umschließende Kernmembran schon aufgelöst, und von den Polen aus sind die in Bildung begriffenen Mantelfasern in sie eingedrungen, um sich mit den Chromosomen zu verbinden. Zugleich aber drängt die Anlage der Centralspindel von der Seite nach der Mitte zu vor und zwingt den Inhalt der Höhle, dahin auszuweichen, wo er den geringsten Widerstand findet. So wird die Spindelanlage hier immer tiefer in die Kernhöhle eingebettet, bis sie schließlich ganz in ihrer Mitte liegt und von allen Seiten von ihr umgeben ist. Das kommt auf den Querschnitten am deutlichsten zum Ausdruck (Schema Fig. 62—65).

Verfolgt man diesen Vorgang auf Seitenansichten (Fig. 54—56), so ergibt sich, daß auch durch die mit der Bildung der Polstrahlen und Wanderung der Pole bedingte Protoplasmaverschiebung von den Polen her die Kernhöhle einseitig zusammengedrückt und zu der im Monasterstadium vorhandenen cylinderähnlichen Form umgestaltet wird.

Im Monasterstadium liegt also die ganze Spindel (Polstrahlen abgerechnet) innerhalb der Kernhöhle. Während dieses Vorganges wird die Kernmembran mehr und mehr aufgelöst, aber Reste derselben können sich bis in das Monasterstadium hinein erhalten.

Diese Thatsache ist für einen später auszuführenden Vergleich mit anderen Kernteilungsformen von größter Bedeutung.

Die weiteren Schicksale der Kernhöhle sollen hier keine genauere Darstellung erfahren. Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß auch in diesem Punkte verschiedene oft nahe verwandte Zellarten große Unterschiede zeigen. Bei den der heterotypischen

1) Vergl. auch FLEMMING, l. c., S. 699—700.

Kernteilungsform angehörigen Spermatoocyten erfolgt die Auflösung der Kernmembran viel früher und schneller, als bei den von mir untersuchten Zellen, und die Gestalt der die Chromosomen umschließenden, wenig ausgedehnten Höhle (HERMANN's Fig. 8, 9, 10, l. c.; meine Fig. 47, 48, Taf. VII) ist so unregelmäßig, daß es in späteren Stadien oft nicht möglich ist, sie gegen die lockeren Protoplasmamaschen abzugrenzen.

Die Ausbildung im Monasterstadium und in den folgenden Phasen vollends ist eine außerordentlich variable. (Vergl. z. B. M. HEIDENHAIN's Fig. 18, Taf. X l. c. mit FR. REINKE's Fig. 16, 17, l. c.) In den Eiern von Triton alp. wird sie sofort nach Auflösung der Kernmembran von den Dotterkrystalloiden, die sich bis zwischen die Chromosomen drängen, ausgefüllt (Fig. 12, 15, 30, 38). Auf andere interessante Besonderheiten brauche ich hier nicht einzugehen, da VAN DER STRICHT dieselben vortrefflich beschrieben hat<sup>1)</sup>.

## VI. Beiträge zur Kenntnis der Protoplasmastrukturen der ruhenden Zelle.

Alle diejenigen Zellen, welche mir bei der Untersuchung zur Verfügung gestanden haben, sowohl die aus dem Salamanderhoden, wie auch die der Eier von Triton alpestris im Stadium der Gastrulation haben während der Ruhe zwei Centrosomen. Die Teilung des Centrosoms beginnt schon in dem vorhergehenden Monasterstadium. Das vorhandene ungeteilte im Spindelpol gelegene Centrosom beginnt hier sich senkrecht zur Spindelachse in einer Richtung zu verlängern. Während des Verlaufs der Anaphase schnürt es sich ein und nimmt Hantelform an. Gegen Schluß der Anaphase sind schon meist 2 vollständig getrennte Centrosomen vorhanden (Fig. 40). Ob um diese Zeit noch eine Verbindung dieser beiden neuentstandenen Centrosomen besteht oder nicht, ist schwer zu sagen. Wenn die Zelle vollständig zur Ruhe zurückgekehrt ist, ist eine solche sicherlich nicht mehr vorhanden. Die beiden Centrosomen findet man dann an der einen Seite des excentrisch gelegenen, gewöhnlich ganz regelmäßig runden Kerns, und sie sind hier von einer membranartigen Hülle, einer Sphärenhülle umgeben (Fig. 1—3, Taf. IV).

---

1) VAN DER STRICHT, Contribution à l'étude de la sphère attractive.

ist die Lage derselben eine in jeder Beziehung durchaus inkonstante. (Vergl. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen, Kapitel III.)

Bei intensiven Färbungen nimmt diese Sphärenhülle so viel Farbstoff auf, daß feinere Einzelheiten in ihrem Innern nur an Schnitten zu erkennen sind, die einen Teil derselben getroffen haben. Liegt der ganze von dieser Sphärenhülle umgebene Körper in einem Schnitt, so ist es meist unmöglich, in ihm die beiden Centrosomen und andere Einzelheiten zu erkennen, und er hat dann ein gleichförmig granuliertes dunkles Aussehen, wie dies vielfach vom „Nebenkern“ beschrieben ist. Die feinere Struktur desselben ist F. HERMANN<sup>1)</sup> bei seinen früheren Untersuchungen verborgen geblieben. MEVES<sup>2)</sup> geht ebenfalls auf dieselbe nicht genauer ein und behält sich dies für spätere Mitteilungen vor. VOM RATH<sup>3)</sup> hat dagegen in seiner neuen Abhandlung diese Verhältnisse richtig erkannt und beschrieben. MOORE'S<sup>4)</sup> Untersuchungen stehen zum Teil mit denen VOM RATH'S und den meinigen in gutem Einklang. In vielen Punkten weichen meine allerdings an anderen Zellen gewonnenen Resultate sehr erheblich von den seinigen ab.

Die Sphärenhülle bietet eine in jedem Falle ziemlich gleichartige charakteristische Form dar, sie ist an der dem Kern zugekehrten Seite abgeflacht und der Form des Kerns angepaßt (Fig. 1, 3, Schema Fig. 52, Taf. VIII). Gewöhnlich kann man in dem Protoplasma der ruhenden Spermatogonien und derjenigen Zellen, welche den Übergang von ihnen zu den Spermatocyten vermitteln, keine weiteren Sonderheiten der Struktur erkennen. Das Protoplasma enthält eine große Zahl feinerer und gröberer, in ein zartes Mitom eingebetteter Granula. Einige gröbere Stränge sind meist auch in diesen Zellen zu erkennen und wenn man ihrem Verlauf folgt, gelangt man regelmäßig zu den von der Sphärenhülle umgebenen Centrosomen (Fig. 1).

In anderen Fällen bei Zellen, die am Kern ebenfalls nichts von Anzeichen aufweisen, welche auf eine kurz vorher durchge-

---

1) Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.

2) Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne. Inaug.-Diss. Kiel 1893, S. 12.

3) VOM RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1893.

4) On the Relationships and the Role of the Archoplasm during Mitosis in the Larval Salamander. Quarterly Journal of Microscop. Science, 34, 1893.

machte oder in Vorbereitung stehende Mitose hindeuten, findet sich aber ein ganz anderes Verhalten (Fig. 41 u. 42). Hier ist der Zellkern meist sehr excentrisch gelagert und von der einen Seite her zusammengedrückt und eingebuchtet. In der Mitte des Zellprotoplasmas finden sich wieder die beiden Centrosomen. Sie liegen hier aber in der Mitte eines hoch entwickelten, die ganze Zelle durchziehenden Strahlensystems (Fig. 41).

Dieses Strahlensystem zeigt in ganz ausgezeichneter Weise eine Schichtung des Protoplasmas in dichtere, mehr central und hellere, peripher gelegene Schichten, und das von HEIDENHAIN <sup>1)</sup> beschriebene Phänomen der konzentrischen Kreise. Neun verschiedene Lagen von Zellmikrosomen sind z. B. an der in Fig. 41 dargestellten Zelle zu beobachten. Bei dem ersten Blick fällt es auf, daß die zu einer zusammenhängenden Reihe gehörigen Mikrosomen durchaus nicht überall die gleiche Größe haben. Faßt man z. B. die am meisten in die Augen springende, von innen nach außen gezählte dritte Mikrosomenreihe ins Auge, so erkennt man, daß nach rechts hin hier die Mikrosomen sehr stark vergrößert sind und so nahe bei einander liegen, daß man sie nicht mehr mit Sicherheit voneinander unterscheiden kann, ja zum Teil sind sie gänzlich miteinander zu einer zusammenhängenden Membran verschmolzen. Nach links zu dagegen werden in dieser Reihe die Mikrosomen immer deutlicher unterscheidbar und kleiner. Man hat hier alle Übergänge zwischen einer vollständig ausgebildeten Membran und den noch nicht miteinander verschmolzenen, einander aber sehr dicht anliegenden bis zu den in den gewöhnlichen Abständen stehenden Mikrosomen in einer Reihe nebeneinander. Ähnliches wiederholt sich bei den meisten anderen Mikrosomenreihen der Zelle an verschiedenen Stellen.

Es können also die homologen Mikrosomen verschiedener organischer Radien eine ganz verschiedene Ausbildung, Dicke und Länge zeigen, ohne daß dadurch der Kontraktionszustand dieser Radien irgendwie beeinflusst würde.

Eigentümlich ist besonders noch folgende Thatsache: Die Mikrosomen der vom Centrum entferntesten Reihen, also der 8. und 9. von innen her gezählt, stehen nicht weiter voneinander entfernt als die Mikrosomen der dem Centrum nahe gelegenen 2., 3. und 4. Reihe. Je größer der Kreis ist, um so mehr Mikrosomen muß er also enthalten. Wenn man nun annimmt, daß jedes Mikro-

---

1) Kern und Protoplasma, S. 149.

soma auf einem vom Centrum her kommenden organischen Radius liegt, so wäre diese Erscheinung nur unter gewissen Voraussetzungen verständlich, entweder man müßte annehmen, daß nur ein sehr geringer Bruchteil der vom Centrum kommenden, peripherwärts verlaufenden Strahlen in jeder Mikrosomenreihe mit einem Mikrosom besetzt wäre, der größte Teil durch die zwischen ihm gelassene Lücke hindurchliefe und erst in den darauffolgenden Reihen mit einem Mikrosom in Beziehung träte. Oder dieses Verhalten müßte auf eine andere Weise erklärt werden. Man müßte annehmen, daß von jedem auf einen vom Centrum herkommenden Radius gelegenen Mikrosoma peripherwärts mehrere Strahlen entspringen, daß jeder derselben in dem nächstfolgenden Mikrosomenstratum mit einem Mikrosoma endigt, von dem peripherwärts wiederum eine größere Zahl von neuen Strahlen entspringen u. s. w. Weder für die eine noch für die andere Annahme lassen sich zwingende Gründe aufführen, und die Beobachtung läßt bei der außerordentlichen Feinheit dieser Strukturen vollkommen im Stich. Wenigstens würde ich es nicht wagen, diejenigen Befunde, welche ich zu Gunsten der letzteren, daß nämlich von einem Mikrosoma peripherwärts mehrere Strahlen entspringen können, geltend machen würde, den Augen eines ungläubigen Kritikers zu unterbreiten.

Vor denselben Schwierigkeiten hat auch M. HEIDENHAIN<sup>1)</sup> gestanden und ist nicht über sie hinweggekommen. BOVERI<sup>2)</sup> und VAN BENEDEN und NEYD<sup>3)</sup> sind in ihren Resultaten glücklicher gewesen wie die späteren Untersucher. VAN BENEDEN giebt an, daß von jedem Mikrosoma der Grenze zwischen Marksicht und Rindenschicht peripherwärts pinselförmig mehrere Strahlen entspringen können, und das Gleiche gilt für die die Sphäre nach außen hin begrenzende Mikrosomenreihe der Rindenschicht. BOVERI weicht hierin von VAN BENEDEN und NEYD erheblich ab, er giebt an, daß „einzelne Radien dem Centrum bald näher, bald entfernter sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Äste spalten, die nun unter Umständen ihrerseits im weiteren Verlauf gleichfalls eine solche Verdoppelung erfahren können. Auch VAN BENEDEN und NEYD haben diese Struktur erkannt, nur beschränken sie die Spaltung der Radien auf zwei bestimmte Kreise, was ich nicht be-

---

1) Kern und Protoplasma, S. 143.

2) Zellenstudien, Jenaische Zeitschr., 1888, S. 762.

3) Nouvelles recherches, p. 52, 53.

stätigen kann.“ Dieses Verhalten der Zellfäden hat für die von mir untersuchten Zellen des Salamanders sicherlich keine Gültigkeit. Wenn eine Teilung der Radien stattfindet, so kann dieselbe nur von einem auf diesem Radius gelegenen Mikrosoma ausgehen.

Die Figur 41 regt aber noch zu einer weiteren sehr wichtigen Frage an: in welcher Beziehung nämlich das vorhandene Strahlensystem zu den beiden im Innern desselben schon ziemlich entfernt voneinander gelegenen Centrosomen steht? Ist jedes einzelne Centrosoma der Mittelpunkt eines vollständig ausgebildeten, nach allen Richtungen hin gleich entwickelten Strahlensystems, sind eigentlich zwei nur miteinander sehr dicht verflochtene und deshalb im mikroskopischen Bild nicht voneinander unterscheidbare Strahlensysteme vorhanden oder ist von dem sichtbaren einheitlichen System die eine Hälfte vorwiegend mit dem einen, die andere mit dem anderen Centrosoma in Beziehung? Direkt, durch unmittelbare Beobachtung, war auch diese Frage nicht zu lösen, aber die Anordnung der konzentrischen Mikrosomenreihen läßt auf indirektem Wege gewisse Schlüsse zu, welche auch auf den Verlauf der Strahlen ausgedehnt werden können.

Gewöhnlich liegen beide Centrosomen innerhalb einer sie umschließenden Mikrosomenreihe, welche ganz besonders stark ausgebildet ist. In Figur 41 und 42 ist es die dritte. Innerhalb dieser gemeinsamen, und um diese gleich vornweg zu nehmen, sich später zu der schon oben erwähnten Sphärenhülle entwickelnden Mikrosomenreihe findet man noch ein oder zwei weitere, eine derselben, die innerste, ist vollständig verdoppelt und umschließt jedes einzelne Mikrosoma besonders. Auch die zweite Mikrosomenreihe kann vollständig verdoppelt sein, ja in seltenen Fällen findet man, daß jedes Mikrosom auch eine dritte nur ihm zugehörige Mikrosomenreihe besitzt. Das sind dann meist diejenigen Fälle, an denen man nach Verschwinden des Strahlensystems und Wiederabrundung des Kerns zwei ganz getrennte Sphären neben dem Kern findet, welche einander dicht anliegen, aber jede von einer besonderen Sphärenhülle umgeben ist (Fig. 43). Die Thatsache, daß die jedem einzelnen Centrosoma zukommenden Mikrosomenreihen lauter ganz gleich große, in gleichen Abständen liegende Mikrosomen enthalten, läßt darauf schließen, daß von jedem Centrosom nach allen Richtungen hin gleichmäßig Strahlen ausgehen. In welchen Beziehungen nun aber die den beiden Centrosomen gemeinsam angehörigen Strahlen und ihre Mikrosomenreihen und die darauf folgenden des gesamten Radiensystems zu diesen innersten, jedem Centrosoma besonders

zukommenden Strahlen stehen, darüber ließ sich nichts ermitteln. Jedenfalls aber ist es unwahrscheinlich, daß zwei getrennte, sich durchkreuzende Radiensysteme vorhanden sind. Denn dann müßte man erwarten, daß die konzentrischen Mikrosomenreihen nicht kontinuierlich um beide Centrosomen herumverliefen, sondern sich schnitten, wie zwei Kreise, deren Mittelpunkte geringeren Abstand voneinander haben, wie die Summe der Radien. Wenn eine wirkliche Durchkreuzung stattfindet, wie z. B. in Fig. 46 u. 47, dann findet man auch nicht selten Andeutungen von sich schneidenden konzentrischen Ringen. Hier in Fig. 41 ist aber davon nichts vorhanden.

