

Untersuchungen über Keimzellen.

I. Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*.

Von

Kristine Bonnevie, Christiania.

Hierzu Tafel XVI—XXIII und 10 Figuren im Text.

Einleitung.

Als ich vor 6 Jahren die Anatomie und Entwicklung des eigentümlichen Parasiten *Enteroxenos östergreni* untersuchte, war es mir schon auffallend, wie günstig bei diesem Tier die Verhältnisse für eine Verfolgung der verschiedenen Stadien der Keimzellenentwicklung liegen.

Das ganze Tier ist sozusagen nur als ein hermaphroditer Generationsapparat zu betrachten. Während die Form und Größe des Individuums von der Entwicklung der Generationsorgane völlig abhängig ist, sind die übrigen Organe stark reduziert worden; und in der Tat sind nur noch solche Teile des Tieres vorhanden, die für die Generationsorgane und für die Entwicklung der Brut von direkter Bedeutung zu sein scheinen.

Das Tier ist wurmförmig und hat in seinem Inneren eine geräumige Centralhöhle, die als Brutraum dient; es bietet sich daher hier eine Gelegenheit, durch Untersuchung verschiedener Stadien nicht nur die Entwicklung der Generationsorgane und der Keimzellen, sondern auch die Reifung und Befruchtung der Eier und die ganze Larvenentwicklung zu verfolgen.

Bei meiner ersten Untersuchung des *Enteroxenos* war jedoch mein Ziel ein anderes; und nur nebenbei habe ich damals (1902a) die Entwicklung der Generationsorgane berücksichtigt. Erst später, im Herbst 1902, habe ich die neue Untersuchungsreihe angefangen, deren Resultate in der folgenden Arbeit niedergelegt werden sollen.

Zuerst beabsichtigte ich, wenn möglich, den ganzen Lebenscyklus der Keimzellen bei *Enteroxenos* klarzulegen — die Entwicklung der Eier und der Spermien, die Reifung und Befruchtung der Eier — die Furchung so weit, bis der Ursprung der Ugenerationszellen deutlich erkannt werden könnte — und endlich das weitere Schicksal der letzteren bis zur Anlage der Keimdrüsen der nächstfolgenden Generation.

Verschiedene Umstände haben jedoch bewirkt, daß eine Begrenzung der Aufgabe notwendig wurde.

Teils hat es sich gezeigt, daß mein Material für die Beantwortung gewisser Fragen nicht besonders günstig — ja sogar sehr ungünstig — war. Zwei Nachteile des Materials möchte ich in dieser Verbindung besonders erwähnen, nämlich erstens den großen Dotterreichtum der Eier, der eine Verfolgung der Spermien innerhalb der Eier in hohem Grade erschwert, und zweitens die Kleinheit der Hodenanlage und die daraus folgende geringe Menge der männlichen Keimzellen bei jedem Individuum; durch dieselbe wurde eine genügende Untersuchung von lebendem Material sehr erschwert.

Teils sind mir auch — trotzdem für diese Untersuchung mehr als 300 Individuen eingesammelt wurden — einzelne Stadien noch unbekannt geblieben, so z. B. die ersten Stadien nach der Befruchtung der Eier.

Und endlich ergaben andererseits einzelne Abschnitte meiner Untersuchung so vieles von Interesse, daß ich es zuletzt vorgezogen habe, weitere Fragen vorläufig unberücksichtigt zu lassen, um erst bei einer späteren Gelegenheit auf dieselben zurückzukommen.

Die vorliegende Arbeit wird bei der eben erwähnten Begrenzung folgende Abschnitte umfassen:

Einleitung.

Material und Technik.

Abschnitt A: Entwicklung der Generationsorgane.

Ovarium.

Hoden.

Besprechung der Resultate.

Abschnitt B: Die Keimzellen.

Kap. I: Vermehrungsperiode.

Oogonien.

Spermatogonien.

Kap. II: Synapsis und Wachstum.

Oocyten I.

Spermatocyten I.

Besprechung der Resultate.

Kap. III: Reifungsteilungen.

A. Auflösung des Wachstumskernes.

B. Achromatische Bestandteile der Teilungsfiguren.

Beschreibender Teil.

Oocyten; Entstehung der Furchungsspindel.

Spermatocyten.

Besprechender Teil.

Corpuscule central—Centrosom—Centriol.

Mechanik der Teilung.

C. Chromatindiminution.

D. Verhalten der Chromosomen.

E. Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen.

Kap. IV: Umbildung der Spermatiden in Spermien.

Literaturverzeichnis.

Tafelerklärung.

Bei der Besprechung meiner Resultate werde ich wohl kaum eine Frage berühren können, die nicht schon früher von anderen Autoren an ähnlichen Objekten erörtert worden ist.

Nachdem von MARK (1881) der Grund zu einer genaueren Kenntnis der Vorgänge bei der Reifung und Befruchtung der Molluskeneier gelegt wurde, sind die einzelnen Fragen dieser Vorgänge später von einer Reihe jüngerer Forscher erörtert worden. So wurde von GARNAULT (1888—89) die Befruchtung bei *Helix* und *Arion* untersucht, von BOVERI (1890) die Reifungsteilungen bei *Carinaria*, von KOSTANECKI und WIERZEISKI (1896) das Verhalten der achromatischen Bestandteile bei *Physa*, von MAC FARLAND (1897) das Verhalten der Centrosomen bei *Diaulula*, von LINVILLE (1900) die Reifung und Befruchtung bei Pulmonaten, von LILLIE (1898, 1901) das Verhalten der Eier bei Unioniden, und endlich von CONKLIN (1902) nebst eigenen Beobachtungen über *Crepidula* auch eine Zusammenfassung der vorliegenden Befunde über Reifung, Befruchtung und Furchung bei Gastropoden gegeben.

Viele Forscher haben auch die männlichen Keimzellen zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht, und die Genese derselben ist in einer Reihe Arbeiten von M. v. BRUNN (1884),

PLATNER (1885—1889), PRENANT (1888), AUERBACH (1896), BOLLES LEE (1897), PROWAZEK (1901—1902), MEVES (1900, 1902) u. a. behandelt worden.

So viele eingehende Beobachtungen auch in diesen Arbeiten niedergelegt worden sind, so läßt sich doch nur sehr mangelhaft auf Grundlage derselben ein Totalbild des Verhaltens der Keimzellen bei Mollusken aufbauen. Teils sind zwischen den schon bearbeiteten Gebieten Lücken geblieben, die noch nicht überbrückt worden sind; teils bestehen auch zwischen den verschiedenen Angaben scharfe Gegensätze.

Ein solches Totalbild von dem Verhalten der Keimzellen bei einer einzelnen Art darzustellen, hatte ich mir als Ziel meiner Arbeit gestellt; und ich habe daher, soweit möglich, alle Stadien derselben in meine Untersuchung hineingezogen, auch wenn einzelne derselben schon durch frühere Untersuchungen an anderen Arten genügend klargelegt scheinen könnten.

Einige Berührungspunkte meiner Resultate mit denen anderer Autoren werden am Ende der betreffenden Kapitel näher besprochen werden.

Material und Technik.

Enteroxenos östergreni lebt, wie ich schon früher (1902) beschrieben habe, als Schmarotzer an der Darmwand einer Holothurie, *Stichopus tremulus*. Während meines Aufenthaltes an der biologischen Station zu Dröbak in den 3 letzten Sommern ist mir, durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Dr. K. E. SCHREINER, eine große Anzahl solcher Holothurien zur Verfügung gestellt worden, in welchen ich im ganzen mehr als 300 Individuen von *Enteroxenos* gefunden habe.

Als Fixationsmittel wurden zuerst Sublimat-Eisessig, Pikrinsäure-Sublimat und Pikrin-Essigsäure benutzt. Es zeigte sich jedoch bald, daß die Resultate dieser Methoden nicht befriedigend waren; und in den letzten Jahren habe ich ausschließlich mit Material gearbeitet, das in ZENKERS, HERMANN'S und zum Teil auch FLEMMING'S Flüssigkeiten fixiert worden war.

Die jüngsten Individuen wurden mit dem Darmstücke des Wirtes, auf welchem sie befestigt waren, in toto fixiert. Die

größeren dagegen wurden meistens in zwei Hälften geteilt, von denen die eine in ZENKERScher, die andere in HERMANNScher Flüssigkeit fixiert wurde.

Bezüglich der Wirkungsweise dieser beiden Fixationsflüssigkeiten möchte ich schon hier einige Bemerkungen machen.

Die Kontraktion der Zellen ist nach Behandlung mit ZENKERS Flüssigkeit etwas — wenn auch ganz unerheblich — stärker als nach HERMANN-Fixation. Die Chromosomen zeigen sich etwas schärfer konturiert, und da das Färbungsvermögen derselben bedeutend größer ist als nach Behandlung mit Osmiumgemischen, geben die ZENKER-Präparate Bilder, die an Schärfe nichts zu wünschen übrig lassen, die aber von den wahren Verhältnissen wohl etwas weiter entfernt sind als die entsprechenden Bilder der HERMANN-Präparate.

Uebrigens habe ich auch gefunden, daß die Ovarien sich bei der Fixation anders verhalten als die Hoden, was wohl in ihrer sehr verschiedenen Konsistenz eine Erklärung finden mag. Die Hoden sind dünnwandige Blasen, in welchen die Keimzellen zerstreut sich vorfinden; das Ovarium ist dagegen auf jungen Stadien ganz kompakt mit dicht gedrängten Oocyten.

Für das Ovarium hat sich, auf allen Stadien seiner Entwicklung, die Fixation mit ZENKERScher Flüssigkeit als die günstigste erwiesen. Nach Behandlung mit Osmiumgemischen werden nämlich die mit Dotterkörnchen beladenen Eier so hart und brüchig, daß es mir nie gelungen ist, gute Schnittserien von solchem Material zu bekommen; auch läßt sich dasselbe nur sehr schwierig mit Eisenhämatoxylin färben.

Die Hoden dagegen verhalten sich anders. Nach ZENKER-Fixation bekommt man zwar sehr schöne und distinkte Bilder der mehr „robusten“ Stadien der Keimzellen, wo das Chromatin in dicken Fädchen angeordnet ist, oder wo die Chromosomen schon gebildet sind. Andere Stadien können aber diese Behandlung nicht ertragen; die feine, netzförmige Verteilung der zarten Chromatinfäden der jungen Spermatocten verliert nach ZENKER-Behandlung völlig ihren Charakter, indem das Chromatin an der einen Seite des Kernes dicht zusammengeballt wird. Auch die heranreifenden Spermien können die ZENKER-Behandlung nur schwer ertragen; ihr Kopf wird stark kontrahiert und das Perforatorium oft völlig deformiert, während sie nach Fixation mit HERMANNS Flüssigkeit ein dem der lebenden Spermien sehr

ähnliches Aussehen haben. Ueberhaupt lassen sich bei *Enteroxenos* durch das letztere Fixationsmittel von allen Stadien der männlichen Keimzellen gute Bilder erreichen; nur darf die Einwirkung der HERMANNschen Flüssigkeit kaum mehr als 4 Stunden dauern.

Gefärbt wurde hauptsächlich nach HEIDENHAINS Eisenalaun-Hämatoxylinmethode; und alle Zeichnungen wurden nach Präparaten ausgeführt, die in dieser Weise behandelt waren. Nur als Kontrolle wurden in der Regel von jeder Serie ein paar Präparate in anderer Weise gefärbt. Spezielle Färbungen für ein Studium der Nukleolen, Mitochondrien oder Dotterkörnchen wurden nicht vorgenommen, da ich in dieser Arbeit dieselben nur nebenbei behandeln werde.

Alle Zeichnungen wurden mit der größten Sorgfalt ausgeführt, und eine Schematisierung ist auf keinem Punkte angestrebt worden. Doch war es mir in vielen Fällen nicht möglich, von den feinsten Kernstrukturen ein ganz getreues Bild zu geben; die Zeichnungen sind daher zuweilen etwas zu hart ausgefallen.

Abschnitt A.

Entwicklung der Generationsorgane.

Ehe ich zu der Beschreibung der Entwicklung der Generationsorgane übergehe, möchte ich, um die Orientierung zu erleichtern, zuerst eine Uebersicht über den Bau eines geschlechtsreifen Individuums von *Enteroxenos* geben, indem ich aus meiner früheren Beschreibung (1902) einzelne Abschnitte und eine schematische Abbildung (Textfig. A) entnehme:

„Die eben geschlechtsreifen Individuen besitzen eine Länge von 6—8 cm, bei einem durchschnittlichen Querschnitt von 4 bis 5 mm. Die Oberfläche ist glatt, der Körper cylindrisch ohne wesentliche Unregelmäßigkeiten; sein freies Ende ist gleichförmig abgerundet, während am anderen Ende das Tier durch einen dünnen, 1—2 mm langen Stiel an den Darm der Holothurie befestigt ist.“

„Im Inneren des Tieres findet man ein großes Lumen, die ‚Zentralhöhle‘ (*C.h.*), welches sich vom distalen, abgerundeten Ende des Tieres an proximalwärts bis in die Nähe der Festheftungsstelle erstreckt. Der proximale Teil des Parasiten wird

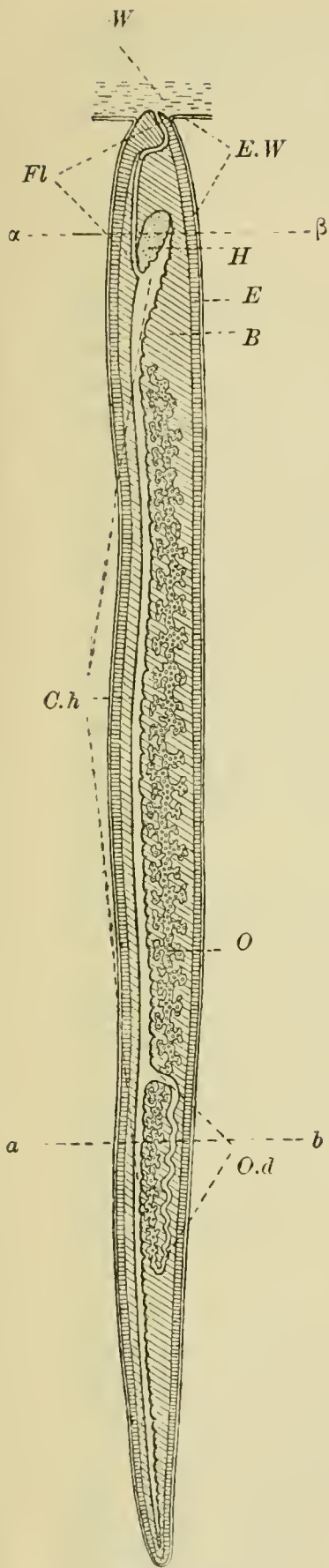


Fig. A a.

von einem engen — exzentrisch, aber parallel zur Längsachse verlaufenden — ‚Flimmerkanal‘ (*Fl*) durchzogen; derselbe mündet am proximalen Ende des Tieres an der Oberfläche und öffnet sich auf der anderen Seite in die Zentralköhle“ (Textfig. A).

Außer den schon erwähnten Teilen sind bei *Enteroxenos* keine anderen Organe nachweisbar als der hermaphroditische Generationsapparat.

„Das Ovarium (*O*) besteht aus einem langen Rohr, welches sich in vielfachen Krümmungen, überall mit kurzen Ausbuchtungen versehen, auf der einen Seite des Tieres zwischen der Zentralköhle und der äußeren Wand ausbreitet. Das Rohr, welches proximalwärts blind endigt, ist am distalen Ende U-förmig umgebogen, und der wieder proximalwärts verlaufende kürzere Zweig des Rohres (*O.d*) mündet etwa an der Grenze des distalen Drittels des Individuums in die Zentralköhle hinein.“

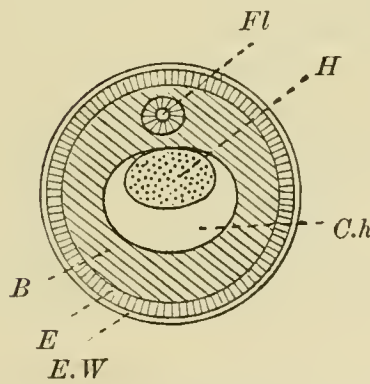


Fig. A b.

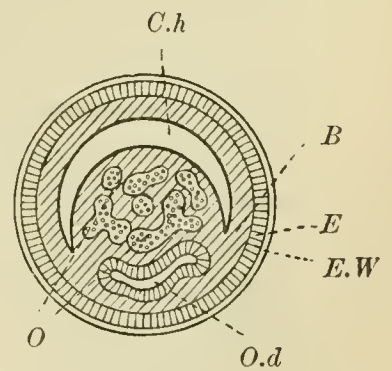


Fig. A c.

Fig. A a—c. a Schematischer Längsschnitt durch ein Individuum von 40 mm Länge. b Querschnitt durch den proximalen Teil (α — β Fig. A a). c Querschnitt durch den distalen Teil (a — b Fig. A a). *B* Bindegewebe, *C.h* Zentralköhle, *E* Epithel, *E.W* Endothel des Wirtes, *Fl* Flimmerkanal, *H* Hoden, *O* Ovarium, *O.d* Ovidukt, *W* Darmwand des Wirtes.

„Die blasenförmigen Hoden (*H*) befinden sich im proximalen Teil der Zentralhöhle. Die Länge der Hodenanlage beträgt 2—3 mm, und sie ist von einer außerordentlich dünnen und weichen Haut umgeben, an welcher keine Oeffnung sichtbar ist.“

Das Ovarium.

Schon auf dem ersten bekannten Stadium des parasitischen Lebens des *Enteroxenos* ließ sich auch die erste Anlage des Ovariums erkennen (BONNEVIE 1902a). Das Tier wird auf diesem Stadium durch ein kleines kugeliges Gebilde repräsentiert, das im Bindegewebe der Holothuriendarmwand völlig eingebettet liegt. Es ist aus zwei konzentrischen Zellenlagen aufgebaut, die ihre Basalflächen einander zukehren, und zwischen denen noch einzelne mit amöboiden Fortsätzen versehene Zellen zerstreut gefunden werden.

Aus der äußeren Zellschicht bildet sich die Haut des Tieres, aus der inneren die Wand der Zentralhöhle und auf Grundlage der zwischen beiden liegenden losen Zellen entwickelt sich ein eigentümliches, sehr lockeres Bindegewebe und, wie unten beschrieben werden soll, auch die wesentlichen Bestandteile der Generationsorgane.

Eine kleine Anzahl dieser Zellen läßt sich schon auf dem kugeligen Stadium des Tieres zu einer Gruppe vereinigt finden, und aus dieser Zellengruppe geht das Ovarium hervor.

Mit dem Längenwachstum des Tieres parallel wächst auch die zuerst kugelige Ovarialanlage zu einem Rohr aus, das in seiner ganzen Länge der Zentralhöhlenwand dicht anliegt.

Eine Ausführöffnung vom Ovarium in die Zentralhöhle kam schon bei Tieren von 1 mm Länge zum Vorschein, indem nahe dem distalen Ende ein Durchbruch zwischen der Zentralhöhlenwand auf der einen Seite und der Wand des Ovariums auf der anderen geschah.

Durch ungleiches Wachstum wird auf den folgenden Stadien der distale Teil des Ovariums stärker entwickelt als der proximale; und bei Individuen von 10—12 mm Länge hat das Ovarium ein Aussehen, wie es in Fig. 1, Taf. XVI gezeigt worden ist.

Die Anlage besteht noch auf diesem Stadium wesentlich aus einem der Länge des Tieres nach verlaufenden Rohr (*Ov*), am proximalen Ende blind geschlossen, am distalen aber U-förmig umgebogen; die eben besprochene Ausführöffnung in die Zentral-

höhle (*U.m*), die zuerst am distalen Ende des Ovariums angelegt wurde, scheint jetzt durch das starke Längenwachstum des distalen Teiles der Anlage weiter proximalwärts verlagert.

Aus dem proximalen Teil dieses Rohres wachsen, der Zentralthöhlenwand zu gerichtet, zahlreiche kurze Seitenzweige hervor, die zum Teil auch unter sich verbunden sind, so daß hier ein grobmaschiges Netzwerk entsteht. Ungefähr auf der Höhe der Ausführöffnung wächst auch aus dem langen Schenkel des U-förmig gebogenen Rohres ein mächtiger Zweig in distaler Richtung hervor. Dieser verzweigt sich wieder (* der Fig. 1) und tritt später mit dem distalen Teile des Hauptrohres in direkte Verbindung.

Während des weiteren Wachstums des Tieres bleibt jetzt wieder der distale Teil der Ovarialanlage hinter dem proximalen zurück; und bei einem Tier von 27 mm Länge (Fig. 2) ist die Ausführöffnung etwa an der Grenze des distalen Drittels der Ovarialanlage zu suchen — ein Verhältnis, das während der weiteren Entwicklung des Tieres bestehen bleibt.

Noch auf diesem Stadium läßt sich das längs verlaufende Rohr des Ovariums von den peripheren Teilen desselben sehr wohl unterscheiden, aber die Verzweigungen sind jetzt viel reicher entwickelt, ihr Lumen ist größer geworden und die Anastomosen zahlreicher. Es zeigen sich jetzt auch an den mehr distal gelegenen Teilen des Rohres seitliche Ausbuchtungen.

Wie ich schon in meiner früheren Arbeit beschrieben habe, ist gleichzeitig mit der äußeren Ausformung der Ovarialanlage auch eine histologische Differenzierung derselben vor sich gegangen, und es läßt sich schon früh das eigentliche Ovarium von dem Ausfühweg unterscheiden. — Zum Ovarium gehört der lange, distalwärts verlaufende, jetzt reich verzweigte Schenkel des ursprünglichen Rohres. Diesem folgt vor der Umbiegungsstelle des Rohres ein Teil, dessen Wände mit hohem Flimmerepithel ausgekleidet sind, und den ich als Ovidukt bezeichnen möchte, im Gegensatz zum letzten, proximalwärts verlaufenden Teil des Rohres, der dann als ein Uterus zu betrachten wäre. — Dieser Teil zeigt einen auf späteren Stadien immer stärker geschlängelten Verlauf; seine Wände werden von einem hohen Cylinderepithel gebildet, ohne Flimmerbedeckung, aber mit zahlreichen Becherzellen, die bei der Geschlechtsreife in Tätigkeit treten. — Die Mündung des Uterus in die Zentralthöhle ist aber wieder von einem dichten Flimmerepithel umgeben, das

sich sowohl in die Röhre hinein, als auch ein Stück an der Wand der Zentralhöhle entlang erstreckt.

Die Entwicklung des Ovariums steht mit derjenigen der weiblichen Keimzellen in engstem Zusammenhang, wie aus einer Betrachtung der Fig. 3—5, welche die in gleichem Maßstabe ausgeführten Längsschnitte von 3 verschiedenen Stadien des Ovariums darstellen, hervorgehen wird.

In Fig. 3 ist ein ganz junges Ovarium abgebildet, wie es bei Individuen von ca. 10 mm Länge gefunden wird. Sein Epithel ist noch einschichtig, aber mit zahlreichen Mitosen. Eine Trennung in vegetative und generative Zellen dieses Ovariums läßt sich nicht durchführen, alle Zellen scheinen unter sich ganz gleichwertig und sind als Oogonien zu betrachten, wenn auch lange nicht alle sich später in Eier entwickeln. Es scheint aber dem Zufall ganz überlassen, welche derselben sich weiter entwickeln und welche zu Grunde gehen.

Fig. 4 zeigt einen Längsschnitt durch das Ovarium eines Individuums von ca. 20 mm Länge. Der Unterschied vom vorigen Stadium ist sehr auffallend. Anstatt des röhrenförmigen Ovariums der Fig. 3 liegt jetzt ein kompaktes vor, und beim ersten Anblick scheinen die Zellen, von denen die meisten junge Oocyten sind, ganz regellos untereinander zerstreut. Bei genauerer Untersuchung findet man jedoch auch hier einen Rest des früheren Lumens, das aber nur teilweise als offene Spalte sichtbar ist (* Fig. 4); sein Verlauf wird aber überall durch eine Reihe blasser Zellen mit ruhenden Kernen bezeichnet, die sich dicht um das stark verengerte Lumen herumlagern.

Die Mitosen, von denen hier doch relativ wenig vorkommen, sowie auch die verschiedenen Stadien der jungen Oocyten liegen alle unweit der Oberfläche des Ovariums, und bei genauerer Prüfung findet man diese Zellen noch an der Basalmembran der Ovarialwand ruhend und in derselben epithelialen Anordnung wie zuvor.

Es scheint also auf diesem Stadium eine Trennung der früher gleichwertigen Oogonien in zwei Gruppen durchgeführt zu sein: die epithelial geordneten Wandzellen des Ovariums, die in reger Entwicklung begriffen sind, und die blassen, ruhenden Zellen, die dessen Lumen umgeben.

Durch einen Vergleich mit späteren Entwicklungsstadien des Ovariums läßt sich ein Urteil über das weitere Schicksal dieser beiden Zellengruppen bilden. Man sieht hier im Ovarium wieder

ein deutliches Lumen; die Oocyten, die während der immer fortschreitenden Ansammlung von Dotterkörnchen mächtig ausgewachsen sind, berühren sämtlich mit ihrer unteren Fläche die gemeinsame Basalmembran, die sich um das ganze Ovarium herum ausbreitet. Die blassen Zellen der Fig. 4 sind jetzt verschwunden; nur stellenweise finden sich einige derselben den großen Oocyten dicht angelagert, zuweilen so dicht, daß man kaum entscheiden kann, ob sie außer- oder innerhalb der Membran der Oocyten ihre Lage haben.

Ich glaube daher, daß der morphologische Unterschied zwischen beiden Zellengruppen, der schon in Fig. 4 sichtbar war, auch als Ausdruck einer physiologischen Trennung derselben betrachtet werden muß, indem nämlich die bei der regen Zellteilung der Oogonien von der Basalmembran losgetrennten Zellen sich nicht weiterentwickeln, sondern nur als Nährmaterial für ihre günstiger situierten Schwesterzellen eine Verwendung finden.

Aber selbst auch diese vollenden nicht alle ihre Entwicklung. Es treten auf frühen Stadien viel mehr Zellen in Synapsis hinein, als ausgewachsene Oocyten im reifen Ovarium vorzufinden sind; und auf der anderen Seite findet man hier (Fig. 5) zwischen den mächtigen Oocyten zahlreiche kleine Zellen, deren Kerne auf dem charakteristischen Stadium stehen geblieben sind, das als eine Postsynapsis bezeichnet werden könnte.

Die letztere Tatsache ließe sich zwar auch in der Weise erklären, daß eine immer fortwährende Neubildung von Eiern vor sich ginge, und daß also die erwähnten Zellen der Fig. 5 eine neue Generation repräsentierten, die dann später ebenso mächtig ausgewachsen würde wie die jetzt schon dotterreichen Oocyten. Dies ist aber, wie ich glaube, nicht der Fall; schon auf dem in Fig. 4 dargestellten Stadium kommen Mitosen nur selten vor und auf späteren Stadien immer seltener, so daß an eine sekundär entstandene Oocytengeneration schon deswegen kaum zu denken wäre. Dann würde aber auch eine solche dem Tier nur wenig nützen. Die Larven werden, wie erwähnt, in der Zentralhöhle des Muttertieres entwickelt, und nur beim Zerreißen desselben werden sie frei; damit wären aber auch die Bedingungen für die Entwicklung einer zweiten Generation von Eiern auch nicht mehr da.

Die Postsynapsisstadien des reifen Ovariums lassen sich meiner Meinung nach, nur auf die des jungen Ovariums zurückführen. Sie sind auf diesem Stadium stehen geblieben, während in ihren Schwesterzellen die Dotteransammlung angefangen und auch voll-

endet worden ist. Im Epithel des reifen Ovariums kommen jedoch auch Zellen vor, die ruhende Kerne aufweisen. Den Ursprung dieser Zellen habe ich nicht verfolgt, kann daher auch nicht entscheiden, ob dieselben nie in Synapsis eingetreten sind, oder ob bei ihnen der Chromatinknäuel später rückgebildet worden ist. Die völlig regellose Verteilung derselben unter den anderen Zellen, und die Unmöglichkeit, sie auf früheren Stadien von denselben zu unterscheiden, scheinen mir jedoch bestimmt dafür zu sprechen, daß ein Wesensunterschied zwischen ihnen nicht besteht.

Wir finden also nach dem Obigen bei *Enteroxenos* einen Fall vor, wo von vornherein alle Zellen des Ovariums unter sich gleich sind und dieselben Entwicklungsmöglichkeiten haben. Dann wird zuerst durch zufällige Lagebeziehungen im Ovarium ein Teil derselben ausgeschaltet, um als Nährmaterial für die heranwachsenden Oocyten verbraucht zu werden. Auch unter diesen werden nicht alle zu reifen Eiern entwickelt; diejenigen, die zuerst ihre Dotteransammlung anfangen, wachsen zu mächtigen Zellen heran, während die übrigen noch im Kampfe um das vorhandene Nährmaterial zurücktreten müssen.

Die heranwachsenden Oocyten sitzen zuerst mit breiter Basis an der Basalmembran des Ovariums befestigt, während der Kern ungefähr mitten in der Zelle liegt (*Oc.a* Fig. 4). Während der weiteren Ansammlung von Dotterkugeln wächst die Zelle aber hochcylindrisch hervor; ihre Basalfläche wird relativ klein, und der Kern befindet sich von jetzt an immer an dem freien Pol der Zelle (*Oc.b* Fig. 4).

Bei einem Vergleich der beiden Stadien (Fig. 4—5) sieht man, wie die einzelnen Dotterkörnchen schon von ihrem ersten Auftreten an eine beträchtliche Größe haben, die später relativ nur noch wenig gesteigert wird; ihre Zahl wird aber um das Mannigfache verdoppelt. — Es läßt sich keine bestimmte Region der Zelle als eine Bildungszone der Dotterkugeln bezeichnen. Die Oocyte, deren Cytoplasmamenge von Anfang an relativ gering war, zeigt sich später auf allen Stadien völlig mit Dotterkugeln beladen, die von dem basalen Teil der Zelle bis zu dem freien Pol derselben dicht gelagert sind, den Kern umhüllen und nur auf dessen äußerer Seite einer dünnen Cytoplasmaschicht Platz lassen.

Die cylindrische Form der Oocyten geht auf späteren Stadien in eine mehr kolbenförmige Gestalt über (Fig. 5), indem ihr Basalteil in einen dünneren Stiel ausgezogen wird, um endlich im reifen Ovarium sich von der Basalmembran loszulösen.

Wie unten näher erörtert werden wird, trifft man in dem flimmerbekleideten Ovidukt des geschlechtsreifen *Enteroxenos* massenhaft Spermien an, und an dieser Stelle geschieht die Befruchtung¹⁾. Bei den Hunderten von mir untersuchten Individuen habe ich aber nie Eier im Ovidukt oder Uterus gefunden. Schon dies läßt vermuten, daß die Eier relativ rasch in die Zentralhöhle entleert werden, und diese Vermutung wird auch dadurch bestärkt, daß die jüngsten Eier in der Zentralhöhle anscheinend auf demselben Entwicklungsstadium stehen wie die völlig ausgewachsenen Ovarialeier.

In der Zentralhöhle findet man die Eier gruppenweise in kugelige Schleimhüllen eingelagert; diese Kugeln sind von recht ungleicher Größe und die Anzahl der darin enthaltenen Eier ist sehr verschieden, bei mittelgroßen Kugeln etwa 40—60 Eier. Wie diese Schleimhüllen gebildet werden, konnte ich nicht durch Beobachtung feststellen; doch scheint es mir zweifellos, daß die Becherzellen der Uteruswände an ihrer Bildung beteiligt sind.

Während die Befruchtung der Eier schon im Ovidukt geschehen ist, fängt doch die Reifung derselben erst in der Zentralhöhle an. Und hier kann man bei einer Untersuchung der verschiedenen Kugeln in günstigen Fällen alle Stadien der Reifungsteilungen, und auch der ersten Furchungsteilungen, in einem und demselben Individuum vorfinden. Diejenigen Eier, die in einer gemeinsamen Kugelhülle eingeschlossen sind, stehen alle auf ungefähr derselben Entwicklungsstufe, während man bei einem Vergleich verschiedener Kugeln meistens ebensoviele verschiedene Stadien vorfindet.

Die Hoden.

Als die erste Spur einer Hodenanlage bei *Enteroxenos* habe ich (1902) einen Epithelzapfen beschrieben, der bei Individuen von 1,5 mm Länge vom proximalen Ende der Zentralhöhle in dieselbe hinein vorsprang. Während nun dieser erste Fortsatz sich weiter entwickelte, entstanden um ihn herum mehrere ähnliche Bildungen, aus denen wieder an den Seiten kurze Verzweigungen hervorsproßten. Ueberall schieden die Epithelzellen dieser Zapfen

1) Also nicht, wie ich früher (1902) glaubte, in der Zentralhöhle.

eine feste Basalmembran aus, die dann schließlich ein stark verästeltes Achsensystem im Innern der noch völlig kompakten Hodenanlage bildete (BONNEVIE 1902 a, Fig. 48—51).

An der Basis dieser Anlage machten sich jedoch bald eine oder mehrere Einbuchtungen bemerkbar, die sich basal stark in die Breite erweiterten, während sie auch als enge, verzweigte Kanälchen in die peripheren Teile der kompakten-Epithelknospe einzudringen suchten. Das zuerst kompakte, von der Basalmembran dicht aneinander liegenden Epithellagen gebildete, Achsensystem der Hodenanlage wurde durch diesen Prozeß in der Richtung von der Basis nach der Peripherie allmählich ausgehöhlt.

Zu den in meiner früheren Abhandlung publizierten Abbildungen füge ich hier noch einige hinzu (Taf. XVI, Fig. 6—9), die besser als jene die eigentümlichen Vorgänge illustrieren, die sich während der weiteren Entwicklung der Hodenanlage abspielen.

Fig. 6 zeigt die Hodenanlage eines Individuums von 15 mm Länge. Die Anlage ist noch größtenteils kompakt; doch dringt von unten her eine tiefe und auch recht geräumige Einbuchtung in dieselbe hinein, aus der dann wieder die von Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Basalmembran der Epithelzapfen weiter hineinragt.

Im inneren Teil der Einbuchtung ist die Basalmembran der Epithelanlage auf ihrer Unterseite noch ganz nackt; weiter nach außen wird sie aber von einer zusammenhängenden Zellmasse (*B.Z*) bedeckt, die mit den Bindegewebszellen des Tieres in direktem Zusammenhang steht. Wie ich schon früher (1902) konstatieren konnte, werden in diesen von außen her eindringenden Mesodermzellen die männlichen Keimzellen ihren Ursprung nehmen. Die voluminöse Epithelbildung dagegen wird stark rückgebildet, um schließlich zu einem niedrigen, aus kubischen Zellen aufgebauten Epithelüberzug der Hodenblasen reduziert zu werden; derselbe ist auf allen Stadien durch eine Basalmembran von der nach innen folgenden Keimzellenschicht deutlich getrennt.

Die Umbildung der hocheylindrischen Epithelzellen in kubische geschieht zuerst weniger durch Streckung derselben, als vielmehr durch eine Auflockerung des Cytoplasma in ihrem basalen Teil, sowie durch Hervordringen der Basalmembran gegen die Oberfläche der Zellen, wo schon von vornherein die Kerne derselben lagen. Durch einen Vergleich der 3 in Fig. 6—8 abgebildeten Stadien werden diese Verhältnisse besser illustriert, als sie sich mit Worten beschreiben lassen. Das äußere Volumen der Hoden-

anlage ist in Fig. 8 ungefähr dasselbe wie in Fig. 6; aber anstatt der früheren, kompakten Epithelzellenmasse haben wir jetzt eine dünnwandige Hodenblase. Dieselbe ist doch noch durch feine Zellenstränge, in denen überall eine doppelte Basalmembran nachweisbar ist (vergl. Fig. 16), in eine Reihe peripher getrennter Hohlräume geteilt, die doch alle in der Mitte der Hodenanlage miteinander in Verbindung stehen.

Das in Fig. 7 abgebildete Stadium vermittelt den Uebergang zwischen diesen beiden. Ein Teil der Hodenanlage ist hier noch kompakt (unten rechts), und man sieht im übrigen Teil die Begrenzung der ursprünglichen Einbuchtung noch recht wohl beibehalten. Von dieser Höhlung aber, dessen Eingang durch Annäherung der Seitenwände eben geschlossen worden ist (* Fig. 7), dringen an allen Seiten taschenförmige Ausbuchtungen in die zuerst dicken Epithelwände hervor. Dieselben stehen alle mit dem zentralen Hohlraum in offener Verbindung und sind von dem äußeren Epithelüberzug durch die Basalmembran desselben überall getrennt. Zwischen den verschiedenen Aussackungen sieht man noch breite, von Epithelzellen gebildete Septen einschneiden, allseitig von der Basalmembran begrenzt. Durch Erweiterung der Hohlräume auf Kosten dieser Septen kommen dann zuletzt die dünnen Reifen der Fig. 8 zu stande, in denen von dem ursprünglichen Aufbau kaum mehr übrig geblieben ist als die Basalmembran.

Diese eigentümliche Ausformung der Hodenanlage läßt sich wohl am besten durch die Annahme einer starken Flüssigkeitsspannung im Innern derselben erklären. Durch eine solche wird das stetig fortdauernde Hervordringen der Basalmembran auf Kosten der lockeren Epithelzellen verständlich, und auch die weitere Entwicklung der Hodenblase und das Verhalten der in dieselbe einwandernden Ursamenzellen läßt einen starken Zufluß von Flüssigkeit zu dieser Stelle vermuten.

In Fig. 9 ist die Hodenblase eines geschlechtsreifen Tieres dargestellt, bei etwas schwächerer Vergrößerung als die eben besprochenen Abbildungen. Die Hodenblase hat jetzt beträchtlich an Größe zugenommen, und ihre Form ist einfacher, indem viele der früher in dieselbe hineinragenden Zellwände zurückgezogen sind.

Diese Erweiterung der Hodenblase ist nicht auf eine Vermehrung der sie aufbauenden Zellen zurückzuführen. In den Epithelzellen der Hodenblase habe ich nämlich nie Mitosen konstatieren können und auch nichts, was auf eine amitotische Teilung

der Zellen hindeuten könnte. Sollte sie dennoch in seltenen Fällen vorkommen, so würde dies keineswegs genügen, um die Größenzunahme der Hodenblase zu erklären. Ebenso wenig wird dieselbe durch die heranwachsenden Keimzellen bewirkt. Fig. 9 repräsentiert zwar eine schon entleerte Hodenblase, aber auch vor der Entleerung liegen die Keimzellen nur den Blasenwänden an und lassen im Innern der Hodenblase einen großen Raum frei¹⁾.

Es bleibt also nichts anderes übrig als die Annahme einer Streckung der Hodenwände infolge einer zunehmenden Spannung im Innern der Anlage. Und eine solche wäre wiederum, ebenso wie das starke Wachstum des Parasiten, auf die, wesentlich durch den „Flimmerkanal“ erfolgende, Aufnahme von Nahrungssäften vom Wirtstiere zurückzuführen.

Wir gehen jetzt zu einer näheren Betrachtung der in die epitheliale Anlage eindringenden Mesodermelemente über, die, wie erwähnt, die Grundlage der männlichen Keimzellen bilden.

Fig. 7 zeigt einen Schnitt durch die Hodenanlage eines Individuums von 27 mm Länge. Wie oben schon besprochen wurde, ist der Eingang in die Hodenblase auf diesem Stadium eben geschlossen worden, indem die Basalmembran, die das früher röhrenförmige Lumen begrenzte, an einer Stelle (* Fig. 7) zu einem kompakten Strang verlötet ist. Diese Verlötung ist hier eben vor sich gegangen, und sowohl außerhalb wie innerhalb der Verschlußstelle sieht man die Mesodermelemente noch in derselben Anordnung, die sie während des Eindringens in die offene Hodenanlage charakterisiert hat.

Am äußeren Boden der Hodenanlage findet sich eine dicht gedrängte Zellmasse (Fig. 7 *B.Z*) oder, richtiger, eine Cytoplasmamasse mit zahlreichen unregelmäßig zerstreuten Kernen. Keine Zellgrenzen sind nämlich zu spüren; und diese ganze Bildung macht den Eindruck eines zähflüssigen Syncytiums, das sich dicht an die Basalmembran der Hodenanlage anschmiegt. Dieser Eindruck wird durch eine Betrachtung der in die Hodenblase schon eingedrungenen Zellen noch bestärkt.

Fig. 10—15 zeigen in stärkerer Vergrößerung einzelne Partien derselben Hodenanlage, die auch in Fig. 7 abgebildet wurde. Zuerst möchte ich die Aufmerksamkeit auf Fig. 10 hinleiten, in der

1) Nur in einem einzigen Fall habe ich die Hodenblase ganz mit Keimzellen gefüllt gefunden.

die eben in Einwanderung begriffenen Zellen am proximalen Ende der Anlage abgebildet werden. Hier sind, auch bei der genauesten Beobachtung, keine Zellgrenzen zu finden; das Cytoplasma bildet eine zusammenhängende, zähflüssige Masse, die sich in Fäden ausziehen läßt. Die großen Kerne sind, wie durch einen Strom mitgerissen, dem Innern der Hodenblase zugetrieben worden, und um jeden Kern ist ein kleiner Cytoplasmabezirk abgegrenzt worden. Derselbe wird zuerst dünn-fadenförmig ausgezogen, bis endlich die Verbindung mit dem Mutterboden abgerissen wird; dann runden sich die selbständig gewordenen Zellen ab, und ihr weiteres Schicksal zeigt, daß sie die „Ursamenzellen“ des Enteroxenos bilden.

Gleichzeitig mit der eben beschriebenen Zelleneinwanderung im proximalen Teil der Hodenanlage ist auch eine dünne Cytoplasmaschicht, mit eingelagerten Kernen, weiter in die Hodenblase hinein geflossen. Ich benutze mit Absicht diesen Ausdruck; getrennte Zellen existieren hier noch nicht, und in der Tat ließe sich nur durch das langsame Hervorfließen einer zähflüssigen Masse ein Resultat erreichen, wie wir es auf diesem und späteren Stadien an der inneren Oberfläche der Hodenblase vorfinden.

Wie aus den Figg. 7—14 hervorgeht, schmiegt sich das mesodermale Syncytium an die Basalmembran des Wandepithels überall dicht an, indem es ihre Biegungen genau mitmacht. Dadurch wird ein die ganze Hodenblase umgebendes Keimlager gebildet, das während der ganzen Entwicklung der Keimzellen seinen syncytialen Charakter beibehält. Meistens bildet dasselbe nur eine einfache Schicht von weniger als Kerndicke; doch tritt zuweilen, besonders vor scharfen Ecken, eine Aufstauung der Cytoplasmamasse ein, die dann hier in einer dicken Lage oft mit vielen Kernen liegen bleibt.

Diesem Keimlager entspringen wieder eine Reihe von „Ursamenzellen“, indem sich einzelne, von einer Cytoplasmaschicht umgebenen Kerne von dem Syncytium loslösen und frei in die Hodenblasen einwandern.

Daß die Ursamenzellen wirklich durch Einwanderung aus dem Syncytium entstehen, und nicht etwa erst nach Teilung der in demselben vorhandenen Kerne, habe ich in zahlreichen Fällen konstatieren können. Die Ursamenzellen zeigen immer große, ruhende Kerne, auch wenn sie noch mit dem Mutterboden in breiter Verbindung stehen (Fig. 14), und in dem Keimlager wird lange Strecken hindurch kein einziger Kern zurückgelassen, der als

ein nach einer Teilung zurückbleibender Tochterkern aufgefaßt werden könnte. Ueberhaupt sind mir solche auf die Wandrichtung senkrecht gestellte Teilungen, die zu einer Loslösung der inneren Tochterzelle führen könnten, nie vorgekommen.

Dagegen treten die Ursamenzellen selbst bald nach ihrer Ablösung vom Keimlager in eine mitotische Teilung ein; der ersten folgen rasch mehrere, so daß die Zahl ihrer Abkömmlinge, der Spermatogonien, vervielfacht wird.

Diese letzteren bleiben entweder miteinander in Verbindung oder die Tochterzellen werden nach vollkommener Trennung wieder durch amöboide Fortsätze ihres Cytoplasma sowohl miteinander als mit dem Keimlager in Verbindung gesetzt. Dadurch entstehen größere Verbände von Spermatogonien, wie sie in Fig. 15 abgebildet sind.

Außer den runden Kernen der Ursamenzellen, die sich vom Keimlager ablösen, enthält dasselbe auch längliche, die in dem Wandbelag der Hodenblase liegen bleiben und die sich auf jungen Stadien der Anlage durch mitotische Teilung vermehren können (Fig. 11—13).

Ich habe mich vergebens bemüht, auch schon vor dem Eindringen des Syncytiums in die Hodenblase einen Unterschied zwischen zwei verschiedenen Kernsorten nachweisen zu können, die den Ursprung der runden Ursamenzellkerne resp. der länglichen Wandkerne der Hodenanlage bilden könnten. In dem Syncytium außerhalb der Hodenblase ist kein wesentlicher Unterschied zwischen den Kernen zu bemerken; ihre Form ist zwar nicht völlig konstant, aber sie zeigen alle Uebergänge von der ganz runden Form zu einer ovalen oder stark abgeflachten. Und es scheint mir nicht wahrscheinlich, daß dieser Unterschied in der Form als ein Ausdruck bestimmter innerer Eigentümlichkeiten der Kerne aufzufassen sei; vielmehr glaube ich darin nur eine Wirkung der verschiedenen Druckverhältnisse zu sehen, in welchen die Kerne dieses zähen, langsam strömenden Syncytiums zufällig sich befinden.

Ohne einen direkten Beweis dafür führen zu können, möchte ich auch bei der ersten Differenzierung innerhalb der Hodenblase zwischen den länglichen Wandkernen und den runden Kernen der Ursamenzellen eine ähnliche, rein mechanische Ursache vermuten. Die Kerne sind in ihrer Form wohl zum größten Teil davon abhängig, ob sie mitten in dem hineinfließenden Cytoplasmastrom liegen, wo sie durch die Oberflächenspannung des-

selben zusammengepreßt werden, oder ob sie demselben nur seitlich angefügt sind. Im letzteren Fall bildet der Kern ein selbständiges Zentrum, und eben die Oberflächenspannung des Cytoplasma wird eine Abrundung desselben um den Kern herum bewirken, die bei der Einleitung zur mitotischen Teilung so stark wird, daß eine völlige Ablösung der Ursamenzelle vom Keimlager erfolgt.

Obgleich die Trennung der runden Kerne von den länglichen durch äußere Umstände verursacht wird, so ist doch mit dieser Trennung das weitere Schicksal beider Kerngruppen determiniert. Die ovalen Kerne behalten ihre Lage an der Wand der Hodenblase; sie repräsentieren die vegetativen Kerne des Keimlagers. Diese teilen sich nur sparsam, aber dann immer mitotisch und mit der Teilungsfigur in der Richtung der Cytoplasmaschicht eingestellt. Beide Tochterkerne behalten daher auch eine ähnliche Lage wie der Mutterkern, völlig in dem Keimlager eingebettet (Fig. 11—13).

Infolge ihrer sparsamen Vermehrung scheinen solche vegetative Kerne in der jungen Hodenanlage relativ viel zahlreicher zu sein, als im reifen Hoden; hier werden sie ja nämlich durch die Streckung der Hodenwände auf einen viel weiteren Raum verteilt. Im reifen Hoden zeigen sie dagegen oft eine sehr beträchtliche Größe, so daß sie von einer dünnen Cytoplasmaschicht überzogen als große Vorsprünge in die Hodenblase hineinragen.

Die Spermatogonien, die bald in unregelmäßiger Lage längs allen Wänden der Hodenblase verteilt gefunden werden, behalten mit ihren Abkömmlingen, den Spermatocten und Spermaticiden, immer ihre wandständige Lage bei. Die Abkömmlinge jeder Ursamenzelle bleiben auch während der weiteren Entwicklung in einer Gruppe zusammen liegen, und zeigen unter sich immer den gleichen Teilungsrythmus (Fig. 9, 16).

Die gruppenweise angeordneten Keimzellen bewahren meistens mit dem syncytialen Keimlager eine intime Verbindung, und da sie, wie erwähnt, auch unter sich verbunden sind, ist eine Möglichkeit vorhanden, daß die Keimzellen aus dem Keimlager ihre Nahrung erhalten können. Doch werden auch nicht selten einzelne Gruppen von Keimzellen frei in der Hodenblase vorgefunden, ohne jede Berührung mit der Wand; es scheint also, daß auch die in der Hodenblase befindliche Flüssigkeit genügen könnte, die Ernährung der sich entwickelnden Keimzellen zu besorgen.

Die Hodenblase ist bei *Enteroxenos* allseitig geschlossen, und ich habe schon in meiner früheren Beschreibung (1902a) erörtert, daß die reifen Spermien, um in die Zentralhöhle hinauszugelangen, entweder aktiv durch die Hodenwand dringen müßten oder daß sie vielleicht durch das Platzen derselben frei werden könnten.

Aus verschiedenen Gründen habe ich schon damals die erstere Möglichkeit bevorzugt, und jetzt habe ich das Durchwandern der Spermien durch die Hodenwand direkt verfolgen können.

In jeder reifen Hodenblase findet man eine kleine Strecke der Wand (oder zuweilen 2—3), nach innen mit langen Flimmerhaaren besetzt (9 *Fl*). Eine nähere Betrachtung einer solchen Stelle ergibt als Resultat, daß die Basalmembran des Wandepithels hier siebförmig durchbrochen ist, und daß anstatt des Syncytiums, das sonst überall die innere Fläche der Hodenwand bedeckt, an dieser Stelle hohe Cylinderzellen gebildet sind, deren freie Oberflächen mit langen Flimmerhaaren bedeckt sind. Die Höhe dieser Zellen, sowie auch die Länge der Wimpern nimmt von der Mitte nach allen Seiten zu rasch ab, so daß die ganze Bildung kissenförmig gegen die umliegende Hodenwand hervortritt.

Diese „Flimmerkissen“ dienen als Austrittsstellen der Spermien. Durch die Flimmerbewegung werden die letzteren herangezogen und können dann zwischen den Zellen und durch die siebförmig durchbrochene Basalmembran von der Hodenblase in die Zentralhöhle auswandern. In der Tat habe ich auch in verschiedenen Serien (Textfig. B) Spermien, nicht nur zwischen den Flimmerhaaren der Hodenwand, sondern auch mitten in dem Flimmerkissen, sowohl inner- als außerhalb der Basalmembran, und endlich auch gerade außerhalb der Hodenwand in der Zentralhöhle angetroffen.

Wie schon oben erwähnt, geschieht die Befruchtung in dem Ovidukt, und es ist von Interesse zu beobachten, in welcher Weise die Spermien den langen Weg bis an die Befruchtungsstelle durch eine Reihe Flimmervorrichtungen geleitet werden.

Die Wand der Zentralhöhle, die sonst wesentlich von schleimsecernierenden Becherzellen gebildet wird, zeigt in einem gürtelförmigen Bezirk um die Uterusmündung herum ein sehr wohl entwickeltes Flimmerpithel. Die Flimmerbewegung an dieser Stelle ist zweifelsohne für die Befruchtung von großer Bedeutung, indem

die Spermien von dem proximalen Ende des Tieres, wo die Hodenanlage liegt, bis zur Uterusmündung an der Grenze des distalen Drittels, durch dieselbe herangezogen werden.

Von der Zentralhöhle setzt sich das Flimmerepithel noch in die Uterusmündung eine Strecke weit fort; es wird jedoch hier bald wieder von dem charakteristischen Drüsenepithel des Uterus verdrängt. Aber eine dritte flimmernde Stelle findet man im Ovidukt selbst, und durch Zusammenwirken dieser verschiedenen Flimmerbezirke werden die Spermien direkt von dem Flimmerkissen der Hodenanlage bis zur Befruchtungsstelle, dem Ovidukt hingeleitet.

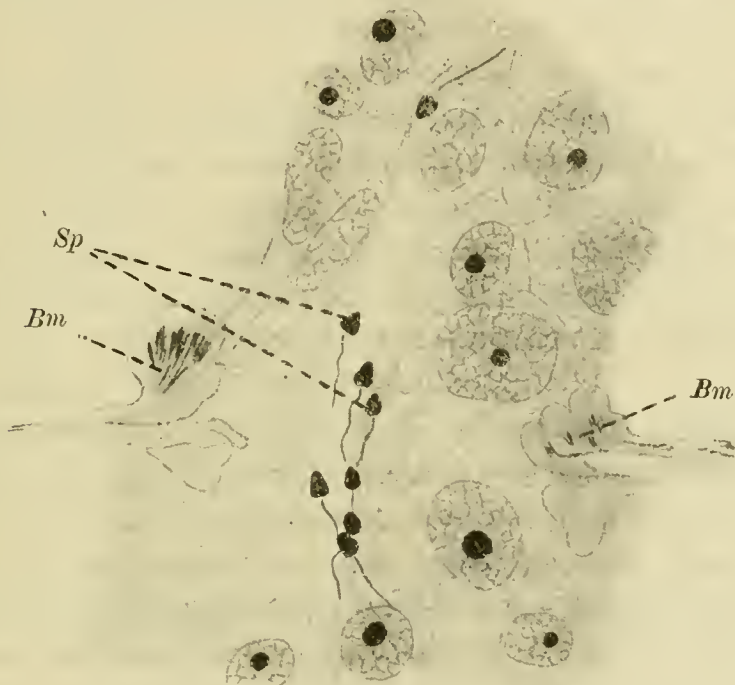


Fig. B. Aus einem Schnitt durch das Flimmerkissen einer reifen Hodenblase. *Sp* Spermien, die eben im Begriff sind, durch eine Oeffnung in der Basalmembran (*Bm*) auszuwandern.

Das Flimmerepithel im Ovidukt und an der Uterusmündung mag vielleicht auch später im Dienste des Ablegens der im Ovidukt befruchteten Eier stehen. Doch müsste man dann eine Umkehr der Flimmerbewegung voraussetzen. Eine solche läßt sich aber auch sehr wohl denken; schon der Druck von den sich im Ovarium loslösenden Eiern würde wahrscheinlich genügen, um die ursprünglich dem Ovarium zugerichtete Flimmerbewegung in eine entgegengesetzte zu verwandeln.

Besprechung der Resultate in Betreff der Generationsorgane.

Aus der obigen Beschreibung der Entwicklung der Generationsorgane bei *Enteroxenos* geht hervor, daß sowohl die weiblichen wie auch die männlichen Keimzellen aus einer indifferenten, mesodermalen Grundlage hervorgehen.

Dies stimmt, soweit aus der Literatur ersichtlich, mit den Resultaten der Untersuchungen an anderen Mollusken wohl überein. Gewiß findet man unter den kurzen Angaben, mit welchen das Entstehen der Geschlechtsdrüsen in älteren Arbeiten berührt worden ist, scharfe Kontroversen; doch wird von den späteren Untersuchern mit immer größerer Bestimmtheit ein mesodermaler Ursprung der Keimzellen bei den Mollusken behauptet. Ein solcher wurde zuerst durch die Untersuchungen von BROCK (1886) bei *Limax* und von KLOTS (1889) bei *Limnaeus* wahrscheinlich gemacht, und v. ERLANGER (1891) hat dann bei *Paludina* die Entstehung der Geschlechtsdrüse durch Abschnürung von der (mesodermalen) Pericardwand zuerst festgestellt. Diese Beobachtung hat später in den Resultaten von MEISSENHEIMER (1901) an einem Lamellibranchiaten (*Dreissensia*) eine wertvolle Bestätigung erhalten, indem auch hier die Genitaldrüse direkt aus der Pericardwand abgeleitet werden konnte. Bei zwei systematisch so weit entfernten Molluskengruppen konstatiert, scheint diesem Ursprung der Genitaldrüse eine generelle Bedeutung zugelegt werden zu dürfen.

Bei *Enteroxenos* existieren im parasitischen Leben weder Pericard noch Herzanlage, und in Betreff des Ursprungs der Generationsorgane läßt sich daher eine Uebereinstimmung mit anderen Mollusken nur insofern erreichen, als eine mesodermale Anlage derselben auch bei *Enteroxenos* festgestellt werden konnte.

Wie die übrigen parasitischen Gastropoden ist *Enteroxenos* wohl mit den Prosobranchiern am nächsten verwandt. Die letzteren sind aber getrenntgeschlechtliche Tiere, und der hermaphroditische Zustand bei *Enteroxenos* ist wahrscheinlich als eine sekundäre Anpassung an die parasitische Lebensweise aufzufassen. Auch scheint hier der Satz eine Bestätigung zu finden, der von HESCHELER (1900, p. 373) ausgesprochen worden ist, „daß der hermaphroditische Zustand (wo ein solcher vorkommt), sich beim weiblichen Geschlecht festgesetzt hat“.

Während nämlich bei *Enteroxenos* das Ovarium sowohl in seinem Bau als auch in Betreff seiner Entwicklung wohl mit den

früher bekannten Verhältnissen bei anderen Gastropoden, und speziell bei *Paludina* (v. ERLANGER 1891) übereinstimmt, so steht die eigentümliche, frei in die Zentralhöhle hervorragende Hodenanlage, soviel ich weiß, noch ganz ohne Seitenstück bei den freilebenden Gastropoden. Bei einem Parasiten, *Entocochoa mirabilis* (JOHS. MÜLLER 1852), kommen dagegen, wie ich schon früher (1902) hervorgehoben habe, Hodenblasen vor von einem ähnlichen Bau, wie bei *Enteroxenos*; über ihre Entwicklung ist aber nichts bekannt.

Durch diese Sonderstellung — als eine relativ neue Anpassung zur parasitischen Lebensweise — verliert die Kenntnis der Hodenanlage bei *Enteroxenos* an Interesse in komparativ anatomischer Hinsicht; aber in demselben Maße wird ihre Bedeutung für eine entwicklungsmechanische Betrachtung der Anlage der Generationsorgane gesteigert.

Die männlichen Keimzellen werden hier von einem Material gebildet, das schon früher eine andere Verwendung hatte, nämlich von den Bindegewebszellen des proximalen Teils des Körpers. Und die ganze Anlage der Hodenblase scheint in so hohem Grad von rein mechanischen Faktoren abhängig zu sein, daß man nicht umhin kann, auch die spezielle Entwicklungsrichtung der in der Hodenblase eingeschlossenen Mesodermzellen auf ebensolche mechanische Faktoren zurückzuführen.

Bis zu einem Stadium in der Entwicklung des *Enteroxenos*, wo schon die Hodenanlage als eine kompakte Epithelwucherung auffallend war, zeigten diese Mesodermzellen noch einen rein embryonalen Charakter. Zwar waren von denselben die Bindegewebsstränge herausdifferenziert; aber nachher zeigten doch die Zellen von den letzteren die größte Unabhängigkeit. Vor jeder Teilung haben sie sich abgerundet, und erst die Tochterzellen traten wieder zu den Bindegewebssträngen in Beziehung, indem sie wie Amöben sich über die festere Grundlage derselben ausbreiteten¹⁾.

Bei der wachsenden Flüssigkeitsspannung des proximalen Teiles des Tieres wird nun die Aushöhlung der kompakten Epithelwucherung angebahnt, und auch die Zellen der Bindegewebsstränge werden in dieselbe hineingetrieben. Aber allem Anschein nach wird nur durch ihre zufälligen Lagebeziehungen entschieden, welche derselben in die Hodenblase mit hineingeführt werden sollen und welche nicht. Von den ersteren bleiben dann, wie wir gesehen

1) Auf die Genese dieser Bindegewebszellen hoffe ich bei einer späteren Gelegenheit zurückzukommen.

haben, einige in dem Keimlager als vegetative Zellen liegen, während die meisten frei in die Hodenblase hineinwandern, um sich daselbst als männlichen Keimzellen zu entwickeln. Auch die letztere Trennung schien wesentlich in mechanischen Faktoren begründet zu sein.

Rückwärts läßt sich aber dann mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß ziehen, daß sowohl die vegetativen Zellen des Keimlagers wie auch die außerhalb der Hodenblase liegen gebliebenen Mesodermzellen dieselben Entwicklungsmöglichkeiten besitzen wie ihre Schwesterzellen, daß sie sich also auch unter geeigneten Bedingungen als männliche Keimzellen weiter entwickeln könnten. Und wenn man sich endlich erinnert, daß auch das Ovarium früher aus derselben Grundlage herausdifferenziert wurde, und daß auch hier die weitere Entwicklung der Zellen anscheinend nur durch zufällige Lagebeziehungen bestimmt wurde, so wird man in den Mesodermzellen bei *Enteroxenos* ein Beispiel sehen müssen von Zellen, die, unter verschiedene äußere Bedingungen gebracht, die verschiedensten Entwicklungsrichtungen einschlagen können.

Im Ovarium eingeschlossen, bilden sie die Oogonien, von welchen wieder Oocyten und Nährzellen abstammen, in der Hodenblase treten sie als Wandzellen und Ursamenzellen hervor, und endlich bleiben sie, wenn sie außerhalb beider Keimdrüsen liegen bleiben, und also einer differenzierenden Wirkung nicht ausgesetzt worden sind, als undifferenzierte Bindegewebszellen bestehen.

Trotzdem die Hodenanlage bei *Enteroxenos* als eine Neubildung betrachtet werden muß, zeigt sie doch als Endresultat einen inneren Bau, der mit den von v. BRUNN (1884) und AUERBACH (1896) bei *Paludina*, und von BOLLES LEE (1897) bei *Helix* beschriebenen Verhältnissen eine große Uebereinstimmung zeigt.

Die erwähnten Verfasser beschreiben alle an der inneren Wand der Hodenblase eine dünne Keimschicht, in der große abgeplattete Kerne ihre Lage haben, und aus der auch die runden Zellen, die sich später als Spermatogonien erweisen, ihren Ursprung nehmen.

AUERBACH bezeichnet in Uebereinstimmung mit v. BRUNN ausdrücklich dieses Keimlager als ein (p. 423) „Syncytium, das aus einer nachträglichen Verschmelzung embryonaler Zellen hervorgegangen“ sei.

Und auch BOLLES LEE bildet in seiner Fig. 1 ein syncytiales Keimlager ab, fügt aber hinzu, daß diese Abbildung das typische Verhalten nicht illustriert; gewöhnlich seien nämlich bei *Helix* die Zellen wohl differenziert.

Bezüglich der „Basalzellen“ — oder richtiger — bezüglich deren Kerne, stimmen auch die Verhältnisse bei *Paludina* und *Helix* wohl mit denjenigen bei *Enteroxenos* überein. Diese „Kerne des Wandungsprotoplasmas“ werden von AUERBACH (p. 424) als „sehr abgeplattete Gebilde, in der Flächenansicht aber von stattlicher Größe“ beschrieben, und BOLLES LEE schreibt (p. 202) von denselben Gebilden: „Ces noyaux sont sphériques ou le plus souvent ovales, et sont situés sans exception dans la partie basale de la cellule. Ils sont très gros, de 25 μ de diamètre, et même plus dans les cellules développées“.

Eine Vermehrung dieser Wandzellen wurde von den erwähnten Autoren nicht beobachtet, während bei *Enteroxenos* eine solche, und zwar eine Vermehrung durch mitotische Teilung auf jungen Stadien der Hodenanlage nachweisbar war.

In einem Punkt weichen jedoch die Anschauungen der früheren Autoren sowohl voneinander, als auch von meinen an *Enteroxenos* gewonnenen Resultaten beträchtlich ab. Es ist dies in Bezug auf das Verhältnis zwischen Wandzellen und Ursamenzellen.

Soweit die direkten Beobachtungen reichen, scheint jedoch auch in diesem Punkt eine völlige Uebereinstimmung zwischen den drei Molluskenformen zu bestehen. AUERBACH erwähnt z. B. daß an den runden Kernen, „solange sie im Wandungsprotoplasma liegen, keine Mitosen vorkommen“, und er beschreibt auch die Einwanderung derselben Kerne genau so, wie ich sie nachher bei *Enteroxenos* gefunden habe.

Der Ursprung der runden Kerne konnte aber in den bei *Paludina* und *Helix* untersuchten Stadien nicht beobachtet werden, und gerade auf diesem Punkte gehen die Anschauungen der Autoren auseinander. v. BRUNN und AUERBACH glauben, daß die runden Kerne „durch amitotische Teilung resp. durch multiple Zerschnürungen“ von „den großen Protoplasmakernen“ abgespalten worden sind (AUERBACH 1896, p. 428). BOLLES LEE dagegen hebt mit großer Stärke hervor, daß keine solchen Beziehungen zwischen den Kernen der Basalzellen und denjenigen der Spermatogonien stattfinden, und er schließt daher, daß beide Formen Schwesterkerne repräsentieren, von denen die einen an Größe stark zugenommen haben, während die anderen, die in lebhafter Teilung begriffen sind, wegen Platzmangels in der Wandschicht hervorgeschoben werden, bis sie zuletzt die ganze Oberfläche der Basalzellen bedecken.

Wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, konnte ich bei *Enteroxenos* konstatieren, daß beide Kernformen einer und

derselben Generation angehören, wie auch BOLLES LEE angenommen hat, aber auch, im Gegensatz zu dem letzteren Verfasser, daß die runden Kerne auf einem sehr frühen Stadium der Hoden-anlage, ohne sich zuerst geteilt zu haben, und während sie noch Platz genug hatten, sich in der Wandschicht auszubreiten, ihre Einwanderung beginnen.

Abschnitt B.

Die Keimzellen.

Parallel mit der Entwicklung der Generationsorgane verläuft auch diejenige der Keimzellen, deren äußeren Rahmen wir also im vorigen Abschnitt betrachtet haben.

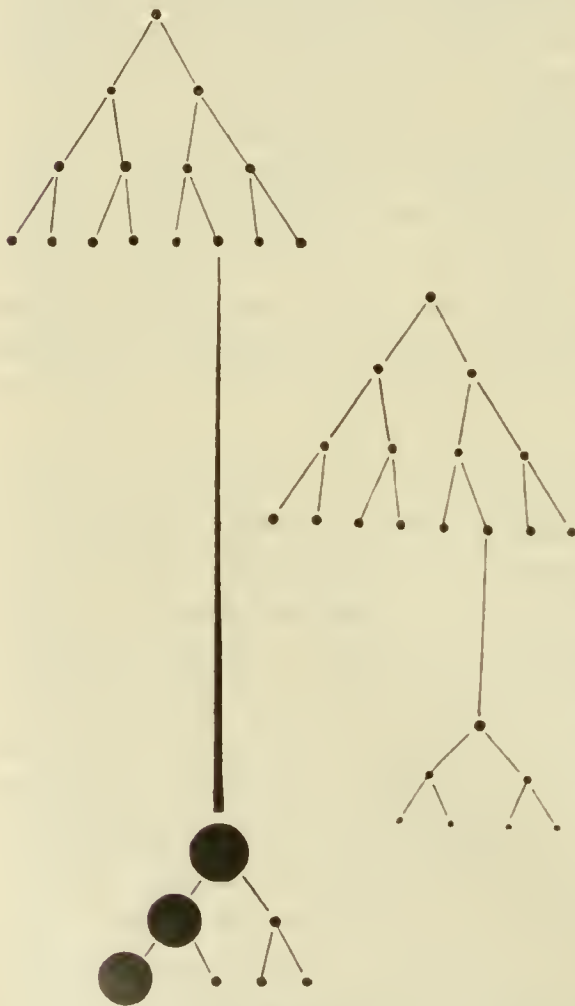


Fig. C. Eine Modifikation von dem bekannten BOVERISCHEN Schema, um den Unterschied in der Entwicklungsdauer der weiblichen und der männlichen Keimzellen zu illustrieren.

Bei *Enteroxenos* verhalten sich in Betreff ihrer Entwicklungsdauer die männlichen und die weiblichen Keimzellen sehr verschieden. Die erste Spur einer Hoden-anlage wird erst sichtbar, wenn die Teilungsperiode der Oogonien schon weit vorge-schritten ist; und die Ent-wicklung der männlichen Keimzellen — mit ihrer langen Reihe aufeinander folgender Zellgenerationen — wird in einer Periode voll-zogen, während welcher die weiblichen Keimzellen nur durch eine einzige Zellgene-ration, die Oocyten I. Ord-nung, repräsentiert werden (siehe Textfig. C).

Ob dieser Unterschied in der Entwicklungsdauer zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen auch für andere Tiere charakte-ristisch ist, läßt sich zur Zeit

aus der Literatur nicht ersehen. Doch ist es wahrscheinlich, daß dies Verhältnis je nach dem Dotterreichtum der Eier variiert, und es ist wohl auch möglich, daß bei *Enteroxenos* eine verspätete Anlage des Hodens als ein Ausdruck des sekundär entstandenen Hermaphroditismus anzusehen ist.

Obgleich ich diese Arbeit mit einer Untersuchung der männlichen Keimzeimzellen anfang, habe ich doch zuletzt aus verschiedenen Gründen vorgezogen, die Entwicklung der weiblichen Zellen als Hauptgegenstand meiner Beschreibung zu betrachten, indem ich nur am Ende jedes Abschnittes das Verhalten der männlichen Zellen zum Vergleich heranziehen werde.

Infolge des schon besprochenen Unterschieds zwischen Ovarium und Hoden in ihrem Verhalten zu den Fixationsflüssigkeiten, sind — wo anderes nicht bestimmt angegeben wird — sämtliche Abbildungen der weiblichen Keimzellen nach ZENKER-Präparaten ausgeführt, diejenigen der männlichen dagegen nach Material, das in HERMANN'Scher Flüssigkeit fixiert wurde.

Kap. I. Vermehrungsperiode der Keimzellen.

Wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, stammen bei *Enteroxenos* sowohl die Oogonien als die Spermatogonien von den indifferenten Mesodermzellen ab; und auch während ihrer weiteren Teilungen innerhalb der Generationsorgane zeigen sie die größte Aehnlichkeit mit diesen.

Eine kurze Beschreibung derselben muß ich jedoch der Besprechung der komplizierteren Prozesse der folgenden Zellgenerationen voranschicken, um diese mit dem richtigen Hintergrund betrachten zu können:

Oogonien (Taf. XVII, Fig. 17—29).

Fig. 17 zeigt die Telophase einer Oogonienteilung; man sieht hier die beiden neugebildeten Tochterkerne, den Spindelrest und den Zwischenkörper; die Teilung des Zellkörpers ist noch nicht vollendet.

In den Kernen, die uns hier allein beschäftigen werden, liegen noch die Chromosomen der letzten Teilung recht deutlich voneinander getrennt. Ihre Form ist aber auffallend zackig, und von den Spitzen dieser Zacken sieht man überall feine Linien-

fäden ausgehen, die die einzelnen Chromosomen miteinander verbinden.

Auf diesem Stadium sind noch keine Nukleolen sicher nachweisbar; doch lassen sich zuweilen schon jetzt einzelne chromatische Knotenpunkte des Kerngerüstes erkennen, die vor den übrigen sowohl durch ihre Größe als durch die Menge der von ihnen austretenden Lininfädchen ausgezeichnet sind. In den jüngsten Kernen scheinen oft zwei oder mehrere solche Punkte miteinander zu konkurrieren; bald nimmt jedoch einer derselben stark an Größe zu, während die übrigen zurücktreten; und dieser rasch heranwachsende Knotenpunkt des Kerngerüstes bildet die Grundlage des Nucleolus (Fig. 18—22 N).

Der Nucleolus liegt immer oberflächlich im Kern. Seine Form wird in ZENKER-Präparaten nur schlecht erhalten; er zeigt hier eine unregelmäßig zackige Oberfläche, während dieselbe in HERMANN-Präparaten (Fig. 20) ganz glatt und kugelig gewölbt ist.

Schon früh können Vakuolen im Innern des Nucleolus erscheinen, und dieselben nehmen während der Kernruhe sowohl an Zahl als auch an Größe zu.

Fig. 18—20 zeigen, wie sich das Chromatin allmählich über das ganze Liningerüst ausbreitet, während es auch gleichzeitig an Färbungsvermögen verliert. Selbst während der vollen ‚Kernruhe‘ findet man doch noch in den Knotenpunkten des Gerüstes größere Ansammlungen von Chromatinsubstanz, durch feine Brücken miteinander verbunden.

In Fig. 21 sieht man die Prophase der folgenden Teilung eingeleitet. Das Chromatin ist hier wieder in einzelne, deutlich hervortretende Fäden zurückgezogen worden, auf welchen jedoch noch die Knotenpunkte des Liningerüstes als Verdickungen sichtbar sind. Nie habe ich in den Oogonien einen einzigen zusammenhängenden Fadenknäuel vorgefunden, und ich möchte auch das Vorkommen eines solchen bei *Enteroxenos* überhaupt bezweifeln.

Die folgenden Abbildungen (Fig. 22—24) illustrieren die Chromosomenbildung der Oogonien. Der Nucleolus wird bald aus dem Verband mit den Chromatinfäden gelöst, und schon vor der Auflösung der Kernmembran verschwindet er vollständig. Ein ähnliches Verschwinden des Nucleolus wird weiter unten auch bei der Oocytengeneration beschrieben, und daselbst wird auch die Frage nach einer Deutung dieses Vorganges etwas näher erörtert.

Die zuerst dünn-fadenförmigen Chromosomen werden bald

durch Kontraktion kürzer und dicker, und eine Längsspalte tritt immer deutlicher an ihnen hervor.

In Fig. 25—26 wird die Metaphase einer Oogonienteilung abgebildet, in Fig. 27—28 endlich die späteren Phasen derselben.

In den Äquatorialplatten habe ich mehrmals deutlich 34 Chromosomen zählen können, die, wie aus der Fig. 25 hervorgeht, von sehr verschiedener Größe sind. Bei einem Vergleich mehrerer solcher hat sich erwiesen, daß unter den 34 Chromosomen stets 8 große vorkommen (*I* Fig. 25) und ebenso auch 8 ganz kleine (*III* Fig. 25), während die übrigen 18 Chromosomen von mittlerer Größe sind; die zu einer Gruppe gehörenden Chromosomen zeigen jedoch auch unter sich kleine Variationen, und der Uebergang von einer Gruppe zu einer anderen ist daher nicht ganz scharf.

Die Längsspalte der Chromosomen zeigt den Plan ihrer Teilung.

Fig 29 gibt endlich ein Bild der Telophase einer Oogonienteilung. Beide Tochterplatten sind etwas schief getroffen, und die Form und Größe der Chromosomen tritt daher nicht klar hervor; doch sieht man deutlich genug, wie mehr als 30 getrennte Chromosomen in jeden Tochterkern hineintreten.

In den ruhenden Oogonien ist nur sehr selten eine „Sphäre“ sichtbar und dann immer nur als eine nicht scharf begrenzte, etwas verdichtete Zone des Cytoplasmas. Infolgedessen kommen die Centrosomen auch nur selten deutlich zum Vorschein, indem sie von den Mikrosomen des Cytoplasmas nicht immer unterscheidbar sind. Doch habe ich oft genug in der Nähe der Kernmembran 2 stärker färbare Körnchen wahrgenommen, um ihr konstantes Auftreten an dieser Stelle annehmen zu dürfen.

Die Centrosomen erscheinen auch während der Teilung als kleine, runde, scharf begrenzte Pünktchen, die während der Anaphase an Größe zunehmen, um sich zuletzt in 2 Tochtercentrosomen zu teilen (Fig. 26—28).

Im obigen sind die verschiedenen Phasen einer Oogonien-generation skizziert, wie sie in den jüngsten Ovarien, wo die Keimzellen noch mitten in ihrer Vermehrungsperiode angetroffen werden, vorkommen. Die Beschreibung könnte aber ebensogut für die letzte Generation der Oogonien gelten, aus deren Teilung die jungen Oocyten hervorgehen. Dieselbe unterscheidet sich nämlich in keiner Weise von den früheren Generationen, und nur durch die Entwicklungsstufe des Ovariums und der umliegenden Keimzellen läßt sich entscheiden, ob man die letzte oder eine der früheren Generationen der Oogonien vor Augen hat.

Spermatogonien (Taf. XXIII, Fig. 153—156).

Auch für die Spermatogonien gilt dasselbe, was eben in Betreff der Oogonien erwähnt wurde, daß zwischen den verschiedenen Generationen derselben kein charakteristischer Unterschied besteht.

Wie im vorigen Abschnitt beschrieben wurde, wandern die Ursamenzellen von dem Keimlager in die Hodenblase hinein, um hier bald in die erste Teilung einzutreten, und die Abkömmlinge einer solchen Ursamenzelle ließen sich später an der Wand der Hodenblase zu einem dichten Haufen gesammelt vorfinden.

Durch Zählung der einzelnen Zellen in einer Reihe solcher Gruppen der reifen Hodenblase läßt sich auf die Anzahl der erfolgten Spermatogonienteilungen zurückschließen. Es zeigt sich hierbei, daß dieselbe keineswegs konstant ist, und es scheint, daß sie auch von der Lage der Ursamenzellen in der jungen Hodenblase beeinflußt werden kann.

Wo nämlich das Keimlager von Anfang an dünn war, so daß die Ursamenzellen vereinzelt sich ablösen konnten, da sind überall die Keimzellengruppen relativ klein und lassen auf wenige, 3—5, Spermatogonienteilungen zurückschließen. Wo aber, wie es zuweilen am Boden der Hodenblase der Fall ist, eine dickere Lage des Syncytiums liegen geblieben ist, von welcher zahlreiche Ursamenzellen ihren Ursprung nehmen, da wird bald von den Abkömmlingen derselben eine kompakte Zellmasse gebildet (siehe Taf. XVI, Fig. 9 *Spg*); und hier erhalten sich die Spermatogonien als solche bedeutend länger, als es bei freiliegenden Zellen der Fall ist.

Die Teilung der Spermatogonien unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen der Oogonien und also auch nicht von der Teilung der Bindegewebszellen.

Fig. 153—156 zeigen einzelne Stadien einer solchen Teilung, in demselben Maßstabe ausgeführt, wie die entsprechenden Stadien der Oogonien. Der Unterschied zwischen beiden Serien ist ein rein äußerer und läßt sich auf die verschiedenen Lagebeziehungen der beiden Zellformen zurückführen; die Oogonien liegen im Ovarium dicht gedrängt, und ihre Form wird daher durch den Druck der umliegenden Zellen stark beeinflußt, während die Spermatogonien die abgerundete Form freischwimmender Zellen aufweisen.

Sowohl die Chromosomen wie auch die Centrosomen verhalten sich in den Spermatogonien ganz wie in den Oogonien, und ich brauche daher in Bezug auf diese nur auf die obige Beschreibung

der Oogonien hinzuweisen. Doch möchte ich auf Fig. 154 aufmerksam machen, in der ein nur selten vorkommendes Verhalten der Chromosomen abgebildet ist, indem dieselben hier während der Teilung ringförmig um die Zentralspindel herum angeordnet waren. Ähnliche Bilder sind mir auch zuweilen unter den Oogonien begegnet, ohne daß ich jedoch entscheiden konnte, in welchen Verhältnissen diese Anordnung der Chromosomen ihren Grund hatte.

Fig. 155—156 zeigen typische Bilder der späteren Teilungsphasen der Spermatogonien. Zwischen beiden Tochterplatten weichen die Spindelfasern stark auseinander, und der zwischen denselben eingeschlossene Raum erscheint deutlich heller als das umliegende Cytoplasma.

Die Einschnürung des Zellkörpers scheint — wenn sie erst einsetzt — sehr rasch vor sich zu gehen, und bei den freiliegenden Spermatogonien immer in charakteristischer Weise. Die Tochterzellen runden sich zuerst völlig gegeneinander ab, während die Spindelfasern noch wie eine breite Brücke die beiden Tochterkerne verbinden (Fig. 156). Dann wird die Berührung zwischen den Zellen wieder mehr intim, bis sie sogar gegeneinander abgeplattet werden können. Erst nach der Bildung eines Zwischenkörperchens an der Mitte der Faserbrücke lösen sie sich zuletzt völlig voneinander.

Eine Zentralspindel war während der mittleren Phasen der Spermatogonienteilung nicht direkt nachweisbar; daß eine solche jedoch vorhanden ist, zeigt sich am Ende der Teilung, wenn die Bildung der Tochterkerne angefangen ist. Die neugebildeten Kernvakuolen treten nämlich seitlich von der Spindel heraus (Fig. 157), und man sieht die Centrosomen beider Tochterzellen durch kontinuierliche, achromatische Fasern in Verbindung stehen.

Diese Zentralspindel kontrahiert sich jetzt stark, wodurch die Centrosomen beider Tochterzellen einander genähert werden, und an der Zellgrenze wird auf Grundlage der Spindelfasern ein leicht zerbrechliches Zwischenkörperchen gebildet. Nach der Trennung beider Tochterzellen verschwindet in denselben bald jede Strahlung, und nur eine schwache Verdichtung des Cytoplasmas bezeichnet noch die Stelle, wo die Centrosomen zu suchen sind.

In solchen Spermatogonien aber, die nicht frei in der Hodenblase liegen, sondern so dicht gedrängt, daß die Tochterzellen auch nach vollendeter Teilung ihre intime Berührung bewahren, da bleiben auch die Spindelreste lange bestehen, als ob

sie durch die hier nicht zerbrochenen Zwischenkörperchen festgehalten würden.

Kap. II. Synapsis und Wachstum.

Oocyten I (Taf. XVII, Fig. 30—48).

Die jüngsten Oocyten werden bei Individuen von etwa 20 mm Länge gefunden, bei welchen die Hodenanlage nur erst eine kompakte Epithelknospe bildet.

In Fig. 4, die einen Teil eines solchen Ovariums wiedergibt, sieht man, wie die Oocyten verschiedener Altersstufen ganz unregelmäßig vermischt vorkommen, und es würde hier sehr schwierig sein, die verschiedenen Stadien in die richtige Reihenfolge einzuordnen, wenn nicht die Größe der Oocytenkerne als Wegweiser dienen könnte. Die Kerne nehmen nämlich während dieser lange dauernden Zellgeneration immerfort an Größe zu, eine Eigenschaft, die bei der Untersuchung einen wesentlichen Vorzug der Oocyten vor den Spermatocyten bezeichnet.

Die Entwicklung der Oocyten zerfällt in zwei verschiedene Abschnitte, von denen der erste durch Veränderungen innerhalb des Kernes charakterisiert wird, während in dem zweiten die Umbildungen des Cytoplasmas die Hauptrolle spielen.

Wir werden im folgenden diese beiden Perioden etwas näher betrachten, wobei jedoch auf die Umbildungen des Chromatins während der ersten Periode das Hauptgewicht gelegt werden soll.