Zwischen den eben dargestellten hochgebildeten Formen des Radiensystems und den zu Anfang geschilderten findet man alle Übergänge. Bei Zellen, welche in ihrem Zustande auf die in Figur 41 dargestellte Form folgen, sieht man, daß die dritte Mikrosomenreihe sich nun zu einer vollständig geschlossenen Membran, einer Sphärenhülle entwickelt hat. Die Strahlen sind im allgemeinen undeutlicher geworden, um die Sphärenhülle ziehen noch eine größere Zahl ähnlicher konzentrischer, aber schwächer ausgebildeter Hüllen, an denen man hier und da Unterbrechungen findet. Bekommt man eine solche Hülle fünfter oder sechster Ordnung von der Fläche her zu Gesicht, so erkennt man, daß sie nicht eigentlich eine zusammenhängende Membran bildet, sondern eine netzförmige fädige Struktur hat. An vielen Stellen kann man von den Strahlen nur noch so viel erkennen, daß eine größere Zahl der überall ziemlich gleichförmig verteilten Zellmikrosomen radiär angeordnet ist (Fig. 42).

Zugleich hat die ganze Gestalt des Radiensystems sich sehr verändert, denn der vorher durch sie ganz an die eine Seite der Zelle gedrückte und zusammengepreßte Kern nimmt nun mit der Rückbildung des Strahlensystems wieder mehr und mehr seine gewöhnliche kugelige Gestalt an und wirkt so seinerseits komprimierend auf seine Umgebung. Das Strahlensystem wird in derselben Weise an die eine Seite der Zelle gedrückt und in seiner Gestalt verändert, wie vorher der Kern (Schema Fig. 51, 52). Im Verlauf der fortschreitenden Rückbildung bleibt es aber nicht bloß bei dieser Gestaltveränderung, sondern ein Teil des Strahlensystems, alles, was außerhalb der Hülle gelegen ist, verfällt allmählich einer mehr oder weniger vollständigen regressiven Metamorphose, namentlich die dem Kern zunächst gelegenen und seiner Einwirkung am direktesten ausgesetzten Teile derselben kommen

schnell zum Schwund, einzelne Überreste können sich aber auch noch bis in den Anfang der nächsten Kernteilung hinein erhalten; erst mit dem Beginn dieser geht auch der letzte Rest des alten Strahlensystems, dem auch die Sphärenhülle noch angehört, vollständig zu Grunde. Es ist wahrscheinlich, daß vom Übergang von den Spermatogonien zu den Spermatocyten jedesmal ein solcher Zustand wie der eben beschriebene durchgemacht wird, denn an jeder Zelle kann man noch die Spuren derselben auch während der Ruhe und bei Einleitung der Karyokinese nachweisen.

Folgende Punkte verdienen aus dem eben Dargestellten besonders hervorgehoben zu werden. 1) Während der stärksten Ausbildung des Strahlensystems liegt der Kern niemals interfilar, sondern stets vollständig getrennt und vollständig unabhängig neben den äußersten Enden der Strahlen. Dieses Verhältnis ändert sich für die ruhende Zelle mit rundem Kern nur insofern, als nun das Radiensystem in eine andere Form gepreßt wird. Interfilar in dem Sinne von HEIDENHAIN<sup>1)</sup> liegt aber auch hier der Kern niemals. 2) Die innerhalb dieses Radiensystems eingeschlossenen Centrosomen stehen nicht durch kontinuierliche, von einem zum anderen laufenden Strahlen miteinander in Verbindung, es besteht keine primäre Centrodese. 3) Jedes einzelne Centrosom hat innerhalb der Sphärenhülle ein vollständiges, allerdings nur kleines, auf ein oder zwei konzentrische Mikrosomenreihen sich ausdehnendes Strahlensystem entwickelt. 4) Die einer der konzentrischen Reihen angehörigen Mikrosomen sind durch ein netzförmiges Fadenwerk untereinander verbunden. Auch wenn die radiären Strahlen verschwinden, können diese Verbindungen bestehen bleiben und als Membranen (Sphärenhülle) imponieren.

Bei den folgenden Generationen der Spermatocyten findet man niemals eine solche ausgedehnte Entwicklung eines Strahlensystems. Mehr als drei konzentrische Mikrosomenreihen bekommt man hier nie zu Gesicht, und daß durch die Ausbildung desselben der Kern in seiner Gestalt beeinflusst und eingedrückt würde, kommt überhaupt nicht vor. Eine Sphärenhülle, in der die beiden Centrosomen eingeschlossen sind, pflegt auch bei den späteren Generationen der Spermatocyten, welche dem heterotypischen Kernteilungsmodus folgen, ausgebildet zu sein. Sie liegt hier der

---

1) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. für mikr. Anat., 1894, S. 502—504. Sein Schema Fig. 85.

Kernmembran sehr dicht und flach an. Entwickelt sich bei der Vorbereitung zur Kernteilung hier eine Strahlung, so erhält man ein Bild wie das von HERMANN<sup>1)</sup> in Figur 14 dargestellte (vergl. auch meine Figur 44). Nach der Kernseite zu ist das Strahlensystem oft gar nicht zu erkennen. Ob hier Beziehungen zur Kernmembran und zu den chromatischen Elementen des Kerns schon jetzt vorhanden sind oder vielleicht gar während der ganzen Ruhepause bestehen bleiben, war nicht zu unterscheiden. Die von M. HEIDENHAIN<sup>2)</sup> geltend gemachte Thatsache aber, daß es gelingt, den Kern von den Centrosomen glatt abzuheben, scheint mir nicht dagegen zu sprechen, sondern könnte nur beweisen, daß sie sehr fein und zerreißlich wären. Daß die eben dargestellten Verhältnisse der späteren Generation der Spermatocyten sekundär veränderte und von den ursprünglicheren Verhältnissen der Spermato gonien abzuleiten sind, dafür werde ich weiter unten auch den Vergleich der Centralspindel-Entwicklung geltend zu machen haben. Die innerste, das Centrosom direkt umgebende Mikrosomenreihe pflegt aber auch hier vollständig und nach allen Seiten gleichmäßig entwickelt zu sein (Fig. 44).

Geht nun eine solche spermatogonienähnliche Zelle, wie sie in Fig. 1, 3, 41, 43 dargestellt ist, in die Vorbereitung zur Karyokinese über, so merkt man als erstes Anzeichen dafür im Protoplasma, daß die Sphärenhülle Lücken bekommt. Aus diesen Lücken treten bisweilen schon dann einige von den innerhalb der Hülle von den Centrosomen gebildeten Strahlen hindurch. Nicht zu verwechseln ist diese Erscheinung mit Resten des alten Strahlensystems, welche ganz unabhängig von den Centrosomen an der Sphärenhülle ihren Ursprung nehmen und namentlich noch an den dem Kern diametral gegenüberliegenden Seiten stärker entwickelt sind (Fig. 2 u. 3).

Dann wird die Sphärenhülle in der Richtung der auseinander weichenden Centrosomen ausgedehnt und schließlich durch den durch die Ausbildung der beiden jungen Strahlensysteme hervorgerufenen Druck vollständig auseinander gesprengt. Sobald die beiden in Bildung begriffenen, nach allen Seiten hin gleichmäßig entwickelten Strahlensysteme die halbe Länge des Abstandes der beiden Centrosomen von einander erreicht haben, müssen sie natürlich gegenseitig auf einander einen Druck ausüben und wenn

---

1) l. c. Arch. f. mikr. Anat., 1891.

2) l. c., S. 504.

sie sich noch weiter nach allen Richtungen hin gleichmäßig vergrößern, muß es zum Auseinanderweichen der beiden Centrosomen kommen. Bisweilen kommt es aber auch schon früher dazu, wenn nämlich zwischen den beiden jungen Strahlensystemen unnachgiebige Protoplasmamassen liegen, welche seitlich nicht ausweichen können.

Auch dann, wenn die alte Sphärenhülle schon vollständig zersprengt ist, sieht man noch oft die Reste des alten Strahlensystems neben den jungen, nun neu von den Centrosomen aus entwickelten, für die folgende Kernteilung bestimmten Radien. An diesen erkennt man sehr deutlich den mikrosomalen Bau, und auch das Phänomen der annähernd konzentrischen Ringe ist oft sehr hübsch entwickelt (Fig. 43, 44). Kommt es dann zur Differenzierung der Mantelfasern und der Centralspindelfasern unter diesen nach allen Richtungen hin ganz gleichen Strahlen, dann wird das weitere Auseinanderweichen der beiden Pole erheblich erschwert. Nun genügt das einfache Aufeinandertreffen der beiderseitigen Strahlen nicht mehr, um eine Entfernung hervorzurufen, es kommt zu der Ausbildung der hoch differenzierten Stützfasern der Centralspindel. Bei der Weiterentwicklung und Verlängerung der schon vorhandenen Polstrahlen müssen sich dieselben dann durchkreuzen (Fig. 46, 47). Dieselbe kann so weit gehen, daß entgegengesetzte Teile der Zellmembran mit jedem der Pole durch sich kreuzende Polstrahlen verbunden werden (Fig. 46).

Es wird also nicht eine einzige Faser des Strahlensystems der Mutterzelle unverändert in den Organismus der Tochterzelle hinübergenommen. Die für die Karyokinese bestimmten Fibrillen werden vollkommen von den Centrosomen aus neugebildet, während die Reste des alten, wahrscheinlich von der vorhergehenden Karyokinese übernommenen Strahlensystems ihre regressive Metamorphose vollenden. Der Organismus der Tochterzelle wird gewissermaßen aus den Elementen wieder neu aufgebaut.

Diese Erscheinung geht durch das ganze Reich der Zellen und ist von der fundamentalsten Bedeutung für die Vererbung.

Das Gleiche findet sich bei Infusorien. Auch hier geht nicht eine einzige Wimper, nicht ein Myophaen des Muttertieres in die Tochterzellen über, sondern im Rahmen der Mutter werden zwei neue Tiere angelegt. Während die alten Wimpern und Myophaene einer regressiven Metamorphose verfallen, werden die Protoplasmaorgane der Tochterzellen aus den Elementen heraus neugestaltet, während des Verlaufs der Zellteilung findet man beide

nebeneinander. Nicht eines der alten abgenutzten Organe des Muttertiers geht unverändert auf die Nachkommen über<sup>1)</sup>.

Das sind altbekannte Thatsachen und auch bei der Zellteilung des Ascariseies war diese Erscheinung der vollkommenen Neubildung der Sphärenstrahlen bei jeder folgenden Karyokinese durch die Untersuchungen VAN BENEDEN's und BOVERI's bekannt geworden und sie verdiente hier nicht noch einmal hervorgehoben zu werden, wenn nicht ganz neuerdings durch M. HEIDENHAIN eine davon abweichende Theorie aufgestellt worden wäre<sup>2)</sup>. Ich wende mich zu einer Besprechung derselben.

## VII. Kritische Bemerkungen.

MARTIN HEIDENHAIN ist auf Grund seiner besonders an Leukocyten ausgeführten Untersuchungen zu folgenden Anschauungen über die Struktur des Protoplasmas der ruhenden Zelle gekommen<sup>3)</sup>:

Das Zellprotoplasma besteht durchweg aus Fäden. „Diese Fäden weisen eine Quergliederung auf, sie zerlegen sich . . . in färbbare und achromatische, bez. weniger färbbare Glieder.“ Die färbbaren Glieder werden als Zellmikrosomen bezeichnet. Auch das Protoplasma der sich teilenden Zelle besteht durchweg aus gegliederten fädigen Elementen. Ein großer Teil der Zellenfäden tritt mit den Sphärenstrahlen, die nach außen durch das VAN BENEDEN'sche Mikrosomenstratum abgegrenzt werden, zu einem einheitlichen Radiärsystem zusammen. Diese centrierten Protoplasmafäden werden mit den zugehörigen Sphärenstrahlen zusammen als organische Radien bezeichnet<sup>4)</sup>.

Ein gewisser Teil der Zellfäden wird durch die Existenz der Sphäre und des Centrosomas in seiner Verlaufsrichtung überhaupt nicht beeinflußt.

Die centrierten Fäden, welche mit den Sphärenstrahlen zu einem einheitlichen Radiärsystem zusammentreten, laufen von dem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum bis unmittelbar an die

---

1) Am deutlichsten ausgeprägt und am leichtesten zu untersuchen ist dies bei den oxytrichen, zu den hypotrichen Ciliaten gehörigen Infusorien, namentlich bei den Stylonychien. Vergl. BRONN's Klassen und Ordnungen. I. Band. Protozoen von BÜTSCHLI, 3. Abteilung.

2) Vergl. l. c. S. 672, 125.

3) Kern und Protoplasma l. c. S. 137, III. Kapitel.

4) Neue Untersuchungen, S. 498, 1).

Oberfläche der Zelle<sup>1)</sup>. Das „Mikrocentrum“ dient mithin bei den Leukocyten einer großen Reihe radiär gerichteter, kontraktiler Zellfäden als Insertionsmittelpunkt.

Alle organischen Radien sind untereinander in sich gleich gebaut, d. h. sie enthalten die gleiche Anzahl färbbarer Querglieder, Mikrosomen. „Alle organischen Radien der nämlichen Zelle würden bei der gleichen physiologischen Spannung die gleiche Länge aufweisen.“ (Prinzip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien)<sup>2)</sup>.

Sie entspringen in gleichen Abständen an der Zellperipherie und endigen am Mikrocentrum. An der Kernmembran heften sich keine Sphärenstrahlen oder Radiärfäden fest.

Wäre der Kern nicht vorhanden, so würde nach Ausgleich aller Spannungsdifferenzen das Mikrocentrum genau in der Mitte des Zellleibes stehen, alle organischen Radien würden binnen kurzem sämtlich in den Zustand gleicher Länge und gleicher Spannung übergehen.

Dieser Zustand aber ist infolge der Anwesenheit des zwischen diesen Fäden in interfilaren Räumen gelegenen Kernes nicht möglich. Ist der Kern rund und excentrisch gelagert, und sein Durchmesser größer als der Radius der kugelrund gedachten Zelle, so muß das Mikrocentrum aus seiner centralen Lage mindestens um die Differenz des Zellradius und des Kerndurchmessers verschoben werden. Es liegt dann der Oberfläche des excentrisch gelagerten Kernes dicht an. Das Radiensystem ist dadurch aus seinem Gleichgewicht gebracht. Die durch den Kern auseinandergespreizten, an der Oberfläche des Kernes entlang verlaufenden Radien sind am meisten gedehnt und daher auch gespannt, und werden bestrebt sein, das Mikrocentrum nach der Mitte hinzuziehen.

## I.

1) Angenommen, diese von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen wären richtig, daß unter den gegebenen Bedingungen das Mikrocentrum an der Oberfläche des kugelrunden Kernes läge,

1) Neue Untersuchungen l. c. S. 497.

2) Vergl. BOVERI l. c. „Es läßt sich aber ganz allgemein der Satz aussprechen: Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke. Dieses Verhalten ist meines Erachtens nur möglich, wenn alle Archoplasmaradien beider Kugeln untereinander identisch sind, d. h. wenn dieselben bei gleicher Länge den gleichen Querschnitt besitzen und in gleichem Kontraktionszustand sich befinden . . .; auf jeden Radius muß annähernd die gleiche Zahl von Mikrosomen treffen (S. 786).

und daß alle von demselben ausgehenden organischen Radien an der Zellperipherie in gleichen Abständen endigten, würde dem das in seinem Schema Fig. 85 gezeichnete Verhalten der organischen Radien entsprechen? Eine zwischen 2 Fixierungspunkten gespannte Faser verläuft stets geradlinig, wenn sie daran nicht verhindert wird. Findet dies aber statt, so nimmt sie den kürzesten Weg, den ihr dies Hindernis erlaubt, um dasselbe herum und legt sich demselben dicht an.

Das trifft für zwei in Fig. 85 gezeichnete, dicht an der Oberfläche des Kerns verlaufende Radien annähernd zu, für alle anderen nicht. Weshalb die folgenden sich den ersten nicht ganz dicht anlegen und weshalb die außerhalb und nach oben zu von den vom Mikrocentrum an den Kern zu legenden Tangenten verlaufenden organischen Radien nicht gemäß ihrer Spannung gestreckt (wie in Fig. 86), sondern gebogen zwischen den beiden Fixierungspunkten verlaufen, ist unverständlich. Nimmt eine an zwei Punkten befestigte Faser zwischen diesen einen gebogenen Verlauf, so beweist dies, daß dieselbe sich nicht in Spannung befindet, wenn für die Annahme anderweitiger, auf dieselbe wirksamer Kräfte kein Grund vorliegt. Nur mit der Zuhilfenahme von Querverbindungen zwischen den gleichwertigen Mikrosomen, eine Annahme, die HEIDENHAIN absichtlich nicht macht, oder durch die Wirkungen irgendwelcher unbekannter physiologischer Kräfte wäre diese Schwierigkeit vielleicht zu überbrücken.

2) Würde das Mikrocentrum unter HEIDENHAIN's Voraussetzungen nur bis zur Mitte der Zelle dem Zuge der den Kern umspinnenden Fasern folgen, wenn der Durchmesser des Kernes kleiner wäre als der Radius der Zelle? Würden, wenn das an der Oberfläche des Kerns gelegene Mikrocentrum gerade die Mitte einnehme, die durch den Kern verursachte Störung im Gleichgewicht des Radiensystems soweit ausgeglichen sein, daß das Mikrocentrum nun nicht weiter nach dem Mittelpunkt des Kernes zu ausweichen würde, wenn ihm dazu etwa durch Verkleinerung des Kernumfanges Gelegenheit gegeben wäre?

Auch dann, wenn das Mikrocentrum in der Mitte der Zelle läge, wären noch die den Kern unmittelbar umspannenden Radien viel stärker gedehnt als alle anderen, und es ist nicht einzusehen, weshalb das Mikrocentrum, diesem Zuge nachgebend, nicht so lange folgen sollte, bis alle Radien annähernd gleich lang wären und gleiche Spannung hätten. Dies würde erst dann erreicht sein, wenn die halbe Peripherie des Kerndurchschnittes gleich dem Abstand des

Mikrocentrums von der dem Kern gegenüberliegenden entferntesten Punkte der Zellmembran wäre. Dann läge also das Mikrocentrum jenseits der Mitte in der Zellenhälfte, in der auch der Kern sich befindet und immer noch der Kernmembran dicht an. Es läßt sich also auf diese Weise nicht verstehen, weshalb das Mikrocentrum in der Mitte liegen bleibt, wenn der Umfang des von den organischen Radien umfaßten Kernes aus irgend welchen Gründen kleiner wird und dann sein Durchmesser geringer ist, als der Radius der kugelig gedachten Zelle, und weshalb es nicht weiter der sich peripherwärts zurückziehenden Kernmembran nachfolgt.

3) Kann es unter den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen infolge des von den Mikrosomen auf den Kern ausgeübten Druckes zu einer Einbuchtung desselben, zu einer Delle kommen? HEIDENHAIN<sup>1)</sup> sagt darüber folgendes: „Wir gehen von den sessilen Leukocyten des Kaninchens aus und zwar von jenen einfachen Formen, welche einen rein kugeligen Kern besitzen (Schema Figur 85). Das Mikrocentrum und die Sphäre werden bei diesen Zellen infolge der Dehnung der Radiärfäden mit Gewalt gegen die Kernoberfläche getrieben. Es wird mithin von der Gegend der Sphäre her ein stärkerer Druck auf den Kern ausgeübt und als unmittelbare Folgewirkung sehe ich jene kleinen Dellen oder Abflachungen der sonst convex gewölbten Kernmembran an, welche sich so überaus häufig in nächster Nachbarschaft der Sphäre am Kern finden.“ Dann heißt es ferner, es „kann diese intendierte Bewegung nicht auf Ursachen zurückgeführt werden, welche innerhalb der Sphäre liegen, sondern die Bewegung gegen den Kern hin ist nur als eine passive denkbar, als eine Folge der Bestrebungen gewisser organischer Radien, sich zu verkürzen.“ Einen gegenseitigen Druck können zwei Gegenstände nur dann aufeinander ausüben, wenn sie sich berühren, und nur da, wo sie sich berühren, und solange, wie sie sich berühren. Nun ist in Fig. 85 die dem Mikrocentrum am nächsten gelegene Stelle der Kernmembran die einzige, die weder mit den organischen Radien, noch mit dem Mikrocentrum infolge der Spreizung der Radien in direktem Kontakt steht, hier kann also auch weder vom Mikrocentrum, noch von der Sphäre oder ihren Strahlen ein Druck ausgeübt werden. Wird die Widerstandskraft der Kernmembran aus irgend welchen Gründen geringer als der von den organischen Radien auf den Kern ausgeübte Druck, so wird der Inhalt des Kernes zunächst

---

1) l. c. S. 508.

bestrebt sein, den kleinen freien Raum zwischen Mikrocentrum und Kernmembran auszufüllen da, wo kein Druck auf ihn ausgeübt wird, und wird hier die Kernmembran' vorbuchten müssen, bis sie das Mikrocentrum, an dem die organischen Radien inserieren, wirklich berührt. Das Entstehen einer Delle ist unter der Voraussetzung, daß der Kern interfilär liegt, nie und nimmer zu erklären.

4) Anders wäre es mit der Entstehung einer sattelförmigen Einschnürung des Kernumfanges. Diese aber ließe sich wieder nur dann verstehen, wenn unter den gleich langen organischen Radien einander gegenüberliegende, den runden Kern umfassende Radien stärkere Spannung gewännen als die anderen, und das widerspräche ja dem oben genannten Prinzip der gleichen Länge und gleichen Spannung. Man müßte die Hilfsannahme machen, daß in einer Richtung die Widerstandskraft des Kerns circular um ihn herum, abnähme, wenn man nicht dies Prinzip mit den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen verlassen wollte.

Aber selbst wenn man sich dazu entschliesse, würde dann die Thatsache damit vereinbar sein, daß das Mikrocentrum sich mit dem Fortschreiten der sattelförmigen Einschnürung, die ja durch den Zug der organischen Radien hervorgerufen werden soll, immer weiter von der sich zurückziehenden Oberfläche des Kerns entfernt, sobald es die Mitte der Zelle erreicht hat?

Findet von da an eine weitere Kontraktion der den wurstförmig gewordenen Kern umspannenden Fasern statt, als deren Folge ja von HEIDENHAIN die Umbildung des Kernes zu einer hufeisenförmigen bis ringförmigen (aber nicht geschlossenen) Gestalt angesehen wird, so ergiebt sich als unbedingte Folge, daß auch das Mikrocentrum diesem Zuge nachgeben muß, solange noch die Länge der den Kern umspannenden Fasern die Durchschnittslänge aller organischen Radien (Fig. 86 l. c.) übersteigt. Erst dann ist eine Entfernung des Mikrocentrums von der Kernoberfläche denkbar, wenn sich der Durchmesser derselben nun noch weiter verkleinert. Daß aber von da an die Kontraktion der den Kern umspinnenden Fasern nicht mehr als Ursache für eine weitere Gestaltsveränderung desselben geltend gemacht werden kann, wenn man nicht das Prinzip der gleichen Länge und gleichen Spannung aller organischen Radien gänzlich umstoßen und über den Kontraktionszustand derselben ganz willkürliche Ausnahmen machen will, liegt auf der Hand und bedarf weiter keiner Erklärung.

Es läßt sich also aus der von HEIDENHAIN entworfenen Theorie, daß alle organischen Radien ursprüng-

lich gleiche Länge und gleiche Spannung haben, in gleichen Abständen an der Zellperipherie entspringen und an dem Mikrocentrum endigen, und daß der Kern interfilar liegt, nicht eine einzige am Kern wahrnehmbare Gestaltsveränderung erklären. Die von diesen Voraussetzungen aus gemachten Ableitungen sind mechanisch unmöglich.

## II.

Es bedurfte daher einer Prüfung dieser Voraussetzungen, resp. der empirischen Grundlagen, auf welche die Theorie aufgebaut ist. Denn sollten sich diese als richtig herausstellen, so müßte das zu dem Schluß führen, daß eine Erklärung der in Frage stehenden Erscheinungen durch mechanische Prinzipien vorläufig überhaupt nicht möglich ist.

1) Ist es erwiesen, daß alle organischen Radien an der Zellperipherie, und zwar dort in gleichen Abständen von einander endigen und sich festheften?

Existieren thatsächliche, einwandsfreie Befunde, welche diese Annahme HEIDENHAIN's stützen? HEIDENHAIN sagt in seiner Abhandlung über Kern und Protoplasma: „Daß die Radiärstrahlen die Peripherie der Zelle erreichen, kann man sehr vielfach wahrnehmen; . . .“<sup>1)</sup> Es ist das zugleich die einzige von Beobachtungen ausgehende, auf dies Verhalten bezügliche Stelle, die ich hier gefunden habe.

In den neuen Untersuchungen heißt es dann<sup>2)</sup>: „Diese centrierten Protoplasmafäden laufen von dem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum aus bis unmittelbar an die Oberfläche der Zelle.“ Kurz vorher werden als Beispiele dafür die Figuren 65, 68, 69 angeführt. In Fig. 65 und 69 sehe ich eine ganze Zahl organischer Radien abgebildet, welche die Oberfläche nicht erreichen, und auch in Fig. 68 weite Strecken der Zellperipherie, von denen keine Radien entspringen. Und weiterhin bemerkt er: „Eine ähnliche, weit ausgedehnte Centrierung des Protoplasmas bei ruhenden Zellen ist von HERMANN (44; Taf. XXXI, Fig. 12) und VAN DER STRICHT (90; Fig. 21) auch bei anderen Objekten aufgefunden worden.“

Nun zeigt aber Fig. 12 von HERMANN um das Mikrocentrum herum ein nach allen Richtungen hin gleichmäßig entwickeltes Strahlensystem, von dem nicht ein einziger Strahl bis an die Pe-

1) l. c. Kern und Protoplasma, S. 148.

2) l. o. S. 497.

riperie zu verfolgen ist, und mindestens ein Drittel der gezeichneten direkt auf die Oberfläche des Kerns gerichtet ist, ohne daß auch irgend etwas von Auseinanderspreizungen zu bemerken wäre.

Daß HEIDENHAIN aber für dies Verhalten die citierte Fig. 21 von VAN DER STRICHT anführt, scheint mir so wenig für seine Anschauungen zu sprechen, da hier weder von einem Centrosom, noch von dem Verlauf der organischen Radien etwas deutliches zu sehen ist, daß ich zur Erklärung einen Druckfehler oder eine Verwechslung annehmen zu dürfen glaube.

Mir scheint danach die Angabe HEIDENHAIN's, daß alle organischen Radien an der Zellperipherie, und zwar in gleichen Abständen von einander endigen, durch die Thatsachen nicht gestützt zu sein und auch mit keiner Beobachtung anderer Untersucher im Einklang zu stehen.

2) Ist es erwiesen, daß der Kern in interfilare Räume des Strahlensystems eingeschoben ist, daß durch ihn eine Auseinanderspreizung der Sphärenstrahlen verursacht wird und dadurch das Mikrocentrum an die Oberfläche der Kernmembran zu liegen kommt, wenn sein Durchmesser größer wird als der Radius der kugelig gedachten Zelle?

HEIDENHAIN<sup>1)</sup> sagt dazu: Es „haben HERMANN (44; Fig. 14) und ich (41; Fig. 9 u. 14, hier wiederholt in Fig. 68) Abbildungen gegeben, aus denen unmittelbar hervorgeht, daß der Kern sich unter Umständen mit einem gewissen Anteil seines Umfanges in die Masse der Sphäre einschieben kann, so daß dadurch die Sphärenstrahlen im eigentlichen Sinne des Wortes auseinandergespreizt werden. In diesen Fällen wird der Kontur der Sphäre, welcher durch den VAN BENEDEN'schen Körnerkranz gegeben ist, einerseits, nämlich in der Nachbarschaft des Kerns, unvollständig“.

Was zunächst die Fig. 14 HERMANN's angeht, so ist gegen die Wahl dieses Beispiels geltend zu machen: 1) daß man hier von einem Mikrocentrum und von einer Sphäre eigentlich nichts sieht, und es daher nicht wohl möglich ist, über die Anordnung der Strahlen zu demselben etwas Sicheres auszusagen. 2) daß im allgemeinen Spermatocten Zellen sind, welche hochgradige sekundäre Veränderungen in ihrer Kern- und Protoplasmastruktur zeigen. FLEMMING hat dies für die Spermatocten des Salamanders nachgewiesen und ich werde gerade auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt noch genauer zurückkommen. Namentlich aber geht

1) l. c. S. 504.

dies aus den vortrefflichen Untersuchungen BRAUER's<sup>1)</sup> über die Spermatogenese von *Ascaris megalcephala* hervor. Bei *Ascaris megalcephala univalens* liegt das Centrosom innerhalb der Kernmembran, bei *Asc. megl. bivalens* außerhalb derselben im Zellprotoplasma, bevor die Karyokinese durch die Teilung derselben eingeleitet wird.