I. Synapsis. Im vorigen Kapitel wurde gezeigt, wie am Ende der letzten Oogonienteilung in jede Tochterzelle 34 getrennte Chromosomen von ungleicher Größe hineintraten. Wie früher in den Oogonien, entsteht jetzt auch in jeder Oocyte auf Grundlage dieser Chromosomen ein junger Kern (Fig. 30—31), und es bildet sich in demselben allmählich ein typisches Kerngerüst (Fig. 32).

Die Gerüstbildung bleibt doch nicht auf dem für ruhende Kerne anderer Zellgenerationen typischen Stadium stehen, sondern das Chromatin wird in den jungen Oocyten viel feiner verteilt, als es in den Oogonien der Fall war.

Zuletzt erscheint dann im Oocytenkern — nicht nur oberflächlich, sondern auch in seinem Inneren — ein äußerst feines Netzwerk, dessen Fäden zwar außerordentlich zart und dünn sind, aber doch — wie aus ihrem Färbungsvermögen hervorgeht — deutlich chromatinhaltig. Die Maschen dieses Netzes sind relativ

eng, und die Knotenpunkte treten überall als ganz kleine Verdickungen auf dem Fadenwerk hervor (Fig. 33).

Der Nucleolus wurde schon während der ersten Auflösung der Chromosomen in derselben Weise wie in den Oogonien gebildet und er wird auf diesem Stadium, das ich als *Praesynapsis* bezeichnen möchte, oberflächlich im Kern gefunden — eine Lage, die er während der ersten Periode der Oocytengeneration stets beibehält.

Das Stadium des feinen Chromatinnetzes ist nur von kurzer Dauer, und bald sieht man in demselben einzelne Fadenzüge vor den übrigen hervortreten (α und α Fig. 33). Diese Fädchen erscheinen ganz unerheblich dicker und stärker gefärbt als die übrigen Teile des Netzwerkes; doch würden sie durch diese Eigenschaften kaum die Aufmerksamkeit auf sich ziehen können, wenn nicht gleichzeitig auch die sie kreuzenden Fäden des Netzwerkes an Färbbarkeit abgenommen hätten. — Es scheint, als ob das Chromatin jetzt beginnt, sich von der feinen netzförmigen Verteilung auf einzelne Fadenzüge zurückzuziehen, und es läßt sich schon jetzt ein gewisser Parallelismus zwischen den letzteren nachweisen.

Ein solcher tritt bald deutlicher hervor und man sieht dann auch (Fig. 34—36), wie sich je 2 parallel verlaufende Fädchen einander nähern, indem die sie verbindenden Lininfädchen verkürzt werden.

Es ist dies das Stadium einer paarweisen *Konjugation* der Chromatinfädchen und es entspricht zeitlich dem von MOORE (1896) als *Synapsis* bezeichneten Zustand des jungen Oocytenkernes.

Das feste Zusammenballen des Chromatins, das diesem Namen zu Grunde liegt, kommt auch bei *Enteroxenos* bei vielen der in Sublimat fixierten Präparate vor und es scheint, als ob eben diese Stadien der feinsten netzförmigen Verteilung des Chromatins und der dünnen Fädchen weniger widerstandsfähig gegen die Reagentien sind als die übrigen Stadien dieser Zellgeneration.

Wie an anderer Stelle erwähnt worden ist, hat sich auch gerade bei diesen Stadien ein Unterschied zwischen den männlichen und den weiblichen Keimzellen geltend gemacht, indem die ZENKERSCHE Flüssigkeit wohl bei den dicht liegenden Oocyten ganz klare Bilder gibt, aber auf den in der Hodenblase freiliegenden Spermatoocyten eine zu starke Wirkung übt, indem sie zu einem völligen Zusammenfluß des Chromatins an der einen Seite des Kernes führt.

Der in Fig. 34 abgebildete Kern scheint mir für eine Analyse der Vorgänge während der Synapsis von besonderem Interesse zu sein. Dieser Kern zeigt nämlich einen Unterschied zwischen seiner oberen und unteren Hälfte; in der oberen Hälfte stimmt die Verteilung des Chromatins noch mit dem in Fig. 33 gegebenen Bild überein, in der unteren mit Bildern späterer Stadien.

Dort besteht noch die alte netzförmige Verteilung des Chromatins im Kern, doch zeichnen sich schon bei genauer Betrachtung einzelne Fadenzüge vor den Umgebungen aus. Solche sind z. B. die beiden Fädchen a und α der Fig. 34, und bei einer Verfolgung dieser Fädchen nach unten sieht man, wie der Abstand zwischen ihnen immer kürzer wird, bis sie zuletzt dicht nebeneinander liegen und als feiner Doppelfaden ihren Verlauf in die untere Hälfte des Kerns fortsetzen. Hier hat die netzförmige Verteilung des Chromatins völlig aufgehört, indem es sich von den Maschen des früheren Netzwerkes zu feinen geschlängelten Fädchen zurückgezogen hat, die schon hier in ihrer ganzen Länge paarweise konjugiert sind.

Zwischen den chromatischen Doppelfädchen sieht man noch überall ein feines Liningerüst ausgespannt, in derselben Anordnung wie das frühere Chromatinnetz, nur hat es jetzt seine Färbbarkeit völlig eingebüßt und hebt sich nur durch das stärkere Lichtbrechungsvermögen von dem auch farblosen Kernsaft ab.

Die Knotenpunkte des früheren Netzwerkes sind noch an den Chromatinfädchen deutlich sichtbar als kleine Verdickungen, von welchen überall Lininfäden austreten. Es ist von Interesse zu bemerken, daß diese Knotenpunkte auf den beiden Komponenten eines Doppelfadens einander stets genau gegenüber liegen.

Dieses genaue Zusammenpassen der Knotenpunkte je zweier konjugierenden Chromatinfädchen kommt erst während der Annäherung derselben zu stande. Wenn die Fädchen zuerst aus dem Chromatinnetz hervortreten, ist noch in dieser Beziehung zwischen je 2 parallel verlaufenden Nachbarfädchen keine durchgehende Uebereinstimmung vorhanden ($a-\alpha$ Fig. 34) und es scheint daher, als ob während der Annäherung der konjugierenden Fädchen eine Streckung einzelner Partien derselben stattfinde, bis die Knotenpunkte ihre endliche Lage erreichen.

Welcher Art die Kräfte sind, die die Konjugation der Chromatinfädchen bewirken und wo sie in erster Instanz ihren Sitz haben — dies sind Fragen, die wohl kaum durch eine morphologische Untersuchung eine Beantwortung erwarten können. Doch glaube

ich aus der eben besprochenen Einstellung der Knotenpunkte schließen zu dürfen, daß die Annäherung der Fädchen durch eine Kontraktion der sie verbindenden Teile des Liningerüsts zunächst vermittelt wird. Dadurch würden die Knotenpunkte zu einer Annäherung gezwungen werden, wenn sie auch zuvor einander nicht genau gegenüber lagen.

Eine völlige Verschmelzung der Chromatinfädchen geschieht in der Synapsis nicht. Ueberall, wo die Doppelfädchen von der Fläche gesehen werden, tritt auch ihre Doppelheit deutlich hervor, und wo die Enden derselben frei im Kernraum hervorragen (*c* Fig. 34—39), weichen ihre beiden Komponenten meistens deutlich auseinander. Die von ihren verdickten Endknoten austretenden Lininfädchen gehen hier kontinuierlich in das netzförmige Gerüst über, das noch überall im Kernraum verbreitet erscheint. Dagegen haben sich die verdickten Knotenpunkte der mittleren Strecken der Doppelfädchen einander sehr oft bis zur Berührung genähert.

Was die Lage der Chromatinfädchen im Kern anbelangt, ist zuerst zu bemerken, daß auf keinem Stadium ein zusammenhängender Fadenknäuel existiert. Schon bei ihrem ersten Erscheinen in dem Netzwerk des jungen Oocytenkerns treten die Chromatinfädchen als deutlich begrenzte Fadenstücke hervor, die entweder mit beiden Enden an der Kernmembran oder mit dem einen Ende hier und dem anderen am Nucleolus befestigt sind (Fig. 34 *d*; Fig. 35, 40 etc.) oder endlich mit einem oder mit beiden Enden frei im Kernraum endigen (*c* u. *e* Fig. 34—40). Im letzteren Fall sieht man nicht selten, daß die freien Enden eines Doppelfädchens zusammengebogen sind, und daß in dieser Weise Schlingen oder Ringbildungen entstehen (*e* Fig. 38—40).

In vielen Fällen — doch keineswegs immer — zeigen die Chromatinfädchen nach der Konjugation eine polare Anordnung (Fig. 37 u. 42), indem ihre Befestigung an der Kernmembran wesentlich an der den Centrosomen zugekehrten Hälfte derselben stattfindet. Viel öfter scheint dagegen eine völlig regellose Verteilung der Doppelfädchen im Kern vorzukommen.

Nach der vollendeten Konjugation, in den Stadien der Fig. 37 bis 42, die unter dem Namen *Postsynapsis* zusammengefaßt werden können, nehmen die Doppelfädchen sowohl an Länge als besonders auch an Dicke sehr erheblich zu. Diese Zunahme des Chromatins geht in den Oocyten weit über die Grenze des normalen Heranwachsens der Chromosomen zwischen je 2 Zell-

teilungen hinaus, und auch die Kernvakuole nimmt während dieser Zeit rasch an Größe zu.

Mit dem in Fig. 42 abgebildeten Stadium ist wohl der relativ größte Chromatinreichtum der Oocytenkerne erreicht, und es treten jetzt in der Anordnung der Doppelfädchen Veränderungen ein, die den Uebergang vermitteln zwischen der ersten Periode dieser Zellgeneration, die in der Konjugation der Chromatinfäden ihren Schwerpunkt hat, und der zweiten, die als eine „Wachstumsperiode“ der Oocyten im eigentlichen Sinne des Wortes bezeichnet werden kann.

Die polare Anordnung der Chromatinfädchen wird — wo eine solche vorhanden war — aufgegeben. Sie nehmen jetzt eine oberflächliche Lage im Kern ein (Fig. 43—45). Auch das Aussehen der einzelnen Fädchen wird allmählich verändert. Die Knotenpunkte, die auf dem Stadium des maximalen Chromatinreichtums der Fädchen kaum sichtbar waren, treten jetzt wieder immer deutlicher hervor, indem die dazwischenliegenden Strecken der Doppelfädchen dünner werden.

Diese Veränderungen bilden die Einleitung zu einer zweiten netzförmigen Verteilung des Chromatins im Oocytenkern. Es sammelt sich zuerst an den Knotenpunkten der Fädchen, um sich von diesen weiter über die feinen Linienbrücken auszubreiten, die wahrscheinlich die ganze Zeit zwischen den Chromatinfäden ausgespannt gewesen sind, wenn sie auch nicht auf allen Stadien der Postsynapsis nachweisbar waren.

Die Figg. 47—48 zeigen Oocytenkerne, in denen die chromatischen Doppelfädchen nur noch stellenweise sichtbar sind, während sich das Chromatin größtenteils zu einem oberflächlich im Kern gelegenen grobmaschigen Netzwerk verbreitert hat.

Die zuletzt besprochenen Stadien vermitteln, wie erwähnt, den Uebergang zwischen beiden Perioden in der Entwicklung der Oocyten, und sie könnten insofern der Wachstumsperiode zugerechnet werden, als eine Dotteransammlung im Cytoplasma schon von dem Stadium der Fig. 44 an vor sich geht. Wenn ich sie doch der ersten Periode zurechne, so geschieht dies aus zwei Gründen, erstens weil alle bis jetzt besprochenen Stadien der Oocyten bei einem und demselben Individuum vorgefunden werden können, also eine kontinuierliche Reihe rasch aufeinander folgender Veränderungen repräsentieren, und zweitens weil im Verhältnis des Nucleolus mit dem Stadium der Fig. 48 ein Uebergang von dem typischen Verhalten der Postsynapsis zu demjenigen der Wachstumsperiode stattfindet.

Ehe ich jedoch zu dem Verhalten des Nucleolus übergehe, möchte ich noch die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Chromatinfädchen etwas näher erörtern.

Sind die dünnen Chromatinfädchen, die aus dem Kernnetz herausdifferenziert wurden, und die wir später kontinuierlich verfolgt haben, schon als individualisierte Chromosomen zu betrachten, die als solche konjugiert haben, um nachher ein starkes Wachstum zu erleiden? Oder sind sie vielleicht nur als ein Ausdruck eigentümlicher Umbildungen im gesamten Kernnetz aufzufassen, deren Resultat sich erst später in der Anzahl und dem Bau der Chromosomen erkennbar machen wird?

Ganz sicher läßt sich nach meinen Beobachtungen diese Frage nicht beantworten, doch möchte ich nicht unterlassen, auf einige Tatsachen aufmerksam zu machen, die zu Gunsten der ersten Auffassung sprechen, nach der die einzelnen Chromatinfäden als Chromosomen aufzufassen wären.

Wie schon erwähnt, existiert in den Oocytenkernen zu keiner Zeit ein zusammenhängender Fadenknäuel, sondern immer nur getrennte Fädchen von ungleicher Länge. Die Lage dieser Fädchen im Kern und ihre Beziehungen zur Kernmembran oder zum Nucleolus scheinen von ihrer Stellung in dem präsynaptischen Kernnetz bestimmt zu werden, und nach der vollendeten paarweisen Konjugation scheinen die Doppelfädchen während aller Stadien der Postsynapsis einander gegenüber eine völlige Unabhängigkeit zu bewahren.

Eine Zählung der Doppelfädchen ist jedoch wegen ihrer dichten Lage und ihres unregelmäßigen Verlaufes im Kern außerordentlich schwierig, und wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung (1905) erwähnt habe, ist mir eine sichere Zählung überhaupt nur einmal gelungen. Es verdient aber bemerkt zu werden, daß in diesem einen Fall (Fig. 42) die Zahl der Doppelfädchen 17 ausmachte, also genau die Hälfte der Chromosomenzahl der Oogonien und dieselbe Zahl, die vor der ersten Reifungsteilung wieder zum Vorschein kommt. Auch die Größenverhältnisse der Doppelfädchen lassen sich mit denjenigen der Chromosomen der Oogonien und der Reifungsteilungen in Einklang bringen. Es sind 4 lange Doppelfädchen (1--4 Fig. 42) vorhanden und ebenso auch 4 ganz kurze (14--17), während die übrigen von mittlerer Größe sind. (In den Oogonien wurden, wie früher erwähnt, 8 große, 8 kleine und 18 mittlere Chromosomen vorgefunden.)

Diese Zahlenverhältnisse, auf Grundlage nur einer einzigen Zelle gewonnen, genügen natürlich nicht, um die Chromosomen-natur der Doppelfäden festzustellen, wenn sie auch zu Gunsten einer solchen Annahme angeführt werden können. Sie werden übrigens durch die Beobachtungen MONTGOMERY's wesentlich gestützt, der bei Amphibien (1903) und Arthropoden (1905) in der Postsynapsis ähnliche Zahlenverhältnisse nachweisen konnte.

Auch ein anderer Umstand könnte als Stütze für die Auffassung dienen, daß die Doppelfäden der Postsynapsis bei *Enteroxenos* individualisierte Chromosomen repräsentieren. In den normalen Kernen kommen frei liegende Chromatinfäden nur vereinzelt vor, während die meisten an dem Nucleolus oder der Kernmembran befestigt sind. Doch habe ich auch 2 Kerne gesehen, in denen die freie Lage der Fäden vorherrschend war (Fig. 38 u. 41); und hier könnte man sich kaum der Auffassung erwehren, daß wirklich getrennte Chromosomen vorliegen. Diese beiden Kerne sind zwar nicht normal, aber ihre Abnormität scheint sich nur auf die Befestigung der Chromosomen zu beziehen und nicht auf ihren Bau, was aus ihrer Aehnlichkeit mit den Chromosomen anderer Zellgenerationen hervorgeht. Der ältere Kern (Fig. 41) ist mit seinen ausgewachsenen Chromosomen den Spermatozytenkernen ähnlich, und die noch ganz jungen Chromosomen der Fig. 38 zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit denjenigen, die nach Abschluß der ersten Reifungsteilung im Ei und in der Polocyte vorkommen (siehe Taf. XXII, Fig. 131—135).

Auf Grundlage der eben angeführten Beobachtungen bin ich geneigt, die Chromatinfäden der jungen Oocytenkerne als individualisierte Chromosomen zu betrachten, die in einer Anzahl von 34 in dieselben eingetreten sind, die aber paarweise konjugiert haben, so daß in den heranwachsenden Oocytenkernen Doppelfäden in der halben Anzahl vorgefunden werden. Nachdem jedes dieser Doppelchromosomen während der Postsynapsis stark an Größe zugenommen hat, fangen sie wieder die Bildung eines chromatischen Kernnetzes an, das während der ganzen Wachstumsperiode der Oocyten bestehen bleibt.

Das Verhalten des Nucleolus während dieser Periode möchte ich noch ganz kurz beschreiben. Meine Untersuchung war in diesem Punkte nicht so viel auf den Bau und die Bedeutung des Nucleolus selbst, als auf das Verhältnis zwischen demselben und den Chromosomen gerichtet. Und da mir die Beantwortung dieser Frage schon durch ein genaues Studium meiner Eisen-

hämatoxylinpräparate klar wurde, habe ich für das Studium des Nucleolus keine eigene Färbetechnik angewendet. Doch hat es sich hier als dringend notwendig erwiesen, die Resultate der ZENKER-Präparate durch einen Vergleich mit HERMANN-Material zu kontrollieren.

Der Nucleolus tritt in der jungen Oocyte — wie auch in den Oogonien — zuerst nur als ein besonders großer Knotenpunkt im Kernnetz hervor. Derselbe nimmt rasch an Größe zu, seine Oberfläche ist (in HERMANN-Präparaten) glatt abgerundet und im Innern zeigt er schon früh (Fig. 42 a) einzelne kleine Vakuolen, die später sowohl an Zahl wie auch an Größe zunehmen (Fig. 45 a).

Solange das Chromatin im Oocytenkern in deutlich getrennten Fädchen angeordnet ist, sind dieselben immer in wechselnder Anzahl an dem Nucleolus befestigt und dieser behält im Kern eine oberflächliche Lage.

Wenn aber beim Uebergang zur Wachstumsperiode der Oocyten die Chromatinfäden sich wieder auflösen, dann wird auch ihre Verbindung mit dem Nucleolus gelockert, und dieser löst sich endlich (Fig. 48) ganz von denselben los und sinkt von seiner oberflächlichen Lage ins Innere des Kerns hinein. Die Doppelfädchen aber, die früher am Nucleolus befestigt waren, bleiben noch immer unter sich in Verbindung stehen, und diejenige Stelle der Kernoberfläche, wo sich der Nucleolus früher befand, wird später während der ganzen Wachstumsperiode durch einen Chromatinknoten (*kn* Fig. 48) bezeichnet, von dem stets eine Anzahl chromatischer Doppelfädchen ausstrahlen.

Der Nucleolus wird von jetzt an immer bei mittlerer Einstellung im Kern gefunden, von einem zarten Liningerüst umgeben, aber ohne Verbindung mit dem chromatischen Kernnetz, das oberflächlich im Kern ausgebreitet ist.

II. Wachstumsperiode. In dem Hineinsinken des Nucleolus ist ein Moment zu ersehen, das den Uebergang vom Kern der Postsynapsis zu dem „Wachstumskern“ — wie ich im folgenden den Kern der Wachstumsperiode kurz benennen werde — bezeichnet.

Während die komplizierten Veränderungen der ersten Periode des Oocytenkerns relativ sehr rasch vollzogen werden, finden wir im Gegensatz dazu in der Struktur des Wachstumskerns eine außerordentliche Stabilität.

Die Wachstumsperiode dauert sehr lange, während des ganzen

Wachstums des Tieres von 20 mm Länge bis zur Geschlechtsreife (ca. 80 mm), und wenn man von dem Größenunterschied absieht, so geben die Wachstumskerne aller Altersstufen immer dasselbe Bild: ein grobmaschiges Chromatinnetz, oberflächlich im Kern gelegen, in dessen Fäden eine Doppelheit oft nachweisbar ist, und in dem ein chromatischer, auch oberflächlich gelegener Knotenpunkt deutlich hervortritt, und endlich im Inneren des Kerns ein großer Nucleolus.

Der letztere zeigt bald nach dem Einsinken ins Innere des Kerns ein verändertes Verhalten zu den von mir benutzten Fixationsflüssigkeiten. Während auf früheren Stadien ein auffallender Unterschied sich nach Fixation mit HERMANN'S und ZENKER'S Flüssigkeit geltend machte, ist dies jetzt nicht mehr der Fall. Auch die mit ZENKER'Scher Flüssigkeit fixierten Nucleolen haben jetzt ihre runde Form und glatte Oberfläche bewahrt und werden auch nicht mehr von Eisenhämatoxylin so stark gefärbt wie auf früheren Stadien, sondern lassen ihre innere Struktur wohl hervortreten.

Der Kern nimmt während der Wachstumsperiode noch stark an Größe zu (vergl. Taf. XVI, Fig. 4—5) und auch die Chromatinmenge des Kernnetzes hält mit diesem Wachstum ungefähr gleichen Schritt, was auch dazu beiträgt, daß die Wachstumskerne aller Altersstufen so gleich aussehen.

Die Veränderungen im Bau des Ovariums und damit auch in der Anordnung und Lage der Oocyten während der Wachstumsperiode sind schon im ersten Abschnitt dieser Arbeit beschrieben worden. Und da ich auf die Dotterbildung hier nicht eingehen möchte, bleibt nur noch eine Besprechung des Verhaltens der Centrosomen dieser Zellgeneration übrig.

Darüber ist nicht viel zu sagen. Bei der letzten Oogonienteilung traten in jede Oocyte zwei kleine dicht aneinander liegende Centrosomen hinein, die in der Nähe der Kernmembran ihre Lage hatten. Wie in den Oogonien findet man auch hier keine deutliche Sphäre um die Centrosomen herum, und es ist daher oft nicht möglich, dieselben mit Sicherheit zu erkennen. Doch habe ich in vielen Fällen zwei kleine Körnchen dicht an der Kernmembran in einer solchen Lage vorgefunden, daß ich nicht bezweifeln konnte, die Centrosomen vor mir zu haben (Fig. 34, 46, 48). Zuweilen sieht man auch um diese Körnchen herum eine etwas verdichtete Zone des Cytoplasma, und ihre Lage, sowie auch ihre Größe stimmen ganz mit den Verhältnissen der sicher er-

kennbaren Centrosomen der ersten Reifungsteilung überein (vergl. Fig. 48, 49, 52).

Spermatocyten I.

Nach der eingehenden Erörterung der Kernverhältnisse bei den Oocyten kann ich mich in Bezug auf die Spermatocyten kurz fassen.

Auf Taf. XXIII, Fig. 157—166 sind (nach HERMANN-Präparaten) einige charakteristische Stadien der Spermatocyten I. Ordnung dargestellt, in demselben Maßstabe ausgeführt wie die entsprechenden der Oocyten (Taf. XVII).

Auffallend ist zuerst die völlige Uebereinstimmung in der Kerngröße beider Zellarten (vgl. Fig. 30 mit Fig. 157, Fig. 32—37 mit Fig. 158—162) und dann auch die Aehnlichkeit der Umbildungen des Chromatins in den jungen Kernen.

In die Spermatocyten treten — wie auch bei den Oocyten beschrieben — eine Anzahl völlig getrennter, ungleich großer Chromosomen ein. Dieselben lösen sich, unter Bildung eines oberflächlich im Kern gelegenen Nucleolus, in ein feines chromatisches Kernnetz auf (Fig. 159). In diesem feinen Netzwerk treten bald einzelne Fadenzüge deutlicher hervor, die sich paarweise einander nähern, bis sie sich der Länge nach berühren (Konjugation der Chromosomen, Fig. 160—161).

Auch in den Spermatocyten findet sich kein zusammenhängender Fadenknäuel, sondern die kürzeren und längeren Doppelfädchen, die nach vollendeter Konjugation alles Chromatin des Kernes in sich enthalten, sind teils mit beiden Enden auf der Kernmembran befestigt, teils mit dem einen Ende hier, dem anderen auf dem Nucleolus oder endigen auf einer oder auf beiden Seiten frei im Kernraum (Fig. 161—162).

Mit Fig. 180 sind wir bis zu einem Stadium der Spermatocyten gelangt, das etwa dem zwischen Fig. 37 und 39 liegenden Stadium der Oocyten entspricht. Von jetzt an geht die Entwicklung beider Zellarten nicht mehr parallel.

In den Oocyten folgt diesem Stadium ein starkes Wachstum, sowohl der einzelnen Doppelfädchen wie auch des ganzen Kernes, sowie eine Verbreiterung des Chromatins zu einem oberflächlichen Netz im Wachstumskern. In den Spermatocyten dagegen wird das Chromatin jetzt direkt zu der ersten Reifungsteilung vorbereitet, ohne daß eine „Wachstumsperiode“ in seiner Zellgeneration eingeschaltet wird.

Die Doppelfädchen nehmen jedoch auch hier nicht unerheblich an Dicke zu (Fig. 162—164), wenn auch lange nicht so sehr wie diejenigen der Oocyten (vgl. Fig. 163 mit Fig. 42); die Kernmembran weist aber bei den Spermatocyten keine wesentliche Größenzunahme auf.

Die Verbindung zwischen dem oberflächlich gelegenen Nucleolus und den Doppelfädchen entspricht auch völlig derjenigen der jungen Oocyten. Gegen Ende dieser Spermatocytengeneration wird jedoch diese Verbindung immer lockerer (Fig. 163), bis kurz vor der Auflösung der Kernmembran der Nucleolus plötzlich verschwindet; ein ähnliches Verschwinden des Nucleolus wurde schon bei der Besprechung der Oogonien erwähnt, und auch in den Oocyten werden wir vor der ersten Reifungsteilung denselben Prozeß wiederfinden.

Die Centrosomen sind während der ganzen Spermatocytengeneration nachweisbar als zwei in der Nähe der Kernmembran liegende Körnchen (Fig. 158—164).

Auch in Bezug auf die Centrosomen herrscht also zwischen den jungen Oocyten und den Spermatocyten eine völlige Uebereinstimmung.

Besprechung der Resultate in Betreff Synapsis und Wachstum.

Es ist von Bedeutung, zwischen dem Verhalten des Chromatins bei den Oocyten und den Spermatocyten einen Vergleich anzustellen. Erst dadurch läßt sich sicher entscheiden, welche Umbildungen des Chromatins für die Keimzellen als solche charakteristisch sind und welche der speziellen Entwicklung der männlichen resp. der weiblichen Keimzellen angehören.

Ein solcher Vergleich zeigt, daß die ersten Entwicklungsschritte, die sich die um Konjugation der Chromosomen gruppieren, für beide Geschlechter gemeinsam sind, und diese Entwicklungsschritte gewinnen dadurch eine fundamentale Bedeutung.

Während jetzt aber in den männlichen Keimzellen die Aufgabe dieser Zellgeneration vollendet ist, — es werden hier bald die Vorbereitungen zur ersten Reifungsteilung getroffen, — so treten die Oocyten jetzt in eine zweite Phase ihrer Entwicklung ein, in die Wachstumsperiode, die gerade für die weiblichen Keimzellen charakteristisch ist.

Diese Periode wird mit einem weit über das gewöhnliche Maß hinausgehenden Wachstum des Chromatins eingeleitet, während es noch in deutlich getrennte Doppelfädchen eingeordnet ist.

Dann folgt zum zweiten Mal in dieser Zellgeneration eine netzförmige Verteilung des Chromatins im Kernraum, mit der gleichzeitig auch ein starkes Wachstum im Cytoplasma anfängt, das sich durch Vergrößerung des Zelleibes und durch Ablagerung einer rasch steigenden Anzahl großer Dotterkörnchen im Cytoplasma kund gibt.

Am Ende dieser Periode sind die Kerne der Oocyten denjenigen der Spermatoocyten anscheinend so ungleich, wie nur möglich, die ersteren sehr groß und mit netzförmig verteiltem Chromatin, die letzteren mit weit geringerer Chromatinmenge in einer Anzahl zierlicher Doppelfädchen angeordnet.

Um so mehr Interesse muß daher die Erscheinung beanspruchen, die im folgenden Kapitel näher besprochen werden soll, daß vor der ersten Reifungsteilung durch eine plötzliche Revolution der Oocytenkerne wieder das alte Verhältnis der völligen Gleichheit beider Kernformen hergestellt wird, eine Gleichheit, die sich während der Reifungsteilungen erhält, so daß nach der Befruchtung die beiden Vorkerne einander zur Verwechslung ähnlich sind.

Die Veränderungen, die in den Oocytenkernen vor sich gehen, ohne in den Kernen der Spermatoocyten ein Seitenstück zu finden, scheinen also nach dem Obenstehenden über die Wachstumsperiode hinaus keine Bedeutung zu haben.

Es fragt sich nun noch, ob die im obigen beschriebenen Resultate nur für *Enteroxenos* ihre Gültigkeit haben, oder ob auch bei anderen Tieren Beobachtungen gemacht worden sind, die auf eine allgemeine Bedeutung der bei *Enteroxenos* beschriebenen Verhältnisse zu schließen erlauben, eine Frage, die sich nach Betrachtung der Literatur über diese Zellgeneration bejahend beantworten läßt.

Bei einer Zusammenfassung der Literatur über die während der Synapsis sich abspielenden Vorgänge würde man noch keine lange Reihe von Arbeiten aufstellen können¹⁾. Ein dichter Chromatinknäuel, wie der von MOORE (1896) bei Selachiern mit dem Namen *Synapsis* belegte, ist wohl auch mehrmals von anderen Autoren und an den verschiedensten Objekten beschrieben und abgebildet worden; aber erst mit den verbesserten Fixationsmethoden der letzten Jahre könnte der Versuch gelingen, die während der Synapsis sich abspielenden Vorgänge weiter zu analysieren.

1) Die nach dem Eingehen meines Manuskriptes erschienenen Arbeiten können hier nicht berücksichtigt werden.

Nachdem schon früher von BRAUER (1892a) und von SABASCHNIKOFF (1897) eine solche Analyse (mit voneinander abweichenden Resultaten) bei den Spermatocten und Oocyten von *Ascaris* versucht worden war, wurden auch bei den Säugetieren gleichzeitig von SCHOENFELD (1901) und von VAN WINIWARTER (1901) die wichtigen Vorgänge dieser Zellgeneration untersucht.

Der letztere Forscher hat nach Untersuchungen der Oocyten verschiedener Säugetiere zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß in den Doppelfädchen der Postsynapsis „l'expression de l'acolement antérieur de deux filaments distincts“ zu ersehen sei. — Diese Hypothese wurde von VAN WINIWARTER nur als die wahrscheinlichste dreier verschiedener Möglichkeiten erwähnt, ihre Gültigkeit ist aber später von anderen Autoren durch direkte Beobachtungen konstatiert worden.

A. und K. E. SCHREINER liefern in ihrer eben erschienenen ausführlichen Arbeit (1905) über *Myxine* nicht nur eine Bestätigung von VAN WINIWARTER's Hypothese, sondern haben durch eingehende Untersuchungen und durch ihre künstlerisch ausgeführten Abbildungen, in welchen die komplizierten Verhältnisse der jungen Spermatoctenkerne deutlich zu Tage treten, zum ersten Mal die früher so geheimnisvollen Vorgänge der Synapsis wirklich klargelegt.

Diese Arbeit kam mir erst nach dem Niederschreiben der vorhergehenden Abschnitte in die Hände, und ich möchte hier auf die durchgehende Uebereinstimmung unserer Resultate in Betreff der Vorgänge der Synapsis aufmerksam machen.

Trotzdem unsere Untersuchungen an so verschiedenen Objekten ausgeführt wurden, wie die Spermatocten eines Wirbeltieres und die Oocyten einer Gastropode, so ergeben sie doch beide in diesem Punkt dieselben Hauptresultate, eine außerordentlich feine Verteilung des Chromatins im jungen Kern, das Hervortreten parallel verlaufender Fädchen und endlich eine paarweise Konjugation dieser Fädchen.

Auch an Punkten, die im voraus als nebensächlich erscheinen möchten, zeigt sich eine ähnliche Uebereinstimmung. Die einzelnen Chromatinfädchen werden z. B. bei SCHREINER (p. 227) als „von einer einigermaßen regelmäßigen Reihe ungefähr gleich großer Chromatinkörner aufgebaut, die durch chromatinärmere Partien miteinander verbunden sind“ charakterisiert, also dasselbe Bild wie bei *Enteroxenos*, wo die Chromatinfädchen in gewissen Abständen verdickte Knotenpunkte zeigen. Und weiter wird auch für

Myxine erwähnt, daß, „wo sich zwei Fäden parallel zu einander legen, — — — die einzelnen Körner der Fäden in ihrer Lage einander genau entsprechen, so daß sie während des weiteren Sichaneinanderlegens der Fäden in dem Doppelfaden paarweise zu liegen kommen“, und daß „von den verdickten Teilen der Fäden außerordentlich feine, achromatische Fäden ausgehen“.

Ein ähnliches Zusammenpassen der verdickten Partien beider Komponenten eines Doppelfadens ist auch schon früher bei Säugetieren von VAN WINIWARTER (1901) und bei Thysanozoon von SCHOCKART (1902) nachgewiesen. Der letztere Autor sieht hierin einen Beweis dafür, daß die Doppelheit der Chromatinfädchen nicht durch Aneinanderlegen zweier getrennter Fädchen, sondern vielmehr durch Spaltung eines einfachen zu stande gekommen sei.

Bei Enteroxenos ließ sich aber, wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, verfolgen, wie die Annäherung der Chromatinfädchen mit einer Verkürzung der zwischen ihnen ausgespannten Lininfasern parallel verlief, und als eine notwendige Folge dieser Verkürzung mußte auch ein Zusammenpassen der Knotenpunkte erfolgen.

Bei Myxine scheint nach SCHREINER eine polare Einstellung der Chromatinfädchen während der Synapsis die vorherrschende zu sein, die „durch eine anziehende Wirkung des Zentralapparates auf die Chromosomen“ bewirkt worden sein soll.

Bei Enteroxenos trat eine solche nur relativ selten hervor, und dies mag vielleicht — zusammen mit dem Mangel einer Sphäre — darauf hindeuten, daß die Centrosomen bei Enteroxenos während dieser Periode eine größere Passivität zeigen als wie bei Myxine. Es mag wohl sein, daß eine polare Einstellung auf die Konjugation der Chromatinfädchen fördernd wirken könnte; doch kann sie nach einem Vergleich mit den Verhältnissen bei Enteroxenos kaum als ein wesentliches Moment bei diesem Vorgang betrachtet werden.

Es scheint nach dem Obigen in Betreff der wichtigen Vorgänge der Synapsis eine fundamentale Uebereinstimmung zwischen systematisch so weit entfernten Tierformen, wie die Säugetiere (VAN WINIWARTER), Myxine (SCHREINER) und Enteroxenos zu bestehen, und man wird daher geneigt, der bei diesen Formen nachgewiesenen parallelen Konjugation der Chromosomen eine generelle Bedeutung beizulegen.

Doch findet man in der Literatur auch widersprechende Angaben. Unter diesen sind in erster Reihe die Arbeiten von

MONTGOMERY (1898—1904) und von SUTTON (1902) zu erwähnen, denen später auch andere Forscher (FOOT and STROBELL 1905 und DUBLIN 1905) folgten.

In diesen Arbeiten wird wohl auch eine Konjugation der Chromosomen behauptet, doch keine parallele, sondern eine „end to end“.

Doch muß ich A. u. K. E. SCHREINER unbedingt beistimmen, wenn sie sagen, daß die Bilder MONTGOMERYS die Richtigkeit seiner Darstellung nicht vollkommen beweisen können, da er bis jetzt nicht die frühesten Stadien der Synapsis gebracht habe.

Und was SUTTONS Angaben anbelangt, so muß die ausführliche Abhandlung abgewartet werden, ehe seine Schlüsse in Betreff der Konjugationsweise der Chromosomen unbedingtes Zutrauen gewinnen können; seine bis jetzt veröffentlichten Abbildungen können, meiner Meinung nach, ebenso gut zu Gunsten einer parallelen Konjugation, wie in der von ihm angenommenen Weise, gedeutet werden.

Jedenfalls zeigen doch diese widersprechenden Angaben, daß es verfrüht sein würde, schon jetzt etwas Generelles über die Konjugation der Chromosomen auszusprechen, und nur eingehende Untersuchungen möglichst vieler Formen werden zuletzt die Entscheidung ermöglichen, ob eine Konjugation der Chromosomen überall stattfindet, und wie sie in ihren Einzelheiten verläuft.

Ueber die physiologische Bedeutung der Konjugation herrscht doch schon eine erfreuliche Uebereinstimmung, die in eine Reihe einander ergänzender Beobachtungen verschiedener Forscher begründet ist.

Schon 1890 wurde von BOVERI gezeigt, daß „die Reduktion der Chromosomenzahl in den Oo- bzw. Spermatocyten I. Ordnung erfolgt“; die Chromosomen treten nämlich in diese Zellgeneration in voller Anzahl ein, aber schon vor der ersten Reifungsteilung zeigt sich ihre Zahl auf die Hälfte reduziert. Von HENKING (1891) wurde — nach Untersuchungen an Insekten — diese Reduktion als „eine paarweise Verklebung der Chromosomen“, beschrieben, ein Vorgang, der von BOVERI (1892) als eine Konjugation der Chromosomen bezeichnet wurde.

In den zahlreichen Arbeiten über Reifungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen, die in den folgenden Jahren erschienen sind, hat der Gedanke einer vor den Reifungsteilungen eintretenden Konjugation der Chromosomen zunächst keine wesentliche Stütze bekommen. Auch wurden hier diese schwierigen Fragen in so ab-

weichender Weise beantwortet, daß eine generelle Lösung des Reduktionsproblems immer ferner zu rücken schien.

Da erschien, in demselben Jahre, in welchem VAN WINWARTER seinen wichtigen Beitrag zur Lösung der morphologischen Rätsel des Synapsisstadiums geliefert hat, eine Arbeit von MONTGOMERY (1901 b), der eine für unsere Auffassung des Reduktionsproblems grundlegende Bedeutung zugelegt werden muß. Er hat hierin (p. 223) die Synapsis als „the stage of the conjugation of the chromosomes“ bezeichnet, und auf Grundlage eigener Beobachtungen über Größenunterschiede der Chromosomen, sowie auch der Resultate anderer Autoren, konnte er die Hypothese aufstellen „that in the synapsis stage is effected a union of paternal with maternal chromosomes, so that each bivalent chromosome would consist of one univalent paternal chromosome and one univalent maternal chromosome“. — — „From this standpoint the conjugation of the chromosomes in the synapsis stage may be considered the final step in the process of conjugation of the germ cells.“

Im folgenden Jahr kam BOVERI (1902) nach experimentellen Untersuchungen an Echinodermen zu dem Aufsehen erregenden Resultat, daß bei den Keimzellen dieser Tiere die Chromosomen eines und desselben Kerns einander nicht physiologisch gleichwertig sind, sondern daß ein Zusammenwirken sämtlicher Chromosomen notwendig ist, um ein ganzes Individuum aufzubauen. Diese Beobachtung mußte — wie von BOVERI (1902) in einer kurzen Anmerkung angedeutet und später (1904) ausführlich auseinandergesetzt wurde — auch für unsere Auffassung der Reduktion von großer Bedeutung sein. Die Konjugationsmöglichkeiten der Chromosomen innerhalb einer Keimzelle werden nämlich dadurch in der Weise beschränkt, daß immer nur zwischen physiologisch gleichwertigen, väterlichen und mütterlichen Chromosomen eine Konjugation vorausgesetzt werden darf, wenn eine normale Entwicklung des Tochterindividuums gesichert werden soll.

BOVERIS Entdeckung der physiologischen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen wurde schon in demselben Jahr durch eine ähnliche auf dem Gebiete der Morphologie komplementiert, indem SUTTON (1902) bei einem Insekt, *Brachystola magna*, nachgewiesen hat, daß die 22 Chromosomen der Spermatogonien, die von sehr verschiedener Größe waren, sich der Größe nach in 11 Paaren einordnen ließen, und daß in den Spermatocyten eine Konjugation zwischen je 2 morphologisch gleichwertigen Chromosomen stattfand.

Ein Größenunterschied der Chromosomen war auch schon früher bei anderen Tieren beobachtet (MEVES 1897, MONTGOMERY 1901) und scheint eine weite Verbreitung zu haben. Es liegt daher sehr nahe, die morphologische Verschiedenwertigkeit der Chromosomen als Ausdruck einer physiologischen anzusehen — wie es auch SUTTON (1903) und MONTGOMERY (1904) in späteren Arbeiten getan haben — indem sie in den Vorgängen der Synapsis eine Konjugation zwischen zwei homologen Chromosomen, einem väterlichen und einem mütterlichen, erkennen.

Auch bei *Enteroxenos* stimmen sowohl die Zahlen — als auch die Größenverhältnisse der Chromosomen aufs Beste mit dieser Anschauung überein.

Eine Wachstumsperiode hat sich bei *Enteroxenos* als ein Kennzeichen der weiblichen Keimzellen erwiesen, und es fragt sich jetzt, ob auch hierin ein generelles Verhalten vorliege. Ist ein Stadium mit „Wachstumskern“ als typisch für die Oocyten zu betrachten, und kommt ein solches bei den Spermatozyten überhaupt nicht vor?

In Bezug auf die letzte Frage ist zu erwähnen, daß in den zahlreichen Arbeiten über die Spermatogenese der verschiedensten Tierformen, noch nie — meines Wissens — eine zweite netzförmige Verteilung des Chromatins im Spermatozytenkern nachgewiesen worden ist¹⁾. Auch scheint in den meisten Fällen das Wachstum der Spermatozyten sehr schwach zu sein, so daß auch in Betreff des Cytoplasmas keine „Wachstumsperiode“ in der Entwicklung der männlichen Keimzellen vorkommt²⁾.

Eine typische „Wachstumsperiode“ scheint also, nach den bis jetzt vorliegenden Angaben, auf die weiblichen Keimzellen beschränkt zu sein, und es bleibt nur noch die Untersuchung übrig, ob sie hier überall vorkommt, und ob sie sich auch immer in der Struktur des Kerns zeigt.

Während die Spermatozytengeneration sehr oft Gegenstand eingehender cytologischer Untersuchungen gewesen ist, so ist dies

1) Eine Ausnahme wäre vielleicht in den großen Spermatozyten von *Scolopendra* zu ersehen (BLACKMAN 1905).

2) A. u. K. E. SCHREINER haben auch auf diesen Umstand aufmerksam gemacht; sie haben deshalb diese Phase der Keimzellenentwicklung nicht als „Wachstums-“, sondern als „Reifungsperiode“ bezeichnet, — eine Bezeichnung, die mir doch nicht glücklich gewählt scheint, da sie leicht zur Verwechslung mit der „Periode der Reifungsteilungen“ führen könnte.

mit den Oocyten nicht der Fall. Diese Tatsache mag wohl gerade darin ihren Grund haben, daß in der Oocytengeneration die Anfangs- und die Endstadien durch die lange Periode des Wachstumskerns voneinander getrennt sind, und wenn auch die direkten Nachweise einer zweiten netzförmigen Verteilung des Chromatins im Oocytenukern noch nicht zahlreich sind (VAN DER STRICHT 1897, VAN WINIWARTER 1901, GIARDINA 1902, SCHOCKAERT 1902, MARÉCHIAL 1904 u. á.), so läßt sich doch aus den vielen, in anderen Arbeiten abgebildeten und beschriebenen „Keimbläschen“ mit netzförmig verbreitetem Chromatin der Schluß ziehen, daß der Besitz eines „Wachstumskerns“ als charakteristisch für die Oocyten betrachtet werden kann.

Doch kommen auch sicherlich Tierformen vor, die eine Ausnahme von dieser Regel bilden. So scheint, nach HAECKER (1892 u. 1895) bei Copepoden keine netzförmige Verteilung des Chromatins vor den Reifungsteilungen zu existieren. Und auch bei *Ascaris* scheint es mir — nach mehreren Arbeiten von CARNOY, BOVERI und besonders nach SABASCHNIKOFF (1897) — sehr wahrscheinlich, daß kein typischer Wachstumskern vorkommt.

Eben diese Tiergruppen zeigen aber in ihren Kernverhältnissen auch andere Eigentümlichkeiten, die vielleicht mit dem Fehlen eines Wachstumskerns in Zusammenhang stehen und auf die ich in einem späteren Abschnitt (über Chromatindiminution) zurückkommen werde. Sonst läßt sich auch sehr wohl denken, daß das Vorkommen und die Bedeutung des Wachstumskerns mit dem größeren oder geringeren Dottergehalt der Eier variieren könnte.

Kap. III. Reifungsteilungen.

A. Auflösung des Wachstumskerns der Oocyten.

Am Ende der Wachstumsperiode begegnen wir den Oocyten I als mächtige Zellen, die mittelst ihrer verdünnten basalen Teile an der Ovarialwand befestigt sind (Fig. 5, Taf. XVI). Ihr Cytoplasma ist mit Ausnahme einer kleinen Partie am freien Pol ganz mit großen, durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Dotterkugeln gefüllt, und der große, kugelige Wachstumskern liegt am freien Pol der Zelle, nur von einer dünnen Cytoplasmaschicht bedeckt.

Der Kern zeigt im großen und ganzen dieselbe Struktur, wie auf dem Stadium am Anfang der Wachstumsperiode, wo wir ihn im vorigen Kapitel verlassen haben. (Vgl. Fig. 48 und Fig. 49;

die letztere Figur ist, wie auch die folgenden Abbildungen, nur halb so stark vergrößert wie die der Taf. XVII.)

Das Chromatin ist an der inneren Oberfläche der Kernmembran auf ein grobmaschiges Netz verteilt, das an einer Stelle einen großen oberflächlich gelegenen Chromatinknoten aufweist (*Kn* Fig. 49). Ein großer Nucleolus liegt im Inneren des Kernes, ohne Verbindung mit dem Chromatinnetz. Er wird jetzt vom Eisenhämatoxylin bedeutend schwächer gefärbt als das Chromatin, und die Vakuolenbildung, die schon vor der Wachstumsperiode in demselben sichtbar war, ist hier viel weiter vorgeschritten. Aus einem Vergleich zwischen dem Nucleolus der Fig. 49, der oberflächlich gesehen ist und demjenigen der Fig. 55a und b, die in optischem Querschnitt und bei verdoppelter Vergrößerung abgebildet sind, geht hervor, daß alle Vakuolen noch oberflächlich im Nucleolus liegen.

Auch die Centrosomen (*C* Fig. 49) zeigen noch keine wesentlichen Veränderungen. Während sie am Anfang der Wachstumsperiode meistens an der basalen Seite des Kernes gefunden wurden, sind sie jetzt mit dem dotterfreien Cytoplasma in der Richtung gegen die Oberfläche der Zelle verschoben, wobei sie auch oft von der Kernmembran etwas entfernt worden sind. Ihre Lage ist doch auf diesem Stadium keineswegs konstant (vergl. Fig. 49 u. 50). Die Centrosomen haben wohl während der Wachstumsperiode etwas an Größe zugenommen, doch lange nicht in demselben Verhältnis wie der Kern.

Auf diesem Stadium lösen sich die Eier von der Ovarialwand ab; sie werden im Ovidukt befruchtet, im Uterus mit Schleimhüllen umgeben und in die Zentralhöhle hinausgeführt. An diesen Zentralhöhleneiern werden wir dann die weiteren Veränderungen der Oocyten I. Ordnung verfolgen.

Noch in der Zentralhöhle kann man zuweilen Eier finden, deren Kern dasselbe Aussehen hat, wie der der Ovarialeier. Doch werden hier bald Umbildungen eingeleitet, die als Vorbereitungen zu der ersten Reifungsteilung anzusehen sind.

Die Chromatinfäden verlieren ihre schöne, regelmäßige Anordnung; große Strecken ihrer Maschen werden brüchig und verlieren allmählich ihr Färbungsvermögen (Fig. 50). Während nun diese schwachgefärbten Teile des Chromatinnetzes, die ich im folgenden kurz als „Wachstumchromatin“ bezeichnen werde, einen körnigen Zerfall erleiden, tritt in den übrig gebliebenen Chromatinfäden eine deutliche Doppelheit hervor (Fig. 50, 51).

Eine Doppelheit läßt sich, wie oben erwähnt, auch manchmal während der ganzen Wachstumsperiode nachweisen, und ich zweifle nicht, daß die am Ende dieser Periode auftretende Doppelheit mit der schon vorher so auffallenden zu identifizieren ist.

Die chromatischen Doppelfädchen, aus denen die Chromosomen der Reifungsteilungen später hervorgehen, liegen nach dem Zerfall des Wachstumschromatins unregelmäßig im Kern zerstreut. Doch sieht man immer eine Anzahl derselben um den Chromatinknoten angesammelt oder richtiger, radiär von demselben ausstrahlend (Fig. 50 *Kn*).

Der Nucleolus wird noch auf diesem Stadium immer vorgefunden, im Innern des Kernes liegend. Seine Größe ist dieselbe wie früher, aber meistens ist seine Form mehr unregelmäßig eckig. Er ist jetzt völlig mit größeren und kleineren Vakuolen gefüllt und in den ersteren sieht man oft wieder einen Einschluß, eine kleine, runde stark lichtbrechende Blase, die den Gedanken unwillkürlich auf eine Gasblase hinleitet. (Siehe Fig. 56a und b, die Nucleolen aus diesem Stadium in doppelter Vergrößerung darstellen.)

Mit dem hier beschriebenen Stadium verschwindet aber der Nucleolus plötzlich und vollständig, und der in Fig. 56b abgebildete Nucleolus gibt auch einen Fingerzeig, in welcher Weise dies plötzliche Verschwinden vor sich gehen kann. Wir sehen hier eine große Vakuole, die vom Inneren des Nucleolus bis an dessen Oberfläche reicht, und die augenscheinlich eben im Begriff ist, aus demselben herauszutreten. Da der Nucleolus auf diesem Stadium sozusagen nur aus Vakuolen besteht, muß er bei dem Austreten derselben bis auf kleine Reste, die zwischen den Chromatinkörnchen des Kernes nicht erkennbar sind, verschwinden. In welcher Weise das Austreten der hellen Vakuolen geschieht, ob sie einzeln austreten, oder alle auf einmal durch eine Art Explosion, kann ich nicht sicher sagen; doch bin ich überzeugt, daß das Verschwinden des Nucleolus sehr rasch vor sich geht; sonst müßte ich unter den vielen Eiern naheliegender Stadien, die ich untersucht habe, doch einzelne gefunden haben, bei denen der Nucleolus wohl an Größe abgenommen hätte, aber doch deutlich sichtbar wäre. Da dies nicht der Fall ist, bin ich geneigt, den plötzlichen Untergang der Nucleolen durch eine Art Explosion zu erklären, die vielleicht von den in den Vakuolen entstandenen Gasblasen herrühren könnte.

Nach dem Verschwinden des Nucleolus treten die chromatischen Doppelfädchen gegen den blassen Hintergrund des zerfallenen Chromatins immer deutlicher hervor. Durch Kontraktion werden sie etwas dicker und kürzer, und während die einzelnen Chromosomen deutlicher voneinander getrennt werden, sieht man die beiden Komponenten eines Doppelfädchens durch eine heller gefärbte Zwischensubstanz, eine Art Kittmasse, unter sich enger verbunden als auf den früheren Stadien. (Siehe Fig. 121a—c, Taf. XXII, wo Chromatinbestandteile aus Stadien wie Fig. 57 und 58, in doppelter Größe abgebildet sind.) Noch bis nahe vor der Auflösung der Kernmembran ist der Chromatinknoten sichtbar, und eine Anzahl von Chromosomen geht aus demselben und seinen nächsten Umgebungen hervor.

Zu der Zeit, wo die Chromosomenbildung vor sich geht, sind auch schon andere Veränderungen mit dem Kern geschehen, deren Ursache aber außerhalb desselben, in den Centrosomen, zu suchen ist.

Schon in den ganz jungen Zentralhöhleneiern, also bald nach der Befruchtung, fangen die Centrosomen ihre Wirksamkeit an.

Auf dem Stadium der Fig. 50 sieht man die noch ganz kleinen Centrosomen etwas weiter voneinander entfernt als auf früheren Stadien, und eine schwache Strahlung ist um dieselben herum sichtbar geworden. Auch in Fig. 52 ist eine frühe Phase der Centrosomentätigkeit abgebildet; die beiden Centrosomen liegen hier noch dicht an der Kernmembran an, und eine deutliche Strahlung tritt in dem Cytoplasma hervor. In diesen beiden Fällen sind die Centrosomen von einem hellen, strahlenfreien Raum umgeben und die Strahlen sind nicht auf die Centrosomen selbst gerichtet, sondern auf die Oberfläche des hellen Feldes. Wir werden später diese Erscheinung etwas näher betrachten.

Nur in sehr seltenen Fällen liegen die Centrosomen auf diesem Stadium noch so dicht an der Kernmembran, wie in Fig. 52 abgebildet. Meistens liegen sie, wie in Fig. 50 oberflächlich, in der Zelle, wo sie sich leicht zwischen den großen Dotterkörnchen verbergen, und da sie oft auch an anderen Schnitten gesucht werden müssen, als der Kern, so ist es mit großen Schwierigkeiten verbunden, die Entwicklung der Centrosomen auf diesen frühen Stadien zu verfolgen. Doch ist der Sprung zwischen den in Fig. 50 und 53 abgebildeten Centrosomen nicht größer, als daß eine kontinuierliche Verfolgung der einzelnen Gebilde gesichert ist.

Man sieht in Fig. 53 wieder die zwei Centrosomen, die an

Größe zugenommen haben und weiter voneinander entfernt sind, immer noch von einem hellen Raum umgeben, an dessen Grenze Cytoplasmastrahlen herantreten, und auf den die Strahlen noch größtenteils zentriert sind. Doch geht es aus Fig. 101, Taf. XXI, wo dasselbe Präparat in doppelter Größe abgebildet worden ist, hervor, daß der Uebergang hier schon angebahnt ist von einer Zentrierung der Strahlen auf das helle Feld als ein Ganzes, zu einer Einstellung derselben auf die beiden Centrosomen. Man sieht hier auch in nächster Nähe der Centrosomen, also innerhalb der Grenzen des hellen Feldes eine, zwar schwach hervortretende, Strahlung; um jedes Centrosoma herum sind radiäre Polstrahlen sichtbar, die sich zum Teil in den primären Strahlen fortsetzen, teils auch zwischen denselben hinaustreten, und beide Centrosomen sind unter sich durch eine feine Zentralspindel verbunden.

Was die Struktur der Centrosomen selbst anbelangt, so ist auf diesem Stadium nicht viel darüber zu sagen. In schwach differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten (Fig. 101) zeigen sie sich als kompakte, schwarze Scheiben, während sie nach stärkerer Differenzierung (Fig. 53) blaßgrau gefärbt erscheinen und eine körnige Struktur zeigen.

Von jetzt an vergrößern sich rasch die Polstrahlungen, und in demselben Maß wie die Strahlung sich entwickelt, werden die Dotterkugeln von den beiden Centrosomen entfernt (Fig. 54).

Die Zentralspindel dagegen, die auf den frühesten Stadien deutlich sichtbar war, scheint bei der weiteren Entfernung der Centrosomen voneinander völlig zu verschwinden¹⁾.

Auf dem Stadium der Fig. 53 scheint der Kern noch von der jungen Strahlung völlig unberührt zu sein, auf demjenigen der Fig. 54 ist dies aber nicht mehr der Fall. Es sind jetzt die Strahlungen zu der Kernmembran in Beziehung getreten, mit der Folge, daß die letztere in zwei gegen die Centrosomen gerichtete Zipfel ausgezogen wird; die Hauptmasse des Chromatins wird dabei in dem sackförmig herabhängenden Teil des Kernes zwischen diesen Zipfeln angesammelt (Fig. 57. Das Centrosoma wird im Nachbarschnitt ganz oberflächlich in der Zelle gefunden).

Schon diese Formveränderungen des Kernes könnten darauf hindeuten, daß zwischen Centrosoma und Kern anziehende Kräfte

1) Auf eine Erklärung dieses Verhaltens komme ich bei Besprechung der Teilungsmechanik zurück.

wirksam sind, und dieser Eindruck wird noch verstärkt, wenn man Bilder sieht, wie das in Fig. 58 dargestellte, wo das Centrosoma am Boden einer tiefen Einbuchtung gelegen ist. Hier wird nicht nur vom Kern dem Centrosoma ein Zipfel entgegengestreckt, sondern das oberflächlich liegende Centrosoma hat auch die Zellmembran mit sich in die Tiefe gezogen¹⁾.

Eine befriedigende Erklärung dieser Annäherung zwischen Centrosomen und Kern läßt sich wohl zur Zeit nicht geben; aber die Wirkungen derselben auf die Kernmembran lassen sich in Fig. 59 ersehen. Die Kernmembran ist hier auf der gegen das Centrosoma wendenden Seite fein durchlöchert, und zwischen den Löchern setzen sich die Strahlen von dem Centrosoma in den Kern hinein fort.

Das Bild zeigt auch einen auffallenden Unterschied zwischen den außerhalb und innerhalb des Kernes liegenden Teilen der Strahlen; während die ersteren nämlich ganz zart und glatt sind, zeigen sich die letzteren stark körnig, und in der Tat läßt sich dies Bild nur so deuten, daß die innerhalb der Kernmembran liegenden Strahlenstücke nicht durch Hineinwachsen von außen, sondern durch eine auf das Centrosoma gerichtete Einstellung des schon im Kern vorhandenen Materials entstanden sind, oder mit anderen Worten: in dem Liningerüst des Kernes, auf welchem noch blaß gefärbte Chromatinbrocken abgelagert sind, werden die Maschen gegen das Centrosoma hin in die Länge gezogen und einzelne Fädchen desselben werden dadurch radiär gegen dasselbe gerichtet. Aus diesen Fädchen gehen die Zugfasern der ersten Reifungsteilung hervor, und infolge ihrer eben besprochenen Bildungsweise stehen dieselben schon von Anfang an mit den Chromosomen in Verbindung.

Mit der im obigen beschriebenen Umbildung und Auflösung des Wachstumskerns, teils mit und teils ohne Hilfe der Centrosomenwirkung, sind in der Oocyte die beiden rasch aufeinanderfolgenden Reifungsteilungen vorbereitet. Bei der Besprechung derselben werde ich eine Erörterung der achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren vorangehen lassen, um dann zuletzt das Verhalten der Chromosomen einer speziellen Behandlung zu unterwerfen.

1) Ganz ähnliche Verhältnisse habe ich früher (1902b) bei einem Individuum von *Asc. lumbricoides* mehrmals beobachtet, wo abnormerweise die Centrosomen oberflächlich im Ei gelegen waren.

B. Achromatische Bestandteile der Teilungsfiguren.

Beschreibender Teil.

Oocyten.

Erste Reifungsteilung. Schon oben wurde die beginnende Tätigkeit der Centrosomen in der Oocyte beschrieben und in Zusammenhang damit auch das erste Auftreten der übrigen achromatischen Bestandteile der Teilungsfigur, der Polstrahlungen, der Zentralspindel und der Zugfasern.

In der Struktur der Centrosomen ist schon früh (Fig. 54 u. Fig. 102) eine Veränderung eingetreten, indem die kompakten Körnerhaufen der Fig. 53 bald in zierliche Ringe (in Wirklichkeit Hohlkugeln) umgebildet werden, in deren Mitte ein helles, anscheinend mit hyaliner Flüssigkeit gefülltes Feld deutlich hervortritt. Die Polstrahlen treten von allen Seiten bis zur Oberfläche des Centrosoma heran, und ihre peripheren Enden lassen sich weit zwischen den Dotterkörnchen hinaus verfolgen. Auf allen Stadien lassen sich in der Polstrahlung zwei konzentrische Schichten unterscheiden, eine innere helle Zone (*H*) um das Centrosoma herum, und außerhalb derselben eine dichtere Zone (*D*), wo die Strahlen überall wie mit kleinen Körnchen belegt erscheinen. Diese dichte Zone ist nach innen, gegen die helle Zone scharf begrenzt, während sie sich nach außen mit der Strahlung zwischen den Dotterkörnchen verliert. Die Zentralspindel, die bei einer gewissen Entfernung der Centrosomen nicht mehr sichtbar war, kommt — wie wir sehen werden — nach Auflösung der Kernmembran wieder zum Vorschein.

Auch wenn beide Centrosomen sich zuerst oberflächlich in der Zelle befinden, so rückt doch bald das eine derselben in die Tiefe und zuletzt findet man die Centrosomen an entgegengesetzten Seiten des Kerns. Meistens geschieht jedoch die Auflösung der Kernmembran schon, bevor diese Lage der Centrosomen erreicht worden ist, und die jüngsten Teilungsfiguren können daher eine gebogene Form oder eine schiefe Lage in der Zelle zeigen.

Solche schief gestellte Spindeln kommen jedoch relativ nur selten vor, und es scheint, als ob die Einstellung der Spindel senkrecht zur Oberfläche der Zelle (Fig. 60) rasch vor sich gehe.

Die beiden Centrosomen der Teilungsfigur entfalten infolge dieser Stellung ihre weitere Wirksamkeit unter sehr verschiedenen

äußeren Bedingungen, indem das nach innen gelegene ringsum von Cytoplasma umgeben ist, während dies mit dem äußeren nicht der Fall ist. Die Entwicklung beider Centrosomen zeigt auch — wie wir sehen werden — daß sie von diesen äußeren Bedingungen beeinflußt werden.

Das innere Centrosoma der Reifungsteilung ist während der Prophase kugelförmig (Fig. 60, 102 u. 104b), und in der Mitte dieser Hohlkugel kommt allmählich ein dunkel gefärbtes Körnchen, ein Centriol (BOVERI) zum Vorschein.

Das Centrosoma nimmt immer noch an Größe zu (Fig. 105 bis 106b), nicht durch Verdickung der körnigen Wand der Hohlkugel, sondern durch Erweiterung des inneren hellen Raumes derselben. Anstatt des einen Centriols werden bald deren zwei im Inneren des Centrosoma sichtbar. Es war mir nicht möglich, sicher festzustellen, daß diese zwei Centriolen durch Teilung des einen früher vorhandenen entstanden seien; doch glaube ich Bilder, wo beide Centriolen gegeneinander zugespitzt sind (Fig. 105), als eben vollendete Centriolenteilungen deuten zu können.

Der Höhepunkt in der Entwicklung des inneren Centrosoma wird während der Metaphase (Fig. 61 u. 105b) erreicht, obwohl es noch eine Zeitlang an Größe zunimmt; ehe wir doch dasselbe weiter verfolgen, werden wir auch das äußere Centrosoma und die Entfaltung der ganzen Teilungsfigur etwas näher betrachten.

Das äußere Centrosoma, das vor der radiären Einstellung der Teilungsfigur dem inneren noch völlig gleich war, wird schon während der Prophase gegen die Zellmembran etwas abgeplattet (Fig. 60 u. 104a), und diese Abplattung tritt später immer mehr hervor. Auch wird seine Struktur an der sich nach außen wendenden Seite bald verändert; es zeigt sich zuerst an seiner äußeren Kante (Fig. 105a) ein dünner, dunkel gefärbter Streifen, und bald scheint die ganze äußere Wand dieses Centrosoma wie ausgetrocknet, dünner als zuvor, dunkel gefärbt und ohne die charakteristische körnige Struktur (Fig. 106a). Diese Rückbildung des Centrosoma, die zuerst die äußere Wand angreift, breitet sich auch bald auf die innere Wand aus, und während der Anaphase und Telophase sieht man das äußere Centrosoma als eine flache oder zuweilen mehr gewölbte Erhöhung der Zellmembran anliegen, ohne zur Teilungsfigur in engerer Beziehung zu stehen (Fig. 62 bis 65 u. 107a). Die Centriolen verhalten sich im äußeren Cen-

trosoma ganz wie in dem inneren (Fig. 104—107). Nur sind sie in dem abgeflachten äußeren Centrosoma stets so gelegen, daß ihre Verbindungslinie mit der Längsachse des Centrosoma zusammenfällt, während sie in dem kugeligen inneren Centrosoma jede beliebige Stellung einnehmen können.

Die Entwicklung der übrigen Bestandteile der Teilungsfigur geht mit derjenigen der beiden Centrosomen parallel, deren verschiedene Entwicklungsrichtung sich auch in der Teilungsfigur, besonders in den Polstrahlungen, deutlichen Ausdruck gibt.

In jeder Polstrahlung ließ sich schon früh eine innere helle Zone von einer äußeren, dichten unterscheiden.

Diese helle Zone nimmt während der Prophase sowohl an Breite als auch an Helligkeit zu, und ihre Begrenzung sowohl nach innen gegen das Centrosoma als auch nach außen gegen die dichte Strahlungszone wird mit der steigenden Helligkeit immer schärfer. Während der frühen Prophase ließen sich die Strahlen ohne Schwierigkeit bis zur Oberfläche des Centrosoma hin verfolgen; in der Metaphase dagegen treten sie innerhalb der hellen Zone oft nur undeutlich hervor (vgl. Fig. 60—62). Zwischen den hellen Zonen der inneren und äußeren Polstrahlung besteht ein charakteristischer Unterschied, der mit der Rückbildung des äußeren Centrosoma in ursächlicher Verbindung zu stehen scheint; die äußere erreicht selten eine so große Helligkeit wie die innere, sie ist oft schmaler und weder nach innen noch nach außen scharf begrenzt; überhaupt zeigt die äußere helle Zone kein so regelmäßiges Verhalten wie die innere.

Die Länge der Polstrahlen nimmt noch während der ganzen Prophase zu, und die Dotterkugeln werden immer weiter von den Zentren der Teilungsfigur entfernt (Fig. 59—62).

Die erste Entstehung der Zugfasern aus dem Liningerüst des Wachstumskerns haben wir schon oben verfolgt. Dieselben waren bei ihrer Bildung stark körnig, indem sie mit den nach dem Zerfall noch zurückbleibenden Brocken des Wachstumschromatins belegt waren. Bald zeichnen sich aber die mit den Centrosomen in Verbindung stehenden Teile des früheren Kerngerüsts durch größere Helligkeit aus, der Verlauf der Fasern wird immer gerader, bis sie zuletzt als gespannte Stränge zwischen den Centrosomen einerseits und den Chromosomen andererseits sich hinziehen. Diese Streckung der Strahlen wird doch erst allmählich während der Prophase erreicht; und noch auf dem in

Fig. 60 abgebildeten Stadium sind überall Kreuzungen zwischen den geschlängelt verlaufenden Zugfasern wahrzunehmen.

Die zahlreichen Chromatinbrocken, die früher den Zugfasern ein trübes Aussehen gaben, werden während der Streckung dieser Fasern sozusagen von denselben abgeschüttelt, und während der zentrale Teil des Strahlungsbereiches als eine helle, körnchenfreie Spindel hervortritt, werden die Körnchen in großer Menge seitlich abgelagert, wo sie eine tonnenförmige Hülle um die Spindel herum bilden. Diese „Körnchenhülle“ zeigt am Aequator der Teilungsfigur die größte Breite, während sie gegen beide Pole etwas schmaler wird (*Kh* Fig. 60—64).

Meine Zurückführung der Körnchenhülle auf das zerfallene Wachstumschromatin möchte ich hier noch etwas näher begründen.

Es ließe sich nämlich vielleicht einwenden, daß auch schon vor der Auflösung der Kernmembran die Polstrahlen in der dichten Zone mit Körnchen belegt waren, und daß die Körnchen sozusagen als natürliche Begleiter jeder Strahlung zu betrachten wären; sie könnten, z. B. als irgend ein Fällungsprodukt des Cytoplasma, durch die Strahlungswirkung entstanden sein.

Ein genaues Studium der Strahlungen aller Teilungsphasen hat mich jedoch davon überzeugt, daß dies nicht der Fall ist.

Bei einem Vergleich junger Strahlungen in Eiern, wo die Auflösung der Kernmembran noch nicht angefangen ist, ergibt sich, daß der Körnchengehalt der dichten Strahlungszone sehr verschieden ist. Zuweilen sind die Körnchen groß, zuweilen ganz klein; sie können in großer Anzahl vorkommen oder so spärlich, daß sie nur sehr wenig hervortreten. Und man bekommt schon hier den sicheren Eindruck, daß die Körnchen nicht als ein Produkt der Strahlung aufzufassen sind, sondern daß sie nur — wo sie eben vorhanden sind — durch die Strahlung in bestimmter Weise um die Zentren herum angeordnet werden.

Daß die Körnchen keine konstanten Begleiter der Strahlungen sind, geht auch deutlich aus der in Fig. 68 abgebildeten 3-poligen Teilungsfigur¹⁾ hervor. Hier sind die Körnchen (*Kh*) nämlich nur um den einen Pol angesammelt, während die beiden anderen annähernd körnchenfrei sind.

Wenn nun dazu kommt, daß sich die Körnchenhülle rückwärts verfolgen läßt bis zu dem Stadium der eben aufgelösten

1) Diese Mitose ist in der Wirklichkeit 4-polig; das fehlende Centrosoma wird im Nachbarschnitt gefunden und bildet die vierte Ecke eines Tetraeders.

Kernmembran, und daß eine entsprechende Menge Körnchen auf früheren Stadien nicht außerhalb, sondern nur innerhalb der Kernmembran gefunden wird, so glaube ich mit vollem Recht in der Körnchenhülle die übrig gebliebenen Reste des Wachstumschromatins zu sehen.

Die Spindel der Teilungsfigur wird nicht nur von den Zugfasern gebildet. Schon in der Prophase (Fig. 60) und noch deutlicher auf späteren Stadien (Fig. 61, 62) sieht man zwischen denselben auch Fasern, die sich von dem einen Centrosoma zum anderen erstrecken, ohne die Chromosomen zu berühren. Diese Fasern gehören der Zentralspindel an, die ja schon auch während der ersten Entfernung der Centrosomen voneinander nachgewiesen werden konnte.

Die ganze Spindel zeigt in Betreff ihrer Form und Größe während der Entfaltung der Teilungsfigur eine kontinuierliche Reihe von Veränderungen, die für die Teilungsmechanik von Interesse sind, und die ich daher schon hier etwas näher besprechen möchte.

Während der Prophase ist die Spindel lang und relativ schmal (Fig. 60) und wie schon oben erwähnt, sind die Zugfasern nicht stramm ausgespannt, sondern zeigen noch einen geschlängelten Verlauf.

Ganz anders in der Metaphase (Fig. 61). Die hellen Zonen der beiden Polstrahlungen gehen kontinuierlich in die jetzt auch hell hervortretende Spindel über, und die Spindel, deren Fasern stark gespannt erscheinen, ist jetzt erheblich kürzer und breiter als während der Prophase.

Die einzelnen Fasern der Spindel sind — ebenso wie die Polstrahlen in der hellen Zone — auf diesem Stadium nur wenig hervortretend.

Die Ungleichheit der beiden Centrosomen macht sich auf diesem Stadium in der Teilungsfigur nur noch sehr wenig bemerkbar, und in der Spindel gar nicht. Nur die Körnchenhülle scheint in ihrer Ausformung dadurch beeinflußt. Die Körnchen treten nämlich an das äußere Centrosoma bedeutend näher heran als an das innere; während sie dort bis zur Grenze der hellen Zone den Strahlen ansitzen, werden sie hier in größerer Entfernung von dem Centrosoma gehalten. Es ist auch von Interesse zu bemerken, daß an beiden Seiten des inneren Centrosoma die Lage der Körnchen eine symmetrische ist, und daß ihre innere Grenzlinie einen Teil einer mit der hellen Zone konzentrischen Kugelfläche bildet.

Während Centrosoma und Polstrahlung mit dem Abschluß der Metaphase den Höhepunkt ihrer Entwicklung passiert haben, scheint die Spindel erst in der frühen Anaphase ihre höchste Spannung zu erreichen (Fig. 62). Die Breite der Spindel ist hier noch etwas größer geworden als in der Metaphase, und der Abstand zwischen beiden Centrosomen hat noch mehr abgenommen. Von großem Interesse ist es hier das Verhalten der Verbindungsfasern zwischen je zwei auseinander weichenden Tochterchromosomen zu beobachten. Sie laufen nämlich nicht gerade zwischen beiden Tochterchromosomen, sondern sie weichen wie gespannte Bogen auseinander (Fig. 62 und Fig. 130, Taf. XXII), dadurch wird der Eindruck einer starken Spannung innerhalb der Spindel in hohem Maße verstärkt.

Wir haben jetzt die verschiedenen achromatischen Bestandteile der Teilungsfigur bis zum Höhepunkt ihrer Entwicklung verfolgt und es bleibt noch übrig, auch die regressive Metamorphose derselben Teile zu verfolgen.

Das innere Centrosoma nimmt noch während der Anaphase an Größe zu, besonders durch Erweiterung des inneren Hohlraumes, aber auch zum Teil durch Auflockerung der körnigen Kugelschale (Fig. 65 und Fig. 107—108). Das ganze Centrosoma wird dabei in die Breite gezogen, und die Centriolen werden in die Längsachse des Centrosoma eingestellt.

In der Telophase tritt das Centrosoma nur sehr schwach gegen die Umgebungen hervor, indem sowohl der helle Raum im Innern, als auch die helle Zone der Polstrahlung dunkler geworden sind. Die Körnchen der Centrosomenwand werden zum Teil an den äußeren Rand des Centrosoma zurückgezogen, wo sie zu einer Reihe größerer Körnchen zusammengeballt werden. Durch dieselben wird noch eine Zeitlang die Grenze des früheren Centrosoma bezeichnet, während das Centroplasma trübe und körnig wird, bis es sich zuletzt in keiner Weise von dem außerhalb der Grenzlinie befindlichen Cytoplasma unterscheidet (Fig. 66—67, Fig. 109).

Während dieser Umbildungen des Centrosoma sind die beiden Centriolen auf allen Stadien nachweisbar, meistens noch als distinkte, scharf begrenzte Körnchen, doch auch zuweilen in den späteren Teilungsphasen (Fig. 107 b) etwas größer und nicht so stark färbbar wie früher. In der Telophase wird auch zuweilen das Bild dadurch gestört, daß außer den Centriolen noch andere Körnchen von ähnlicher Größe im Centroplasma gefunden werden; die letz-

teren treten doch ganz unregelmäßig auf und sind wahrscheinlich als Degenerationserscheinungen des Centroplasmas zu deuten, während die beiden Centriolen konstant auftreten und in der Längsachse des Centrosoma ihre Lage haben (Fig. 109).

Die Rückbildung des äußeren Centrosoma haben wir schon oben verfolgt; es schien während der Anaphase seine Rolle bei der Reifungsteilung schon ausgespielt zu haben. Meistens behält es doch noch seine Lage als Zentrum der Strahlung bei (Fig. 63), aber man sieht auch nicht selten, wie in 113a, daß die Strahlen nicht mehr auf dem Centrosoma inserieren. Die Spindel breitet sich in diesen Fällen am äußeren Ende cylindrisch aus und die Fasern laufen direkt auf die Zellmembran hin.

In der Polstrahlung gibt sich die Rückbildung vor allem in dem allmählichen Verschwinden der hellen Zone Ausdruck. Sie nimmt von der frühen Anaphase an sowohl an Helligkeit als auch an Breite ab (Fig. 62—65; Fig. 105—108), und ihre Begrenzung wird dabei immer weniger scharf. Auch die radiäre Anordnung des Cytoplasmas verschwindet nach und nach im zentralen Teil der Polstrahlung, so daß in der Telophase eine solche nur noch andeutungsweise sichtbar ist.

Anders verhalten sich die peripheren Enden der Polstrahlen. Während der Pro- und Metaphase hatte sich die Polstrahlung immer mächtiger entwickelt, und die einzelnen Strahlen konnten zuweilen zwischen den Dotterkugeln weit hinaus verfolgt werden. Während der Metaphase tritt eine Zusammenklebung der peripheren Enden der Strahlen ein¹⁾ (Fig. 61), und es zeigt sich während den späteren Teilungsphasen eine deutliche Steigerung dieser Tendenz. Zuletzt findet man die Polstrahlen zu großen Bündeln vereinigt (Fig. 63 und 65), die auch deshalb so deutlich hervortreten, weil sie mit zahlreichen Körnchen belegt erscheinen.

Diese Strahlenbündel, die sich weit in das Innere des Eies hineinstrecken, können noch lange nach der vollendeten Teilung gruppenweise angetroffen werden. Ihre Verbindung mit dem zentralen Gebiet der früheren Polstrahlung mag dabei gebrochen sein; aber sie bleiben noch vereinzelt liegen, bis sie zuletzt resorbiert werden.

1) Dies mag vielleicht als eine Folge der Fixation aufzufassen sein; es muß doch jedenfalls in einer veränderten Konstitution der Strahlenenden begründet sein, da die Zusammenklebung an bestimmte Teilungsphasen gebunden ist.

Es bleibt uns noch übrig, diejenigen Polstrahlen zu besprechen, die dem Aequator der Teilungsfigur zugerichtet sind.

In der Metaphase sieht man die Polstrahlen beider Pole sich im Aequator kreuzen, aber auch, sozusagen, einander ausweichen, so daß der Winkel, unter welchem sie sich kreuzen, spitzer wird, als es nach der früheren Richtung der Strahlen zu erwarten wäre (Fig. 61). In dieser Kreuzungszone der Strahlen, die wie ein Gürtel die ganze Spindel umspannt, ist auch die Körnchenhülle stark entwickelt und dies alles macht auch, daß die Grenze der Wirkungsbereiche beider Centrosomen sehr deutlich hervortritt.

Es ist von Interesse, zu beobachten, wie die Lage dieser Kreuzungszone von der beginnenden Anaphase an allmählich verändert wird, indem sie von dem Aequator etwas näher an die Oberfläche der Zelle rückt. Und anstatt daß die Strahlen beider Pole früher gegenseitig einander auswichen, biegen jetzt die Strahlen des äußeren Poles vor denjenigen des inneren zur Seite (Fig. 62—63).

Dies Verhalten der Polstrahlen ist augenscheinlich als ein Ausdruck der Verschiedenheit beider Centrosomen zu betrachten, und als eine Folge davon scheint bei der Zellteilung, die während der späten Anaphase schon eingeleitet wird, nur die innere Polstrahlung eine Rolle zu spielen (Fig. 63, 65).

Die äußeren Polstrahlen scheinen zu dieser Zeit jede Spannung verloren zu haben, während die inneren, die jetzt in der Kreuzungszone keinen Widerstand mehr treffen, ihren Verlauf bis zur Zelloberfläche gerade fortsetzen. An der Stelle, wo die innere Polstrahlung an die Zellmembran heranlangt, findet auch die erste Einschnürung des Zellkörpers statt.

Die Spindel wurde in der frühen Anaphase, auf dem Stadium ihrer höchsten Spannung, verlassen. Von diesem Stadium an scheint die Spannung rasch abzunehmen. Die Spindel wird wieder schmaler, und der Abstand zwischen beiden Centrosomen größer als zuvor, und die Verbindungsfasern, die früher wie gespannte Bogen ausgebaucht waren, zeigen in der späten Anaphase zwischen beiden Tochterplatten einen unregelmäßig geschlängelten Verlauf (Fig. 63). Bald wird doch der Abstand zwischen den Centrosomen so groß, daß die Fasern wieder gestreckt werden, und die ganze Spindel nimmt dabei Cylinderform an (Fig. 65).

In Stadien der späten Anaphase sieht man oft um die Spindel herum einen auf Schnitten dreieckigen, strahlenfreien Raum (* Fig. 63). Derselbe wird bei dem Uebergang der ausgebauchten

Spindel der Metaphase zu der Cylinderform freigelassen, indem die Polstrahlen ihre frühere Richtung beibehalten.

In Fig. 65 sieht man die erste Entstehung des Zwischenkörpers als Verdickungen einzelner Spindelfasern. Diese verdickten Partien werden bei der weiter vorschreitenden Einschnürung der Zellmembran dicht zusammengedrängt, bis sie zuletzt die einzige Verbindungsbrücke zwischen beiden Tochterzellen bilden (Fig. 66). Die Substanz des Zwischenkörpers wird während dieser Zeit stärker färbbar und zuletzt auch stärker lichtbrechend, und die Trennung beider Zellen geschieht dadurch, daß der immer noch aus einer Anzahl getrennter Stäbchen zusammengesetzte Zwischenkörper in der Mitte abgebrochen wird. Noch eine Zeitlang kann man auf der Oberfläche des Eies (der Oocyte II) eine kegelförmige Erhöhung erkennen, an deren Spitze die abgebrochenen Zwischenkörperstäbchen als eine Gruppe lichtbrechender Punkte sichtbar sind. Bald werden sie jedoch resorbiert und eine Zellmembran wird über der Wundstelle regeneriert (Fig. 67).

Bei der eben beschriebenen Teilung ist die erste Polocyte (WALDEYER) von der Oocyte I abgeschnürt worden, und sowohl diese wie auch das Ei selbst repräsentieren jetzt die Oocyten II. Ordnung.

In die Polocyte sind, außer der einen Hälfte der Teilungsfigur, auch meistens einige Dotterkugeln mit eingetreten. Sie können zwar in einzelnen Polocyten völlig fehlen, in anderen dagegen so zahlreich auftreten, daß diese Polocyten wie kleine Eier aussehen gewöhnlich jedoch befindet sich eine beschränkte Anzahl meistens kleiner Dotterkugeln in jeder Polocyte.

In dem Centrosoma der Polocyte (*C* Fig. 65—66), das, wie erwähnt, stark rückgebildet worden ist, sind noch immer die beiden Centriolen als winzig kleine Punkte deutlich sichtbar. Bald verliert sich ganz die Grenze des ursprünglichen Centrosoma, aber die Centriolen behalten immer noch ihre Lage an der Oberfläche der Polocyte.

Der Spindelrest erhält sich in beiden Tochterzellen nur eine kurze Zeit, und während die im Ei gebliebenen Teile der karyokinetischen Figur ihre gegenseitige Lage unverändert beibehalten, geschieht in der Polocyte insofern eine Umwälzung derselben, als sich die körnigen Bestandteile des Cytoplasma zu einer schalenförmigen Platte auf der einen Seite der Zelle anordnen, während sich die Chromosomen in dem größeren übrig gebliebenen Teil der Zelle in einer hellen Flüssigkeit verbreiten (Fig. 67, *P.I*).