Diese Zellen sind also nicht geeignet, um aus Befunden an ihnen allgemeingiltige Gesetze abzuleiten.

Was dann die von HEIDENHAIN zum Beweis herangezogenen Leukocyten betrifft, so wird hier auf Fig. 68 und 69, und Fig. 51 der früheren Arbeit verwiesen. Nun ist Fig. 69 nicht ein-, sondern zweikernig, käme also deshalb schon nicht in Betracht. Dann sieht man hier nur an einem der Kerne eine Auseinanderspreizung der Strahlen des Radiärsystems. Auf den anderen Kern laufen Strahlen zu und scheinen an seiner Oberfläche zu endigen. Außerdem zeigt die von HEIDENHAIN der VAN BENEDEN'schen Körnerschicht gleichgesetzte Mikrosomen-Reihe auch noch an einer anderen Seite eine Unterbrechung, ohne daß hier eine Auseinanderspreizung der Strahlen erfolgt wäre. Also: die Unterbrechung der Mikrosomen-Reihe beweist nichts für eine Auseinanderspreizung.

Fig. 51 zeigt vom Mikrocentrum nach allen Richtungen hin gleichmäßig entwickelte Strahlen und gar keine Auseinanderspreizung. Viele scheinen direkt an der Kernmembran zu endigen. Die beiden auffälligsten konzentrischen Mikrosomenreihen sind gar nicht allein an der Kernseite, sondern auch nach rechts oben unterbrochen.

Es bleibt also als einzige Figur, welche den von HEIDENHAIN gemachten Angaben einigermaßen gerecht wird, Fig. 14 (wiederholt in Fig. 68) übrig.

Meinen Erfahrungen nach kommt nun bei Leukocyten ein solches Verhalten der organischen Radien zum Mikrocentrum und zum Kern nicht vor, sondern die einkernigen ruhenden Leukocyten zeigen im allgemeinen ganz die gleiche Anordnung, wie sie im vorigen Abschnitt von den ruhenden Spermatogonien und den Zwischenformen zwischen Spermatogonien und Spermatocyten dargestellt ist. Meine Erfahrungen sind natürlich nur geringe.

Aber selbst wenn man von ihnen ganz absieht und nur

1) A. BRAUER, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.

— Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosoms. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1893.

HEIDENHAIN'S eigene Untersuchungen berücksichtigt, so wird man nicht außer Acht lassen dürfen, daß die Auswahl dieser Zelle (Fig. 68) als Grundlage für eine allgemeine Theorie keine glückliche ist. Die hier zur Darstellung gebrachten Verhältnisse haben jedenfalls keine allgemeine Giltigkeit, nicht einmal für Leukocyten, und können daher nicht als Ausgangspunkt für eine Theorie dienen.

3) Ist es bewiesen, daß die um das Mikrocentrum radiär angeordneten Fibrillen während der Zellenruhe Kontraktibilität und Spannung besitzen?

HEIDENHAIN sagt <sup>1)</sup>: „Ein Zellenfaden zeigt sich mithin . . . zusammengesetzt aus einer abwechselnden Reihe dunkler und heller Querstücke, wie dies auch bei der quergestreiften Muskelfibrille der Fall ist. Mit E. VAN BENEDEN habe ich diese Quergliederung des Zellenfadens der Quergliederung der Muskelfibrille gleichwertig erachtet,“ und verweist auf seine frühere Arbeit über Kern und Protoplasma.

Hier finden sich die Angaben: „daß die längeren unter ihnen deutlich die schmälere sind gegenüber den kürzeren. Der jeweils vorhandene Grad der Kontraktion oder Erschlaffung des Protoplasmafadens findet seinen Ausdruck im Dicken-Durchmesser;“ ferner: „daß die Anzahl der intensiv färbaren Querglieder des Zellenfadens (Mikrosomen) im allgemeinen um so geringer erscheint, je kürzer derselbe ist. Setzt man voraus, daß im Zustande völliger Erschlaffung alle organischen Räden die gleiche Länge haben, nimmt man ferner an, daß auf jedem Strahl thatsächlich die gleiche Anzahl von Mikrosomen vorhanden ist, so folgt, daß innerhalb der stark kontrahierten Fäden immer eine Reihe von Mikrosomen zu einer in sich nicht mehr auflösbaren Gruppe zusammenrücken müssen. Der Vergleich mit der Fibrille des quergestreiften Muskels am ruhenden und thätigen Zustande liegt auf der Hand: auch bei ihr nimmt die Anzahl der färbaren Querglieder beim Uebergang in den kontrahierten Zustand — wenigstens scheinbar — ab“ <sup>2)</sup>.

Wie schon oben bemerkt, vermag ich die Annahme HEIDENHAIN'S, daß auf gewissen Strecken der Räden einzelne Mikrosomen miteinander verschmelzen, während die übrigen getrennt bleiben, und daß dadurch eine Abnahme ihrer Zahl bedingt werde, allein

1) l. c. 498, 499.

2) Kern und Protoplasma, S. 148.

nicht als für den Vergleich mit quergestreiften Muskelfibrillen ausreichend zu bezeichnen.

Ich finde bei HEIDENHAIN keine Thatsache, welche dafür angeführt werden könnte, daß diese Fibrillen einen Zug auf ihre Ansatzpunkte ausüben; denn erst dadurch könnte ihre Kontraktilität festgestellt werden. Die Beobachtung der Verschiedenheit ihrer Dicke, die übrigens anzuzweifeln ist, und der Verschiedenheit der Zahl der Mikrosomen scheint mir allein für sich nichts zu beweisen.

Als nachgewiesen zu betrachten ist die Kontraktilität der bei der Karyokinese auftretenden differenzierten Mantelfasern der Zellen des Salamanders. Diese aber haben ihren mikrosomalen Bau verloren und können nicht mit quergestreiften, sondern höchstens mit glatten kontraktilen Fasern verglichen werden. Die Art ihrer Funktion, ein dauernder gleichmäßiger, über lange Zeit hin ausgedehnter Zug steht damit in Einklang.

Diese Fasern haben ferner die Querverbindungen mit ihren Nachbarfibrillen verloren und verlaufen entweder einzeln (wie in den Zellen der Triton-Gastrula) oder zu zweien zu einem Bändchen vereinigt vom Pol zu den Schleifenmuskeln. Als nachgewiesen zu betrachten ist weiterhin die Kontraktilität der cônes principaux des Ascariseies. Auch diese haben ihren mikrosomalen, quergliederten Bau verloren (v. o.). Dies sind die höchstdifferenzierten, aus organischen Rädien hervorgehenden kontraktilen Fibrillen.

Die Quergliederung, der mikrosomale Bau und das Vorhandensein von Querverbindungen zwischen Mikrosomen gleicher Ordnung ist schon von BOVERI als ursprünglicherer Zustand angesehen worden (v. o.), der mit dem Bau der quergestreiften Muskelfaser nur ganz oberflächliche und nicht in der Gleichheit der Funktion begründete Ähnlichkeit zeigt.

Ich kann somit die Grundlagen, auf welche M. HEIDENHAIN seine Theorie aufgebaut hat, nicht als ausreichende bezeichnen und vermag den Voraussetzungen, die er macht und die mir zum Teil unbewiesen, zum Teil unrichtig erscheinen, nicht zuzustimmen.

### III.

Daraus folgt für mich, daß auch die Konsequenzen, welche HEIDENHAIN aus seiner Theorie für die Erklärung der Mechanik der Karyokinese zieht, nicht zulängliche sein und den Thatsachen gerecht werden können.

HEIDENHAIN sagt<sup>1)</sup>: „Es ist nun klar, daß wenn für eine ruhende Zelle die Notwendigkeit eintritt, sich zu teilen, . . . daß dann in diesem Augenblicke in der Zelle schon zwei Tochtterradiärsysteme implicite gegeben sind, welche nur noch die Aufgabe haben, sich zu trennen. Diese Trennung geschieht durch die Teilung des Mikrocentrums und das Auftreten der Centralspindel (Fig. 87 A). Für die beiden Tochtterradiärsysteme tritt nun sofort wieder jenes Prinzip in Geltung, welches schon die innere Form der Mutterzelle beherrschte und auf Grund dessen die organischen Radien eines centrierten Systems (unter einfachen inneren und äußeren Bedingungen) alle dem gleichen Zustande der inneren Spannung zustreben, oder anders ausgedrückt: auf Grund dessen sie einer mittleren, ihnen durchschnittlich zukommenden Länge sich zu nähern suchen. Die ursprüngliche Gleichgewichtslage der ruhenden Zelle (Fig. 85) ist einmal gestört durch das Auftreten der Spindelfigur (Fig. 87 A), und nun streben die Tochtterradiärsysteme sofort einer neuen Gleichgewichtslage zu (Fig. 87 B). Da nun infolge des Wachstums der Centralspindel und wegen der allmählichen Auflösung der Kernmembran die über die Kernoberfläche hinweggebogenen gedehnten Fäden in der Lage sind, sich verkürzen zu können, so kommt es schließlich . . . zur Bildung jener wunderbar gleichmäßig ausgestalteten dicentrischen Figur (87 B)“<sup>2)</sup>.

Teilt sich also das Mikrocentrum behufs Einleitung der Karyokinese, so sind nach HEIDENHAIN von nun an auf das eine die eine Hälfte der organischen Radien centriert, auf das andere die andere Hälfte. HEIDENHAIN giebt dies zwar nicht ausdrücklich an, aber ich schließe es aus der Darstellung in seinem Schema (Fig. 87 A)<sup>3)</sup>.

Angenommen, dies wäre richtig, und es fiele nun auch durch die Auflösung der Kernmembran der Widerstand weg, den dieselbe dem Ausgleich der Spannungsdifferenzen entgegengesetzt hat, so würden sich die gedehnten organischen Radien so lange kontrahieren, bis sie alle gleich lang sind, bis also die beiden geteilten Mikrocentren in die Mitte der Zelle dicht nebeneinander zu liegen kommen, vorausgesetzt, daß die sie vereinigenden Kräfte der Centrodese noch ebenso groß wären wie der ihnen entgegen-

1) l. c., S. 714.

2) Vergl. ferner l. c. S. 678 in 127.

3) Vergl. außerdem S. 672 in 125.

wirkende Zug. Die Spannung der organischen Radian hätte nun das Minimum des in der ruhenden Zelle möglichen erreicht. Besitzt die Verbindung der Centrodese aber Nachgiebigkeit (und dies ist ja durch das Wachstum der Centralspindel gegeben), so wird die Summe der auf die beiden Mikrocentren wirksamen Kräfte sich noch um etwas mehr vermindern können.

Das linke Mikrocentrum (vergl. die Schemata HEIDENHAIN's) wird sich, wenn es auf der durch die Mitte der Zelle gehenden Spindelachse angekommen ist, so weit nach links von dem Mittelpunkt verschieben, bis von einer durch dasselbe senkrecht zur Spindelachse gelegten Ebene rechts und links die Summe aller auf dasselbe in entgegengesetzter Richtung wirksamen Kräfte gleich ist. Dasselbe gilt *ceteris paribus* für das rechte Mikrocentrum. Diese Grenze würde in Fig. 87 B schon weit überschritten sein. Über diese Grenze hinaus ist aber eine weitere Entfernung der beiden Mikrocentren von einander durch auf sie von den organischen Radian ausgeübten Zug unter den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen der möglichst gleichen Länge und gleichen Spannung aller organischen Radian und ihrer Insertion an der Zellmembran in gleichen Abständen vollkommen undenkbar. Die Spannungsdifferenzen haben sich soweit als irgend möglich ausgeglichen, und damit muß jede weitere Bewegung aufhören.

HEIDENHAIN nimmt an, daß dieser Moment erst im Monasterstadium eingetreten ist.

„Wenn ich hier auch nicht so weit gehe wie BOVERI (l. c. p. 110)<sup>1)</sup>, zu sagen, daß dieser Ruhezustand vielleicht der Ruhezustand *par excellence* im Leben der Zelle sei, so muß ich nach meinen Grundsätzen und Erwägungen doch auch<sup>2)</sup> behaupten, daß das Spiel der Kräfte auf diesem Stadium der Mitose für einige Zeit als völlig ausgeglichen<sup>3)</sup> zu betrachten sei.“

Bei dem Versuch einer Erklärung des weiteren Verlaufes muß HEIDENHAIN selbst denn auch seinem Prinzip untreu werden. „Erst späterhin beginnt dann eine physiologische<sup>3)</sup> Verkürzung

1) l. c. Zellstudien. Jen. Zeitschr. 1888, S. 794.

2) Im Urtext nicht gesperrt gedruckt.

3) Der Ausdruck *physiologisch* scheint mir hier doch nicht ganz am Platze zu sein, denn die Physiologie ist die Wissenschaft von Naturgesetzen und den aus ihnen zu erklärenden Erscheinungen, speziell der Biologie. Die hier in Frage stehende Verkürzung ist aber dem vorher von HEIDENHAIN aufgestellten Prinzip der ursprünglichen Identität der organischen Radian, einem physiologischen Gesetz, zuwider und hieraus nicht erklärbar.

der Polfäden (Schema Fig. 87 C u. D), welche nachmals während der Telokinese wiederum so weit wie nur irgend möglich zum Ausgleich kommt.“

Falls ich nicht ganz im Irrtum bin, scheint mir auch, daß in Bezug auf die Spannungsverhältnisse im Stadium der chromatischen Muttersternfigur HEIDENHAIN BOVERI's Ausführungen mißverstanden hat. Denn ich glaube mit BOVERI einig zu sein, wenn ich annehme, daß im Monasterstadium zwar eine gewisse Zeit fast völlige Ruhe herrscht, die Spannung aber bis zum Moment des Auseinanderweichens der Tochtersegmente, also bis zum Ende des Monasterstadiums dauernd ansteigt und hier ihren Höhepunkt vor dem plötzlichen Abfall erreicht.

„Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke.“ Diese Annahme „involviert den weiteren Satz, daß von zwei verschieden langen Fibrillen die längere weniger kontrahiert ist und demnach . . . . die stärkere Wirkung auszuüben vermag“<sup>1)</sup>.

„Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente . . . . . bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte. Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung<sup>2)</sup> gehalten waren, müssen sich kontrahieren“<sup>3)</sup>. „Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren“<sup>3)</sup>, weil sie vom „Zustande möglicher Verkürzung“ am weitesten entfernt sind. Daß sie aber in diesem Moment die stärkste Dehnung haben, die überhaupt während der ganzen Karyokinese vorkommt, folgt aus BOVERI's Ausführungen auf S. 787 und 788. Durch die Verkürzung der stärker entwickelten Verbindungfasern zwischen Polen und Chromosomen wird eine gegenseitige Annäherung der beiden Pole und dadurch eine Entfernung von den Ansatzpunkten der cônes antipodes und eine Dehnung derselben bewirkt, durch die ihre Spannung bis zum Maximum im Moment der Trennung der Tochtersegmente ansteigt.

Wenn nun HEIDENHAIN annimmt, „daß das Spiel der Kräfte auf diesem Stadium der Mitose für einige Zeit als völlig ausgeglichen zu betrachten sei“, so ist er zwar ebenso weit gegangen wie BOVERI, aber in entgegengesetzter Richtung.

Ich kann mich also in keiner Beziehung HEIDENHAIN's über

1) Zellenstudien, S. 786.

2) Im Urtext nicht gesperrt.

3) l. c. S. 795.

die Struktur des Protoplasmas gewonnenen theoretischen Anschauungen anschließen <sup>1)</sup>).

Aber auch demjenigen, welcher mit HEIDENHAIN nicht übereinstimmen kann, werden die durch seine vortrefflichen Arbeiten erzielten Fortschritte in der Untersuchungsmethode und in der dadurch in so hohem Maße geförderten Kenntnis des Protoplasmas eine reiche Quelle der Anregung und des Nutzens für eigene Untersuchungen sein.

### VIII. Versuch einer vergleichenden Morphologie der Zellteilung.

Vorbedingung für den Beginn der Karyokinese ist die Anwesenheit von zwei Centrosomen. Gewöhnlich — und beim Salamander gilt dies wahrscheinlich für alle Zellen — sind schon während der Zellenruhe die zwei für die nächste Karyokinese bestimmten Centrosomen vorhanden. Das alte Strahlensystem verfällt während der Zellenruhe mehr und mehr der Rückbildung, und mit Beginn der Karyokinese bildet sich um jedes einzelne Centrosom ein neues Strahlensystem. Diese neugebildeten Strahlen sind morphologisch und physiologisch ursprünglich alle von ganz gleicher Beschaffenheit, die Winkel, welche nächstbenachbarte Strahlen miteinander bilden, sind stets gleich. Ist die Länge der Strahlen gleich der halben Entfernung der beiden Centrosomen voneinander geworden, so berühren sich diese beiden Strahlensysteme. Erfolgt ein weiteres gleichmäßiges Wachstum aller Radien derselben, so kommt es zu einem gegenseitigem Druck beider aufeinander, wenn wenigstens den Strahlen die Möglichkeit genommen ist, sich ineinander hineinzuschieben und sich zu durchkreuzen. Wenn nun die Mikrosomen Knotenpunkte eines netzförmigen Fadenwerkes (VAN BENEDEN) sind, so ist eine Durchkreuzung nur bis zu der äußersten, in dem Strahlensystem vorhandenen Mikrosomen-Reihe ohne Zerreißen dieser Querverbindung möglich. Zerreißen also diese Querverbindungen nicht, so müssen die Centren der beiden Systeme sich in dem Maße voneinander entfernen wie die mit der Verbindungslinie derselben zusammenfallenden Strahlen sich verlängern; diese und die ihnen benachbarten werden zugleich die

---

1) Die Differenzen waren größer, als ich anfangs, in meiner früheren kurzen Mitteilung, annahm. (Zur Morphologie der Centralspindel. Diese Zeitschrift, Bd. XXVIII, N. F. XXI, S. 473.)

sein, welche für diese Entfernung der Centren voneinander hauptsächlich die Kraft producieren, welche also für diese erste Funktion am meisten in Anspruch genommen werden.

Mit der vermehrten Inanspruchnahme steigt die Leistungsfähigkeit. Diese Erfahrung kann man bei fast allen Organen des Körpers machen. Erst wenn die Inanspruchnahme über ein gewisses Maß hinausgeht, tritt Ermüdung und Herabsetzung der Leistungsfähigkeit ein. Dasselbe glaube ich auch auf die Organe der Zellen anwenden zu dürfen. Auf die erhöhte Inanspruchnahme reagieren die organischen Radien durch eine erhöhte Leistungsfähigkeit. Es ist nun eine längst bekannte und mit einer großen Zahl von Beispielen belegte Thatsache, daß solche Organe, welche während des Lebens eines Individuums besonders beansprucht werden, bei einer Zahl von Nachkommen vollkommener und stärker angelegt werden, bei denen nämlich, welche infolge davon im Kampf ums Dasein bevorzugt sind, und überleben.

Macht man diese Annahme auch für die organischen Radien, so ist es erklärlich, daß diejenigen Radien, welche mit der direkten Verbindungslinie der beiden Centrosomen zusammenfallen und die ihnen nächst benachbarten unter den gemachten Voraussetzungen in der Folge der Generationen eine höhere Ausbildung erfahren müssen, und eine solche höhere Ausbildung haben sie thatsächlich im Ei von *Ascaris megalcephala* schon gewonnen. Diese Radien, welche die *fibres réunissantes* bilden, sind es also in erster Linie, deren Wachstum als die Ursache für das Auseinanderweichen der Centren anzusehen ist. Treffen die sich vergrößernden Radiensysteme auf die Kernmembran, so werden diejenigen Radien, welche zuerst dieselbe erreichen, einem Druck ausgesetzt sein und andererseits einen Druck auf die Kernmembran ausüben. Giebt die Kernmembran trotz des Wachstums dieser Strahlen nicht nach, so muß von nun an die Richtung, in welcher die Bewegung der Centren erfolgt, geändert werden. Sie muß nun in der Diagonale des Parallelogramms der Kräfte stattfinden, dessen Seiten gegeben sind in der durch das Wachsen bedingten Expansionskraft einerseits derjenigen Radien, welche mit der Verbindungslinie der beiden Centren zusammenfallen, und andererseits derjenigen, welche auf die Membran getroffen sind. Als der Endeffekt davon ist die Lagerung der Centren bei Beginn der Monasterbildung in der Mitte jeder Zellenhälfte anzusehen. Abgesehen von den durch die Verbindung gewisser Fasern mit Chromosomen bedingten Abweichungen findet sich dieser Vorgang in der annähernd

ursprünglichsten Form im Ei von *Ascaris megalocephala* verwirklicht.

Es ist also die Expansionskraft der aufeinander und auf die Zellmembran treffenden Radian, welche die Wanderung der Pole bis zum Monasterstadium hervorbringt.

In den Zellen des Salamanderhodens, welche ich vorwiegend untersucht habe, verläuft der Vorgang anders. Diese unterscheiden sich auf den ersten Blick von dem Ei des Pferdespulwurms durch das Verhältnis der Masse des Kerns zu der des Zellenprotoplasmas. Die Masse des Kerns hat hier bei weitem das Übergewicht. Beginnen die beiden Centrosomen sich voneinander zu entfernen, so kommt es schon sehr früh zu Verbindungen mit den Elementen des Kerns, mit den Chromosomen, und da ihre Masse eine verhältnismäßig große ist, so ist der Widerstand, welchen sie der Entfernung der Centrosomen durch die mit ihnen gewonnene Verbindung entgegensetzen, ein sehr beträchtlicher. Die Inanspruchnahme derjenigen Radian, durch welche eine Entfernung der Centren verursacht wird, wird infolgedessen eine wesentlich andere sein. Andere Radian sind es hier, welche eine höhere Inanspruchnahme und infolgedessen auch eine höhere Ausbildung erfahren, nämlich diejenigen, welche der Richtung folgen, in welcher die Centren ausweichen würden, wenn sie dem Zuge der zwischen den Polen und den Chromosomen entstandenen Verbindungen nachgeben würden, und diejenigen Radian, welche in der Nachbarschaft der erstgenannten verlaufen.

Lebenswichtige Organe werden in der Ontogenie schon frühzeitig umfangreicher und kräftiger angelegt als minder bedeutungsvolle.

Bevor es hier in den Spermatogonien des Salamanders zur Bildung der phylogenetisch älteren fibres réunissantes kommt, treten schon die Fasern der Centralspindel, entsprechend den durch die Massenzunahme des Kerns umgestalteten Verhältnissen, auf. Diese treffen im Winkel aufeinander, vereinigen sich miteinander in der so charakteristischen Bogenform und übernehmen nun zugleich die einstweilige Funktion der fibres réunissantes und machen ihre Ausbildung entbehrlich. Ob diese überhaupt noch zur Anlage kommen oder nicht, kann nicht entschieden werden, da sie dann von Fasern der sich streckenden Centralspindel nicht abgrenzbar wären; jedenfalls müssen sie erst später unter den ursprünglich nach allen Richtungen gleich ausgebildeten Fasern der beiden

Radiensysteme auftreten, als die Fasern der Centralspindel. Diese Erscheinung würde dann als Heterochronie zu bezeichnen sein.

Phylogenetisch jüngere, neu erworbene Organe kommen in der Ontogenie früher als ältere zur Ausbildung, wenn letztere ihre Bedeutung gegenüber den ersteren, den neuen Verhältnissen besser gerecht werdenden verloren haben und zur Rückbildung kommen.

Daraus erklärt sich die Centralspindel-Entwicklung, wie sie sich bei den Generationen der Spermatocyten vollzieht, welche auf die von mir vorwiegend untersuchten Spermatogonien und die Übergangsformen zwischen Spermatogonien und Spermatocyten folgen.

Von allen um jedes Centrosom entwickelten Fasern werden die, welche später der Centralspindel angehören, zuerst gebildet, noch bevor es zu einer allgemeinen, nach allen Seiten hin gleichmäßig entwickelten Strahlung kommt.

Ja, bei den Spermatocyten, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören, wird die Centralspindel schon zugleich mit der Teilung des Centrosoms angelegt, es besteht eine „primäre Centrodese“ (HEIDENHAIN). Ein Stadium, in dem die Strahlung nach allen Richtungen hin um jedes Centrosom gleichmäßig ist, giebt es hier nicht, es wird vollständig übersprungen (outogenetische Abkürzung). Die Centralspindel bildet sich schon lange, bevor die Mantelfasern auftreten, obgleich diese phylogenetisch als die älteren und ihre Wirksamkeit ursprünglich als die Ursache für die Heranbildung der Centralspindeln anzusehen ist.

Während der Ontogenie des Hodengewebes (Histogenie, Histo-ontogenie) werden von den Generationen der Zellen eine Zahl der Formen wieder durchgemacht, welche in der Reihe der Vorfahren sich von dem zu Anfang dargestellten ursprünglichen Verhalten aus nur langsam entwickelt haben. Die Ureiern ähnlichen Samenmutterzellen sind in ihrer Ontogenie (Cytogenie, Cyto-ontogenie) die primitivsten und vermitteln so einen Vergleich der durch Cänogenien veränderten Entwicklung der späteren Generationen der Spermatocyten mit der des Eies von *Ascaris megalcephala*.

An der Centralspindel treten diese Verhältnisse am deutlichsten hervor. Die Histogenie ist eine Wiederholung der Phylogenie der Gewebe.

Die „primäre Centrodese“ ist also meiner Ansicht nach als eine ganz sekundäre Bildung, als eine Cänogenie aufzufassen.

Auch hierin weichen meine Resultate wesentlich von den Anschauungen HEIDENHAIN's ab.

„Die bisherigen Erfahrungen über Karyokinese lehren ganz unzweifelhaft, daß die Centralspindel dort, wo sie vorhanden ist, allmählich hervorwächst aus einer außerordentlich geringen Substanzmasse, welche bei Gelegenheit der Trennung der Centrosomen zwischen diesen erscheint. Ich habe ferner versucht zu zeigen, daß die Centralspindel ihrer ursprünglichen Masse nach sich aus der Substanz der Centrosomen selbst herleitet (Absatz 124), und glaube, daß dieser Nachweis mir gelungen ist. **Centralspindel und Centrosomen bilden mithin der Genese nach ein Ganzes.** Da wir nun in der aus dem Mikronucleus der Infusorien hervorgehenden Spindelfigur eine Centralspindel vor uns haben, so folgere ich, daß die Centrosomen der Metazoen polare (eventuell weiterhin fortentwickelte) Abgliederungen der Spindelfigur des Mikronucleus sind, welche ihrerseits wiederum die Fähigkeit haben, die Mikronucleusspindel, das ist die Centralspindel, aus sich hervorgehen zu lassen“<sup>1)</sup>).

In Absatz 124<sup>2)</sup> heißt es: „Daß aus ihr (aus der Centrodese) die Centralspindel hervorgeht, halte ich für zweifellos...“ „Es fragt sich nun aber, in welchem Verhältnis diese Masse der Genese nach zu den Centrankörpern steht. Man kann sie von diesen selbst, man kann sie gewiß auch von der Substanz der Astrosphäre, von den inneren Enden der Sphärenstrahlen, herleiten. Ich neige mich der ersteren Ansicht zu und zwar lediglich darum, weil diese Vorstellung sehr einfach ist zu denken, daß bei der Separation zweier Centrosomen sich die in Rede stehende Substanzmasse aus der Masse der Centrosomen in minimaler Menge herauspinnt, und daß sie dann sogleich bis zu dem Umfange anwächst, wie wir ihn in der ruhenden Zelle vor uns haben.“

Ich muß gestehen, daß mir diese Ausführungen HEIDENHAIN's ziemlich unverständlich sind. Am wenigsten aber kann ich in ihnen etwas Beweisendes für die Zusammengehörigkeit von Centrosom, Centrodese und Centralspindel erblicken, wie ich mir die Sache auch überlegen mag.

In Abschnitt 20 (S. 480) sagt HEIDENHAIN: „Hierüber kann ich sagen, daß in den relativ seltenen Fällen, in denen ich die

---

1) l. c., S. 686.

2) l. c., S. 671.

Centrosomen um eine Strecke von 1—2  $\mu$  voneinander entfernt vorfand, zwischen beiden ein dunkler Streifen, eine Substanzbrücke sichtbar war, welche ich auf eine Dehnung und ein Wachstum der primären Centrodese zurückführe. Dieser Streifen ist offenbar die junge Spindelfigur HERMANN's, die Centralspindel, und ich füge hier ausdrücklich hinzu, daß ich an weiter entwickelten Spindelfiguren der Lymphocyten des Salamanders deutlich von Pol zu Pol durchgehende Fasern habe unterscheiden können, daß also jedenfalls eine Centralspindel im Sinne HERMANN's vorhanden sein muß. Mithin ist auch die in der primären Centrodese enthaltene Substanz nichts anderes als die Materie, aus welcher sich die Centralspindel durch Assimilation, Wachstum und Differenzierung hervorbildet, ja sie ist geradezu die **Anlage der Centralspindel**, welche beim Lymphocyten schon bei der ruhenden Zelle vorhanden ist.“

HEIDENHAIN hat die Entwicklung der Centralspindel an den Leukocyten (um die es sich hier handelt) nicht studieren können, weil es zu schwer ist, „derjenigen frühen mitotischen Prophasen habhaft zu werden, bei welchen die Teilung des Mikrocentrums, das Auseinanderweichen der bereits vorgebildeten Centralkörper, ihre allmähliche Entfernung zur Bildung der Spindelpole statthat“.