Die Ruhepause zwischen beiden Reifungsteilungen ist zweifelsohne ganz kurz. Zu einer Kernbildung kommt es im Ei noch weniger als in der Polocyte, und wie unten gezeigt werden soll, treten in beiden Zellen bald Erscheinungen hervor, die sich als die ersten Spuren eines neuen Teilungsaktes erweisen.

Zweite Reifungsteilung. In der Eizelle (Oocyte II) bleiben die Chromosomen zwischen beiden Teilungen in einer Platte nebeneinander liegen (Fig. 67, 70, 72, 73), ganz wie in der Telophase der ersten Teilung. Diese Platte liegt oberflächlich in der Zelle, und sie ist seitlich und nach unten von den übrig gebliebenen Teilen der inneren Polstrahlung umgeben. Direkt unter der Chromosomenplatte liegt das Centrosoma der ersten Reifungsteilung, das sich aber zu dieser Zeit nur sehr undeutlich von den Umgebungen abhebt.

Das erste Zeichen, daß sich die zweite Reifungsteilung nähert, ist eine Erhellung des alten Centrosoma (Fig. 69, 70 und Fig. 111), und an günstig getroffenen Schnitten kann man auch in dieser ovalen Lichtung die beiden Centriolen wahrnehmen, die entweder scharf begrenzt oder als mehr diffuse Verdichtungen in dem hellen Raum hervortreten (Fig. 69, 111).

Der Erhellung des früheren Centrosoma folgt auch bald das Wiedererscheinen einer Strahlung um dasselbe herum. Die Strahlen sind auf dem körnigen Boden der früheren Polstrahlung entstanden, und heben sich gegen das helle Feld, worauf sie zentriert sind, scharf ab.

Das helle Feld, dessen Umfang zuerst mit dem alten Centrosoma zusammenfiel, nimmt rasch an Größe zu und dabei nimmt es oft gebogene Gestalt an (Fig. 71, 112). In demselben Maß wie die Lichtung wächst, vergrößern sich auch die beiden Centriolen; sie verlieren dabei ihre frühere Affinität zum Eisenhämatoxylin und zeigen eine feinkörnige Struktur.

Bei genauer Untersuchung dieser Stadien läßt sich auch eine, zuerst äußerst zarte, Strahlung innerhalb der Grenzen des hellen Feldes nachweisen, die doch nicht als deutliche Linien zu Tage tritt und sich daher kaum in einer Zeichnung wiedergeben läßt (Fig. 71, 72, 113). Diese Strahlung ist auf die Centriolen der früheren Teilung zentriert und bildet die Grundlage einer zwischen beiden ausgespannten Zentralspindel und auch einer jederseits um die Zentriolen radiär angeordneten Polstrahlung.

Die jungen Strahlungszentren treten auch jetzt in einer Weise zur Chromosomenplatte in Beziehung, die nicht bezweifeln läßt,

daß sie als die Centrosomen der folgenden Teilung fungieren werden (Fig. 72, 73). Es bilden sich nämlich zwischen diesen Strahlungszentren einerseits und der Chromosomenplatte andererseits feine Verbindungslinien, die Zugfasern der zweiten Reifungsteilung.

Während des Entstehens der neuen Strahlung hat sich die ganze Lichtung um 90° gedreht, so daß die Verbindungslinie der Zentren, die früher der Zelloberfläche parallel war, jetzt senkrecht auf derselben zu stehen kommt (Fig. 72 und folg.).

Die Chromosomen werden dann mittelst der Zugfasern der Zentralspindel genähert; sie legen sich derselben zuerst oberflächlich und nur auf der einen Seite dicht an (Fig. 74—76), um zuletzt auch zwischen die Zentralspindelfasern hineingezogen zu werden, so daß sie in der Metaphase der zweiten Reifungsteilung gleichmäßig über der ganzen Aequatorialplatte zerstreut vorgefunden werden.

Das helle Feld, das, wie oben gezeigt wurde, die Zentralspindel und den zentralen Teil der Polstrahlung der zweiten Reifungsteilung umfaßt, hat indessen immer mehr an Länge zugenommen, doch sieht man immer noch die alte Strahlung auf die ganze Oberfläche desselben gerichtet. Es tritt sozusagen ein Kampf ein zwischen diesen alten Strahlen und den neuen, die auf die beiden Zentren gerichtet sind und die sich jetzt auch über die Grenzen der ursprünglichen Lichtung hinaus ausbreiten. Noch bis zum Ende der Prophase der zweiten Reifungsteilung werden Bilder angetroffen, in denen zwei verschiedene und unter sich streitende Strahlungen unterschieden werden können, eine ältere, auf die Oberfläche der ganzen Zentralspindel gerichtete und eine jüngere, deren Strahlen auf die beiden Pole derselben zentriert sind (Fig. 74—76).

Die letztere gewinnt doch vor der Metaphase immer die Oberhand, indem das Material der alten Strahlung in die neue hineingezogen wird.

Im großen und ganzen verläuft die zweite Reifungsteilung wie die erste, nur daß die Teilungsfigur sowie auch die Chromosomen erheblich kleiner sind. Doch wird auf einzelnen Punkten ein Vergleich zwischen beiden Teilungen von Interesse sein.

Die Centrosomen zeigen auch hier eine körnige Struktur; aber es erfolgt während dieser Teilung keine innere Differenzierung derselben; sie bleiben als körnige Kugeln bestehen und Centriolen treten in ihnen nicht zum Vorschein (Fig. 114—116b).

Auch bei dieser Teilung erfolgt eine Abplattung des äußeren Centrosoma und während der Anaphase eine rasch vorschreitende Rückbildung (Austrocknung) desselben (Fig. 114—116a). Vor der Telophase verschwindet auch das innere Centrosoma vollständig; seine Grenzen gegen das umliegende Cytoplasma werden immer undeutlicher, bis es zuletzt nicht mehr nachweisbar ist (Fig. 80—84).

In Uebereinstimmung mit der schwächeren Ausbildung der Centrosomen sind auch die Polstrahlungen dieser Teilung lange nicht so mächtig entwickelt wie bei der ersten Teilung. Es ist zwar auch diesmal eine innere helle Zone der Polstrahlung von der äußeren dichten unterscheidbar; aber die Grenzen derselben sind oft nicht scharf hervortretend, und nach der passierten Metaphase (Fig. 116b) werden sie bald vollständig verwischt. Die peripheren Partien der Polstrahlung bewahren, wie bei der ersten Teilung, ihre radiäre Anordnung erheblich länger als die zentralen, und es kommt auch hier zu einer Zusammenklebung der Strahlenenden miteinander (Fig. 86, Taf. XX).

Eine Kreuzung der Polstrahlen im Aequatorialplan tritt hier nur selten ein, und in ursächlicher Verbindung damit mag wohl eine sehr oft auftretende Eigentümlichkeit bei der Abschnürung der zweiten Polocyte stehen, nämlich die schiefe Stellung der Teilungsfiguren vor der Einschnürung der Zelloberfläche, die zum Teil viel auffallender sein kann, als in Fig. 83 abgebildet. Bei senkrecht stehender Teilungsfigur reichen die inneren Polstrahlen, ob sie auch erheblich stärker ausgebildet sind als die äußeren, doch kaum bis zur Zellmembran heran, und hierin mag es wohl seinen Grund haben, wenn (Fig. 80, 82) die Zelloberfläche in solchen Fällen auf einem Stadium, wo, nach der ganzen Teilungsfigur zu urteilen, die Zellteilung beinahe vollendet sein sollte, noch ganz unberührt erscheint. Bei einer schiefen Stellung der Spindel dagegen können die inneren Polstrahlen auf der einen Seite der Teilungsfigur die Oberfläche der Zelle erreichen, und ausnahmslos geschieht hier die Einschnürung der Zelloberfläche zuerst an der Seite, die dem inneren Pol am nächsten liegt.

Die Spindel (Zentralspindel + Zugfasern) zeigt während der Prophase der zweiten Reifungsteilung einen charakteristischen Unterschied von derjenigen der ersten. Dort war die Spindel während der Prophase länger als in der Metaphase; sie war nicht sehr hell und ihre Fasern zeigten keine Spannung, sondern hatten noch einen geschlängelten Verlauf; bei der zweiten Teilung dagegen nimmt

die Spindel während der ganzen Teilung allmählich an Länge zu; sie hebt sich vom ersten Augenblick an durch ihre Helligkeit stark von den Umgebungen ab, und sowohl die Zugfasern als auch die Zentralspindelfasern scheinen die ganze Zeit völlig gespannt zu sein (Fig. 71—76). Auf eine Erklärung dieser Verschiedenheit beider Teilungen werde ich in einem späteren Abschnitt zurückkommen.

Für die Bildung des Zwischenkörpers ist die schon oben erwähnte Fig. 82 von Bedeutung, wo das normale Verhältnis zwischen der Entwicklung der Teilungsfigur und der Einschnürung der Zelloberfläche eine Verschiebung erlitten hatte. Die Verbindungsfasern der Tochterchromosomen nehmen hier eine oberflächliche Lage in der Spindel ein, und in der Zentralspindel scheint schon eine Teilung in zwei Hälften vorbereitet zu sein. Sie ist an der Mitte stundenglasförmig eingeschnürt und an dieser Stelle zeigen sich an den einzelnen Fasern dunkelgefärbte Punkte, die zusammen das Zwischenkörperchen bilden. Zweimal sind mir solche, in einer normalen Zellteilung nicht vorkommende Bilder begegnet, und es geht aus diesen hervor, erstens daß bei *Enteroxenos* die Zentralspindel auch ohne den Einfluß der Zelleinschnürung in zwei Hälften geteilt werden kann, und zweitens, daß das Zwischenkörperchen auf Grundlage der Zentralspindelfasern ohne Beteiligung der Verbindungsfasern entsteht.

Wenn auch die Einschnürung der Zelloberfläche bei der zweiten Reifungsteilung, wie oben gezeigt, mit gewissen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, so scheint es doch, daß sie zuletzt sehr rasch von statten geht; während nämlich Uebergangsstadien nur selten vorkommen, sieht man oft Bilder wie Fig. 84 und 86, wo die kugelig abgerundete zweite Polocyte an der Spitze eines konischen Stieles befestigt ist. Auch bei dieser Teilung wird das Zwischenkörperchen abgebrochen (Fig. 87), die kegelförmige Erhöhung wird an der Eizelle bald rückgebildet, und aus der inneren Chromosomenplatte entsteht der weibliche Vorkern.

Ich möchte die Beschreibung der Reifungsteilungen nicht abschließen, ohne auch auf das weitere Schicksal der Polocyten einen Blick zu werfen.

Die erste Polocyte wurde auf einem Stadium verlassen, wo die Chromosomen weit voneinander getrennt waren und die beiden Centriolen als winzige Pünktchen an der Oberfläche der Polocyte hervortraten.

In diesem Zustand wird sie noch gefunden, wenn im Ei schon die zweite Reifungsteilung eingeleitet ist (Fig. 72). Bald werden doch auch in der Polocyte Umbildungsprozesse angebahnt, die — wie gezeigt werden soll — in einem abortiven Teilungsversuch resultieren.

In Fig. 74 *PI* sieht man noch die beiden Centriolen, oder richtiger, die Centrosomen der jetzt folgenden Teilung, als hügelartige Vorsprünge an der Oberfläche der Polocyte hervorragen und zwischen denselben eine schwach gebogene, sehr zarte Zentralspindel. Das Bild ist noch auf diesem Stadium recht undeutlich, aber bald werden die Centrosomen größer und die Spindelfasern als deutliche Linien sichtbar (Fig. 77 *PI*). Außer den Zentralspindelfasern sieht man hier auch zahlreiche Fasern, die zwischen den Centrosomen und Chromosomen entstanden sind.

Bis jetzt scheint alles normal zu verlaufen, und als nächster Schritt wäre jetzt zu erwarten, daß die Chromosomen in die Spindel hineingezogen würden. Dies geschieht aber nur in seltenen Fällen; gewöhnlich folgen auf diesem Stadium Bilder wie die in Fig. 81 a—c dargestellten.

Das Charakteristische dieser abnormen Teilungsfiguren besteht darin, daß die Zentralspindel abnorm mächtig entwickelt ist, und die Chromosomen ihre normale Verbindung mit den Centrosomen entbehren. Die Zentralspindel wächst in der kleinen Polocyte zu einer Länge an, die diejenige der zweiten Reifungsteilung im Ei erheblich übertrifft. Dabei wird die ganze Spindel in der Polocyte entweder wurmförmig aufgerollt (Fig. 81 b) oder ihre einzelnen Fasern weichen auseinander (Fig. 81 c), wodurch das Cytoplasma zuweilen mitten in der Polocyte wie zerrissen erscheinen kann.

Die Centrosomen werden während dieser Umbildungen der Polocyte immer an beiden Enden der Zentralspindel gefunden; aber dabei können sie unter sich jede beliebige Stellung einnehmen, weit auseinander entfernt, wie in Fig. 81 a u. c, odereinander dicht genähert sein (Fig. 81 b u. Fig. 85 a u. b).

Die Chromosomen sind gruppenweise oder vereinzelt der Zentralspindel angelagert oder können auch ohne jede Verbindung mit der Spindel in einem zufällig strahlenfrei gelassenen Raum angehäuft liegen.

Oft erstrecken sich von der Polocyte amöboide Fortsätze gegen die Eioberfläche hin (Fig. 85 b).

Dieser eigentümliche Teilungsversuch dauert während der

ganzen zweiten Reifungsteilung des Eies und noch nach dem Abschluß derselben werden in den ersten Polocyten die langen, gewundenen Zentralspindeln vorgefunden (Fig. 85). Doch verschwinden jetzt auch bald hier — wie schon im Ei geschehen ist — die Centrosomen; die Faserung des Cytoplasma wird immer unsichtbarer und die Polocyte nimmt wieder eine reguläre, rundlich-ovale Form an (Fig. 85d).

Zuweilen habe ich auch Versuche einer Zerlegung der Polocyte in 2 Tochterzellen wahrgenommen (Fig. 81 a, 85 c), aber nie eine wirkliche Teilung derselben¹⁾. Das einzige — aber auch konstant eintretende — Resultat dieses Teilungsversuches ist eine Verdoppelung der Chromosomenzahl (Fig. 85 d).

Indessen ist auch die zweite Polocyte vom Ei abgeschmürt worden. In ihr wird, wie in ihrer Schwesterzelle, dem reifen Ei, sogleich die Kernbildung eingeleitet (Fig. 86—88, 91), und ich habe hier nie Teilungsversuche entdecken können.

Anhang. Zum Vergleich mit den Reifungsteilungen der Oocyte habe ich auch die erste Furchungsteilung untersucht; und ich werde im folgenden kurz meine Resultate auf diesem Punkte auseinandersetzen.

Die Befruchtung ist — wie schon mehrmals erwähnt — schon vor der ersten Reifungsteilung geschehen; am Ende der zweiten Reifungsteilung wird der kleine Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikerns angetroffen (Fig. 87). Von diesem Stadium an geht die Entwicklung beider Vorkerne völlig parallel, so daß sie voneinander nicht unterscheidbar sind.

Beide Vorkerne liegen auf dem Boden der inneren Polstrahlung, die noch eine Zeitlang als eine körnige Sphäre bestehen bleibt. Bald rücken aber die Dotterkörnchen so nahe an die Vorkerne heran, daß auf späteren Stadien oft jede Spur der Sphäre verschwunden ist (Fig. 88—95).

Es wurde oben erwähnt, daß schon während der Telophase der zweiten Reifungsteilung kein Centrosoma im Ei gefunden werden konnte, und daß im zentralen Teil der Polstrahlung auch jede radiäre Anordnung aufgehört hatte.

1) Ich habe Grund zu glauben, daß im Verhalten der ersten Polocyte sich individuelle Variationen geltend machen können, und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß bei anderen Individuen als den von mir untersuchten eine Teilung wirklich vollbracht werden könnte.

Auch bei dem Spermakern ist zu dieser Zeit normal kein Centrosoma zu sehen; es ist mir unter Hunderten von Eiern nur einmal gelungen, in seiner Nähe eine schwach hervortretende Strahlung nachzuweisen.

Alle Stadien des Wachstums der Vorkerne habe ich eingehend untersucht, um das erste Auftreten eines Furchungscentrosoma zu konstatieren, doch nur mit wenig Glück. Eine solche Untersuchung wird durch die den Vorkernen dicht anliegenden Dotterkugeln sehr erschwert, und ich vermag leider keine sichere Beantwortung dieser Frage zu geben.

Bilder, wie die in Fig. 93—94 dargestellten, haben mir die Auffassung beigebracht, daß die beiden Furchungscentrosomen sich nicht getrennt entwickeln, sondern daß sie — wie auch die Reifungscentrosomen — aus einer einheitlichen Anlage entstehen. Auch hier glaube ich die jungen Centrosomen von einem hellen Feld umgeben gesehen zu haben und von einer Strahlung, die auf die Oberfläche dieses Feldes zentriert war (Fig. 93). Diese Strahlung tritt jedoch im Präparat weniger scharf hervor als in der Abbildung, und wenn auch meine subjektive Auffassung durch solche Bilder beeinflußt werden konnte, so möchte ich diese Frage doch nicht als endgültig beantwortet betrachten.

Unzweifelhafte Centrosomen habe ich erst auf dem in Fig. 96 abgebildeten Stadium gefunden. Hier sind schon zwei getrennte Strahlungszentren vorhanden (das eine Centrosoma ist unter einer Dotterkugel verborgen), die jedoch durch eine Zentralspindel unter sich in Verbindung stehen. Die Zentralspindel erstreckt sich zwischen beiden Vorkernen in senkrechter Richtung zu ihrer Verbindungslinie.

Die Furchungscentrosomen zeigen denselben Bau, wie diejenigen der ersten Reifungsteilung, eine zuerst kompakte Kugel von körniger Struktur, die während der Prophase in eine mit hyaliner Flüssigkeit gefüllte Hohlkugel differenziert wird. In ihrer Mitte entsteht dann auch ein Centriol, das während der Metaphase in zwei geteilt wird (Fig. 118—120).

Es ist von Interesse zu bemerken, daß — wie aus einem Vergleich der Fig. 102—105 mit Fig. 118—120 hervorgeht — die Centrosomen der ersten Furchungsteilung beträchtlich kleiner sind als diejenigen der ersten Reifungsteilung.

Beide Vorkerne sind indessen stark gewachsen (Fig. 88 bis 95), und nahe vor dem Auftreten der Strahlungen ist in den Vorkernen ein Zerfall des Chromatins vor sich gegangen, ganz

wie es oben bei dem Wachstumskern der Oocyte gezeigt wurde. Die langen Chromatinfäden, die aus dem Kernnetz hervorgetreten sind, werden brüchig (Fig. 94), und große Teile derselben erleiden einen körnigen Zerfall, während aus den übrig gebliebenen Stücken der Chromatinfäden die Chromosomen hervorgehen (Fig. 95—96).

Bei der Auflösung der Vorkernmembrane werden die Chromosomen in die Spindel hineingezogen, während auch bei dieser Teilung das zerfallene Wachstumschromatin seitlich abgelagert wird, und sich so eine Körnchenhülle um die Spindel herum bildet. Die Menge des abgeworfenen Chromatins ist jedoch bei der Furchungsteilung erheblich kleiner als bei der ersten Reifungsteilung.

Spermatocyten (Taf. XXIII, Fig. 165—177).

Zum Vergleich mit den Verhältnissen bei der Eireifung werde ich hier noch eine kurze Betrachtung der achromatischen Bestandteile der Reifungsteilungen in den männlichen Keimzellen anknüpfen.

Die Spermatocyten I. Ordnung wurden auf einem Stadium verlassen, wo im Kern die Chromosomenbildung eben angefangen hatte, während die Centrosomen dicht aneinander in der Nähe der Kernmembran gelegen waren (Fig. 164).

Während im Kern die Chromosomenbildung vollendet wird, treten auch die Centrosomen aus ihrem passiven Zustand heraus; in Fig. 165—166 sieht man sie sich voneinander entfernen, wobei sie jedoch die ganze Zeit durch eine Zentralspindel unter sich in Verbindung bleiben. Die Kernmembran wird demnächst aufgelöst und die Chromosomen in die Spindel hineingezogen (Fig. 167).

Die Centrosomen haben bei der ersten Reifungsteilung eine ähnliche Größe wie in den Spermatogonien; sie sind während der Metaphase kugelig, später oval und teilen sich während der Anaphase in zwei Tochtercentrosomen.

Eine Polstrahlung kommt in meinen Präparaten nie deutlich zum Vorschein, wie überhaupt in den männlichen Keimzellen bei *Enteroxenos* die Strahlung nur schwach hervortritt. So sind auch, z. B. in den mittleren Teilungsphasen (Fig. 167, 173), in der Spindel nur Zugfasern nachweisbar, trotzdem sowohl früher als auch später eine Zentralspindel deutlich erkennbar ist.

Auffallend ist es, daß in der ersten Reifungsteilung der Spermatoocyten bei dem Auseinanderweichen der Tochterplatten immer einige Chromatinbrocken zwischen denselben zurückbleiben, die den Verbindungsfasern dicht anliegen (Fig. 168 u. 169), eine Erscheinung, die in keiner anderen Teilung der männlichen Keimzellen ein Seitenstück findet.

Auf die Bedeutung dieser Erscheinung werde ich in einem späteren Abschnitt zurückkommen; hier möchte ich nur noch bemerken, daß bei dieser Beobachtung eine Verwechslung mit Mitochondrien ausgeschlossen ist, obwohl solche in allen Generationen der männlichen Keimzellen vorkommen (s. Fig. 178 *m*). Mit den Mitochondrien verhält es sich nämlich bei *Enteroxenos* so, daß sie zwar in einzelnen Serien deutlich hervortreten, indem sie von Eisenhämatoxylin dunkelgrau oder ganz schwarz gefärbt werden; in anderen dagegen sind sie aus dem Cytoplasma total verschwunden, so spurlos, daß sie als völlig aufgelöst betrachtet werden müssen. Bei welchem Punkte der Fixation oder der weiteren Behandlung diese Auflösung geschehen ist, habe ich bis jetzt nicht näher untersucht, da ich die Mitochondrien als außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegend betrachtet habe; aber es kommen in meinem Material mehrere mitochondrienfreie Serien vor, ohne daß ich sagen kann, in welcher Weise dieselben eine andere Behandlung erlitten haben als die Serien, deren Mitochondrien wohl erhalten sind.

In allen Serien — mit und ohne Mitochondrien — habe ich in der ersten Reifungsteilung die Verbindungsfasern mit färbbaren Körnchen belegt gefunden; doch habe ich die Bilder nur da für ganz sicher gehalten, wo keine Mitochondrien in der betreffenden Serie vorhanden waren. Eine solche Serie liegt dann auch allen Abbildungen der Fig. 153—177 zu Grunde, und die zwischen den Tochterplatten der Fig. 168 u. 169 sichtbaren Körnchen können nur als Chromatinbrocken gedeutet werden.

In Betreff der Einschnürung des Zellkörpers und der seitlichen Auswanderung der jungen Tochterkerne aus der Zentralspindel genügt es, auf die Fig. 170 u. 176 hinzuweisen, da sie völlig mit dem über die Spermatogonien Gesagten übereinstimmen.

Die Spermatoocyten II. Ordnung haben nur eine sehr kurze Lebensdauer. Die schon während der Anaphase der vorigen Teilung entstandenen Tochtercentrosomen fangen bald an, sich voneinander zu entfernen (Fig. 171—172), auch diesmal durch eine deutliche Zentralspindel miteinander verbunden.

Die Teilungsfigur der zweiten Reifungsteilung bietet nichts, was sie von den früheren Generationen unterscheiden könnte; nur sind, da zwischen beiden Reifungsteilungen die Zelle kaum gewachsen ist, alle Teile derselben entsprechend kleiner als bei der vorigen Teilung.

Auch diesmal teilen sich die Centrosomen in der späten Anaphase je in zwei Hälften, die noch bei der Trennung der Tochterzellen (Fig. 176) dicht zusammenliegen und meistens nahe an der Zelloberfläche gefunden werden.

Nach dem Abbrechen des Zwischenkörperchens sind aus der Spermatocyte II zwei Spermatischen entstanden, jeder mit einem rasch heranwachsenden, kugeligen Kern und zwei der Zellmembran dicht anliegenden Centrosomen. Der Spindelrest wird bald völlig aufgelöst, und die Centrosomen werden so eingestellt, daß ihre Verbindungslinie senkrecht auf der Zelloberfläche steht. Von dem distalen Centrosoma wächst dann bald ein feiner Schwanzfaden aus, womit die Umbildung der Spermatischen schon eingeleitet ist. Dieselbe wird im letzten Kapitel dieser Arbeit näher besprochen.

Besprechender Teil.

Corpuscule central — Centrosom — Centriol.

Bei einem Vergleich der achromatischen Bestandteile der Reifungsteilungen bei *Enteroxenos* findet man einen großen Unterschied zwischen den weiblichen und den männlichen Keimzellen, nicht nur die Strahlungserscheinungen sind verschieden, sondern auch die Cytozentren.

Bei einer Verfolgung der Genese der einzelnen Teile scheint es doch zweifellos, daß der Unterschied des Teilungsapparates als eine direkte Folge der verschiedenen Größe und Struktur beider Zellformen zu betrachten ist, und trotz der großen Abweichung zwischen den Endstadien lassen sich die achromatischen Bestandteile der männlichen und weiblichen Keimzellen ohne Schwierigkeit identifizieren.

Die Strahlungserscheinungen werden in einem späteren Abschnitt besprochen, hier seien nur zunächst die Cytozentren einer kritischen Besprechung unterworfen.

Wie schon bei der Beschreibung hervorgehoben wurde, sind die Oogonien und die Spermatogonien sowohl in Betreff der Zell- als auch der Kerngröße einander völlig gleich. Auch die achro-

matischen Bestandteile der Teilungsfigur stimmen in diesen Zellen auf das genaueste miteinander überein (vgl. Fig. 27—29 mit Fig. 153—156).

In der folgenden Zellgeneration, bei den Oo- resp. Spermato-cyten, ließen sich bei den weiblichen Keimzellen zwei Perioden unterscheiden, von denen die erste (Synapsis) auch bei den männlichen nachgewiesen werden konnte, während die zweite (Wachstumsperiode) den weiblichen Zellen eigen war. Auch hier stimmen die ruhenden Cytozentren beider Zellarten während der Synapsis vollständig miteinander überein (Fig. 34 und 159); nach diesem Stadium aber treten in den Spermato-cyten die Cytozentren bald in die erste Reifungsteilung ein, ohne eine Veränderung ihrer Größe oder Struktur zu erleiden, während die Oocyten und damit auch ihre Cytozentren in die lange dauernde Wachstumsperiode übergehen. Während dieser Periode wächst der Kern, sowie die ganze Zelle mächtig heran; auch die Cytozentren nehmen etwas an Größe zu, doch nicht mehr, als daß sie am Ende der Wachstumsperiode noch sicher zu identifizieren sind. (Vgl. Fig. 34, 48 mit Fig. 100, die in derselben, und mit Fig. 49, 50 und 52, die in halber Vergrößerung ausgeführt sind.) Sie werden noch auf diesem Stadium von Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt und lassen keine innere Struktur erkennen.

Trotzdem aber die Cytozentren während des langen Ruhe-stadiums der Oocyten keine erhebliche äußere Veränderung erlitten haben, so erscheint es doch, daß in denselben während dieser Zeit latente Kräfte aufgehoben worden sind, die sich bei der Vorbereitung zur ersten Reifungsteilung in auffallenden Veränderungen der Cytozentren selbst, sowie ihrer Umgebungen Ausdruck geben.

Die Cytozentren nehmen jetzt rasch an Größe zu und verlieren dabei an Färbbarkeit. Auf dem Stadium der Figg. 53 und 101 werden sie wohl noch bei schwacher Differenzierung des Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt (Fig. 101), erscheinen aber bei weiterer Differenzierung (Fig. 53) blaßgrau und von körniger Struktur. Die weitere Entwicklung der Cytozentren ist oben eingehend beschrieben worden: durch innere Differenzierung wurde das zuerst kompakte Cytozentrum in eine Hohlkugel umgebildet, und in der Mitte derselben kam ganz allmählich ein winziges Körnchen zum Vorschein, das sich während der Metaphase in zwei Körnchen teilte. Am Ende der ersten Reifungsteilung ging das große Cyto-

zentrum zu Grunde, während die beiden Körnchen in seinem Inneren als Cytozentren der zweiten Reifungsteilung fungierten.

Das große, kompliziert gebaute Strahlungszentrum der ersten Reifungsteilung (Fig. 105) läßt sich also auf das kleine, schwarz gefärbte Cytozentrum der Wachstumsperiode direkt zurückführen, und zwar ist es nicht durch Anlagerung fremder Bestandteile um dasselbe herum, sondern durch einfaches Wachstum und durch Entfaltung einer inneren Struktur entstanden.

So klar auch die Verhältnisse der Cytozentren in den Keimzellen von *Enteroxenos* zu Tage treten, so wird es doch, in Anbetracht der vielen widersprechenden Angaben der Literatur, nicht überflüssig sein, meine Resultate im Lichte derjenigen der ersten Forscher auf diesem Gebiete zu betrachten, um meinen Gebrauch der Namen *Centrosoma* und *Centriol* zu rechtfertigen.

Da die ersten genaueren Beschreibungen der Cytozentren und ihrer Umgebungen sich auf Eier und Blastomeren beziehen, so müssen auch bei *Enteroxenos* die Verhältnisse der Oocyten in erster Reihe zum Vergleich herangezogen werden. Nur ist zu beachten, daß bei *Enteroxenos* die Eier erheblich größer und mehr dotterreich sind als bei *Ascaris*, wo die Cytozentren zuerst studiert wurden; in Uebereinstimmung damit sind auch die Strahlungszentren hier entsprechend größer.

Zuerst wäre hier die von VAN BENEDEN et NEYT (1887) gegebene Darstellung der „sphère attractive“ auf meine Abbildungen der ersten Reifungsteilung (Fig. 104—106) in Anwendung zu bringen. Sie schreiben (p. 52):

„Si l'on examine de plus près la constitution des sphères attractives, on remarque qu'il existe, immédiatement autour des corpuscules polaires, qu'il vaudrait mieux appeler corpuscules centraux, une zone circulaire plus claire, dans les limites de laquelle les radiations sont peu marquées et peu nombreuses. Elle est délimitée par un cercle de granulations assez volumineuses. Des fibrilles réunissent ces granulations aux corpuscules centraux. Nous donnerons à ces zones centrales des sphères le nom de zones médullaires, en réservant le nom de zones corticales à leur couche périphérique.“

Diese Beschreibung gilt, wie man sieht, nicht so sehr dem „corpuscule central“ selbst wie den herumliegenden Zonen, einer inneren hellen Zone, die nach außen von einer dichteren begrenzt

wird. In beiden Zonen treten „radiations“ zu Tage, wenn auch in der hellen Zone „peu marquées et peu nombreuses“.

Wenn auch das Bild bei *Enteroxenos* mehr kompliziert ist, so scheint es mir doch zweifellos, daß VAN BENEDENS „zone médullaire“ und „zone corticale“ den bei *Enteroxenos* beschriebenen hellen (*H* Fig. 104b) und dichten (*D* Fig. 104) Zonen genau entsprechen, und die Kugel (*C*), die von der hellen Zone direkt umgeben wird, kann dann nichts anderes sein als VAN BENEDENS „corpuscule central“.

Nach genauem Studium der Arbeit von VAN BENEDEN et NEYT scheint mir diese Deutung so wahrscheinlich, daß ich sie trotz der widersprechenden Angabe von VAN BENEDEN selbst bei *Thysanozoon brocchi* (VAN DER STRICHT 1897) doch festhalten muß¹⁾.

In Fig. 117, Taf. XXI ist aus VAN DER STRICHTS Abhandlung eine Abbildung reproduziert worden. Man sieht hier bei *Thysanozoon* ein Stadium der Oocyten I, wo die Kernmembran eben in Auflösung begriffen ist, also etwa meiner Fig. 59 entsprechend. In der Strahlung sieht man dieselben Zonen wie bei *Enteroxenos*, und auch das Cytozentrum scheint einen ganz ähnlichen Bau zu haben, eine körnige Hohlkugel mit einem dunkel gefärbten Körnchen in der Mitte; nur ist bei *Thysanozoon* das Cytozentrum noch erheblich größer als bei *Enteroxenos*.

Der Punkt *a* (Fig. 117) entspricht ganz sicher dem zentralen Körnchen *e* bei *Enteroxenos* (Fig. 104), die Kugel *a'* ist mit der Hohlkugel *C* homolog und die helle, innere Schicht der Strahlung *a''* (Fig. 117) stimmt in jeder Beziehung mit der hellen Zone *H* bei *Enteroxenos* überein.

Wenn aber die bei VAN DER STRICHT gegebene Deutung dieser Gebilde (*a* corpuscule central, *a'* zone médullaire, *a''* zone corticale) die richtige wäre, so würde kaum ein Wort der ursprünglichen Beschreibung (VAN BENEDEN et NEYT 1887) der „sphère attractive“ auf diese neuen Objekte in Anwendung gebracht werden können, während sie sonst ein außerordentlich zutreffendes Bild der auch bei anderen Objekten vorkommenden Polstrahlungen gibt.

Und auch abgesehen von der Beschaffenheit der „sphère attractive“ ist es kaum möglich, daß der Punkt *a* Fig. 117 (*c* Fig. 104)

1) Der Widerspruch zwischen VAN BENEDENS ursprünglicher Beschreibung und seiner Aussage bei VAN DER STRICHT ist schon von BOVERI (1901) nachgewiesen worden.

mit dem *corpuscule central* (VAN BENEDEN) zu identifizieren wäre.

Erstens lassen sich die Strahlen bei *Enteroxenos* während einer Teilung nie länger zentripetal verfolgen als bis zur Oberfläche der Kugel *C*, und dasselbe ist nach VAN DER STRICHT auch bei *Thysanozoon* der Fall. Bei der Einleitung zur folgenden Teilung treten zwar bei beiden Objekten auch Strahlen auf, die auf das jetzt in zwei geteilte, innere Körnchen zentriert sind. Dies ist aber für unsere Frage ohne Bedeutung, da es, bei Kenntnis der cyklischen Veränderungen der Cytozentren, dringend geboten erscheint, bei jeder Homologisierung dieser Gebilde immer nur entsprechende Teilungsphasen in den Vergleich hineinzuziehen. VAN BENEDENS Beschreibung der „*sphère attractive*“ bezieht sich auf die mittleren Teilungsphasen, und läßt sich daher nicht direkt auf die frühe Prophase in Anwendung bringen.

Dann wird von VAN BENEDEN et NEYT „*la sphère attractive avec son corpuscule centrale*“ ausdrücklich als „*un organe permanent, non seulement pour les premiers blastomères, mais pour toute cellule*“ bezeichnet. Diese Aussage läßt sich nicht auf das innere Körnchen *c* des *Enteroxenos* anwenden.

Dieses Körnchen ist nämlich, wie oben gezeigt wurde, keineswegs als ein permanentes Zentrum der Strahlung anzusehen erstens ist es nicht in allen Teilungsphasen nachweisbar und dann auch nur in den großen Zellen, den Eiern und den Blastomeren, während es in den Keimzellen vor ihrer Wachstumsperiode, sowie in allen Gewebszellen des Tieres selbst bei stärkster Vergrößerung nicht nachgewiesen werden kann.

Gleichzeitig mit VAN BENEDEN hat auch BOVERI (1887, 88) das Cytozentrum der *Ascarisblastomeren* einer ersten Untersuchung unterworfen und es als ein permanentes Organ der Zelle beschrieben.

In der Mitte des *Archoplasma* findet sich nach BOVERI (1888, p. 68), „von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen“, das er „mit VAN BENEDEN und NEYT“ als „Zentralkörperchen“ oder als „*Centrosoma*“ bezeichnet.

In derselben Arbeit wird auch beschrieben, wie die Centrosomen während der Vorbereitung zur ersten Furchungsteilung stark aufquellen, an Lichtbrechungsvermögen verlieren, und in ihrem Zentrum noch ein kleines, dichteres Korn entdecken lassen. Dieses Körnchen wurde später mit dem Namen *Centriol* belegt.

Auch in späteren Arbeiten (1895, 1901) hat BOVERI seinen Centrosomabegriff durch eingehende Beschreibung der Cytozentren anderer Zellarten und durch konzise Definitionen klargestellt, und es bietet in der Tat keine Schwierigkeit, die verschiedenen Elemente der Cytozentren bei *Enteroxenos* mit den von BOVERI beschriebenen zu homologisieren.

Ich brauche daher nur hinzuzufügen, daß, wenn ich schon oben bei der Beschreibung die Namen *Centrosoma* und *Centriol* benutzt habe, so ist dies immer im BOVERISCHEN Sinne geschehen.

Mit Hinweis auf Fig. 104 möchte ich hier noch meine Stellung zu den beiden Begründern des Centrosomabegriffes genau präzisieren.

Die mit *C* bezeichnete Kugel repräsentiert VAN BENEDENS „*corpuscule central*“ und BOVERIS *Centrosoma*, und das Körnchen *c* in der Mitte derselben ist das „*Centriol*“ (BOVERI). — Die helle Zone *H* der Strahlung, die dem *Centrosoma* direkt anliegt, ist mit der „*zone médullaire*“ (VAN BENEDEN) und dem „hellen Hof“ (BOVERI) zu identifizieren, während die nach außen folgende „dichte Zone“ *D* der „*zone corticale*“ (VAN BENEDEN) entspricht.

Es wurde schon oben erwähnt, daß bei *Thysanozoon*, wie auch bei *Enteroxenos*, in der ersten Prophase der zweiten Reifungsteilung die Strahlen direkt an die Centriolen herantreten. Bei näherer Betrachtung dieser Verhältnisse wird sich uns die Frage nach dem gegenseitigen Verhalten zwischen *Centrosom* und *Centriol* stellen.

Durch eine Reihe früherer Arbeiten (GRIFFIN 1896, MAC FARLAND 1897, VAN DER STRICHT 1898, COE 1899, BOVERI 1901, CONKLIN 1902, SCHOCKAERT 1901, 02, VEJDOVSKY und MRÁZEK 1903 u. a.) ist schon bekannt geworden, daß in Zellen mit sehr großen Centrosomen diese nicht völlig in die beiden Tochtercentrosomen aufgenommen werden, sondern daß „in dem spindelförmigen Körper, der als Ganzes dem alten *Centrosoma* entspricht, die beiden Tochtercentrosomen sich durch Differenzierung ausbilden“ (MAC FARLAND 1897, p. 30). — Als Grundlage dieser neugebildeten Centrosomen dienen dann die beiden Centriolen, die schon im Muttercentrosoma sichtbar waren.

BOVERI, der (1901) eine Reihe solcher Fälle zusammengestellt und kritisch besprochen hat, ist in Bezug auf *Ascaris*, wie auch auf die übrigen von ihm untersuchten Objekte, zu dem Resulta

gekommen, daß (p. 78) „im Zentrum der Sphäre auf allen Stadien zwei ineinander geschaltete Gebilde (Centrosom und Centriol) existieren“. Doch ließen sich bei *Ascaris* die verschiedenen Bilder auch durch eine andere Annahme, die auch von BOVERI (zwar nur als eine sehr unwahrscheinliche Möglichkeit) erwähnt wurde, erklären, die nämlich, daß „nach der Verkleinerung des Muttercentrosoms die beiden Centriolen sehr stark wachsen — bis sie zu den Centrosomen werden“, und daß „sich im Innern dieses Gebildes auf einem gewissen Stadium ein neues Centriol differenziert, dessen Teilstücke ihrerseits wieder zu den Centrosomen der nächsten Generation heranwachsen würden“.

Wenn sich auch diese letztere Annahme bei *Ascaris* nicht verwirklicht, so scheint sie doch bei einer Reihe anderer Objekte zu gelten.

Bei *Thysanozoon* wird von VAN DER STRICHT (1897) und SCHOCKAERT (1901, 02) beschrieben, daß im Centrosoma während der Teilung ein zentrales Körnchen existiert, zu dem keine Strahlen hineindringen, daß aber in der frühen Prophase der nächsten Teilung die beiden Teilstücke dieses Körnchens als Zentren der neuen Strahlung persistieren. — Bei der großen Uebereinstimmung der direkten Beobachtungen beider Autoren scheint eine Differenz in ihrer Deutung der vorliegenden Tatsachen von untergeordneter Bedeutung zu sein; während nämlich VAN DER STRICHT das zentrale Körnchen durch eine innere Differenzierung des Centrosoma entstehen sieht, glaubt SCHOCKAERT in dem Centrosoma eine Anlagerung chromatophiler Substanz außerhalb des „*corpuscule primitif*“ zu ersehen.

Bei *Crepidula* sind von CONKLIN (1902) ähnliche Verhältnisse konstatiert worden und nach ihm können die cyklischen Umbildungen des Cytozentrums in dem folgenden Satz summiert werden (p. 53): „The minute granules at the poles of the central spindle enlarge until they become hollow spheres within which new centrosomes and central spindles appear.“

Und bei *Rhynchelmis* ist von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) das endogene Entstehen neuer „Centroplassen“ innerhalb der alten in überzeugender Weise konstatiert worden.

Auch an anderen Objekten — *Thalassema* (GRIFFIN 1896), *Haminea* (SMALLWOOD 1904) u. a. — sind Verhältnisse beschrieben, die darauf hindeuten, daß die Centriolen einer Teilung als Centrosomen der folgenden fungieren.