Er hat bei Centrosomen, welche 1—2  $\mu$  voneinander entfernt waren, zwischen beiden einen Streifen, eine Substanzbrücke gesehen und bei entwickelten Spindelfiguren die ohne Zweifel vorhandenen Fasern der Centralspindel. Er hat die Vermutung gehabt, daß die erwähnte Substanzbrücke die Anlage der Centralspindel ist, und mit den ähnlichen, von HERMANN im Hoden von *Salamandra maculosa* gefundenen Bildungen vergleichbar ist. Da er nun ferner glaubt, festgestellt zu haben, daß diese Substanzbrücke aus den Centrosomen hervorgeht oder umgekehrt, so schließt er, daß Centralspindel und Centrosomen im allgemeinen der Genese nach ein Ganzes bilden, und glaubt, daß ihm der Nachweis dafür gelungen sei.

Aus meinen Studien über die Spindelentwicklung glaube ich folgern zu dürfen, daß HEIDENHAIN mit seinen Vermutungen nicht auf dem rechten Wege gewesen ist.

Ich glaube bewiesen zu haben, daß die Centralspindelfasern sich aus bestimmten Gruppen von Strahlen, welche ursprünglich allen anderen um die Centrosomen herum entwickelten Strahlen morphologisch und physiologisch ganz gleich waren, durch höhere

Differenzierung hervorgebildet haben, und daß die Centralspindelentwicklung bei den Spermatocyten von *Salamandra maculosa*, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören — und nur für diese hat dies Giltigkeit — eine cänogenetisch veränderte ist, daß die hier vorhandene primäre Centrodese eine sekundäre Bildung ist, die aber genetisch nichts mit den Centrosomen zu thun hat, sondern wie die Centralspindel der Zellgenerationen, von denen die Spermatocyten abstammen, aus den Strahlen des Radiensystems sich entwickelt hat.

Damit stehe ich also auf einem Standpunkt, der dem HEIDENHAIN's diametral entgegengesetzt ist.

„Die Centrialkörper der Zellen der Metazoen sind Neubildungen, welche aus dem Mikronucleus einzelliger Geschöpfe und zwar auf Grund der achromatischen Substanz desselben sich hervorgebildet haben“ . . .<sup>1)</sup>.

„Die aus dem Mikronucleus der Infusorien entstehende Spindel mit durchgehenden Fasern ist identisch mit der Centralspindel HERMANN's“<sup>2)</sup>.

„Die in dem Mikrocentrum der Lymphocyten enthaltene „achromatische“ Substanz, welche eine primäre Centrodese bewerkstelligt und aus sich die Centralspindel hervorgehen läßt, ist gleichwertig mit eben jenen achromatischen Bestandteilen des Mikronucleus der Infusorien, welche bei diesen die Spindel aus sich entstehen lassen“<sup>3)</sup>.

Also die achromatische Substanz, aus der sich die Centralspindel der Metazoen und die Mikronucleusspindel der Infusorien entwickelt, ist nach HEIDENHAIN das Primäre. Alles andere, die Centrosomen, die Fasern des Spindelmantels und die Polstrahlen sind sekundäre Bildungen, die erst „im Laufe der Phylogenese zu jener Zeit erworben worden“ sind, „als der Makronucleus die Lieferung der Chromosomen übernahm“.

HEIDENHAIN hat auch hier wieder eine Zellengruppe zur Grundlage für seine Theorie gemacht, welche eine so einseitig entwickelte, hoch differenzierte ist, wie kaum eine zweite existiert. Die einfacheren Verhältnisse, aus denen sich die des Infusorien-

---

1) l. c. Neue Untersuchungen, S. 692, Absatz 135.

2) l. c., S. 687, Absatz 132.

3) l. c., S. 689.

körpers hervorgebildet haben, sind so gut wie völlig unbekannt; das gilt sowohl für den Kern und Nebenkern, wie für die übrigen Zellorgane der Infusorien. Soviel scheint mir aber sicher zu sein, daß sie als ein der ehemaligen vermutlichen Stammgruppe der Metazoen morphologisch fernstehende ganz eigenartig differenzierte Gruppe der Protozoen anzusehen sind. Die Ausdehnung der in ihnen vorhandenen sekundären Umgestaltungen, Cänogenien und ontogenetischen Abkürzungen entzieht sich im Einzelnen vorläufig jeder Beurteilung, da hier die Genese der einzelnen Zelle (Cyto-Ontogenie) eine sehr kurze und außerordentlich schwer zu untersuchende ist, und eine Histogenese (Histo-Ontogenie), welche dem biogenetischen Grundgesetz zufolge bei den Metazoen Aufschlüsse giebt, für die Infusorien nicht existiert.

Solange aber diese Bedingungen nicht erfüllt sind, müssen die Zellenorgane der Infusorien als zunächst unvermittelt dastehende Bildungen betrachtet werden, die nur innerhalb dieser Zellengruppe selbst verglichen werden dürfen; und es scheint mir jeder Versuch, einen Vergleich weiter auszudehnen, ein verfrühtes Bemühen zu sein. Eine Hypothese zumal, wie die HEIDENHAIN's, welche außerdem noch als Ausgangspunkt eines Vergleiches hoch differenzierte Zellen des erwachsenen Organismus nimmt, und in diesen das höchst differenzierte Organ, die Anlage der Centralspindel, scheint mir keine irgendwie gesicherte Unterlage zu besitzen.

Mikronucleus der Infusorien und Centralspindel sind vorläufig als völlig heterogene Bildungen zu betrachten.

Ob überhaupt der Mikronucleus mit den Centrosomen und den von ihnen ausgehenden Strahlen etwas zu thun hat, ob vielleicht beide gemeinsam ihren Ursprung von einem phylogenetisch viel älteren Organ genommen haben, das noch unbekannt ist, oder nicht, darüber ist vorläufig kaum Auskunft zu geben.

---

Während des Ablaufs der Karyokinese kann man in der Entwicklung des Strahlensystems zwei Perioden unterscheiden.

1) Die Periode der progressiven Entwicklung, des Wachstums (Fig. 54—56 und 58—60, Taf. VIII). Alle Strahlen verlängern sich während derselben und üben, wo sie einem Hindernis begegnen, einen Druck aus. Es gilt dies auch im allgemeinen für die Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, auch sie verlängern sich durch Wachstum

und erreichen im Monasterstadium ihre stärkste Ausbildung. Bis zu diesem Moment findet nur ausnahmsweise eine wirkliche Kontraktion derselben statt. Durch ihr Wachstum allein oder gemeinsam mit dem der übrigen Strahlen wird nach Auflösung der Kernmembran die erste Bewegung der Chromosomen erklärlich, welche nicht durch Zug der an ihnen festgehefteten Fasern verständlich ist, denn sie erfolgt in einer anderen Richtung (Fig. 58—60, Taf. VIII). Die Chromosomen werden durch die sich entwickelnden Strahlen verdrängt und suchen dahin auszuweichen, wo ihnen am wenigsten Widerstand entgegensteht, und so weit, wie sie nicht durch die an ihnen festgehefteten Fibrillen fixiert sind. Am auffälligsten tritt diese Erscheinung in den von HERMANN studierten Spermatocyten hervor, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören.

Hier werden die Chromosomen durch das außerordentlich schnell und kräftig vor sich gehende Wachstum der späteren Mantelfasern ganz an die eine Seite der Zelle gedrängt (Fig. 47, 48, Taf. VII), um erst später nach Beendigung der Ausbildung derselben ihrem durch Kontraktion bewirkten Zuge zu folgen.

Nur dann, wenn die Verlängerung der sich bildenden Mantelfasern nicht gleichen Schritt hält mit der der Centralspindelfasern, kommt von vornherein eine Zugwirkung zustande (vgl. o. Abschnitt III). Es ist das nur ein geringfügiger Unterschied.

Ist die Bewegung der Pole bis zur Mitte jeder Zellenhälfte vollendet und durch die relative oder absolute Verkürzung der Mantelfasern die Bildung der Muttersternfigur vollendet, so folgt nun als Übergang zur zweiten Periode ein lang andauerndes Stadium, welches äußerlich den Eindruck der Ruhe macht, während dessen aber die innere Spannung stetig zunimmt, in erster Linie dadurch, daß die Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, die Mantelfasern, sich immer stärker anspannen.

Im Ei von *Ascaris* führt dies zu einer Wiederannäherung der beiden Pole. Die Fasern der cônes antipodes sind dem auf sie ausgeübten Zug der cônes principaux nicht gewachsen und geben nach, sie werden gedehnt, bis die Spannung derselben genügt, um die Trennung der Chromosomen herbeizuführen. Damit ist der Kulminationspunkt der Karyokinese erreicht. Das ergibt die Darstellung BOVERI's.

Nach den Abbildungen VAN BENEDEN's<sup>1)</sup> will es mir so

1) Fig. 1—3, Taf. VI, *Nouvelles recherches*.

scheinen, als ob aber nicht bloß die Pole einander genähert werden, sondern auch die ganze Gestalt der Zelle durch den von den Ansatzpunkten der cônes antipodes an der Zellmembran ausgeübten Zug verändert wird, und ich habe dies übertrieben im Schema Fig. 60 dargestellt. Auch die in der Richtung der Spindelachse einander gegenüberliegenden Teile der Zellmembran werden einander näher gerückt. Die Eizelle wird dadurch breiter wie lang. Es zeigt sich also hier an dem Stützapparat im gleichen Sinne wie in den Hodenzellen des Salamanders eine Aenderung des Verhältnisses von Länge und Breite. Die Gestaltveränderung der Centralspindel, des einem inneren Skelett vergleichbaren Stützapparates der Hodenzellen, ist in Parallele zu setzen zu der der Membran der Eizelle, die einem äußeren Skelett, an das sich von innen die Muskeln anheften, zu vergleichen ist.

Ist die Trennung der Chromosomen vollendet, dann beginnt

2) die Periode der regressiven Entwicklung des Strahlensystems (Fig. 57 u. 61, Taf. VIII). Die größte und wichtigste Aufgabe derselben ist nun erfüllt. Die für diesen Zweck aufgewandte Spannkraft hat ihr Hauptwerk mit der Trennung der gespaltenen Chromosomen gethan.

Die Energie der Lage kann sich in Energie der Bewegung umsetzen: das ganze System der Strahlen, soweit dasselbe kontraktile Eigenschaften hat, zieht sich energisch zusammen.

Im Ei von *Ascaris* werden die Pole durch den Zug der cônes antipodes den Anheftungsstellen derselben genähert und dadurch voneinander entfernt. Die mit ihnen durch die cônes principaux verbundenen chromatischen Segmente werden nachgezogen und, soweit das noch nicht geschehen war, durch Verkürzung derselben den Polen genähert.

Zugleich aber erfolgt die Längsstreckung der Zelle in der Richtung, in der die Pole auseinanderweichen. Die Gestalt der Zellmembran, welche zunächst wieder rund geworden war, wird nun in entgegengesetztem Sinne verändert, als vorher. Die Zelle wird länger als breit, und dies wirkt bei der schnellen Zunahme des Abstandes der beiden Centrosomen mit. Es fragt sich, was als Ursache für diese Gestaltveränderung anzusehen ist.

Auch zur Erklärung dieser Erscheinung scheint mir die Thatsache der Kontraktion des gesamten Radiensystems zu genügen.

Wenn die zur Spindelachse senkrecht von den Polen abgehenden Strahlen, welche sich an die Zellenmembran im cercle sub-

équatorial (Fig. 59—61, Taf. VIII) ansetzen, sich verkürzen, so werden sich die Ansatzpunkte an der Zellmembran einander nähern müssen, und als Folge davon erklärt sich die Veränderung der Gestalt der Zelle (Fig. 61).

Schwierigkeiten macht aber das Verständnis der zugleich damit sich vollziehenden Verschiebung der Ansatzpunkte an der Zellmembran. Wie können die hier in Betracht kommenden Fibrillen auf die Membran einen Zug ausüben, wenn sie in jedem Augenblick ihren Ansatzpunkt wechseln? Darüber habe ich in den Arbeiten VAN BENEDEN'S und BOVERI'S keine Aufklärung gefunden. Hier scheinen mir neue Untersuchungen notwendig zu sein.

Die erste Periode ist die der Expansion, die zweite die der Kontraktion des gesamten Strahlensystems.

Uneingeschränkt gilt dies jedoch nur für einen ursprünglichen Zustand, in dem wirklich alle Strahlen morphologisch und physiologisch ganz gleich beschaffen waren.

Im Ei von *Ascaris* sind die kontraktile Eigenschaften gewisser Fibrillengruppen, der der cônes antipodes und der cônes principaux, zu besonderer Ausbildung gelangt, dank der Möglichkeit, dem Bedürfnis einer Stütze im Moment der stärksten Spannung durch Befestigung der Pole an der Zellmembran gerecht zu werden. Schon in der ersten Periode, in der der Expansion, beginnen sich diese Fasern morphologisch und physiologisch in dieser Richtung zu kennzeichnen.

In den Zellen des Salamanders sind die expansiven Eigenschaften gewisser Fibrillengruppen zu besonderer Ausbildung gekommen, derer der Centralspindel, da die Unregelmäßigkeit und Schwäche der Zellmembran eine stützende Fixierung der Pole durch Befestigung an ihr unmöglich machte. Und ihre Wirkungen setzen sich auch in die zweite Periode, in die der regressiven Entwicklung, fort. Die Entfernung der Pole voneinander ist der Effekt ihrer Wirksamkeit.

Ob ähnliches auch für die Polstrahlen gilt, muß fraglich erscheinen. Auch sie wirken während der ersten Periode durch ihre expansiven Eigenschaften und führen so die Orientierung der Spindel in der Mitte der Zelle herbei, also gerade so, wie die Strahlen im Ei von *Ascaris megalocephala*. Ob sich aber die Äußerungen ihrer Expansionskraft auch auf die zweite Periode

erstrecken, oder ob sie hier durch Kontraktion eine Streckung der Zelle in der Richtung der Spindelachse hervorrufen (ähnlich wie dies sich im Ei von *Ascaris* vollzieht), darüber bin ich, wie schon früher erwähnt, im Zweifel geblieben.

Der Verlauf der Kernteilung im Hoden von *Salamandra* und im Ei von *Ascaris* unterscheidet sich darin, daß in den Zellen des ersteren andere Gruppen von Strahlen zu höherer Ausbildung gekommen sind, wie in denen des letzteren.

In keinem Falle aber hat meines Erachtens der Satz von der gleichen Länge und Spannung allgemeine Giltigkeit. Durch die höhere Differenzierung ist eine Verschiedenheit unter den Strahlen im anatomischen Bau und in der physiologischen Beschaffenheit eingetreten. Fasergruppen, welche von untergeordneter Bedeutung waren, sind weniger stark ausgebildet oder, wie in den Zellen des Salamanders z. B. die an die Schleifenschenkel ansetzenden Mantelfasern, rückgebildet worden; andere haben eine um so kräftigere und ihrer Funktion entsprechend höhere Ausbildung erfahren. Am weitesten vorgeschritten sind hierin die Zellen des Salamanders. Den erhöhten Anforderungen, welche die Massenzunahme des Zellkerns stellt, kann so die Zelle trotz der viel geringeren Mittel an Protoplasmamaterial gerecht werden. Nur morphologisch und physiologisch vollkommen gleiche Fibrillen aber haben bei gleicher Länge gleiche Spannung.