Wie aus meiner obigen Beschreibung hervorgeht, ist auch bei

Enteroxenos ein solches Verhalten der Cytozentren verwirklicht: durch innere Differenzierung entsteht in dem Centrosoma ein Centriol und nachdem es sich geteilt hat, persistieren die beiden Tochtercentriolen als die Cytozentren der folgenden Zellgeneration, während das alte Centrosoma zu Grunde geht.

Bei allen diesen Fällen, wo das Centrosoma bei dem Uebergang von einer Zellgeneration zur nächsten ganz oder teilweise zu Grunde geht, während die Centriolen — allein oder mit einer dünnen Centroplasmaschicht belegt — die Kontinuität der Cytozentren vermitteln, sind die Beobachtungen an großen, dotterreichen Zellen gemacht, deren Teilung nur durch einen kräftig wirkenden Strahlungsapparat bewerkstelligt werden konnte. In kleinen Zellen dagegen werden auch meistens ganz kleine Cytozentren angetroffen, die keine innere Struktur offenbaren und die in der Anaphase jeder Zellteilung ohne Substanzverlust in zwei Tochterzentren zerlegt werden.

Eine interessante Zwischenstellung nehmen in dieser Beziehung die Cytozentren der Spermatoocyten von *Ascaris* ein (BRAUER 1892 a, BOVERI 1901); sie stimmen mit den „großen“ Cytozentren darin überein, daß sie eine innere Struktur erkennen lassen und doch gehen sie, wie die „kleinen“, ohne Substanzverlust in die Tochterzentren über.

Die Centriolen sind von BOVERI (1901) als die „Teilungsorgane“ der Centrosomen bezeichnet worden, aber nur bis zu einer gewissen Größe der Centrosomen scheint nach dem obigen ihre Teilung durch die Anwesenheit der Centriolen gesichert zu sein.

In Uebereinstimmung mit meiner im folgenden Abschnitt besprochenen Anschauung über die Teilungsmechanik möchte ich annehmen, daß die Oberflächenspannung der Centrosomen bei ihrer Teilung eine wichtige Rolle spielt, indem sie eine Abrundung der Centrosomenhälften um die beiden Centriolen herum bewirkt. In Zellen mit stark entwickelter Strahlung können aber die Centrosomen während der Karyokinese über ihr gewöhnliches Maß hinauswachsen, und hier wird die Oberflächenspannung nicht mehr zureichen, um eine Abrundung der Centroplasmanasse um die relativ sehr kleinen Centriolen zu bewirken. Als Teilungsorgane, im eigentlichen Sinne des Wortes, können daher in solchen Fällen die Centriolen nicht bezeichnet werden; wenn sie jedoch gerade in diesen großen Centrosomen konstant vorzukommen scheinen, so deutet dies darauf hin, daß sie auch in anderer Weise für die Kontinuität der Cytozentren von Bedeutung sind.

Schon BOVERI hat (1901, p. 109) die großen Centrosomen mit dotterreichen Eiern verglichen, indem er „das riesige Wachstum der Centrosomen“ auf die „Einlagerung einer mehr passiven Füllmasse, eines Centrodéutoplasma“ zurückführt, „aus dem sich vor oder bei der Teilung das Centroprotoplasma absondert“. Diese „aktive“ Substanz sollte dann in der dünnen Centroplasmaschicht abgelagert sein, die sich, nach BOVERI, „um die beiden Centriolen zusammenzieht und abgrenzt und dadurch die Teilung bewirkt“.

Da ich, in Uebereinstimmung mit mehreren Autoren, keine solche Zusammenziehung einer Centroplasmaschicht um die Centriolen finden konnte, so muß ich mir das Verhalten zwischen Centrosoma und Centriol in folgender Weise vorstellen:

In ursächlicher Verbindung mit der mächtigen Polstrahlung dotterreicher Zellen steht eine Anschwellung der Centrosomen, die durch Aufnahme „passiver“ Bestandteile bewirkt wird.

Gleichzeitig mit dieser Anschwellung wird aber die „aktive“ Substanz des Centrosoma in seinem Zentrum herausdifferenziert und kommt hier bald als ein immer stärker färbbares Körnchen, das Centriol, zum Vorschein. Wenn diese Verdichtung der aktiven Substanz bis zu einem gewissen Punkt gesteigert worden ist, fängt das Centriol seine Tätigkeit an; diese wird gewöhnlich durch die Teilung des Centriols eingeleitet¹⁾, um sich dann später auch in der Umgebung desselben bemerkbar zu machen. Für den Verlauf dieser Wirksamkeit scheint es von untergeordneter Bedeutung zu sein, ob die Centriolen beim Beginn ihrer Tätigkeit noch „nackt“ sind oder ob sich um sie herum eine Centroplasmaschicht zusammengezogen hat.

Von dem Augenblick an, wo die neuen Strahlen entstanden und bis an die beiden neuen Zentren herantreten sind, sind diese aber nicht mehr als Centriolen zu betrachten, sondern als die Centrosomen der eben eingeleiteten folgenden Teilung. Sie können dann wieder ihrerseits mit der wachsenden Strahlung stark aufquellen, während ihre „aktive“ Substanz in neue Centriolen konzentriert wird.

Diese zyklischen Veränderungen treten bei *Enteroxenos* zum erstenmal in den Oocyten — nach ihrer Wachstumsperiode — ein und

1) Eine Ausnahme von dieser Regel ist bei VEJDOVSKY u. MRAZEK (1903) beschrieben und wird in dem folgenden Abschnitt dieser Arbeit näher besprochen.

werden sich nach der Befruchtung bei jeder Zellgeneration wiederholen, so lange, bis die Blastomeren für ihre Teilung keinen starken Strahlungsapparat mehr nötig haben. Mit der Abnahme der Strahlung hört auch das starke Aufquellen der Centrosomen auf, und sie werden in den Mikromeren, wenn die Spannung der Polstrahlung in der Anaphase genügend abgenommen hat, durch den Zug ihrer Oberflächenspannung zwischen beiden Centriolen eingeschnürt und — wie auch vor der Wachstumsperiode in jeder Zellgeneration der Fall war — ohne Substanzverlust in zwei Tochtercentrosomen geteilt.

Mit der starken Größenabnahme der Centrosomen verschwindet aber auch jede Möglichkeit, ihre innere Struktur zu untersuchen. Sie werden jetzt in allen Teilungsphasen von Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt, und es läßt sich auch bei keiner anderen bis jetzt bekannten Methode entscheiden, ob innerhalb derselben noch kleinere Zentralgebilde vorkommen.

Es ist aber dies, meiner Meinung nach, keine wichtige Frage. Aus den Beobachtungen an den großen Centrosomen geht hervor, daß zwischen Centrosomen und Centriolen kein Wesensunterschied bestehen kann, die Centrosomen der einen Zellgeneration waren als die Centriolen der vorhergehenden Generation schon vorhanden. Und während die Centriolen der aufgequollenen Centrosomen für das Erhalten der Kontinuität der Cytozentren eine große Bedeutung haben, sind sie in den kleinen nur als ein Ausdruck der Teilungsmechanik der Centrosomen anzusehen; hier wird ja nämlich keine nachweisbare Menge von „Centrodeutoplasma“ aufgenommen, und eine Konzentrierung der „aktiven“ Substanz in der Mitte des Centrosoma könnte wohl für ihre Teilung von Bedeutung sein, aber die gesetzmäßige Vererbung dieser Substanz auf die folgende Zellgeneration wird hier von dem Centrosoma selbst besorgt.

Die Strahlungscentren wurden von BOVERI (1887—1888) und VAN BENEDEN (1887) als permanente Organe der Zelle beschrieben, und es ist später in der Literatur mehrmals die Frage erörtert, ob diese Permanenz für die Centrosomen gelten sollte, oder für die Centriolen, oder ob endlich, wie von BOVERI (1901) hervorgehoben wurde, beide Zentren als „zwei ineinander geschaltete Gebilde“ permanent vorkämen.

Wenn Centrosoma und Centriol als zwei verschiedene, scharf getrennte Begriffe aufgefaßt werden, so würde, nach dem oben beschriebenen Verhalten der „großen“ Cytozentren vieler Tierformen, diese Frage nur so beantwortet werden müssen, daß

weder das Centrosoma noch das Centriol als permanente Gebilde anzusehen seien, indem sie nicht über die Grenzen einer Zellgeneration hinaus in ihrer ursprünglichen Bedeutung bestehen bleiben.

Sie sind aber, wie ich glaube, keine getrennten Gebilde, sondern das Centriol ist nur als ein Teil des Centrosoma anzusehen. Die Kontinuität der Centrosomen von einer Zellgeneration in die nächste wird daher eben durch die in den Centriolen niedergelegte Substanz bewahrt.

Es ist hier von Interesse, zwischen Kern und Centrosoma eine Parallele zu ziehen. Der Kern wächst bei Enteroxenos, wie bei so vielen anderen Tieren, während der Wachstumsperiode riesig heran, und es wird viel mehr Chromatin in demselben gebildet als in den Kernen der Gewebszellen. Vor der ersten Reifungsteilung wird aber das jetzt überflüssige Chromatin im Cytoplasma gelassen, während nur die in den Chromosomen niedergelegte Chromatinmenge in die Kernbildung der nächsten Zellgeneration übergeht. Dasselbe wiederholt sich auch im befruchteten Ei und in den Blastomeren; die Chromatinmenge dieser dotterreichen Zellen wird jedesmal zu groß, um durch eine Mitose geteilt zu werden, und ein Teil derselben wird schon vor der Mitose abgeworfen.

So auch mit den Centrosomen; solange die zur Zellteilung erforderliche Arbeit erheblich größer ist als in den Gewebszellen, so lange wächst auch das Centrosoma in jeder Zellgeneration über sein gewöhnliches Maß hinaus, um vor dem Uebergang zur nächsten Generation wieder auf ein Minimum reduziert zu werden.

Ebensowenig aber, wie man die Kontinuität der Chromatin-substanz, wegen des Zerfalls eines Teiles derselben, in Abrede stellen kann, ebensowenig läßt sich auch die Permanenz der Centrosomen verneinen, wenn man eben nicht auf die morphologischen Grenzen derselben, sondern auf die physiologisch wirksame Substanz das Hauptgewicht legt.

Wenn ich auch nach dem oben Erörterten auf die scharfe Trennung der beiden Begriffe Centriol und Centrosom kein großes Gewicht legen kann, möchte ich doch noch die Frage etwas näher erörtern, ob die kleinen Cytozentren der Gewebszellen und der männlichen Geschlechtszellen als Centrosomen oder als Centriolen zu betrachten sind.

Meine eigene Stellung zu dieser Frage tritt schon in dem Vorhergehenden mehrmals zu Tage. Ich glaube, in den permanent vorkommenden kleinen Cytozentren solcher Zellen Centrosomen zu sehen, deren Centriolen — wenn überhaupt vorhanden — noch nicht nachgewiesen worden sind.

Dieselbe Frage ist aber von MEVES (1902 a, b) in entgegengesetzter Richtung beantwortet worden, und andere Forscher (v. LENHOSSÉK [Diskuss. MEVES 1902 a], SCHREINER 1905) haben sich ihm angeschlossen; es wird daher nicht überflüssig sein, meine Stellung zu dieser Frage etwas eingehender zu begründen.

Zuerst möchte ich gegen den von MEVES gebrachten „Beweis“, daß die Doppelkörnchen der Gewebszellen mit den Centriolen homolog seien, einige Einwendungen machen, um dann später meine eigenen Gründe für die entgegengesetzte Annahme vorzulegen.

Bei unserer Kenntnis der auffallenden cyklischen Veränderungen der „großen“ Centrosomen scheint es einleuchtend, daß bei einem Vergleich verschiedener Zellarten immer nur genau entsprechende Teilungsphasen miteinander verglichen werden dürfen, und besonders gilt dies, wenn der ganze Lebenszyklus der Zentren dieser Zellarten nicht bekannt ist.

Von diesem Gesichtspunkt aus scheint mir das Objekt, das MEVES für seinen Beweis benutzt hat — die Spermatoocyten bei *Lithobius* — nicht günstig. Die Zellteilung ist hier nur stückweise bekannt (MEVES u. KORFF 1901), so daß sich über die cyklischen Umbildungen des Cytozentrums kein Ueberblick gewinnen läßt. Und eben bei dieser Art scheint eine genaue Kenntnis aller Teilungsphasen dringend geboten, da der Strahlungsmodus hier atypisch ist. Die Cytozentren liegen nämlich nicht an den Spindelpolen, sondern unmittelbar unter der Zellperipherie, und dadurch wird nicht nur das Bild der Strahlung, sondern sicherlich auch dasjenige der Cytozentren modifiziert.

Als Ausgangspunkt für seine Beweisführung werden von MEVES zwei Abbildungen der Spermatoocyten von *Lithobius* demonstriert, die eine aus der Prophase der ersten Reifungsteilung, die andere aus der Metaphase der zweiten; in beiden sieht man große blasse Cytozentren, in deren Mitte zwei stark färbbare Körnchen sichtbar sind.

Ich finde es, mit MEVES, trotz der fehlenden Kenntnis wichtiger zwischenliegender Teilungsphasen, sehr wahrscheinlich, daß die großen, blassen Kugeln als Centrosomen zu betrachten sind,

und die kleinen innerhalb derselben als Centriolen. Dann haben wir aber hier einen sehr selten vorkommenden Fall vor uns, wo auch in den männlichen Keimzellen die Centrosomen aufgequollen sind und wo ihre Kontinuität während der aufeinander folgenden Generationen wahrscheinlich nur durch die Centriolen bewahrt wird; was bei der einen Teilung als Centriolen bezeichnet werden muß, wird bei der nächsten als Centrosomen wiedergefunden¹⁾.

Durch diese Tatsache verlieren aber meiner Meinung nach die Ausführungen von MEVES an Beweiskraft.

Ich führe im folgenden dieselben wörtlich an (MEVES 1902 b, p. 47): „Diejenige Beobachtung nun, welche beweist, daß die Doppelkörnchen der Samenzellen von Wirbellosen und Wirbeltieren mit Centriolen identisch sind, ist folgende.

Wenn eine Spermatide von *Lithobius* sich zum Samenfadens umwandelt, so wachsen die Zentralkörner, bzw. das eine von ihnen, zu einem kolossal langen Faden aus, welcher die Achse des sogen. Mittelstückes der reifen Spermie bildet. Die Centrosomen erleiden im Beginn dieses Prozesses einen Zerfall und sind . . . bald nicht weiter nachweisbar.

Die Zentralkörner oder Centriolen von *Lithobius* zeigen demnach das gleiche Verhalten bei der Histogenese der Spermien, wie es von den Doppelkörnchen bei Mollusken und bei Selachiern konstatiert worden ist. Und die Doppelkörnchen dieser Tiere sind ihrerseits, wie wiederum die Vorgänge bei der Histogenese der Spermien ergeben, mit denjenigen der Amphibien und Säugetiere identisch.

Daraus geht hervor, zunächst, daß die Doppelkörnchen der Samenzellen überall als Centriolen anzusehen sind. Daß aber diese Doppelkörnchen der Samenzellen denjenigen der übrigen Gewebszellen homolog sind, daran zu zweifeln, ist nicht gut möglich. Es folgt also weiter, daß die Doppelkörnchen der sämtlichen Gewebszellen als Centriolen aufzufassen sind.“

So weit MEVES; ich gebe gern zu, daß die Doppelkörnchen der Spermatiden — soweit bis jetzt bekannt — überall als homolog zu betrachten sind, und auch, daß sie sich mit denjenigen der Gewebszellen homologisieren lassen. Aber daß sie alle Centriolen sind, geht meiner Meinung nach nicht aus MEVES' Darlegungen hervor.

Die beiden Körnchen, die bei *Lithobius* in der Metaphase der Spermatocyten II als Centriolen in der Mitte eines großen Centrosoma gelegen waren, werden nach dem Zerfall des Cen-

1) Diese Annahme wird durch eine Betrachtung der von BLACKMAN (1905) beschriebenen Cytozentren bei *Scolopendra heros* bestätigt.

trosoma in dem Cytoplasma der Spermatiden wiedergefunden. Sind sie immer noch als Centriolen zu betrachten, oder als Centrosomen? Diese Frage wird bei *Lithobius* kaum eine Beantwortung finden können.

Die Spermatiden haben im Dienste ihrer speziellen Differenzierung ihr Teilungsvermögen völlig eingebüßt, und ihre Cytozentren können daher nicht in ihrer gewöhnlichen Tätigkeit beobachtet werden. Wenn aber die Cytozentren der Spermatoocyten mit den aufgequollenen Centrosomen in Eiern und Blastomeren homolog sind, dann läßt sich auch bei *Lithobius* ein ähnlicher Lebenscyklus derselben, wonach die Centriolen einer Zellgeneration sich in die Centrosomen der folgenden entwickeln, voraussetzen.

Die Doppelkörnchen der Spermatiden könnten aber dann mit gleichem Recht beide Namen tragen; man könnte sie im Hinblick auf die vollendete Zellteilung noch Centriolen nennen, oder Centrosomen, wenn man auf die — hier zwar nicht eintretende — folgende Teilung Rücksicht nimmt.

Hierin liegt aber ein sehr wesentlicher Nachteil bei dem von MEVES benutzten Beweismaterial; bei den meisten anderen Objekten nämlich, wo die Cytozentren der Spermatoocyten nicht aufgequollen sind, läßt sich auch der Name der Doppelkörnchen der Spermatiden sicher bestimmen. Ich werde nun im folgenden versuchen, auf Grundlage meiner Beobachtungen an *Enteroxenos* die Homologieverhältnisse der Doppelkörnchen klarzulegen.

In Textfig. D ist eine Reihe Cytozentren aus den Keimzellen von *Enteroxenos* zusammengestellt, alle in derselben Vergrößerung ausgeführt. Sämtliche Abbildungen werden auch in den Tafeln wiedergefunden.

Ich glaube, noch auf anerkannt sicherem Boden zu stehen, wenn ich in den völlig entwickelten Cytozentren der ersten Reifungsteilung (Textfig. D 1) die große, blasse Kugel, an deren Oberfläche die Strahlen herantreten, als das Centrosoma bezeichne und die beiden im Innern desselben hervortretenden Körnchen als die Centriolen.

Wenn wir die Genese dieser Gebilde rückwärts verfolgen (Textfig. D 1—8), so ergibt sich als Resultat, daß die Centriolen noch ganz jung sind, während die Centrosomen kontinuierlich bis in die Oogonien zurück verfolgt werden können, und noch weiter durch die vorhergehenden Zellgenerationen.

Die zwei Centriolen der Metaphase (1) stammen von dem einen her, das wohl in der späten Prophase deutlich hervortritt (2), in der früheren aber noch nicht nachweisbar ist (3).

Die Centrosomen werden in der Metaphase auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angetroffen (1), als große, körnige Hohlkugeln, mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt. Das Lumen dieser Kugel wird, je länger wir in der Prophase zurückgehen, immer kleiner, bis es zuletzt nicht mehr nachweisbar ist (1—4), und das Centrosoma gibt jetzt in stark differenzierten Eisenhämatoxylin-



Fig. D.

präparaten das Bild einer blassen, kompakten Kugel, von derselben körnigen Substanz wie die Hohlkugel der Metaphase (4 links). Die Färbbarkeit der Centrosomen ist aber jetzt erheblich größer als in der späteren Prophase, und bei etwas schwächerer Differenzierung des Präparates zeigen sich die Centrosomen völlig schwarz gefärbt (4 rechts). Auf noch früheren Stadien, beim ersten Beginn ihrer Tätigkeit nach der vollendeten Wachstumsperiode (5) ist ihre Färbbarkeit so stark, daß sie auch bei stärkster Differenzierung ihre schwarze Farbe behalten.

Auf allen Stadien der Wachstumsperiode lassen sich an günstig getroffenen Schnitten dieselben zwei Kügelchen rückwärts verfolgen, bis sie am Anfang der Wachstumsperiode (6) und während der Synapsis (7) als winzige Doppelkörnchen dicht an der Kernmembran liegend gefunden werden. Diese Körnchen lassen sich aber auch kontinuierlich in die Doppelkörnchen der Anaphase der letzten Oogonienteilung zurückverfolgen (8), die wieder durch Teilung des einen in der Metaphase dieser wie aller übrigen Teilungen an jedem Pol vorkommenden Cytozentrums entstanden sind.

Damit sind wir von den infolge der Dotteransammlung veränderten Cytozentren der großen Oocyten zu den viel einfacheren der Oogonien gelangt, und ich glaube, es lassen sich diese Verhältnisse in keiner anderen Weise deuten, als daß die kleinen Cytozentren der Oogonien mit den großen Hohlkugeln, den Centrosomen, der ersten Reifungsteilung identisch sind, und daß der komplizierte Bau der letzteren durch Wachstum und innere Differenzierung der ersteren entstanden ist.

Die Cytozentren der Oogonien stimmen aber in jeder Beziehung mit denjenigen der Spermatogonien (9) und Spermatocyten I. (10) und II. Ordnung (11) überein, und die Doppelkörnchen der Anaphase dieser Zellgenerationen sind also auch Centrosomen und keine Centriolen.

Die Doppelkörnchen der Spermatocyten II können kontinuierlich in die Spermatiden hinein verfolgt werden (12, 13), wo das eine derselben — wie im letzten Kapitel dieser Arbeit gezeigt werden soll — zu dem Achsenfaden des Mittelstückes hinauswächst, während schon vorher in Verbindung mit demselben ein extracellulärer Schwanzfaden zum Vorschein gekommen ist.

In Uebereinstimmung mit MEVES halte ich die Doppelkörnchen der Spermatiden aller Tierformen für homologe Gebilde, und da sie bei *Enteroxenos* unzweifelhafte Centrosomen sind, so läßt sich

dasselbe auch im allgemeinen über die Cytozentren und Doppelkörnchen männlicher Geschlechtszellen und Gewebszellen sagen.

Von großem Interesse ist in dieser Beziehung auch der von GOLDSCHMIDT (1905) gebrachte Nachweis, daß bei *Zoogonus mirus* die eigentümlichen, stäbchenförmigen Cytozentren der ersten Reifungsteilung während der zweiten Teilung abgerundet werden, wobei sie sich auch als wahre Centrosomen erweisen.

Ich möchte hier noch zuletzt hervorheben, daß bei der Frage, ob die „kleinen“ Cytozentren „Centrosomen“ oder „Centriolen“ seien, das Wesentliche nicht in einer Feststellung des richtigen Namens der Cytozentren liegt. Es besteht meiner Meinung nach kein Gegensatz zwischen diesen beiden Begriffen, und die ganze Frage wäre dann nur als eine Formsache zu betrachten. Der Wesensunterschied beider Ansichten liegt vielmehr in der Entscheidung, ob die großen Centrosomen der Eier und Blastomeren als sekundäre und außerhalb des ursprünglichen Cytozentrums entstandene Bildungen zu betrachten seien, die in den Gewebszellen nicht ihr Seitenstück finden. Die Strahlungsphänomene großer Zellen müßten dann auch von wesentlich anderer Art sein als diejenigen der kleinen.

Wie im obigen gezeigt worden ist, glaube ich, keinen solchen Unterschied zwischen den verschiedenen Zellformen zu finden, und die oft sehr abweichenden Bilder der Teilungsphänomene lassen sich alle in einer und derselben Weise erklären, nur muß die Komplikation der Bilder in demselben Maß gesteigert werden wie die bei der Teilung in Anspruch genommenen Kräfte.

Mechanik der Teilung.

Die Strahlungsphänomene treten bei *Enteroxenos* in den Reifungsteilungen außerordentlich deutlich hervor, und ehe ich die Besprechung der achromatischen Bestandteile abschließe, möchte ich auch noch die Umriss einer Teilungsmechanik zeichnen, die sich aus meinen Bildern herauslesen läßt.

Schon in den ersten Jahren nach der Entdeckung der indirekten Kernteilung wurde von mehreren Forschern eine Erklärung der Teilungsmechanik versucht, indem die Radialstrahlung meistens als Ausdrücke einer Strömung im Cytoplasma betrachtet wurden. Entweder wurde eine zentrifugale Strömung des bei der Auflösung der Kernmembran austretenden Kernsaftes vorausgesetzt (AUERBACH), oder eine zentripetale Strömung

der homogenen Zellsubstanz (O. HERTWIG, FOL). Vor allem hat doch BÜTSCHLI in seinem großen Werke über „die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc.“ 1876, den Grund zu unserer Kenntnis der Strahlungsphänomene gelegt.

Er sah (p. 414) „in der strahligen Anordnung des Plasmas um die Zentralhöfe den Ausdruck einer von diesen ausgehenden, physikalisch-chemischen Aenderung des Plasmas“, wobei die Radian also nicht direkt als Strömungsbahnen, sondern als sekundäre Wirkungen eines zentrifugal vom Zentralhofe ausgehenden Agens anzusehen sind.

Diese verschiedenen Theorien, die größtenteils nach Beobachtungen an lebendem Material aufgestellt worden sind, haben das eine gemein, daß die Radian der Teilungsfiguren hier überall als Ausdruck einer Bewegung innerhalb des Cytoplasma angesehen werden.

In den letzten Dezennien des 19. Jahrhunderts wurde jedoch diese Auffassung von den verschiedenen Theorien eines fibrillären Baues der Strahlen in den Schatten gestellt. Diese Theorien sind besonders, und zwar in verschiedenen Richtungen, von VAN BENE DEN (1883, 87), BOVERI (1888), HERMANN (1891), DRÜNER (1895), HEIDENHAIN (1894 und spätere Arbeiten) und KOSTANECKI (1895—97) aufgestellt und weiter ausgeführt worden; ich werde aber hier nicht näher auf ihren Inhalt eingehen, da sich die Verhältnisse bei *Enteroxenos* in keine dieser Theorien zwanglos einordnen lassen. Schon KOSTANECKI, der sonst völlig auf dem Boden der HEIDENHAINschen Theorie der „organischen Radian“ steht, hat auf die Schwierigkeit einer Anwendung derselben bei den Reifungsteilungen hingewiesen, und durch die außerordentlich interessante Arbeit von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) über *Rhynchelmis* scheinen mir die Theorien der „festen Fibrillen“ im Cytoplasma einen unüberwindlichen Stoß erlitten zu haben, indem keine derselben ausreicht, um die hier demonstrierten Strahlungsphänomene zu erklären.

Nur als Strömungserscheinungen lassen sich, wie die Autoren auch selbst ausgesprochen haben, die Bilder deuten, die in den Polstrahlungen bei *Rhynchelmis* zum Vorschein kommen, und auch bei *Enteroxenos* scheint mir keine andere Deutung möglich. Auf vielen Punkten stimmen meine Beobachtungen mit den von BÜTSCHLI (1876) gemachten überein, und auch in Betreff der Teilungsmechanik läßt sich noch auf der hier von ihm gebildeten Grundlage weiterbauen.

Die Auffassung der Radian als Strömungserscheinungen im

Cytoplasma ist zwar während der ganzen Zeit von einer Reihe von Forschern aufrecht erhalten (MARK, BÜTSCHLI, v. ERLANGER, ZIEGLER, WILSON, CONKLIN u. a.); aber zur Aufstellung einer vollständigen Teilungsmechanik sind von dieser Seite nur wenige Beiträge geliefert.

Vor einigen Jahren hat jedoch TEICHMANN (1903) durch seine an lebenden Echinuseiern gemachten Untersuchungen das Verständnis einer auf Cytoplasmaströmungen begründeten Zellteilungsmechanik sehr gefördert, und ich werde im folgenden einige Hauptpunkte seiner Darstellung anführen, da sie für meine Auseinandersetzungen der Verhältnisse bei *Enteroxenos* von Bedeutung sind.

„Die Zentren sind“ nach TEICHMANN (p. 300 ff.) „der Ausdruck einer zentripetalen Bewegung des homogenen Plasmas“, und eine Folge davon ist, daß an diesen Stellen „die Verdichtung der plasmatischen Substanz ihre Mittelpunkte hat; dort ist sie am stärksten und nimmt gegen die Peripherie mit fortschreitender Entfernung allmählich ab“.

„Den Stellen größter plasmatischer Dichtigkeit“ stehen dann andere gegenüber, die plasmaarm geworden sind, nämlich einerseits die Peripherie der Zelle und andererseits die zwischen den Zentren liegende Region, in der sich deren Wirkungen begegnen.

Solange der beschriebene Zustand in der Zelle verwirklicht ist, kann eine Furche entstehen. Damit sie aber sichtbar werde, ist es nötig, daß die zentripetale Plasmabewegung eine gewisse Intensität erreiche. Sie muß zum mindesten so stark werden, daß sie zwischen den beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht. Geschieht das, so ist damit ein Punkt geschaffen, an dem die furchende Kraft angreifen kann.“

Die bei der Furchung wirkende Kraft ist, nach TEICHMANN, in dem Kohäsionsdruck zu suchen, dessen Wirkung es ist, „daß eine Flüssigkeitsmasse die Gestalt annimmt, bei der ihre Oberfläche möglichst klein wird“.

Die Wirkungsweise dieser Kraft sucht er in folgender Weise zu veranschaulichen (p. 303): „Die Eizelle, die kurz vor ihrer Teilung steht, ist zwar kugelig; sie besitzt aber, wie wir wissen, zwei Zentren, die in gleichem und entgegengesetztem Sinne auf den Zellinhalt wirken. Jedes dieser Zentren steht zu einem bestimmten Teil der Zellsubstanz in Beziehung, wir dürfen auch sagen, es beherrscht ihn. So ist die kugelige Eizelle, solange die Wirkung der Zentren andauert, im Grunde schon in zwei halbkugelige Gebilde geteilt, von denen jedes seinen dynamischen

Mittelpunkt besitzt. Gegen diesen hin wirkt nun der Kohäsionsdruck. Die Folge davon zeigt sich zuerst darin, daß die Eizelle sich in der Richtung der Verbindungslinie der Zentren streckt, indem da, wo die plasmaarme, lockere Grenzschicht der Wirkungsbereiche der beiden Zentren durch die Zelle zieht, die Oberfläche zusammengedrückt wird. Im weiteren senkt sich dann hier die Furche ein, bis die Schicht völlig durchtrennt ist.“

Die Strahlen bestehen, als Ausdruck einer zentripetalen Strömung (p. 310), „aus dem stärker lichtbrechenden Plasma und erhalten das Aussehen von Strahlen erst dadurch, daß sich die dunkleren Dotterkörnchen zu Reihen anordnen“.

(P. 312) „Gehen die Bewegungen rasch und energisch vor sich, so werden sie auf die Dotterkörnchen einen richtenden Einfluß ausüben, dann erscheinen die peripheren Teile der Plasmaansammlung als Strahlen; erfolgt die Bewegung dagegen langsam und träge, so bleibt der richtende Einfluß aus, und es kommt nicht zur Ausbildung von Strahlen.“

TEICHMANN'S Resultate sind hauptsächlich durch Beobachtungen an abnorm sich furchenden Eiern gewonnen und stellen die notwendigen Bedingungen für eine Einschnürung der Zelle fest; aber es werden dabei nicht die zum Teil viel komplizierteren Vorgänge mit in Betracht gezogen, die nicht nur eine Teilung des Zellkörpers, sondern auch eine gesetzmäßige Verteilung der Chromatinsubstanz auf beide Tochterzellen bewirken. Die Natur und die Bedeutung der Polstrahlen sind, mit anderen Worten, von TEICHMANN in einer Weise geschildert, die auch ohne Einschränkung bei einer normalen Zellteilung Anwendung finden könnte, dagegen sind die, besonders für die Kernteilung, sehr wesentlichen Aufgaben der Zentralspindel und der Zugfasern nicht von ihm berücksichtigt worden.

Auf diesen Punkten glaube ich, nach meinen Beobachtungen an *Enteroxenos*, das von TEICHMANN entworfene Bild der Zellteilungsmechanik ausfüllen zu können.

Das erste Zeichen einer beginnenden Aktivität der Centrosomen ließ sich am Ende der Wachstumsperiode der Oocyten darin erkennen, daß um die beiden, noch dicht zusammenliegenden Centrosomen eine rasch wachsende helle Zone und auch eine auf die Oberfläche dieser Zone gerichtete radiäre Anordnung des angrenzenden körnigen Cytoplasma zum Vorschein kam.

Mit der Entfernung der Centrosomen voneinander nahm auch

das helle Feld an Größe zu, und es trat auch innerhalb desselben eine, zuerst diffuse, Strahlung hervor. Diese Strahlung war, von ihrem ersten Auftreten an, auf die beiden Centrosomen gerichtet, und es ließ sich hier eine zwischen beiden Centrosomen verlaufende Zentralspindel von der jederseits radiär auf das Centrosoma gerichteten Polstrahlung unterscheiden.

Obwohl diese beiden Strahlengruppen zur selben Zeit hervortreten und ein ganz ähnliches Aussehen haben, so zeigt doch die weitere Entwicklung der Teilungsfigur, daß sie in der Mechanik der Teilung verschiedene Rollen spielen. Ich werde sie daher auch im folgenden getrennt besprechen.

Polstrahlung. Wie schon erwähnt, stimmen die bei *Enteroxenos* gefundenen Bilder der Polstrahlung sehr wohl mit TEICHMANN'S Resultaten überein, und ich brauche daher nur, im Hinweis auf meine in einem früheren Abschnitt gegebene Beschreibung und auf die Abbildungen Taf. XVIII—XXI, seine Schlüsse auf die Verhältnisse bei *Enteroxenos* zu überführen.

Ueber die Art der Kräfte, die in erster Instanz bei der Strahlung wirksam sind, darf ich wohl nichts aussprechen, aber ich glaube noch auf dem Boden der Beobachtungen zu stehen, wenn ich sage, daß die erste Aeüßerung dieser Kräfte in einer Verdichtung des *Hyaloplasma*¹⁾ um die Centrosomen herum zu ersehen ist. Durch den gesteigerten Druck an dieser Stelle werden dann die Mikrosomen, die früher gleichmäßig im *Hyaloplasma* verteilt waren, bis zu einem gewissen — zunächst noch sehr kurzen — Abstand von den Centrosomen entfernt, um hier in einem geschlossenen Kreis aufgestaut zu werden; es bildet sich in dieser Weise eine kleine helle Zone um die Centrosomen herum.

Durch diese Verdichtung des *Hyaloplasma* ist aber das Gleichgewicht des *Cytoplasma* gestört werden, und es folgt jetzt ein Nachströmen von *Hyaloplasma* aus der nächsten Umgebung der hellen Zone, das sich in immer weiteren Kreisen bemerkbar macht. Diese zentripetale Strömung geschieht in radiären Bahnen, und die Mikrosomen werden dabei passiv zwischen den Radien eingeordnet, sowie auch durch die im Zentrum steigende *Hyaloplasma*menge immer weiter von den Centrosomen entfernt. Es zeigen sich, mit anderen Worten, außerhalb der heranwachsenden hellen Zone radiäre Strahlen, die rasch an Länge zunehmen

1) Mit diesem Namen bezeichne ich im folgenden die hyaline Grundsubstanz des *Cytoplasma*, ohne daß ich damit etwas über die Natur dieser Substanz ausgesprochen haben möchte.

(Fig. 50, 52 u. 100). Die Strahlen sind zuerst auf die Oberfläche der ganzen hellen Zone gerichtet. Bei der Entfernung der Centrosomen voneinander wird aber diese Zone zuerst zwischen beide Centrosomen eingeschnürt, um zuletzt völlig geteilt zu werden. Von jetzt an sieht man auch die Polstrahlen in zwei getrennten Gruppen auf jedes der beiden Centrosomen gerichtet (Fig. 53, 54 u. 102).

Das Hyaloplasma wird nicht nur um die Centrosomen herum angesammelt, es wird auch zum Teil von denselben aufgenommen, wodurch sie, wie wir gesehen haben, stark aufquellen.

Die Mächtigkeit der Polstrahlung wird durch die Auflösung der Kernmembran sehr gefördert; teils scheint der Kernsaft (Fig. 59) durch die ersten Löcher in der Kernmembran direkt auf die Centrosomen hinzufließen, wobei auch auf das Liningerüst des Kerns ein richtender Einfluß ausgeübt wird, teils wird auch die größte Menge des Kernsafftes in dem Cytoplasma frei, um durch die Polstrahlungen auf die beiden Zentren verteilt zu werden.

Wenn die Aktivität der Centrosomen, wahrscheinlich in der späten Prophase, ihren Höhepunkt erreicht hat, ist nicht nur das Hyaloplasma in einem weiten Umkreis in radiäre Bahnen eingelenkt, sondern auch die Mikrosomen, die Chromatinbrocken verschiedener Größe, die die Körnchenhülle der ersten Reifungsteilung bilden, und die Dotterkugeln sind jetzt in bestimmter Weise, und zwar in annähernd konzentrischen Kreisen, um die Centrosomen herum angeordnet worden. Aus der nächsten Nähe der Centrosomen, aus der hellen Zone, wo die Dichtigkeit des Hyaloplasma am größten ist, sind alle sichtbaren Mikrosomen beseitigt, indem sie in einem gewissen Abstand aufgestaut worden sind. Mit der peripheriewärts abnehmenden Dichtigkeit des Hyaloplasma werden dann immer größere Körnchen zwischen den Radien angetroffen; und wo die Körnchen, ihrer Größe nach, in bestimmt begrenzte Gruppen sich einordnen lassen, was bei *Enteroxenos* nicht der Fall ist, wird man auch scharf voneinander getrennte konzentrische Kreise antreffen. Bei *Enteroxenus* ist nur die helle Zone der Polstrahlung nach außen scharf begrenzt, sonst sieht man eine allmähliche Steigerung in der Körnchengröße vom Zentrum nach der Peripherie der Strahlung hin. Nur in der Körnchenhülle (Fig. 61) läßt sich zuweilen die Anordnung der Körnchen in konzentrische Kreise recht deutlich erkennen.

Die Mikrosomen des Cytoplasma, die mit der zentripetalen Strömung des Hyaloplasma direkt nichts zu tun haben, tragen doch in hohem Grade dazu bei, daß die Strahlen deutlich hervor-

treten. So werden z. B. die Radien immer zuerst außerhalb der hellen Zone nachweisbar, und zwar fallen auch hier nicht die Radien selbst, sondern die zwischen ihnen eingeordneten Körnchenreihen zuerst in die Augen. Ich habe die helle Zone eine „körnchenfreie“ genannt, dies ist aber gewiß nur insofern richtig, als sich in dieser Zone keine getrennten Körnchen unterscheiden lassen. Sicherlich finden sich auch hier ganz kleine Mikrosomen, die während der steigenden Spannung zwischen den Radien eingeordnet werden. Die Einstellung dieser winzigen Körnchen geht aber erst allmählich vor sich, und in der Tat sieht man auch die Strahlung innerhalb der hellen Zone ganz langsam hervortreten. — Wenn die Spannung der Teilungsfigur auf ihrer Höhe steht, ist es oft recht schwierig, die Strahlen direkt bis zur Oberfläche des Centrosoma hinein zu verfolgen, während sie sowohl früher als später deutlicher hervortreten. Bei der höchsten Spannung werden eben auch diese kleinsten Mikrosomen aus der Nähe der Centrosomen entfernt, und die einzelnen Radien lassen sich daher nur schwer voneinander unterscheiden.

Die Polstrahlen sind, nach dem Obigen, keine dauernden Bestandteile des Cytoplasma, sondern bezeichnen nur einen vorübergehenden Zustand der Zelle. Sie würden nach dem Ablauf des Teilungsprozesses wieder völlig schwinden, wenn sie nicht auf die umliegenden Körnchen eine Wirkung geübt hätten, die länger bestehen bleibt als die Strömung selbst.

Dies läßt sich aus dem eigentümlichen Verhalten der peripheren Enden der Polstrahlen ersehen. Solange der Zufluß von Hyaloplasma von außen her fort dauert, verlaufen die Strahlen getrennt bis zu ihren äußersten Enden. Ueberall werden Mikrosomen zwischen den Radien und dicht um sie herum eingeordnet. Die Mikrosomen bilden sozusagen feine Röhrrchen, durch welche die zentripetale Strömung des Hyaloplasma stattfindet. In der späten Prophase hört der Zufluß von außen auf, und nur das schon in den Radien befindliche Hyaloplasma setzt noch die zentripetale Strömung fort. Dabei werden allmählich die äußeren Enden der Mikrosomenröhrrchen entleert; sie verlieren ihre Steifheit und verkleben sich (vielleicht erst durch die Fixation) miteinander. Eine solche Verklebung läßt sich schon in der Metaphase spüren, und während der späteren Teilungsphasen dringt sie immer weiter gegen das Zentrum vor (Fig. 61—66).

Zu dieser Zeit ist auch im zentralen Teil der Polstrahlung jede Spannung verschwunden. Die Aktivität des Centrosoma ist

zu Ende, und das stark verdichtete Hyaloplasma seiner nächsten Umgebung wird wieder auf einen größeren Raum verteilt; es findet eine diffuse zentrifugale Bewegung des Hyaloplasma und eine entsprechende zentripetale der Mikrosomen statt, bis die helle Zone beinahe oder ganz verschwunden und das Gleichgewicht des Cytoplasma wiederhergestellt ist (Fig. 63—66).

Mit der Annahme einer zentripetalen Strömung in der Polstrahlung stimmt auch das verschiedene Verhalten beider Centrosomen der Reifungsteilungen wohl überein. Während der ersten Prophase entwickelten sich beide Centrosomen noch ganz parallel, aber nach der radiären Einstellung der Teilungsfigur in der Zelle ist dies nicht mehr der Fall.

Dem inneren Centrosoma wird von einem großen kugelförmigen Bezirk der Zelle Hyaloplasma zugeführt, das äußere liegt aber der Zelloberfläche dicht an, und muß daher die eine Hälfte seines Zuströmungsgebietes entbehren. Die Wirkung tritt auch in einer Austrocknung zuerst der äußeren und später auch der inneren Wand dieses Centrosoma deutlich zu Tage (Fig. 60—65, 104—107 a).

Die verfrühte Rückbildung des äußeren Centrosoma wirkt aber auch auf die Polstrahlung dieser Seite zurück; eine helle Zone tritt hier nicht so scharf und regelmäßig hervor wie in der inneren Strahlung (Fig. 105 a), die Körnchen der Körnchenhülle treten erheblich näher an das Centrosoma heran (Fig. 61), und die peripheren Enden der Strahlen verlieren früher ihre Steifheit als die entsprechenden Strahlen des inneren Poles (Fig. 62—63).

Auch in Betreff der Einschnürung der Zellmembran wird die Theorie von TEICHMANN durch die Verhältnisse bei *Enteroxenos* sowohl in positiver als auch in negativer Weise bestätigt. In dem oben angeführten Zitat seiner Abhandlung haben wir den Satz gefunden:

„Damit (die Furche) sichtbar werde, ist es nötig, daß die zentripetale Plasmabewegung eine gewisse Intensität erreiche. Sie muß zum mindesten so stark werden, daß sie zwischen den beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht. Geschieht das, so ist damit ein Punkt geschaffen, an dem die furchende Kraft angreifen kann.“

In der ersten Reifungsteilung haben wir gesehen, wie die Strahlen des inneren Poles in den Bereich des abgeschwächten äußeren Poles übergreifen, und wie die erste Einschnürung der Zellmembran an der Stelle einsetzt, wo dieselbe von den Polstrahlen berührt worden war (Fig. 63, 65).

In der zweiten Teilung wird derselbe Satz in negativer Weise durch den in Fig. 82 abgebildeten Fall bestätigt, wo keine Polstrahlen die Zellmembran berühren, wo aber auch keine Einschnürung der Membran geschehen ist, trotzdem der normale Zeitpunkt für eine solche, nach dem Zustand der Teilungsfigur zu urteilen, schon passiert ist. Nur bei schräg gestellter Spindel reichen die Polstrahlen zur Oberfläche empor und dann tritt auch die Einschnürung der Zellmembran zu normaler Zeit ein.

Bei der zweiten Reifungsteilung wiederholen sich in Bezug auf die Polstrahlung dieselben Prozesse, die eben an der ersten Teilung beschrieben worden sind, nur scheinen die strömungserregenden Kräfte diesmal nicht so stark zu sein. Die Polstrahlung greift nicht so weit um sich und die Aufquellung und Differenzierung der Centrosomen erreicht nicht eine solche Höhe wie bei der ersten Teilung.

Ein interessanter Unterschied zwischen den Strahlungserscheinungen beider Teilungen verdient jedoch erwähnt zu werden.

Wie bei der ersten Teilung ist auch hier die zuerst auftretende Strahlung nicht auf die Centrosomen selbst gerichtet, sondern auf die helle Zone, von der sie umgeben sind. Während aber bei der ersten Teilung eine Umordnung der Strahlen relativ bald geschieht, so findet man bei der zweiten Teilung noch am Ende der Prophase zwei miteinander konkurrierende Strahlensysteme (Fig. 71—76).

Dieser Unterschied mag in zwei verschiedenen Verhältnissen seinen Grund finden, erstens darin, daß die Centrosomenwirkung bei dieser Teilung nicht so stark ist wie bei der ersten, zweitens aber auch darin, daß die primäre, monozentrische Strahlung diesmal erheblich stärker entwickelt ist. — Die helle Zone der zweiten Teilung fällt nämlich mit dem Centrosoma der ersten in ihrer ursprünglichen Begrenzung zusammen, und nachdem die erste Verdichtung des Hyaloplasmas um die jungen Centrosomen herum geschehen ist, kann hier das Nachströmen von außen her in den präformierten Bahnen der früheren Polstrahlung geschehen. Dadurch wird die zentripetale Strömung rascher geschehen können, und in demselben Grad wird auch die Schwierigkeit bei einer Umordnung der Mikrosomenreihen zu einem dizentrischen Strahlensystem gesteigert.

Zentralspindel und Zugfasern. Die erste Entstehung einer Zentralspindel am Anfang der ersten Reifungsteilung haben wir schon betrachtet. Sie kam zwischen den Centrosomen auf einem Stadium, wo diese beiden noch von einer ge-

meinsamen hellen Zone umgeben waren (Fig. 53, 101), zum Vorschein. Vor der zweiten Reifungsteilung sieht man die Zentralspindel in einer ganz ähnlichen Weise hervortreten (Fig. 71—73, 111—113).

Einen Unterschied würde man vielleicht darin ersehen, daß die Zentralspindel der zweiten Teilung auf dem Boden des früheren Centrosoma entsteht¹⁾, während bei der ersten Teilung ein solcher Ursprung der Zentralspindel ausgeschlossen ist. Ich glaube jedoch, daß dieser Unterschied im Ursprung der Spindeln ganz unwesentlich ist.

Von dem Augenblick an, wo die Strahlung der ersten Reifungsteilung rückgebildet worden ist, ist auch das Centrosoma dieser Teilung nur als ein zwar noch morphologisch begrenzter Teil der Sphäre anzusehen, doch ohne irgend einen spezifischen Charakter. Die aktive Centrosomensubstanz ist in den beiden Centriolen konzentriert, und zwischen ihnen erscheint auf einem gewissen Stadium ihrer Tätigkeit eine Zentralspindel. Die Zentralspindelfasern werden, wie auch die Polstrahlen, von dem eben vorhandenen Material gebildet, gleichgültig, ob dasselbe früher dem Centrosoma angehört hat oder nicht.

Welche Rolle spielt die Zentralspindel in der Teilungsmechanik? Wenn man in der Literatur eine Antwort auf diese Frage sucht, dann wird man zunächst den Eindruck bekommen, daß eine Zentralspindel kein konstant auftretender Bestandteil der Teilungsfigur sei, und daß ihr dementsprechend auch keine wichtige Rolle bei der Teilung zugeschrieben werden könne. Während aber bei vielen Objekten die Existenz einer Zentralspindel ganz oder teilweise verneint worden ist, so zeigt sie doch bei anderen Objekten eine solche Mächtigkeit (Amphibien, HERMANN 1891, DRÜNER 1895, MEVES 1897), daß man nicht umhin kann, der Zentralspindel einen sehr wesentlichen Anteil bei der Zellteilung dieser Tiere beizulegen. Dies ist auch von den erwähnten Autoren getan worden, und besonders DRÜNER hat in überzeugender Weise gezeigt, daß die Entfernung der Centrosomen voneinander in

1) Eine Entstehung der Zentralspindel auf Grundlage des Centrosoma ist auch bei anderen Objekten nachgewiesen worden, und besonders häufig vor der zweiten Reifungsteilung. Um die verschiedene Genese der Zentralspindeln zu charakterisieren, hat BOVERI (1901) für solche Zentralspindeln, die mit dem Centrosoma genetisch zusammengehören, einen eigenen Namen, *Netrum*, vorgeschlagen.

erster Reihe auf den Zuwachs der Zentralspindelfasern zurückzuführen ist.

Dies stimmt sehr wohl mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* überein; aber ich glaube hier zeigen zu können, daß die Fasern der Zentralspindel kein wesentlicher Bestandteil derselben sind, und daß daher das wechselnde Verhalten dieser Fasern für die Rolle der Zentralspindel in der Teilungsmechanik von keinem Belang ist.

Daß die Verlängerung der Zentralspindel auf aktivem Wachstum beruht, und nicht etwa auf einer Streckung der Fasern durch die Centrosomen, geht mit großer Deutlichkeit aus einer Betrachtung des in der ersten Polocyte vor sich gehenden Teilungsversuches hervor (Fig. 81, 85).

Die Centrosomen liegen in der Polocyte schon von Anfang an oberflächlich, und es dauert nicht lange, bis sie so weit voneinander entfernt sind, wie es in dieser kleinen Zelle überhaupt möglich ist. Wenn das Längenwachstum der Zentralspindel auf einer Streckung durch eine gegenseitige Abstoßung der Centrosomen beruhen sollte, so müßte es mit dieser Lage der Centrosomen völlig aufhören. Dies ist aber nicht der Fall; wie oben beschrieben wurde, nehmen die Zentralspindelfasern noch sehr erheblich an Länge zu, wobei sich die einzelnen Fasern oder die Zentralspindeln als Ganzes, in Schlingen und Buchten aufrollen, bis sie die ganze Polocyte ausfüllen. Es scheint dabei ganz ohne Bedeutung sein, welche Stellung von den beiden Centrosomen eingenommen wird.

Die Verlängerung der Zentralspindel läßt sich also bei *Enteroxenos* wie bei den Amphibien nur durch aktives Wachstum, durch Anlagerung neuer Bestandteile, erklären, und es erhebt sich daher die Frage, wo diese neuen Bestandteile herkommen?

In Uebereinstimmung mit meiner Auffassung der Polstrahlungen als Ausdruck einer Bewegung des Hyaloplasma muß ich mir auch die Zentralspindel in ähnlicher Weise erklären. Aber die Bewegungsrichtung ist, glaube ich, in beiden Strahlengruppen eine verschiedene; in den Polstrahlungen ist die Strömung während der früheren Teilungsphasen gegen die Centrosomen gerichtet, in der Zentralspindel dagegen bewegt sich das Hyaloplasma von beiden Centrosomen in die Spindel hinein.

Diese Auffassung schließt sich — wie gezeigt werden soll — meinen an *Enteroxenos* gemachten Beobachtungen sehr eng an, und auch in der Literatur über die Zentralspindel habe ich nichts

gefunden, was mit einer solchen Anschauung in Streit stehen könnte.

Eine Zentralspindel tritt, wie wir gesehen haben, bei beiden Reifungsteilungen in derselben Weise auf, nämlich innerhalb der hellen Zone, zur selben Zeit und in derselben Weise wie der innere Teil der Polstrahlungen, der auch auf dem Boden dieser Zone gebildet wurde. Auf allen späteren Stadien beider Teilungen zeigt sich nun auch zwischen der Zentralspindel und den hellen Zonen der Polstrahlungen eine große Uebereinstimmung; sie gehen immer kontinuierlich ineinander über, und sie wirken den dunklen Umgebungen gegenüber als ein zusammenhängendes Ganzes (Fig. 61, 75).

Wenn daher die hellen Zonen der Polstrahlungen durch einen Zufluß und eine daraus folgende Verdichtung von Hyaloplasma entstanden sind, so ist auch für die mit ihnen so intim verbundene Zentralspindel eine ähnliche Bildungsweise anzunehmen. Und alles deutet in der Tat darauf hin, daß die Spannung innerhalb der Zentralspindel während der früheren Teilungsphasen immer mehr steigt, was nicht der Fall sein würde, wenn die Strömungsrichtung hier dieselbe wäre wie in der Polstrahlung.

Wie oben für die Polstrahlung erörtert, glaube ich, daß die Strömungsbahnen des Hyaloplasma erst dadurch deutlich nachweisbar werden, daß die im Cytoplasma befindlichen Mikrosomen in bestimmter Weise zwischen ihnen eingeordnet werden.

Dies gilt natürlich auch für die Zentralspindel; da sie aber innerhalb der hellen Zone liegt, die eben dadurch charakterisiert wird, daß keine deutlich erkennbaren Mikrosomen hier vorhanden sind, ist es auch leicht erklärlich, daß die „Fasern“ der Zentralspindel erst auf einem Stadium zu Tage treten, wo die Entfernung der Centrosomen, und damit auch die Zunahme von Hyaloplasma zwischen beiden, schon merkbar vorgeschritten ist.

Das Auftreten der Fasern zwischen beiden Centrosomen ist als ein Zeichen zu betrachten, daß die Hyaloplasmaströmung jetzt so lange und mit solcher Schnelligkeit in bestimmten Bahnen vor sich gegangen ist, daß sie eine Einordnung der Mikrosomen zwischen den Strömungsbahnen bewirkt hat. Und diese Mikrosomenreihen, deren einzelne Körnchen nicht sichtbar sind, bilden dann die Fasern der Zentralspindel.

Es ist hier von Interesse, einen Vergleich zwischen beiden Reifungsteilungen anzustellen.

Wie aus Fig. 101 und Fig. 112 u. 113 hervorgeht, werden

die Zentralspindelfasern der ersten Reifungsteilung (Fig. 101) auf einem verhältnismäßig früheren Stadium sichtbar, als diejenigen der zweiten (Fig. 112—113). Dies steht mit dem früher besprochenen Verhalten des auf die Oberfläche der hellen Zone gerichteten Strahlensystems in bester Uebereinstimmung. Bei der ersten Reifungsteilung geht diese monozentrische Strahlung relativ bald in eine dizentrische über, und der Zufluß von Hyaloplasma zu der Zentralspindel wird daher auch bald in bestimmte Bahnen eingelenkt und wird nur von den beiden Zentren aus geschehen können. Bei der zweiten Teilung dagegen bleibt, wie wir sahen, die monozentrische Strahlung noch lange bestehen; Hyaloplasma wird der Zentralspindel nicht nur von seiten der beiden Zentren, sondern auch noch durch die auf ihre ganze Oberfläche gerichtete monozentrische Strahlung zugeführt.

Erst allmählich gewinnt die dizentrische Strahlung Ueberhand, und die Fasern der Zentralspindel sind wieder in ihrem Auftreten von dem Vorschreiten dieses Prozesses abhängig. Charakteristisch ist es auch, daß in Fig. 112 die inneren Enden der Polstrahlen, die in ihrer Richtung mit dem monozentrischen Strahlungssystem teilweise zusammenfallen, schon sichtbar sind, während sich noch keine Zentralspindelfasern nachweisen lassen.

Das Verhalten der dizentrischen Polstrahlung zu der Zentralspindel läßt sich nach dem Obigen folgendermaßen charakterisieren:

Als Folge der in den jungen Centrosomen wirkenden Kräfte (physischer oder chemischer Natur) verdichtet sich das Hyaloplasma in der nächsten Umgebung der Centrosomen, sowohl um jedes derselben herum als auch in dem Zwischenraum zwischen beiden. Diese Verdichtung bewirkt einen Zufluß von außen her, und da dieser radiär auf die beiden Centrosomen gerichtet ist, so muß eine Ablagerung des aus immer größeren Kreisen heranströmenden Hyaloplasmas in dem einzigen Bereich, wo keine Polstrahlen entstehen können, nämlich innerhalb der hellen Zone zwischen beiden Centrosomen, mit anderen Worten also in der Zentralspindel, stattfinden. Dadurch wird die Zentralspindel an Länge zunehmen und die Centrosomen werden voneinander entfernt, und solange diese Entfernung auf keinen zu großen Widerstand stößt, wird auch der Druck innerhalb der Zentralspindel nicht über eine gewisse Grenze hinaus gesteigert werden.

Von den kugeligen Bereichen der Polstrahlungen wird also auf allen Stadien der Teilung jederseits ein Sektor auszunehmen sein, nämlich derjenige, der sich gegen das Schwestercentrosoma

wendet. Dieser Sektor gehört nicht der Polstrahlung, sondern der Zentralspindel an, und die Bewegung des Hyaloplasma geschieht hier in entgegengesetzter Richtung, nämlich von beiden Polen gegen den Aequator der Teilungsfigur hin.

Daß ein Unterschied zwischen diesen Bereichen existiert, geht mit größter Klarheit aus den Bildern aller Teilungsphasen hervor. In der Polstrahlung ist ja nämlich die innere helle Zone von dem äußeren dunklen Teil der Strahlung scharf getrennt, während in dem der Zentralspindel angehörigen Sektor eine solche Trennung vollständig fehlt¹⁾.

Ich habe schon im beschreibenden Teil erwähnt, daß in dem Verhalten der Spindel ein auffallender Unterschied existiert zwischen den Prophasen beider Reifungsteilungen. In der ersten Teilung war die Spindel der Prophase lang und schmal, während sie in der Metaphase mit der steigenden Spannung auch kürzer und breiter geworden war. In der zweiten Teilung dagegen schien die Spannung der Zentralspindel schon vom ersten Augenblick an sehr stark zu sein, und die Länge der Spindel nimmt während der ganzen Teilung ganz allmählich zu.

Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens ist doch nicht so sehr in der Zentralspindel selbst als in dem zweiten Bestandteil der Spindel, in den Zugfasern, zu suchen. Diese haben nämlich in beiden Teilungen einen recht verschiedenen Ursprung, der sich auch in ihrem Verhalten zur Zentralspindel bemerkbar macht.

Ihrer Entstehungsweise sowie ihrem ganzen Verhalten nach sind die Zugfasern von anderer Natur als Polstrahlung und Zentralspindel. Bei den letzteren sind die von Mikrosomen aufgebauten Fasern nur als Nebenprodukte bei der Hyaloplasmaabewegung zu betrachten; die Zugfasern dagegen zeigen nichts, was auf eine Hyaloplasmaströmung hindeuten könnte. Hier sind die „Fasern“ selbst, die zwischen den Chromosomen auf der einen Seite und den beiden Centrosomen auf der anderen ausgespannt sind, die Hauptsache.

Vor der ersten Reifungsteilung liegen die Chromosomen innerhalb des großen Wachstumskerns, sind also weit von den außerhalb liegenden Centrosomen entfernt. Wie oben gezeigt, werden

1) In schief getroffenen Schnitten (Fig. 104a und 115a), wo die Zentralspindel selbst nicht sichtbar ist, sieht man die dunkle Zone der schirmförmig sich ausbreitenden Polstrahlung auch an der inneren Seite des Centrosoma.

die Zugfasern dieser Teilung auf Grundlage des schon im Kern vorhandenen Liningerüstes gebildet. Die Fasern desselben werden, unter dem Einfluß des zentripetal strömenden Kernsaftes, radiär auf die Centrosomen eingestellt und in Verbindung mit den außerhalb der Kernmembran schon gebildeten Mikrosomenreihen bilden sie zusammenhängende Brücken zwischen den Chromosomen, mit denen sie schon vorher in Verbindung standen, und den Centrosomen. Die so gebildeten Zugfasern haben von vornherein eine beträchtliche Länge und zeigen noch während der ganzen Prophase einen geschlängelten Verlauf (Fig. 59—60).

Es ist klar, daß diese langen Zugfasern der ersten Reifungsteilung gegen eine Verlängerung der Zentralspindel keinen großen Widerstand leisten; die Zentralspindel darf sich also hier während der Prophase frei verlängern, und in Uebereinstimmung damit wird auch ihre Spannung nicht über eine gewisse Grenze steigen (Fig. 60). Dies geht doch nur so lange, bis die Zugfasern gegen das Ende der Prophase völlig gestreckt worden sind, indem sie dann durch ihren Widerstand eine weitere Verlängerung der Zentralspindel verhindern. Der Zufluß von Hyaloplasma von beiden Spindelpolen hört aber noch nicht auf, und anstatt einer Verlängerung läßt sich jetzt eine rasche Steigerung in der Spannung der ganzen Teilungsfigur verfolgen. Die Oberflächengröße der Spindel wird von den jetzt stramm gespannten Zugfasern begrenzt, und bei der noch fortdauernden Volumvergrößerung muß die lang ausgezogene Form der Spindel in eine kugelige übergehen (Fig. 61). Gleichzeitig steigt auch die Helligkeit sowohl der Zentralspindel als auch der hellen Zonen der Polstrahlung.

Die starke Spannung der Zentralspindel in der Metaphase trägt sicherlich dazu bei, die Trennung der Tochterchromosomen voneinander zum Abschluß zu bringen, und damit ist wieder eine Möglichkeit vorhanden für eine weitere Steigerung des Volums der Zentralspindel.

Man sieht auch in der Tat in der frühen Anaphase die Zentralspindel auf dem Stadium ihrer größten Spannung (Fig. 62), während jetzt sowohl Polstrahlung als Centrosomen den Höhepunkt ihrer Entwicklung schon passiert haben.

Von großer Bedeutung für ein Verständnis der Natur der Zentralspindel ist das schon oben erwähnte Verhalten der Verbindungsfasern zwischen je zwei Tochterchromosomen, daß sie nämlich in der ersten Anaphase nicht gerade verlaufen, sondern wie gespannte Bogen auseinanderweichen (Fig. 62 und Fig. 130).

Es geht nämlich daraus hervor, daß die Spannung der Zentralspindel nicht in einer Verlängerung ihrer „Fasern“ begründet ist, eine solche würde sich ja unmöglich innerhalb der Verbindungsfasern zweier zusammengehöriger Tochterchromosomen bemerkbar machen können, sondern daß überall innerhalb der Spindel eine starke Flüssigkeitsspannung besteht, und zwar ganz unabhängig von der Anwesenheit deutlicher Fasern. Dieselben sind, wie früher erwähnt, gerade während der stärksten Spannung der Spindel sehr wenig hervortretend.

Das eben besprochene Stadium der frühen Anaphase bezeichnet aber einen Wendepunkt im Verhalten der Zentralspindel. Mit dem Aufhören der Centrosomentätigkeit beginnt auch, wie schon oben bei der Polstrahlung besprochen, eine Ausgleichung des stark verdichteten Hyaloplasmas. Die Spannung ist in der späteren Anaphase nicht mehr so stark und die Kugelform der Spindel geht allmählich in eine längliche über (Fig. 63), was wiederum eine Entfernung der Centrosomen zur Folge hat.

Die Fasern der Zentralspindel treten jetzt wieder deutlicher hervor, was darauf hindeutet, daß im Hyaloplasma wieder eine relativ rasche Bewegung in bestimmten Bahnen vor sich geht. Die Bewegung muß aber jetzt in entgegengesetzter Richtung geschehen, vom Aequator der Spindel — der Stelle des höchsten Druckes — gegen beide Pole hin, ganz wie wir auch in der Polstrahlung eine Umkehr der Strömungsrichtung während der Anaphase bemerken konnten.

Die Hyaloplasmanenge der Zentralspindel wird dadurch sozusagen in zwei Hälften geteilt (Fig. 82), und im Aequator wie an den peripheren Enden der Polstrahlen werden bald „trockene“ Mikrosomenreihen vorliegen. An diesen Stellen der Zentralspindelfasern werden die Stäbchen des Zwischenkörperchens angelegt (Fig. 65, 66, 82), und in dieser Zone eines minimalen Druckes ist jetzt die Möglichkeit einer Durchschnürung der Zelle vorhanden. Wir haben aber schon oben gesehen, daß eine Zellteilung doch nicht stattfindet, wenn nicht gleichzeitig die Polstrahlen des einen oder beider Pole an die Zellmembran herangelangt sind, so daß hier der furchenden Kraft ein Angriffspunkt geboten wird.

Die Hyaloplasmanenge beider Zentralspindelhälften findet bei einer normalen Teilung in den entstehenden Tochterkernen Verwendung. Zwischen beiden Reifungsteilungen werden aber keine Tochterkerne gebildet und das Hyaloplasma geht, wie auch die Chromosomen, direkt von der einen Teilungsfigur in die nächste über.

Die verschiedene Lage der Chromosomen in den Oocyten I. und II. Ordnung übt auch auf die Entstehung der Zugfasern ihren Einfluß. Vor der zweiten Reifungsteilung liegen die Chromosomen noch seit der vorigen Teilung in einer Platte angeordnet, oberhalb oder seitlich zu der jungen Zentralspindel (Fig. 70, 72, 73). Hier sind denn auch keine Lininfäden vorhanden, aus denen die Zugfasern gebildet werden können, und man sieht dieselben durch eine bestimmte Einstellung des zwischen Centrosomen und Chromosomen zufällig vorhandenen Materials entstehen (Fig. 72, 73).

Ueber die Natur der bei dieser Einstellung wirkenden Kräfte läßt sich nach meinen Beobachtungen nichts aussprechen. Nur scheint es als sicher hervorzugehen, daß die Zugfasern nicht als bloße Produkte der Polstrahlung anzusehen sind; schon von ihrem ersten Auftreten an sind sie auf der ganzen Strecke zwischen Centrosomen und Chromosomen sichtbar, und oft bedeutend länger als die Polstrahlen desselben Stadiums. Man sieht sie als zwei bestimmt begrenzte, schief kegelförmige Bündel auftreten, von denen jedes mit seiner Basis genau die Chromosomenplatte deckt, während sie mit ihren Spitzen an je ein Centrosoma heranreichen. — Ein solches Auftreten läßt sich, glaube ich, nur durch ein Zusammenwirken von Chromosomen und Centrosomen erklären, das in einer bestimmten Einstellung des zwischen ihnen liegenden Materials resultiert. Welcher Art dieses Zusammenwirken sei, läßt sich wohl kaum durch morphologische Untersuchungen ermitteln, ebensowenig wie die Ursache zu der Verbindung jedes Centrosoma mit nur einer Hälfte eines Chromosoma.

Aus der eben beschriebenen Entstehungsweise der Zugfasern der zweiten Reifungsteilung folgt, daß die Fasern schon von ihrem ersten Auftreten an völlig gespannt sind. Sie werden daher vom ersten Augenblick an gegen die Verlängerung der Zentralspindel einen beträchtlichen Widerstand leisten. Bei einer Entfernung der Centrosomen auseinander müssen ja nämlich entweder die Zugfasern eine Streckung erleiden, oder die Chromosomen müssen der Zentralspindel genähert werden. — In der Tat geschieht sicherlich beides und eben in diesem Widerstand findet der auffallende Unterschied im Verhalten der Zentralspindel in den Prophasen beider Reifungsteilungen seine Erklärung.

In der ersten Teilung haben wir eine lange Zentralspindel ohne nennenswerte Spannung vorgefunden, hier dagegen verlängert sich die Spindel nur langsam, während ihre abgerundete Form und große Helligkeit auf eine starke Spannung hindeuten.

Das Maximum der Spannung wird auch diesmal während der Metaphase oder der frühen Anaphase erreicht, und die Rückbildung der Zentralspindel geschieht in derselben Weise, wie bei der ersten Teilung beschrieben.

Die im obigen vertretene Auffassung von dem Verhalten zwischen Zentralspindel und Zugfasern wird durch eine Betrachtung des in der ersten Polocyte beschriebenen Teilungsversuches wesentlich gestützt.

Hier sind die Zugfasern nicht normal entwickelt; die Chromosomen werden ohne irgend eine Ordnung in der Polocyte vorgefunden, und obgleich sie der Länge nach gespalten werden, so findet doch keine regelmäßige Trennung der Spalthälften statt.

Darin liegt aber auch eine Erklärung des eigentümlichen Verhaltens der Zentralspindel bei diesen Teilungen. Der Teilungsversuch scheint in der Polocyte in normaler Weise eingeleitet zu werden (Fig. 74, 77, 78 *P.I.*); es bilden sich um die beiden Centrosomen herum die typischen hellen Zonen, die auf eine Verdichtung des Hyaloplasma an diesen Stellen hindeuten, und auch die Zentralspindel zeigt zuerst ein ganz normales Verhalten.

Wir müssen also auch hier eine Bewegungsrichtung des Hyaloplasma durch die Polstrahlung zu den beiden Zentren hin, und von diesen wieder in die Zentralspindel hinein voraussetzen, eine Verlagerung des Zellmaterials, die sich in einer Verlängerung der Zentralspindel zuerst bemerkbar macht.

Wie in der ersten Reifungsteilung verlängert sich die Zentralspindel so lange, bis dem Längenwachstum von außen her eine Grenze gesetzt wird; da aber in der Polocyte keine Zugfasern entwickelt werden, so wird sich die Zentralspindel ohne Widerstand — also auch ohne Spannung — verlängern können, so lange, bis zuletzt alles Material dieser kleinen Zelle zu einer mächtigen Zentralspindel angeordnet worden ist (Fig. 81 u. 85). Dann wird die Strömung von selbst aufhören, die faserige Anordnung der Mikrosomen wird aufgegeben, und mit dem wieder hergestellten Gleichgewicht des Cytoplasma nimmt auch die Polocyte wieder ihre ursprüngliche abgerundete Form an (Fig. 85 d).

Die große Bedeutung für die Teilungsmechanik, die ich im obigen der Zentralspindel beigelegt habe, scheint mit der Tatsache nur schlecht überein zu stimmen, daß bei vielen Objekten die Existenz einer Zentralspindel entweder nicht nachgewiesen oder sogar bestimmt verneint worden ist. Daß ich aber dieser Einwendung keinen großen Wert beilegen möchte, kommt davon, daß

auch bei *Enteroxenos*, wo auf einzelnen Stadien die Zentralspindel unzweifelhaft ein wesentlicher Bestandteil der Teilungsfigur ist, andere Stadien vorkommen, in denen sich keine Spur einer Zentralspindel nachweisen läßt.

So scheint z. B. auf gewissen Stadien der Prophase der ersten Reifungsteilung (Fig. 54, 59) keine Zentralspindel vorhanden zu sein, während sowohl früher als später in derselben Teilung die Existenz einer solchen ganz unbestreitbar ist. Wo ist nun die Zentralspindel während dieser Zeit zu suchen?

Es ist bei der Beantwortung dieser Frage von Bedeutung, daß die Zentralspindel gerade zu der Zeit unsichtbar wird, wenn die Centrosomen zu dem Kern in Beziehung getreten sind, um nach der vollendeten Auflösung der Kernmembran wieder zu Tage zu treten. Das zeitliche Zusammenfallen dieser Ereignisse könnte nämlich auch eine ursächliche Verbindung zwischen beiden voraussetzen lassen und gewisse Verhältnisse, die bei der zweiten Reifungsteilung zu Tage treten, deuten auch in der Tat darauf hin, daß hier die Erklärung des scheinbaren Verschwindens zu suchen ist.

In der Prophase der zweiten Teilung werden nämlich sehr oft gebogene Zentralspindeln vorgefunden (Fig. 71, 74—76 u. 111—113), und immer ist dann die konvexe Seite der Zentralspindel der Chromosomenplatte zugewendet. Diese Biegung der Zentralspindel mag wohl durch dieselben Kräfte bewirkt werden, die sich auch in der früher besprochenen Annäherung zwischen Kern und Centrosoma (Fig. 57—59) Ausdruck geben, und die vielleicht auch die Bildung der Zugfasern verursachen und es wird in der Annahme nichts Befremdliches sein, daß auch bei der ersten Teilung die Zentralspindel von denselben Kräften beeinflußt werden könnte.

Die auf den ersten Stadien (Fig. 53 u. 101) deutlich erkennbare Zentralspindel der ersten Reifungsteilung geht, glaube ich, während der weiteren Entwicklung (Fig. 54) nicht zu Grunde; sie wird aber in der Weise gebogen, daß sie von der früher oberflächlichen Lage in die Tiefe sinkt, bis sie zuletzt der Kernmembran dicht anliegt und so der Beobachtung entzogen worden ist. Die Biegung der Zentralspindel macht in der Mechanik der Teilung keinen Unterschied; die Entfernung der Centrosomen wird nach wie vor durch eine Verlängerung der Zentralspindel bewirkt, nur daß diese nicht frei im Cytoplasma liegt, sondern daß das Hyaloplasma in dünner Lage der Kernmembran ange-

lagert wird. Die Centrosomen bewegen sich daher auch nicht in gerader Linie auseinander, sondern der kugeligen Kernoberfläche entlang, normalerweise so weit, bis sie einander diametral gegenübergestellt sind. Wenn sie aber hier stehen bleiben, anstatt sich auf der anderen Hälfte der Kernoberfläche wieder zu nähern, so geschieht dies — wie aus dem Verhalten der Zentralspindel in der ersten Polocyte zu schließen ist — nicht, weil das Längenwachstum der Zentralspindel vollendet ist, sondern weil indessen die Kernmembran aufgelöst und die Zugfasern gebildet worden sind. Bei der Auflösung der Kernmembran mag auch das ihr dicht anliegende Hyaloplasma der Zentralspindel eine Rolle spielen, jedenfalls werden von den verschiedensten Objekten Abbildungen gefunden, wo die Kernmembran auf der gegen die Centrosomen wendenden Seite aufgelöst ist, während sie auf der anderen noch ganz unberührt erscheint (Fig. 59).

Auch bei den männlichen Keimzellen scheint beim ersten Anblick die Zentralspindel in ihrem Auftreten großen Schwankungen zu unterliegen. In einer und derselben Serie zeigen sich in den Anfangs- und Endstadien jeder Teilung deutliche Zentralspindeln (Fig. 157, 165, 166, 170—172); in den mittleren Phasen dagegen sind nur die Zugfasern und — nach der Trennung der Tochterplatten — die Verbindungsfasern nachweisbar. Die äußere Form der Teilungsfigur, sowie auch ihr ganzes Verhalten, stimmen doch sehr wohl mit dem oben entworfenen Bild des Teilungsvorganges überein und auch hier ist, glaube ich, der Schluß berechtigt, daß eine Zentralspindel in den mittleren Teilungsphasen vorhanden ist, wenn sie auch nicht nachgewiesen werden kann.

Was wir in unseren Präparaten wahrnehmen können, die „Fasern“ der Strahlung, sind ja, sowohl bei der Polstrahlung als in der Zentralspindel, nur als Nebenprodukte der Hyaloplasma-bewegung zu betrachten; und wenn auch in gewissen Fällen keine Fasern nachweisbar sind, so folgt daraus nicht, daß auch keine Bewegung innerhalb des Cytoplasma stattfindet. Vielmehr ist hierin eine Bestätigung des schon oben zitierten Satzes von TEICHMANN (1903) zu sehen: „Gehen die Bewegungen rasch und energisch vor sich, so werden sie auf die Dotterkörnchen einen richtenden Einfluß ausüben; erfolgt die Bewegung dagegen langsam und träge, so bleibt der richtende Einfluß aus, und es kommt nicht zur Ausbildung von Strahlen.“

Alles deutet nun darauf hin, daß in den kleinen männlichen Keimzellen bei *Enteroxenos* die Hyaloplasma-bewegung bei der

Mitose „langsam und träge“ vor sich geht. Eine „helle Zone“ ist auf keinem Stadium um die Centrosomen sichtbar, wie auch eine Polstrahlung überhaupt nur selten nachweisbar ist; die Teilungsfigur zeichnet sich durch keine besondere Helligkeit aus.

Daß eben in den mittleren Teilungsphasen keine Zentralspindelfasern nachweisbar sind, während sie in den Anfangs- und Endstadien deutlich hervortreten, haben wir nach den obigen Erörterungen nur zu erwarten. Bei der ersten Entfernung der Centrosomen auseinander, muß eine relativ rasche Hyaloplasmabewegung stattfinden, und hier findet man daher die Mikrosomen in deutlichen Reihen eingeordnet. In den mittleren Phasen dagegen wird sowohl durch den von den Zugfasern geübten Widerstand, als auch durch das Aufhören der Centrosomentätigkeit, eine Verlangsamung der Bewegung bis zum völligen Stillstand bewirkt, und die faserige Anordnung der Mikrosomen wird wieder aufgegeben. Hier muß aber, wie in den Oocyten, eine Rückströmung erfolgen, die zu einer Ausgleichung des innerhalb der Zentralspindel verdichteten Hyaloplasma führt. Während dieses Rückströmens wird dann wieder die Bewegung rasch genug geschehen, um eine abermalige Faserbildung zu bewirken.

Eine Schwankung in dem Erscheinen der Zentralspindel, wie sie in den männlichen Keimzellen von *Enteroxenos* zum Vorschein kommt, ist nur in solchen Fällen zu erwarten, wo bei der Zellteilung relativ wenig Kraft in Anspruch genommen wird. Nur dann wird nämlich die Zentralspindel so wenig hell erscheinen, daß ihr Hervortreten von der Existenz deutlicher Fasern abhängig ist, und nur dann wird es auch eintreffen können, daß die einmal gebildeten Fasern schon durch die erste Verlangsamung der Bewegung wieder aufgelöst werden. Daß die bei *Enteroxenos* in Anspruch genommene Kraft eben groß genug ist, um überhaupt eine Faserbildung bewirken zu können, geht daraus hervor, daß eine Polstrahlung zu keiner Zeit deutlich hervortritt, auch wenn die Zentralspindelfasern sichtbar sind. Die zentripetale Hyaloplasmabewegung findet in einem kugeligen Bereich um das Centrosoma herum, mit Ausnahme des kleinen Kugelsektors der Zentralspindel, statt; und wenn trotzdem die zentrifugale Bewegung dieser Zentralspindel die zentripetale der Polstrahlung aufwiegen soll, so ist es klar, daß sie auch mit entsprechend größerer Geschwindigkeit geschehen muß. Eben dieser Unterschied genügt aber in unserem Fall, um in der Zentralspindel deutliche Fasern

hervortreten zu lassen, während in der Polstrahlung noch keine Fasern sichtbar sind ¹⁾).

Es lassen sich dann auch sehr wohl Fälle denken, wo bei der Zellteilung noch weniger Kräfte in Anspruch genommen werden, und wo auch in der Zentralspindel keine Fasern nachgewiesen werden können. Die ganze sichtbare Teilungsfigur wird in diesen Fällen, außer den Chromosomen und Centrosomen, nur aus den fibrillären Zugfasern bestehen müssen.

Es wurde oben gezeigt, daß die Zentralspindelfasern — wenn sie in der Telophase noch bestehen bleiben — eine starke Kontraktion erleiden (Fig. 157). Diese Verkürzung der Zentralspindelfasern steht mit der Rückströmung des Hyaloplasma aus der Spindel in ursächlicher Verbindung, ebenso wie früher ihre Verlängerung durch eine entgegengesetzte Bewegung verursacht wurde.

Eine Mechanik der Teilung, wie die im obigen dargestellte, stimmt — wie ich es zu zeigen versucht habe — bis in die kleinsten Details mit den bei *Enteroxenos* vorgefundenen Verhältnissen überein, indem sich nicht nur die Beobachtungen der Theorie anpassen lassen, sondern die Theorie sich direkt aus den vorliegenden Tatsachen herauslesen läßt. Ein Vergleich zwischen den Reifungsteilungen der männlichen und der weiblichen Keimzellen bei diesem Tier, oder zwischen den weiblichen Keimzellen vor und nach ihrer Wachstumsperiode, zeigt aber, wie außerordentlich ungleich die morphologischen Bilder sein können, die in verschiedenen Zellen durch dieselben Kräfte hervorgerufen werden, und auch, daß desto mannigfaltigere Bilder zum Vorschein kommen, je größer die Kraft ist, die bei der Zellteilung in Anspruch genommen wird.

Da die Teilungsvorgänge der kleinen sowohl als der großen Zellen bei *Enteroxenos* an und für sich nichts zeigen, was sie von ähnlichen Vorgängen bei den meisten anderen Formen wesentlich unterschiede, so glaube ich in diesem Punkte meine bei *Enteroxenos* gewonnenen Resultate ohne weiteres auch auf diese Formen übertragen zu können.

1) Auch wenn in gut fixierten Präparaten keine Fasern nachweisbar sind, lassen sich doch oft durch Behandlung mit stärker kontrahierenden Fixationsflüssigkeiten deutliche Fasern zum Vorschein bringen. Dies zeigt, daß auch hier eine gewisse Einordnung der Mikrosomen geschehen ist, nur nicht scharf genug, um ohne weiteres sichtbar hervorzutreten.

Doch scheint es mir, um meinen Resultaten der Teilungsmechanik eine generelle Geltung beilegen zu dürfen, geboten, ihre Richtigkeit noch an zwei besonders interessanten Objekten, die auch zum Teil von dem bei *Enteroxenos* zu Tage tretenden Teilungsvorgang abweichende Bilder zeigen, zu prüfen. Es sind dies die großen Spermatocyten des Salamanders, bei denen MEVES (1897) eine Reihe charakteristischer Erscheinungen im Verhalten der Zentralspindel und der Polstrahlungen beschrieben hat, und vor allem die Eier und Blastomere von *Rhynchelmis*, bei denen nach der interessanten Darstellung von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) Strahlungserscheinungen vorkommen, die an Klarheit aber auch an Komplikation alles übertreffen, was an anderen Objekten bis jetzt konstatiert werden konnte.

In den Spermatocyten vom Salamander zeigt, wie schon aus früheren Untersuchungen (HERMANN 1891, DRÜNER 1895) bekannt war, die Zentralspindel eine mächtige Entfaltung. Von MEVES (1897) wurde dann ihr Verhalten sowohl in den Spermatogonien als in beiden Spermatocytengenerationen genau verfolgt, und dies zeigt auf vielen Punkten eine auffallende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos*, obgleich von MEVES die „Fasern“ der Zentralspindel als ihre wesentlichen Bestandteile gehalten werden. So werden z. B. die Formveränderungen der Spindel unter dem Einfluß des von den Zugfasern geübten Widerstandes in genau derselben Weise beschrieben, mit Annäherung der Centrosomen und kugelige Auftreibung der Spindel in der Metaphase.

Das Eigentümliche im Verhalten der Zentralspindel des Salamanders ist aber ein außerordentlich starkes Längenwachstum ihrer Fasern während der späteren Teilungsphasen. Besonders in den Spermatogonien (MEVES 1897, Fig. 12 und 13) ist diese Erscheinung auffallend, und die Bilder erinnern in dieser Beziehung an die Verhältnisse der Polocyten bei *Enteroxenos* (Fig. 81 c).