Ist die Annahme richtig, daß diesem Zustande der verschiedenen hohen Differenzierung der jetzt lebenden Zellen in der Phylogenie ein anderer vorausgegangen ist, in dem wirklich alle organischen Radian morphologisch und physiologisch völlig gleich waren, so ergibt sich als Vermutung, daß sie auch alle gleichen Ursprungs sind, daß sie alle ausschließlich dem Protoplasma entstammen<sup>1)</sup>. Es ist mir jedoch zur Zeit noch nicht möglich, diese Anschauung durch die nötige Zahl thatsächlicher Belege zu beweisen. Nur gegen einen Einwand, der dieser Auffassung entgegensteht, möchte ich hier noch kurz Stellung nehmen.

Bei vielen Zellen bleibt während eines großen Teils der Spindelentwicklung die Kernmembran bestehen, und die ganze Spindel

---

1) Vergl. VAN DER STRICHT, l. c. p. 176.

(außer den Polstrahlen) liegt während ihrer ganzen Entwicklung innerhalb der Kernmembran<sup>1)</sup>.

Auch bei der Kernteilung im Hoden von Salamandra liegt, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, die ganze Spindel (die Polstrahlen ausgenommen) innerhalb der Kernhöhle, und ich vermute, daß dies überall der Fall sein wird. Die Auflösung der Kernmembran erfolgt oft erst sehr spät, bei den Spermatogonien und den Uebergangsformen zu den Spermatocten viel später und langsamer als bei diesen letzteren. In den Eiern von Triton ist nach den Untersuchungen VAN DER STRICHT'S das Verschwinden der membrane achromatique (Fig. 11)<sup>2)</sup> sehr verzögert. Reste derselben bleiben auch im Hoden von Sal. mac. oft bis in das Monasterstadium erhalten.

Die Thatsache, daß die Spindel im Monasterstadium und schon vorher innerhalb des Kerns liegt, beweist aber nichts für die Herkunft derselben. Mir will es scheinen, daß überall da, wo es sich feststellen ließe, daß ihre Entwicklung vom ersten Beginn an innerhalb der allseitig geschlossenen Kernmembran sich vollzieht, oder wo gar die Centrosomen von Anfang an im Kern liegen, wie in den von BRAUER untersuchten Zellen, sekundäre Veränderungen, Caenogenien, vorliegen<sup>3)</sup>.

### Schluß.

Am Ende meiner Ausführungen angelangt, gebe ich gern und dankbar über den Einfluß und die reiche Anregung Rechenschaft, welche ich durch die grundlegenden und bis auf den heutigen Tag auf diesem Gebiet als unübertroffene Muster dastehenden Arbeiten VAN BENEDEN'S und BOVERI'S empfangen habe. Namentlich werden mir die Untersuchungen des letzteren stets ein glänzendes Vorbild für die Durcharbeitung und Verwertung gemachter Beobachtungen bleiben. Seine Ideen haben auch den Gang meiner Untersuchungen in erster Linie geleitet. Wenn es mir gelungen sein sollte, etwas zur Klärung der behandelten Fragen beizutragen, so ist das vor allem auf diesen Einfluß zurückzuführen.

---

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, S. 163.

2) l. c. S. 175.

3) Vergl. M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen, S. 683, Absatz 130.

Mein hochverehrter Lehrer und Chef Herr Hofrat Prof. Dr. FÜRBRINGER hat auch bei dieser Arbeit mich in der liebenswürdigsten Weise mit seinem bewährten Rat unterstützt, namentlich bin ich ihm aber durch seine beständige Anregung zur Kritik der eigenen Beobachtungen und der Deutung derselben zum größten Danke verpflichtet.

Jena, den 24. Juli 1894.

---

### Erklärung der Abbildungen.

---

ZEISS apochromatisches Objektiv 1,30 Apertur, homogene Immersion, Kompensations-Okular VI, VIII, XII und achromatisches Objektiv. Homogene Immersion N. A. 1,20. Huygh Okulare III, IV.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Zeichenprismas angefertigt. Der Abstand des Zeichenbrettes vom Prisma schwankte je nach der Höhe des Okulars zwischen 31 und 33 cm.

#### Tafel IV.

Fig. 1. Eine zwischen Spermatogonien und Spermatocyten stehende Zelle. Innerhalb der Sphärenhülle, welche ungefähr in der Mitte der größten Protoplasma-Ansammlung liegt, befinden sich zwei getrennte Centrosomen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 2. Die Sphärenhülle einer ähnlichen Zelle. Dieselbe ist stellenweise unterbrochen und durch die Lücken treten Strahlen aus dem Innern in das umliegende Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 3. Eine ähnliche Zelle. Von der Sphärenhülle aus gehen Strahlen in das Zellenprotoplasma, ohne daß dieselben Zusammenhang mit den Centrosomen hätten. Auch hier zeigt die Sphärenhülle Unterbrechungen, sie liegt ungefähr in der Mitte der größten Protoplasma-Ansammlung. (Vergr. 1 : 1100.)

Fig. 4. Eine ruhende Zelle aus einem Ei von *Triton alpestris* im Stadium der Gastrulation. Der Lochkern ist im optischen Querschnitt gezeichnet, an der einen Seite desselben befinden sich die beiden völlig getrennten Centrosomen, das eine wird durch das andere verdeckt; nur das obere ist gezeichnet. Auf den Radien ist sehr deutlich eine konzentrische Reihe von Mikrosomen zu erkennen. Die Radien endigen zum Teil an der Zellmembran, zum Teil an der Kernmembran, zum Teil frei im Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 5 stellt gleichfalls eine Zelle aus dem Ei von *Triton alpestris* dar. Die eine Hälfte des Lochkerns ist gezeichnet, die beiden Centrosomen decken auch hier einander, nur eins von ihnen ist gezeichnet. Die von denselben ausgehenden Strahlen endigen zum Teil an der Kernmembran, alle übrigen frei im Protoplasma zwischen den dasselbe erfüllenden Dotterkrystalloiden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 6. Eine gleiche Zelle, deren Kern wurstförmig bis gelappt ist. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 7. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Beginn der Karyokinese. Die Sphärenhülle ist gesprengt. Die beiden nicht durch eine Centrotosome miteinander verbundenen Centrosomen liegen getrennt im Protoplasma, ihre Entfernung voneinander hat begonnen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 8. Ein gleiches Stadium. Der Schnitt ist zwischen beiden Centrosomen mitten durchgefallen. Der größere Teil des Kerns, welcher sich im Stadium des lockeren Knäuels befindet, ist abgehoben worden und befindet sich im daneben liegenden Schnitte der Serie. Nur das Polfeld ist zurückgeblieben. Dasselbe liegt um fast  $90^{\circ}$  zur Lage der Centrosomen verschoben. Die Sphärenhülle ist gesprengt, es beginnt sich eine Strahlung um die Centrosomen zu bilden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 9. Eine Zelle in dem gleichen Stadium. An dem linken Centrosom sind noch die Reste der Sphärenhülle sehr deutlich zu erkennen, rechts sind dieselben schon zum Schwund gekommen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 10. Die Auflösung der Kernmembran beginnt. Einige Fasern der späteren Centralspindeln sind im Winkel aufeinander getroffen und haben sich bogenförmig verbunden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 11. Ein ähnliches, etwas jüngeres Stadium. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 12. Entwicklung der Spindel in einer Zelle aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Kernmembran ist völlig aufgelöst, die Dotterkrystalloide haben sich zwischen die Chromosomen hineingedrängt, nicht ein einziger der von den Polen ausgehenden Strahlen ist bis zur Zellenmembran zu verfolgen. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 13. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Es sind Verbindungen zwischen Chromosomen und Polen (Mantelfasern) vorhanden, zwischen den Polen spannt sich die nach der Seite hin, an welcher die meisten Chromosomen liegen, am stärksten gebogene Centralspindel. Die Kernmembran ist nur an der Seite, an welcher die Spindelanlage liegt, vollständig aufgelöst. Die Chromosomen liegen frei in der Kernhöhle (Seitenansicht der Centralspindel). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 14. Polaransicht eines gleichen Stadiums. Vom Centrosom aus divergieren die späteren Mantelfasern zu den Chromosomen hin, welche sonst frei in der Kernhöhle liegen. (Vergr. 1 : 1850.)

#### Tafel V.

Fig. 15. Ein gleiches Stadium wie das vorige aus dem Ei von *Triton alpestris*. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 16. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Entwicklung der Centralspindel von vorne gesehen. Das eine höher gelegene Centrosom ist durch den Schnitt gerade noch abgehoben worden. Die in der Kernhöhle freiliegenden Chromosomen haben Verbindung

mit den Polen durch die in Bildung begriffenen Mantelfasern gewonnen. Ihre frühere unregelmäßige Lagerung zum Polfeld ist durch den Zug derselben gestört worden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 17. Ansicht einer in Entwicklung begriffenen Centralspindel, von der Seite und von vorn. Die Centralspindel ist hier auffallend kurz und breit, vielleicht ist als Ursache davon der den Polstrahlen durch die Gestalt der Zellmembran geleistete Widerstand anzusehen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 18. Fast reine Seitenansicht einer Spindelentwicklung. Die Centralspindel ist hier auffallend schlank, die Entfernung der Pole sehr groß im Vergleich zu anderen, im gleichen Stadium befindlichen Zellen (vergl. Fig. 17). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 19. Ein ähnliches Stadium. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 20. Rückansicht einer seitlich von den Chromosomen gelegenen jungen Centralspindel. Das rechts unten gelegene Centrosom liegt bedeutend tiefer im Schnitt wie das andere. Zu den erstereu konvergieren absteigend die Fasern der Centralspindel. Die Mantelfasern sind zum Teil im Querschnitt getroffen. Solche quer geschnittene, durch zwei zu einem Bändchen vereinigte stärkere Fasern gebildete Verbindungen zwischen Pol und Chromosom sind namentlich am links oben gelegenen Pol zu erkennen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 21. Spindelentwicklung von der Seite und vorne gesehen. Unter den Centralspindelfasern sieht man hier vielfach unregelmäßige Krümmungen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 22. Seitenansicht eines vorgerückten Stadiums der Spindelentwicklung. Die Kernmembran ist hier völlig aufgelöst. Die Biegung der Centralspindel nach der Seite zu, nach der die meisten Chromosomen liegen, tritt hier besonders deutlich hervor. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 23. Ein ähnliches Stadium vom Pol und etwas von vorne gesehen. Die Chromosomen sind schon um die Centralspindel herum gezogen worden und beginnen sich in der Äquatorialebene anzuordnen. Zu jedem derselben erkennt man eine vom Pol aus verlaufende Mantelfaser. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 24. Ein ähnliches Stadium von der Seite gesehen. Einige über und unter der Centralspindel gelegene Schleifen sind durch den Schnitt entfernt oder nicht gezeichnet worden. Die Centralspindel hat ihre Krümmung verloren und eine regelmäßige schlanke, nach allen Seiten hin ziemlich gleichmäßig entwickelte Gestalt angenommen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 25. Ein ähnliches Stadium. Die Centralspindel ist hier zum Teil durch darüber gelegene Chromosomen verdeckt. Man sieht hier sehr deutlich zu einigen von den beiden Polen aus Mantelfasern herantreten, welche noch nicht völlig gestreckt sind. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 26. a) Polaransicht eines Stadiums, welches kurz vor der Vollendung der regelmäßigen Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte steht. Die 12 vom Pol abgehenden Mantelfasern sind unten noch dichter gedrängt als oben. b) Ein durch die Äquatorialebene derselben Zelle gelegter optischer Querschnitt. In der

Mitte sind die auf einen runden Bezirk regelmäßig verteilten Querschnitte der Centralspindelfasern gezeichnet. Um dieselben herum liegen in einem freien, von Zellsaft erfüllten Raume (Kernhöhle) die Chromosomen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 27. Ein nicht ganz senkrecht zur Spindelachse getroffener Querschnitt durch eine noch nicht ganz regelmäßig gebildete Äquatorialplatte. Die Fasern der Centralspindel stehen auch hier ziemlich regelmäßig auf dem Querschnitt derselben verteilt, sie sind zu kleineren Gruppen vereinigt. An der einen Seite der Centralspindel sind in der Kernhöhle die Querschnitte der Mantelfasern zu erkennen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 28. Ein ausgebildetes Monasterstadium. Die Polstrahlung hat hier ihre stärkste Entwicklung erreicht, sie ist jedoch an beiden Polen nicht ganz gleichmäßig entwickelt. Die Spindelachse liegt in der Mitte der Zelle. Die von den beiden Polen zu den Chromosomen ziehenden Mantelfasern sind über der Centralspindel straff angespannt. Die Centralspindel hat eine breitere Form erhalten. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 29. Querschnitt durch einen Monaster im Moment der Trennung der gespaltenen Chromosomen. Bei den meisten ist die Trennung schon vollzogen, an einigen liegen die Tochtersegmente noch mit einander verbunden. Sämtliche Chromosomen liegen in der Kernhöhle um den Querschnitt der verbreiterten Centralspindel angeordnet. Die Fasern der Centralspindel sind in der Mitte auseinandergerückt und haben sich an der Peripherie zusammengedrängt, zum Teil sind sie zwischen den Chromosomen nach außen getreten. (Vergr. 1 : 1850.)

#### Tafel VI.

Fig. 30. Eine Zelle im Monasterstadium aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Polstrahlen gehen hier nicht bis zur Zellmembran, infolgedessen ist auch die Orientierung der Spindelachse in einer durch die Mitte der Zelle gehenden Linie nicht genau (vgl. Fig. 12, Taf. IV). Die Fasern des Spindelmantels bestehen hier aus einer vom Pol zum Schleifenwinkel verlaufenden starken, von einer besonderen Hülle, welche zu beiden Seiten derselben als Kontur sichtbar ist, umgebenen Faser und einer variablen Anzahl meist nicht sehr stark ausgebildeter, zu den Schleifenschenkeln herantretender Fibrillen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 31. Aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Trennung der Schleifen ist vollzogen, zugleich hat die Spindel eine schlankere Gestalt angenommen (vergl. Fig. 30). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 32 und 33. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Hier tritt das Verhältnis von Länge und Breite der Centralspindel während des Monasterstadiums und des Dyasterstadiums sehr deutlich hervor. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 34. Querschnitt durch eine entwickelte Spindel aus dem Ei von *Triton alpestris*. An der einen Seite der Centralspindel zwei im Schnitt getroffene Chromosomen, auf der anderen Seite sind Querschnitte von Mantelfasern zu erkennen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 35. Monasterstadium aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. An der Polstrahlung sind konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Einige der Polstrahlen, welche ungefähr senkrecht zur Spindelachse von dem Pole der Zellmembran verlaufen, treten besonders deutlich hervor. Das Centrosom ist senkrecht zur Spindelachse verbreitert. Die Chromosomen liegen in der vielfach gebuchteten, unregelmäßig gestalteten Höhle mit dem Pole durch die Fasern des Spindelmantels verbunden, von denen zwei zu einem Bändchen verbundene starke Fibrillen an den Schleifenwinkel herantreten. Die übrigen Fibrillen, welche sich an die Schleifenschenkel ansetzen, sind sehr zart. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 36. Karyokinese einer Follikelzelle, kurz vor der vollständigen Ausbildung des Monasterstadiums. Vier Schleifen sind nur jede mit einem Pol in Verbindung getreten und liegen demselben ziemlich dicht an, nur einseitig durch eine Mantelfaser fixiert. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 37. Schematische Zeichnung des Verhältnisses der karyokinetischen Spindeln und der Centrosomen zur Kernmembran, wenn der Platz für die Ausbildung einer Polstrahlung zu beschränkt ist. Die Centrosomen haben an der Stelle, wo sie der Membran anliegen, dieselbe nach außen vorgebuckelt. Die Zeichnung *a* ist mit Hilfe des Zeichenprismas den Konturen nach genau angefertigt. (Vergr. 1 : 1100.) (Vergl. S. 279, 2.)

Fig. 38. Monaster aus einem Ei von *Triton alpestris*. Die Polstrahlen des einen Poles erreichen die Zellmembran, die anderen endigen ganz frei zwischen den Dotterkrystalliden. Die ganze Spindel liegt in der einen Hälfte der Zelle nach dem ersten Pol zu verschoben. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 39. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Endstadium der Karyokinese. Die Chromosomen, welche noch die Anordnung zum Polfeld zeigen, sind in Auflösung begriffen. Die Kernmembran hat sich gebildet. Zwei Centrosomen liegen am Polfeld völlig getrennt nebeneinander im Protoplasma, das noch Spuren einer feinen Strahlung erkennen läßt. Der Kern ist nur zum Teil im Schnitt getroffen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 40. Ein gleiches Stadium in etwas anderer Ansicht vom Polfeld aus gesehen mit einer sehr entwickelten Strahlung im Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

#### Tafel VII<sup>1)</sup>.

Comp. Oc. XII, Apochrom. 1,30, Apertur, homogene Immersion. (Vergr. 1 : 1850.)

1) Die Figuren dieser Tafel machen einen etwas schematischen Eindruck. Es handelt sich hier um die Wiedergabe von Gebilden, die zum Teil auf der Grenze der Sichtbarkeit stehen. Die konzentrischen Ringe um das Centrosom zum Beispiel, welche sich nur dem geübten Auge in einzelne aneinander gereihete Mikrosomen auflösen, machen be-

Fig. 41. Spermatogonienähnliche Zelle aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Ungefähr in der Mitte der größten Protoplasmanhäufung befinden sich zwei (nur eins ist gezeichnet, das andere wird bei tieferer Einstellung sichtbar) Centrosomen, um die sich eine die ganze Zelle durchziehende Strahlung entwickelt hat. Auf den Radien sind 9 annähernd konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Innerhalb der den beiden Centrosomen gemeinsam angehörigen Reihen befinden sich zwei, jedem Centrosom getrennt zukommende. In der dritten von innen her gerechneten Mikrosomenreihe sind die Zellmikrosomen miteinander in quere Verbindung getreten und zum Teil schon fest verschmolzen. Ähnliches wiederholt sich bei einer Reihe von anderen Mikrosomenreihen. Der Kern ist an die eine Seite der Zelle gedrängt und von dem Strahlensystem an der einen Seite eingebuchtet worden.

Fig. 42. Zwei Centrosomen mit ausgebildeter Sphärenhülle. Die Beschaffenheit des Protoplasmas ist nur nach der einen Seite hin gezeichnet. Die Zelle, nach welcher die Zeichnung angefertigt ist, befindet sich auf einem etwas späteren Stadium wie die in Fig. 41 dargestellte.

Fig. 43. Eine zwischen Spermatogonien der ersten Generation und Spermatozyten stehende Zelle mit zwei Centrosomen neben dem ruhenden Kern. Jedes der Centrosomen ist von einer getrennten Sphärenhülle umgeben. Vom Kern ist nur ein kleines Segment im Schnitt getroffen.

Fig. 44. Eine der heterotypischen Kernteilungsform angehörige Spermatozyte im Stadium des lockeren Knäuels vor Beginn der Karyokinese. Von den beiden neben dem Kern im Protoplasma gelegenen Centrosomen ist nur das eine gezeichnet, das andere ist verdeckt, um dasselbe hat sich nach der einen Seite hin eine Strahlung im Protoplasma entwickelt. Auf den Radien sind mehrere konzentrische Mikrosomenreihen zu erkennen.

Fig. 45. Eine ähnliche Zelle wie die in Fig. 43 dargestellte im Stadium des lockeren Knäuels. Beide Centrosomen haben bereits Verbindung mit den Chromosomen gewonnen, nachdem die Kernmembran an der Seite, wo dieselben dem Kern anliegen, aufgelöst worden ist.

Fig. 46. Spindelentwicklung in einer spermatogonienähnlichen Zelle von ungewöhnlicher Größe. Die Polstrahlung ist ganz besonders stark entwickelt und hat zu einer außerordentlich weitgehenden Durchkreuzung der Radien geführt. An der Zelle ist deutlich eine lockerer gebaute Rindenzone zu unterscheiden, durch welche die Pol-

---

greiflicherweise der Darstellung große Schwierigkeiten. Zeichnungen können immer nur eine sehr unvollkommene und bis zu einem gewissen Grade schematische Wiedergabe dessen sein, was in den Präparaten sichtbar war. Die Lithographie entspricht insofern den Originalen nicht vollkommen, als in diesen die Strukturen des Protoplasmas weniger grob und matter ausgeführt waren.

strahlen nicht hindurchgehen. Dieselben endigen meist in einer dichteren Anhäufung von Zellfäden, welche diese Rindenschicht von der übrigen Zelle abgrenzt. In dieser Schicht der dichten Protoplasmafäden findet man Querverbindungen zwischen den Mikrosomen der Polstrahlen besonders deutlich ausgebildet.

Fig. 47. Eine der homoeotypischen Kernteilungsform angehörige Spermatocyte mit einer jungen in Entwicklung begriffenen Centralspindel. Die Chromosomen werden auch hier von den in Bildung begriffenen Mantelfasern an die Seite der Zelle gedrängt. Dies ist aber nicht so ausgeprägt wie bei den Zellen der heterotypischen Kernteilungsform. Eine solche ist in

Fig. 48 ungefähr im gleichen Stadium dargestellt.

Fig. 49. Eine zwischen Spermatogonien und Spermatocyten stehende Zelle. Querschnitt durch die Äquatorialebene. Die Chromosomen sind gestreckt und beginnen nach dem Pol auseinanderzuweichen. Der in ihrer Mitte gelegene Querschnitt der Centralspindel zeigt wieder eine regelmäßige Verteilung der Fasern und eine geringere Ausdehnung wie in Fig. 29 (vgl. o.).

Fig. 50. Eine gleiche Zelle in seitlicher Ansicht, in etwas vorgerückterem Stadium. An den Polstrahlen sind beiderseits konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Die Längsstreckung der Zelle in der Richtung der Spindelachse ist eingetreten.

## Tafel VIII.

### Schemata.

Fig. 51 und 52. Ruhende Zellen. In Fig. 51 hat das um das innerhalb der Sphärenhülle gelegene Centrosom centrierte Radiensystem die Gestalt des Kerns beeinflußt, denselben von einer Seite her komprimiert. Das Wachstum desselben ist als die Ursache seiner seitlichen Lage in der Zelle und seiner eingebuchteten Gestalt anzusehen. Für die Veränderung, welche das Radiensystem in Fig. 52 erlitten hat, wurde ein vom Kern auf dasselbe durch das Bestreben, wieder seine ursprüngliche kugelige Gestalt anzunehmen, ausgeübter Druck angenommen.

Fig. 53 bis 57. Seitliche Ansichten der Spindelentwicklung der Zellen von *Salamandra maculosa*.

Fig. 53 u. 54. Stadium des lockeren Knäuels, in Fig. 53 atypische, in Fig. 54 typische Lage des Polfeldes zu den Centrosomen. Die Sphärenhülle ist gesprengt, unter den ursprünglich um jedes Centrosom gleichmäßig nach allen Richtungen entwickelten Strahlen beginnen die Gruppen der Mantelfasern und die der späteren Centralspindel deutlicher hervorzutreten.

Fig. 55. Die Differenzierung der Mantelfasern, Centralspindelfasern und Polstrahlen ist vollendet. Die sich entwickelnde Centralspindel liegt an der einen Seite der Chromosomen und zeigt die ihrer Belastung entsprechende charakteristische Krümmung ihrer Gestalt.

Fig. 56. Monasterstadium im Moment der höchsten Spannung. Die Fasern der nun drehrunden Centralspindel sind infolge des von

den Polen aus auf sie durch die Spannung der Mantelfasern ausgeübten (polaren) Druckes stark gekrümmt.

Fig. 57. Diese Krümmung hat sich nach erfolgter Trennung der gespaltenen Chromosomen bedeutend vermindert. Die breite kurze Gestalt der Centralspindel hat sich durch die Elasticität ihrer Fasern in eine gestrecktere umgewandelt, nachdem der polare Druck aufgehört hat.

Fig. 58—61. Die den Fig. 54—57 entsprechenden Stadien der Spindelentwicklung im Ei von *Ascaris megalocephala* nach VAN BENEDEN und BOVERI. *c. p.* = cercle polaire. Diese Linie begrenzt den Bezirk, innerhalb dessen sich die Fasern der cônes antipodes an die Zellmembran ansetzen. *c. s. e.* = cercle subéquatorial. Diese Linie markiert an der Eihaut die Grenze zwischen denjenigen Strahlen des Radiensystems, welche frei endigen und denjenigen, welche bis zur Zellmembran reichen und sich an ihr festheften.

Fig. 62—65. Querschnitte durch die aufeinander folgenden Stadien der Spindelentwicklung im Hoden von *Salamandra maculosa* zur Veranschaulichung der Umgestaltung der Kernhöhle und ihres Verhältnisses zur Centralspindel und den Chromosomen.

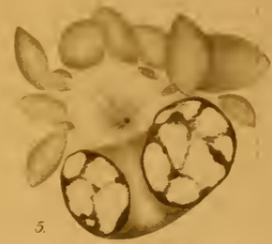
Fig. 66. Querschnitt der Äquatorialplatte im Ei von *Ascaris megalocephala*. Die Anordnung der Chromosomen erklärt sich aus dem Fehlen einer Centralspindel.



1



4



5



7



3



2



8



9



6



13



10



11



12



14













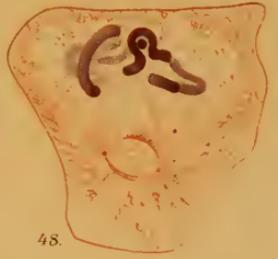
46.



44.



47.



48.



43.



45.



42.



41.

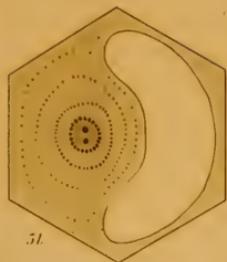


49.

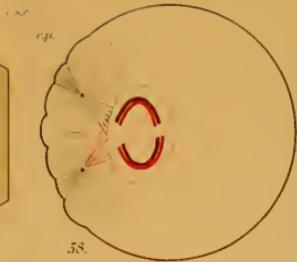


50.



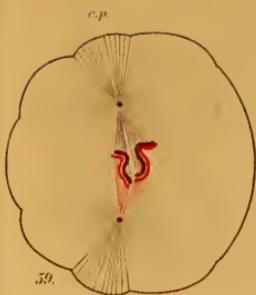


51.



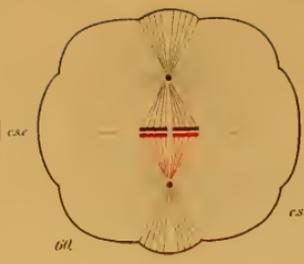
c.s.p.  
e.p.

52.



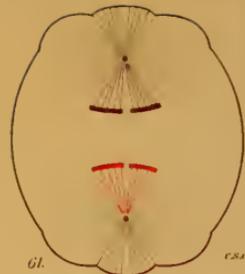
e.p.

53.



c.s.c.

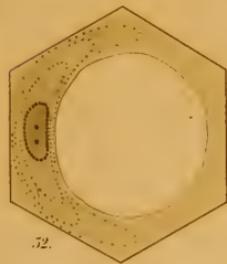
54.



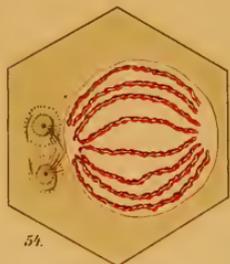
c.s.c.

55.

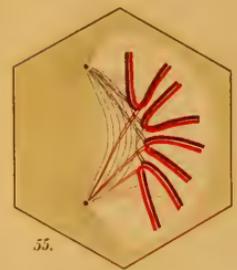
c.s.c.



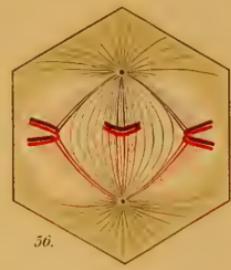
56.



57.

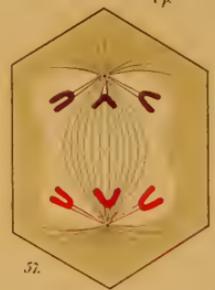


58.



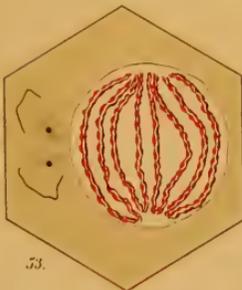
e.p.

59.

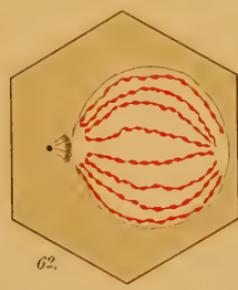


e.p.

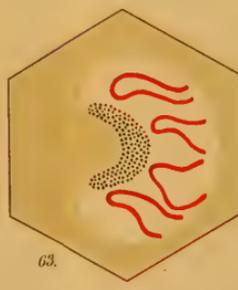
60.



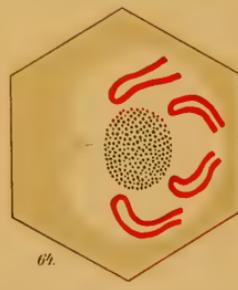
61.



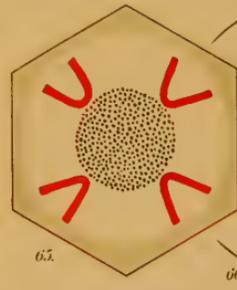
62.



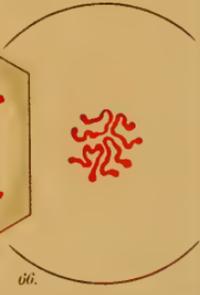
63.



64.



65.



66.