Bei *Enteroxenos* war hier das Verhalten der Zentralspindel als abnorm zu betrachten, und es wurde dadurch erklärt, daß der normalerweise von den Zugfasern gegen die Verlängerung der Zentralspindel geübte Widerstand in den Polocyten ausbleibt, und daher die einmal eingeleitete Strömung des Hyaloplasma in die Spindel hinein ungestört fortsetzen darf.

In den Spermatogonien und Spermatocyten vom Salamander sind zwar die Zugfasern in normaler Entwicklung vorhanden,

aber die Verbindungsfasern zwischen den Tochterchromosomen scheinen hier kaum nachweisbar zu sein. MEVES erwähnt für die erste Reifungsteilung (1897, p. 49), daß „die äquatoriale Verdünnung und Zerreiung der Chromosomen verhältnismäßig leicht und bald zu erfolgen“ scheint, und in den Abbildungen spielen die Verbindungsfasern keine Rolle.

Wir haben also hier einen Fall, wo der von den Zugfasern geübte Widerstand mit der Trennung der Chromosomen plötzlich aufgehoben wird, und das schon in einer Phase der Teilung, wo noch keine Umkehr in der Strömungsrichtung stattgefunden hat. Die Bewegung wird daher auch in der ursprünglichen Richtung und zwar mit gesteigerter Geschwindigkeit fortgesetzt, während die deutlich hervortretenden Fasern sich entsprechend rasch verlängern.

In den Polocyten bei *Enteroxenos* findet überhaupt keine Rückströmung aus der Zentralspindel und auch keine Teilung der Zelle statt; in den männlichen Keimzellen des Salamanders kommt dagegen ein Moment hinzu, das für den Abschluß der Teilung entscheidend wirkt, nämlich die Entstehung der Tochterkerne. Um beide Tochterplatten der Chromosomen sieht man in den Abbildungen von MEVES eine wachsende Menge Hyaloplasma sich ansammeln, und gleichzeitig zeigen die Zentralspindelfasern anstatt des früheren Wachstums eine rasche Kontraktion. Auch das Verhalten der Polstrahlen deutet darauf hin, daß die Hyaloplasmaströmung jetzt eine entgegengesetzte Richtung eingeschlagen hat.

Mit der wachsenden Zentralspindel ist nach MEVES die Polstrahlung immer kleiner geworden, und zur Zeit der beginnenden Einschnürung der Zelloberfläche ist sie kaum nachweisbar. In den Telophasen dagegen entsteht wieder eine mächtige Polstrahlung, deren Strahlen sich immer mehr verlängern, so daß sie mit ihren peripheren Enden an die Membran der Tochterzelle heranreichen, während das mit ihren zentralen Enden verbundene Centrosoma in der verschiedensten Weise verlagert wird (MEVES 1897, Fig. 77—82).

Diese neuen Polstrahlen sind nach MEVES (p. 23) „offenbar auf Kosten der Spindelfasern aufgebaut“, ein Verhalten, daß sich eben durch eine Rückströmung des früher in der Zentralspindel angehäuften Hyaloplasma erklären läßt. Während diese Ausgleichung des Hyaloplasma bei *Enteroxenos* ganz langsam und diffus geschah, ist die Bewegung hier so viel rascher, daß eine Strahlenbildung erfolgt.

Die Polstrahlen nehmen hier, wie auch in der frühen Prophase, an Länge zu; es ist aber von Interesse zu bemerken, daß — unter der obigen Annahme — dies Längenwachstum in beiden Fällen verschiedene Ursachen hat. In der Prophase ist die Hyaloplasmabewegung eine zentripetale, und das Wachstum der Strahlen bedeutet hier, daß von immer weiteren Kreisen, das Hyaloplasma in die Bewegung mit hineingezogen wird, also eine Anlagerung neuer Bestandteile an den peripheren Enden der Strahlen. Wenn in der Telophase Polstrahlungen entstehen, wird aber ihr Wachstum an den zentralen Enden geschehen.

Durch das Wachstum der Polstrahlen und die gleichzeitig vor sich gehende Kontraktion der Zentralspindel wird beim Salamander die Lage der Centrosomen in beiden Tochterzellen verschiedentlich verändert, bis endlich die Tochterzellen, sowie ihre einzelnen Bestandteile, mit dem wiederhergestellten Gleichgewicht im Cytoplasma ihre endliche Form und Lage einnehmen.

Noch einen Punkt möchte ich auf Grundlage der von MEVES gemachten Beobachtungen etwas näher erörtern. In den von TEICHMANN beschriebenen abnormen Zellteilungen bei Echinodermen wurde die Einschnürung der Zellmembran durch ein Zusammenwirken beider Polstrahlungen ermöglicht, indem „die zwischen den Zentren liegende Region, in der sich deren Wirkungen begegnen“, eine Stelle größter Plasmaarmut repräsentiert; und wenn „die zentripetale Plasmabewegung“ so stark geworden ist, „daß sie zwischen beiden Mittelpunkten an einer Stelle die Zelloberfläche erreicht“, sind die Bedingungen vorhanden für eine durch die Oberflächenspannung bewirkte Zerlegung der Zelle in zwei Hälften.

In den Oocyten von *Enteroxenos* ist ein Zusammenwirken zwischen Polstrahlen und Zentralspindel notwendig, um eine Zellteilung zu ermöglichen. Durch die Verlängerung der Polstrahlen bis an die Zellmembran, wird wohl hier ein Angriffspunkt für die furchende Kraft geschaffen; aber die Furche kann erst dann die Zelle durchschneiden, wenn in der Zentralspindel die Rückströmung so weit vorgeschritten ist, daß im Aequator der Spindel auch wirklich eine Stelle größter Plasmaarmut zu finden ist. Erst dann werden sich die Zentralspindel Fasern auflösen oder in die Bildung eines Zwischenkörperchens übergehen und die Zelle wird in zwei Hälften zerlegt.

Beim Salamander endlich scheint ein Fall vorzukommen, wo die Einschnürung der Zellmembran durch die Zentralspindel

allein, ohne Hilfe der Polstrahlungen, vorbereitet wird. Während nämlich die Polstrahlungen auf dem betreffenden Stadium sehr schwach entwickelt sind, breitet sich die stark angewachsene Zentralspindel im Aequator allseitig bis zur Berührung mit der Zellmembran aus, und wenn hier bei der Tochterkernbildung eine auf die beiden Pole gerichtete Bewegung des Hyaloplasma eintritt, werden die Zentralspindelstrahlen genau in derselben Weise die Zellteilung vorbereiten, wie von TEICHMANN bei der Polstrahlung beschrieben wurde.

Bei *Rhynchelmis* sind die Eier und besonders die Teilungsfiguren ungemein groß, und die von VEJDOVSKY und MRÁZEK [1903]¹⁾ bei diesem Objekt beschriebenen Vorgänge scheinen mir von solcher Bedeutung zu sein, daß sie bei jedem Versuch einer Erklärung der Zellteilungsmechanik in Betracht gezogen werden müssen.

Die Teilung dieser großen Zellen erfordert eine viel größere Kraftentfaltung, als bei den kleineren Zellen der Fall ist, und daher tritt auch in den morphologischen Bildern eine Komplikation hervor, die diejenige der kleineren Zellen weit übertrifft. Während aber die Schlüsse, die sich aus den großen und übersichtlichen Bildern dieser Zellen in Bezug auf die Teilungsmechanik ziehen lassen, mit großer Wahrscheinlichkeit auch auf kleinere Zellen überführt werden können, ist dies kaum mit den morphologischen Resultaten der Fall.

Durch die größere Entfaltung der bei der Teilung wirkenden Kräfte wird nämlich auch eine stärkere Differenzierung und eine daraus erfolgende größere Komplikation der Bilder hervorgerufen.

So vielen Wert ich auch den interessanten Resultaten von VEJDOVSKY und MRÁZEK beilegen möchte, muß ich daher doch im Gegensatz zu diesen Autoren (p. 553) behaupten, daß es sich in Betreff der morphologischen Bilder um einen „nur für *Rhynchelmis* gültigen Spezialfall“ handelt und nicht „um einen Vorgang, der auch bei vielen anderen daraufhin näher geprüften Eiern und Zellen als ein normales Geschehen auftritt“.

Eben weil wir aber in diesem Spezialfall das äußerste Extrem einer steigenden Differenzierung innerhalb des karyokinetischen Apparates vor uns haben, deshalb sind auch die Aufschlüsse, die

1) Die Hauptergebnisse dieser Vorgänge sind von VEJDOVSKY schon 1888 veröffentlicht worden.

an diesem Objekt über die Teilungsmechanik gewonnen werden können, von so außerordentlich großer Bedeutung.

Ich werde im folgenden durch einen Vergleich mit der von VEJDOVSKY und MRÀZEK gegebenen Darstellung der Verhältnisse bei *Rhynchelmis* die Richtigkeit meiner Resultate über die Teilungsmechanik prüfen.

Ein wesentlicher Punkt der Uebereinstimmung liegt darin, daß sich auch bei *Rhynchelmis* die Polstrahlen nicht als „wirkliche Fasern“ erklären lassen, sondern nur „als sichtbarer Ausdruck der inneren zentripetalen Bewegung und Umbildung des Hyaloplasmas“ (VEJDOVSKY und MRÀZEK 1903, p. 525).

In den mittelgroßen Zellen (großen Mesomeren) bei *Rhynchelmis* scheinen sich die Strahlungsphänomene in ganz ähnlicher Weise abzuspielen, wie bei *Enteroxenos* von mir beschrieben. Die Centroplasmen (Centrosomen) quellen bei jeder Teilung stark auf, und es entstehen endogen in denselben „Tochtercentroplasmen“ (Centriolen), an deren Oberfläche neue Polstrahlen herantreten. Wie bei *Enteroxenos*, zerfällt auch am Ende jeder Teilung das aufgequollene Centrosoma, und die nächste Teilung wird durch das junge Strahlensystem in seinem Innern eingeleitet (VEJDOVSKY und MRÀZEK, Fig. 56—61).

In den größten Zellen dagegen, den Eiern und Blastomeren, geschieht das Aufquellen der Centroplasmen mit außerordentlicher Intensität, und nicht nur Tochter- sondern auch Enkelcentroplasmen entstehen zwischen je zwei Teilungen innerhalb eines Muttercentroplasma. Von Bedeutung für die Teilungsmechanik ist es hier, daß trotz dieser Komplikation immer nur eine Teilung des Cytozentrums in jeder Zellgeneration stattfindet.

Dies alles läßt sich sehr wohl mit dem oben bei *Enteroxenos* beschriebenen Vorgang in Einklang bringen: Bei dem in der zentripetalen Hyaloplasmaströmung der Polstrahlen begründeten Aufquellen des Centrosoma wird seine „aktive“ Substanz in der Mitte, im Centriol, konzentriert, und wenn das letztere eine genügende Kraft erreicht hat, um auf das umgebende Hyaloplasma verdichtend zu wirken, wird auch diese Kraft gebraucht, gleichgültig, ob das Muttercentrosoma schon zu Grunde gegangen ist oder nicht. — Der von VEJDOVSKY und MRÀZEK geführte Nachweis einer zweimaligen, endogenen Neubildung eines Strahlensystems innerhalb einer Zellgeneration ist auch daher von großem Interesse, weil er zeigt, daß die Centriolenbildung nicht notwendigerweise mit der Teilung des Cytozentrums in Zusammenhang stehen muß.

Ich habe bei der Besprechung der Cytozentren erwähnt, daß ein Centrosoma, um ohne Substanzverlust in die beiden Tochtercentrosomen übergehen zu können, eine gewisse Größe nicht übersteigen darf, weil seine Oberflächenspannung dann nicht genügen würde, das Centroplasma um die beiden Centriolen abzurunden.

Auch diese Anschauung wird durch die eigentümlichen Verhältnisse bei *Rhynchelmis* gestützt. VEJDOVSKY und MRÁZEK beschreiben nämlich hier zwei verschiedene Typen in der Bildung der Tochtercentroplasmen, deren Beziehungen zur Centriolenteilung von großem Interesse sind.

Der erste Typus beruht darauf (p. 526), „daß sich zuerst das Centriol innerhalb des alten Centroplasmas verdoppelt und um jedes Teilungsprodukt bildet sich vollständig je ein neues Centroplasma“. Dieser Typus ist nach VEJDOVSKY und MRÁZEK für die Glossiphonien allgemein gültig, während er bei *Rhynchelmis* nur ausnahmsweise vorkommt. In der Regel geschieht hier die Bildung der Tochtercentroplasmen nach dem zweiten Typus.

Nach diesem (p. 527) „bleibt das Centriol im Zentrum des Muttercentroplasma einfach, es teilt sich erst sekundär, nachdem das Tochtercentroplasma bereits angelegt ist“. Später sieht man auch das Tochtercentroplasma, „das infolge des Zufießens des Materiales bis zu gewisser Größe“ herangewachsen ist, sich „zu zwei gleich großen Hälften, deren Zentrum je ein Centriol ist“, einschnüren. „Diese Teilung geschieht aber nicht so einfach“, und noch bevor „die Teilung des Tochtercentroplasma ganz vollzogen ist, sehen wir innerhalb jeder Hälfte eine prächtige Strahlung um die Centriolen“, die Enkelcentroplasmen.

Eine Entscheidung, ob der erste oder zweite Typus zur Entfaltung kommen soll, liegt, nach dem obigen, in der Teilung der Centriolen. Geschieht dieselbe — wie bei allen früher bekannten Objekten — zu einer Zeit, wenn noch keine Strahlung um die Centriolen entstanden ist, dann kommt es nicht zur Bildung von „Enkelcentroplasmen“. Um die beiden Tochtercentriolen herum bildet sich ein dizentrisches Strahlensystem, und damit ist die nächste Zellgeneration schon eingeleitet. Wenn aber die Aktivität des Centriols schon vor der Zeit eintritt, wo es zur Teilung reif ist, dann muß ein monozentrisches Tochtercentroplasma entstehen, und die für die folgende Zellteilung notwendige Dizentrität läßt sich erst durch Teilung des im Innern des Tochtercentroplasma befindlichen Centriols erreichen. Nachdem diese Teilung geschehen ist, versucht sich das Tochtercentroplasma „zu zwei gleich großen

Hälften, deren Zentrum je ein Centriol ist, einzuschnüren (VEJDOVSKY und MRÁZEK, Fig. 49—50). Wenn dieser Versuch zu Ende geführt werden könnte, würden die beiden Hälften des Tochtercentroplasma als Centrosomen bei der folgenden Teilung fungieren, und es würden keine Enkelcentroplasma entstehen. So geht es aber nicht, das Tochtercentroplasma ist zur Zeit der Centriolenteilung schon so stark herangewachsen, daß seine Oberflächenspannung nicht mehr genügt, um seine Teilung herbeizuführen, und die dizentrische Strahlung wird daher wieder innerhalb desselben, um die nackten Centriolen herum, entstehen müssen.

Bei noch größeren Strahlungserscheinungen als den bei *Rhynchelmis* entdeckten ließe sich wohl auch eine größere Komplikation im Verhalten des Cytozentrums vorstellen, indem die Zahl der in einer Zellgeneration endogen entstehenden „Centroplasma“ noch gesteigert werden könnte. Diese Steigerung wäre aber nur in dem vor der Centriolenteilung liegenden Zeitraum zu erwarten. Die Zahl der endogen entstehenden monozentrischen Strahlungen könnte mit der steigenden Entwicklung des ganzen Teilungsapparates wohl größer werden; wenn aber erst durch die Teilung der Centriolen eine Dizentrität angebahnt worden wäre, würde um jedes dieser Zentren nur noch einmal eine Strahlung entstehen können, nämlich die Polstrahlungen der folgenden Teilung.

Eine wesentliche Differenz zwischen der Darstellung von VEJDOVSKY und MRÁZEK und der meinigen ist in Bezug auf das Verhalten zwischen Centriol und Centrosoma zu finden. Von VEJDOVSKY und MRÁZEK wird beschrieben, wie bei *Rhynchelmis* mit dem Spermatozoon ein Centriol in das Ei hineingeführt worden sei, das durch die folgenden Zellgenerationen permanent verfolgt werden könne. Die Centrosomen (Centroplasma) sind nach ihnen als äußere, durch die Strahlung bewirkte Anlagerungen um die permanenten Centriolen herum zu betrachten.

Im Gegensatz dazu habe ich für die „großen“ Centrosomen die Neubildung der Centriolen in jeder Zellgeneration als innere Differenzierung der Centrosomen angenommen.

So groß auch der Gegensatz dieser beiden Auffassungen erscheinen mag, so ist er doch, glaube ich, in keinem wesentlichen Unterschied der beiden Objekte begründet, und es lassen sich auch die Verhältnisse bei *Rhynchelmis* in derselben Weise erklären, wie diejenigen bei *Enteroxenos*.

Bei der Beschreibung der Entstehung der ersten Furchungsspindel wird von VEJDOVSKY und MRÁZEK zuerst ein Stadium

abgebildet (Fig. 33), wo nach der Teilung des Spermazentrums die neuentstandenen Strahlen „fast die Oberfläche der Centriolen berühren“ (p. 503). Und in den „nächsten Stadien“ (Fig. 34) „sieht man die Centriolen schon mit einem hyalinen Höfchen umgeben, an dessen Peripherie das neue Strahlensystem hervortritt“.

Der Uebergang zwischen diesen beiden Stadien wird nicht durch Beobachtungen vermittelt, sondern durch eine Erklärung der Autoren in folgendem Satz (p. 504): „Die Entstehung dieses neuen Strahlensystems müssen wir uns so vorstellen, daß das feinkörnige, interalveoläre Plasma zu neuen Plasmaströmen oder Radien umgeordnet, die Bildung des neuen Tochtercentroplasma in der Gestalt des erwähnten hyalinen Höfchens hervorgerufen hat.“

Neben dieser Vorstellung könnte aber auch eine andere Platz finden, die nämlich, daß das hyaline Höfchen nicht durch Anlagerung von Hyaloplasma außerhalb des ursprünglichen Cytozentrums, sondern vielmehr durch Aufnahme dieses Hyaloplasma von seiten der Cytozentren und ein daraus folgendes Aufquellen derselben entstanden ist, während in ihrem Inneren wieder durch Verdichtung ein zentrales Körnchen erscheint. Die Abbildungen der Mesomeren bei *Rhynchelmis* (V. und M. Fig. 56—60) scheinen in der Tat mehr für die letztere, als für die erstere Annahme zu sprechen.

Ein Stadium in den Beobachtungen von VEJDOVSKY und MRÁZEK scheint jedoch beim ersten Anblick unbedingt zu Gunsten ihrer Auffassung des Centrosoma (Centroplasma) als eine „äußere Anlagerung“ zu sprechen. Es ist dies das erste Auftreten des Centroplasma um das Spermazentrum herum, eine Bildung, die übrigens mit den Strahlungszentren der ersten Furchungsteilung nichts zu tun hat.

Hier wird nämlich in überzeugender Weise in Wort und Bild gezeigt, daß von dem mit dem Spermatozoon ins Ei hinein gebrachten Cytozentrum „eine Reizwirkung auf die Grundsubstanz des Eies“ geübt wird, die in der Bildung der Radien, d. h. der zentripetalen Plasmaströme, sich Ausdruck gibt. „Als eine Resultante der zentripetalen Plasmaströmung“ (p. 494) entsteht dann allmählich um das Cytozentrum herum eine mächtige Plasmaanhäufung, die von VEJDOVSKY und MRÁZEK mit dem Centrosom BOVERIS identifiziert wird. Dieses Centroplasma wird bei der Teilung des Cytozentrums nicht geteilt, sondern bleibt als eine helle Zone bestehen, in der sich die ganze Teilungsfigur ausbreitet (V. und M. Fig. 22—38).

Daß diese helle Zone durch eine äußere Anlagerung des Cytozentrums entsteht, scheint zweifellos. Eine andere Frage ist es aber, ob sie auch mit dem Centrosom BOVERIS homolog ist, und ich muß auf Grundlage meiner Beobachtungen bei *Enteroxenos* diese Frage in anderer Weise beantworten als VEJDOVSKY und MRÁZEK.

Es besteht zwischen der ersten Furchungsteilung und den zunächst folgenden eben in Betreff ihrer Cytozentren ein wesentlicher Unterschied. Die Cytozentren der ersten Teilung, die mit dem Spermium ins Ei hineingebracht wurden, sind von Anfang an ganz klein, und die charakteristischen Umgebungen derselben werden aus einem völlig undifferenzierten Material neu hergestellt. Bei den folgenden Teilungen dagegen, zwischen denen bei *Rhynchelmis* kein eigentliches Ruhestadium eingeschoben ist, werden nicht nur die Cytozentren selbst, sondern auch zum Teil ihre charakteristischen Umgebungen von der vorhergehenden Zellgeneration als Erbe übernommen.

Ein ganz analoger Unterschied besteht zwischen beiden Reifungsteilungen der Oocyten bei *Enteroxenos*, sowie auch bei vielen anderen Formen. Die erste Teilung wird durch die Entstehung einer hellen Zone außerhalb der kleinen Centrosomen eingeleitet, bei der zweiten Teilung dagegen sieht man eine entsprechende helle Zone auf dem präformierten Boden des alten Centrosoma entstehen.

Man würde aber hier sehr irren, wenn man die helle Zone der ersten Reifungsteilung für ein Centrosoma halten würde, weil diejenige der zweiten Teilung auf Grundlage eines alten Centrosoma entstanden ist. Und dasselbe läßt sich mit gleichem Recht von den Centroplasmen der ersten und zweiten Furchungsteilung bei *Rhynchelmis* sagen.

Die hellen, durch Anhäufung von Hyaloplasma gebildeten Zonen um die Centrosomen herum sind charakteristische Begleiterscheinungen jeder wohlentwickelten Strahlung; es scheint aber von untergeordneter Bedeutung, ob das Hyaloplasma dem undifferenzierten Cytoplasma entnommen wird, oder ob es schon in dem Centrosoma der vorhergehenden Teilung eine Rolle gespielt hat.

Ich glaube also, aus meinen Erfahrungen an *Enteroxenos* schließen zu dürfen, daß auch bei *Rhynchelmis* das mit der Spermie ins Ei hineingebrachte Cytozentrum ein Centrosoma und nicht ein Centriol ist, und daß die Plasmaanhäufung außerhalb desselben nicht als ein Centrosoma betrachtet werden kann, sondern

als ein Homologon der hellen Zone bei *Enteroxenos*. Nur zeigen bei *Rhynchelmis* alle Strahlungserscheinungen, also auch sowohl Centrosomen als „helle Zonen“, eine viel stärkere Entfaltung als bei irgend einem anderen, bis jetzt bekannten Objekt nachgewiesen worden ist.

Zuletzt möchte ich auch noch die Frage erörtern, ob meine für *Enteroxenos* gegebene Deutung der Zentralspindel auch für die eigentümlichen Bilder bei *Rhynchelmis* eine befriedigende Erklärung zu liefern im stande ist.

Eine typische Zentralspindel wird von VEJDOVSKY und MRÁZEK in ihrer Fig. 44 abgebildet, die das erste Entfernen beider Tochtercentriolen innerhalb des Muttercentroplasma darstellt.

Sie legen aber derselben keine Bedeutung bei, sondern sagen ausdrücklich, daß (p. 524) „nachdem sich die Centriolen weit voneinander entfernt haben, auch die zwischen ihnen sich erstreckenden Strahlen“ verschwinden. Dieser Satz wird jedoch durch ihre, sonst so überaus klaren Abbildungen, eigentlich nicht bestätigt.

In zwei Figuren werden zwar junge Strahlungszentren abgebildet, ohne jede sichtbare Verbindungsbrücke. Die eine (Fig. 33) stellt ein Stadium nach der Teilung des Spermacentrosoma dar, wo die beiden Tochterzentren innerhalb der oben besprochenen Plasmaanhäufung ziemlich weit voneinander entfernt liegen. Die Verfasser würden aber gewiß auch selbst dieser Abbildung keine entscheidende Bedeutung beilegen, da es ihnen, nach ihrer eigenen Aussage, nicht gelungen ist (p. 502) „eine Methode ausfindig zu machen, um die äußerst subtilen Strukturen des inneren Kugelinhaltes (Centroplasma) fixieren zu können“, und sie mußten sich „meist nur mit den zerrissenen Ueberbleibseln des Reticulums begnügen“.

Auch in Fig. 52 (unten) sind von VEJDOVSKY und MRÁZEK zwei völlig getrennte Strahlungszentren abgebildet. Es ist dies einer der bei *Rhynchelmis* nur ausnahmsweise vorkommenden Fälle, wo die Teilung des Centriols schon vor dem Beginn ihrer strahlungserregenden Wirksamkeit vollzogen worden ist. Damit ist aber auch eine Erklärung für die Abwesenheit einer Zentralspindel zwischen beiden Zentren gegeben.

Bei *Enteroxenos* ging es nämlich deutlich genug hervor, und ähnliches ist auch früher bei *Echinus* (BOVERI 1901) gezeigt worden, daß die Stellung der Centriolen innerhalb eines noch wirksamen Centrosoma als Resultat eines allgemeinen Gleichgewichtszustandes des Centroplasma betrachtet werden muß. So-

lange das Centrosoma noch kugelrund war, lagen die Centriolen in beliebiger Stellung im Verhältnis zur Achse der Teilungsfigur; sobald es aber gegen Ende der Teilung in die Breite ausgezogen wurde, wurden auch die Centriolen, anscheinend ganz passiv, weiter auseinander entfernt und so eingestellt, daß ihre Verbindungslinie mit der Längsachse des Centrosoma zusammenfiel. So läßt sich auch das Verhalten der inneren Strahlungszentren in Fig. 52 (VEJDOVSKY und MRÁZEK) erklären. Ihre Lage ist durch die Form des Centroplasma bestimmt, und erst später ist dann ihre Aktivität den Umgebungen gegenüber eingeleitet worden. Ein Zusammenwirken beider Zentren, und damit auch ein aktives Entfernen derselben, ist noch nicht zustande gekommen und daher auch keine Zentralspindel nachweisbar.

In allen übrigen Abbildungen bei VEJDOVSKY und MRÁZEK sieht man die Schwesterzentren unter sich in Verbindung stehen, nicht immer durch typische Zentralspindeln, sondern in einer Weise, die sich — wie jetzt gezeigt werden soll — sehr wohl mit dem für *Enteroxenos* entworfenen Bild der Zentralspindel in Einklang bringen läßt.

Die Spindelfigur zeigt bei *Rhynchelmis* ein sehr eigenartiges Verhalten, indem die aus dem Kerngerüst entstandenen Zugfasern während der ganzen Teilung dicht vereinigt bleiben, so daß sie eine nahezu kompakte Achse in der Spindel bilden. Die eventuell auftretende Zentralspindel (die hier nur mit Unrecht ihren Namen tragen würde), findet nur außerhalb dieser „Kernspindel“ ihren Platz.

Eine andere Eigentümlichkeit bei der Spindelbildung von *Rhynchelmis* sind die „mächtigen Protuberanzen“, „mittels welcher die polaren Centroplasmen mit der Kernspindel innig verbunden sind“ (p. 519). „Diese Protuberanzen sind nicht ursprünglich“ (p. 520), „sie entstehen offenbar erst bei der Bildung der Kernspindel.“ „Durch das fortschreitende Auseinanderweichen der Centroplasmen differenzierte sich deren mit der Spindel in Verbindung stehender Teil und bildete sich zum mächtigen Lappen oder Centroplasma-Protuberanz, welche sich sonst durch dieselbe alveoläre Struktur auszeichnet, wie das Centroplasma selbst. Nur sind die Alveolen, dem Zuge der Spindel entsprechend, in den Protuberanzen reihenartig angeordnet“. — „Also nur die weite Entfernung des ursprünglich kugeligen Centroplasmas vom Furchungs-

kerne hat die gewissermaßen ungewöhnliche und aberrante Gestalt desselben veranlaßt.“

Den letzten Satz möchte ich, in Uebereinstimmung mit meiner Auffassung dieser Vorgänge, umkehren, indem ich glaube, daß die weite Entfernung der Centropfasmen voneinander nicht die Ursache, sondern vielmehr eine Folge von dem Hervorschießen der eigentümlichen Protuberanzen ist, und daß die Protuberanzen nicht als Ausdruck einer Zugwirkung oder — wie auch von VEJDOVSKY und MRÀZEK ausgesprochen — einer Flüssigkeitsströmung aus der Kernspindel in die Centropfasmen, angesehen werden dürfen, sondern daß sie umgekehrt durch eine Hyaloplasmaströmung von beiden Zentren gegen die Spindel hin gebildet werden.

Die Grundlage zu dieser abweichenden Auffassung ist, außer in meinen an *Enteroxenos* gemachten Beobachtungen, hauptsächlich in den Abbildungen von VEJDOVSKY und MRÀZEK selbst zu suchen.

Ueberall nämlich, wo in diesen Abbildungen wohl entwickelte Protuberanzen vorkommen (Fig. 40—41, 45—47) zeigen diese eine sehr charakteristische kolbenartige Form, mit ihrer breiteren, scharf begrenzten Basis der Kernspindel zugekehrt, während sie mit dem anderen Ende kontinuierlich in die Centropfasmen übergehen. Diese Form läßt sich, glaube ich, mit der von VEJDOVSKY und MRÀZEK beschriebenen Entstehungsweise der Protuberanzen nicht vereinigen. Weder durch eine Zugwirkung noch durch eine Strömung in der Richtung von der Spindel gegen die Pole hin könnten die kolbigen Anschwellungen der Protuberanzen zu stande kommen, aber wohl durch eine Strömung in entgegengesetzter Richtung, in die Spindel hinein.

Auch durch eine Betrachtung der verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Protuberanzen (VEJDOVSKY und MRÀZEK, Fig. 38 bis 41) wird die Annahme einer solchen Strömung wesentlich gestützt. Die Kolbenform ist zuerst nur wenig auffallend, tritt aber in späteren Teilungsphasen immer deutlicher hervor. Dies läßt sich, glaube ich, so erklären, daß die kompakte Kernspindel nur ein sehr spärliches Eindringen von Hyaloplasma erlaubt; dasselbe wird daher allmählich an den äußeren Enden derselben aufgestaut, wodurch die starke Auftreibung der Protuberanzen bewirkt wird.

Der Unterschied in den Bildern der Zentralspindel bei *Enteroxenos* und *Rhynchelmis* scheint nach dem obigen in der Festigkeit der für *Rhynchelmis* eigentümlichen Kernspindel begründet zu sein, und die mechanische Wirkung der Zentralspindel (resp.

der Protuberanzen) mag wohl in beiden Fällen dieselbe sein, nämlich erstens eine Entfernung der Cytozentren bis zu einem für die Zellteilung günstigen Abstand — und dann auch zweitens eine Streckung der Zugfasern ¹⁾. Es scheint doch auch in den meisten Fällen außer den Protuberanzen auch eine typische Zentralspindel zu existieren, die die Kernspindel allseitig umgibt.

Von besonderem Interesse sind hier auch zwei von VEJDOVSKY und MRÁZEK beschriebene abnorme Teilungsfiguren (Fig. 45 u. 46), wo das Aufquellen des einen Centroplasma unterblieben ist. In beiden Fällen zeigt es sich, daß auf derjenigen Seite, wo das Centroplasma klein geblieben ist, die Protuberanz im Gegenteil eine außergewöhnliche Größe hat; ja in einem Falle (Fig. 46) ist auch die ganze Spindel (Kernspindel sowohl als Zentralspindel) stark aufgebläht.

Auch diese Abnormitäten lassen sich von dem eben besprochenen Gesichtspunkt aus teilweise erklären. Die Polstrahlung ist in beiden Fällen normal entwickelt; der zentripetale Zufluß geschieht also in gleichem Maß an beiden Polen dieser Teilungsfiguren. Während aber an dem einen Pol das Hyaloplasma in üblicher Weise von dem Centroplasma aufgenommen wird, wobei dasselbe stark aufquillt, so ist das andere Cytozentrum insoweit abnorm, als es seine Fähigkeit zum Aufquellen eingebüßt hat. Das durch die Polstrahlung angehäuften Hyaloplasma muß dann hier direkt in der Protuberanz einen Abfluß suchen und diese ist daher ungewöhnlich stark angewachsen. Der Druck kann dann zuletzt (Fig. 46) in der Protuberanz so groß werden, daß das Hyaloplasma auch in die Spindel selbst hineingepreßt wird.

C. Chromatindiminution.

Im beschreibenden Teil wurde gezeigt, daß die chromatischen Doppelfäden der Oocytenkerne nach vollendeter Konjugation stark heranwachsen, um sich später zum zweiten Mal netzförmig im Kern zu verbreiten, und weiter, daß am Ende der Wachstumsperiode ein Zerfall des Chromatins schon innerhalb des Kernes stattfindet, infolgedessen nur ein Teil des Chromatins bei der

1) Eine Streckung der Zugfasern läßt sich bei Rhynchelmis nur unter der Voraussetzung annehmen, daß sie nicht nur auf der Basis der Protuberanzen, sondern auch an deren Seitenwänden oder an dem noch kugeligen Teil des Centroplasma befestigt sind.

Chromosomenbildung Verwendung fand, während das übrige in Form ganz kleiner Chromatinbrocken außerhalb der mitotischen Figur als eine „Körnchenhülle“ um dieselbe herum angeordnet wurde.

In einer vorläufigen Mitteilung (1905) habe ich schon auf die große Uebereinstimmung hingewiesen, die zwischen diesem Prozeß bei *Enteroxenos* und dem von GIARDINA (1901) beschriebenen Verhalten des Chromatins bei *Dytiscus* besteht. Die eigentümliche Differenzierung des Chromatins bei *Dytiscus* war aber schon früher von BOVERI (1904) als ein Diminutionsprozeß aufgefaßt worden, von ähnlicher Bedeutung wie der von ihm selbst bei *Ascaris meg.* entdeckte. So war nur noch ein Schritt übrig, um in dem bei *Enteroxenos*, wie bei so vielen anderen Formen, vorkommenden Zerfall des Chromatins am Ende der Wachstumsperiode der Oocyten auch einen Diminutionsvorgang zu ersehen. Durch eine nähere Untersuchung des Chromatins der lange dauernden Oocytengeneration bei *Enteroxenos* wurde diese Annahme nur bestätigt, indem es mit großer Wahrscheinlichkeit hervorging, daß bei dem Zerfall des Chromatins jedes Chromsoma einen Teil seiner Chromatinsubstanz verliert. Ich werde im folgenden diese Frage etwas näher erörtern.

Um einen Vergleich mit den Verhältnissen bei *Dytiscus* zu erleichtern, erlaube ich mir einige seiner Abbildungen hier beizufügen (Textfig. E bis G). In dem Schema (Fig. E) wird das Verhalten der aufeinanderfolgenden Generationen illustriert, innerhalb welcher die Differenzierung zwischen Oocyte und Nährzellen vollzogen wird, und in Fig. F 1—6 wird das Verhalten des Chromatins während der ersten der im Schema dargestellten Zellteilungen abgebildet.

Während bei *Dytiscus* in den vorhergehenden Mitosen die Verteilung des Chromatins auf je zwei Tochterzellen eine normale war, so geschieht in einer gewissen Generation der Oogonien, eine Sonderung des Chromatins in zwei Hälften (Fig. F 2—3), von denen die eine — ca. 40 Chromosomen — durch mitotische Teilung auf die beiden Tochterzellen gleich verteilt wird, die andere Hälfte dagegen eine kompakte Chromatinmasse bildet, und bei der Teilung außerhalb der Spindel ringförmig angeordnet wird, um ungeteilt auf die eine Tochterzelle übergeführt zu werden (Fig. F 4—5).

Nach der Zellteilung wird der Chromatinring wohl mit den Chromosomen zusammen innerhalb einer Kernmembran eingeschlossen, erhält sich aber hier als eine kompakte Chromatin-

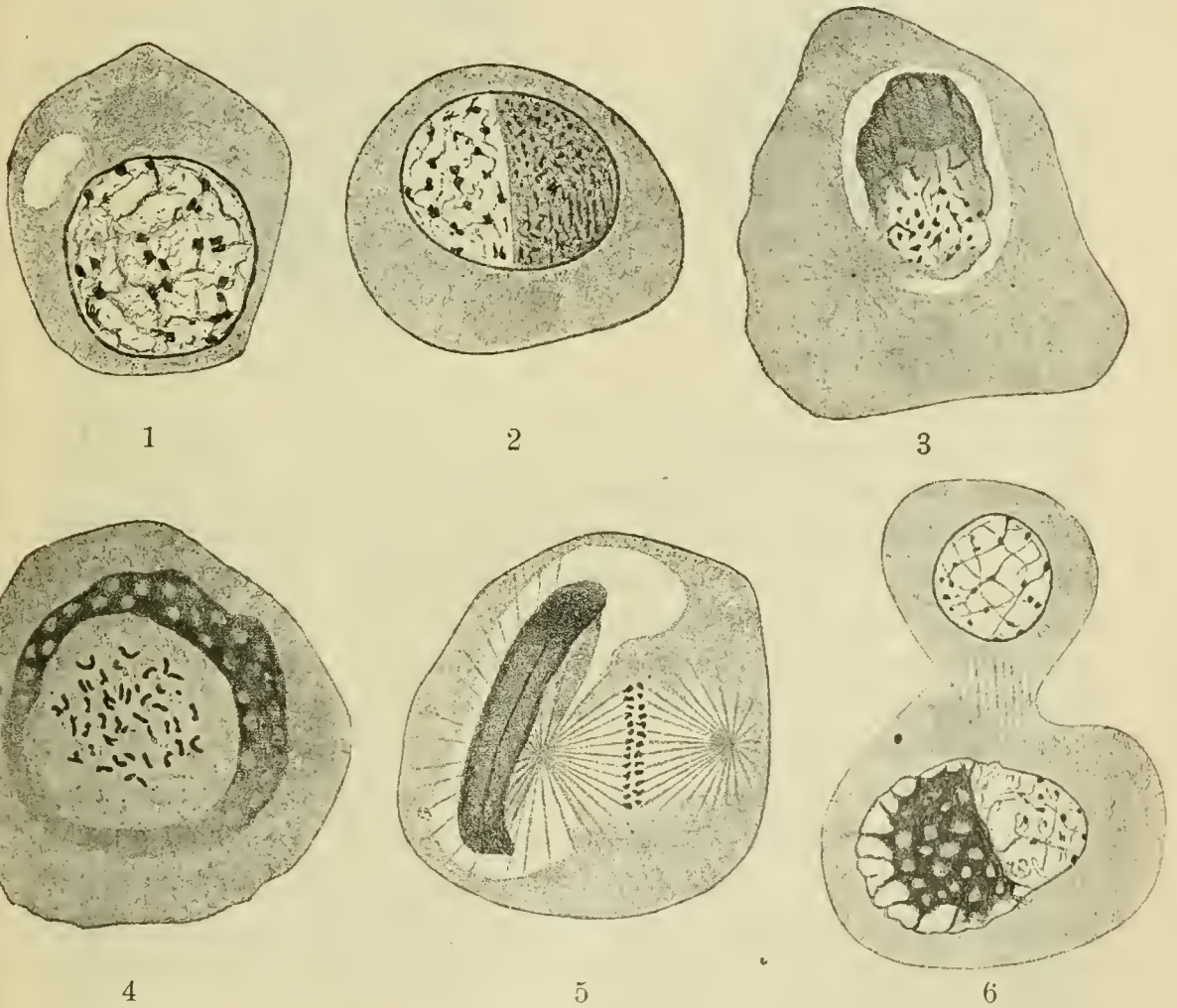
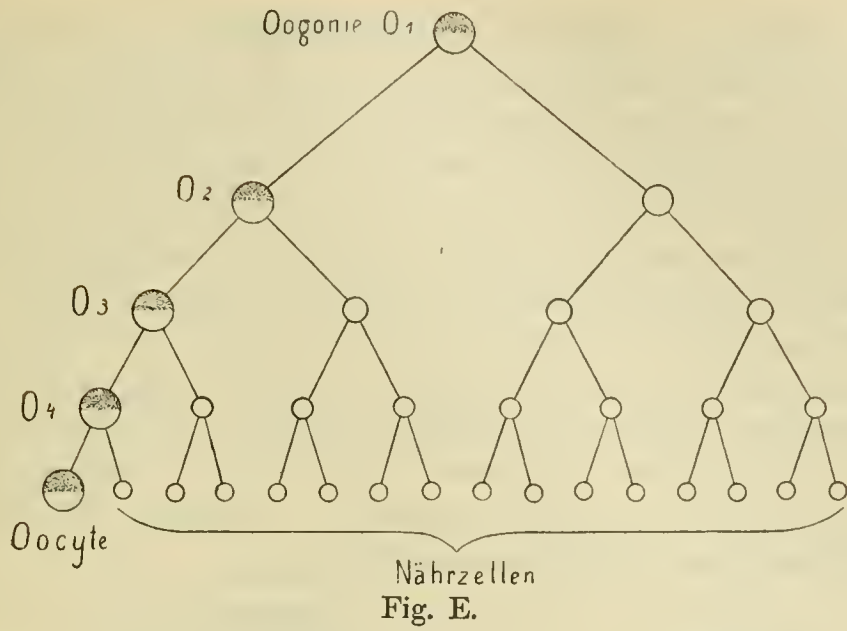


Fig. F1—6.

Fig. E und F1—6. Differenzierung der Keimzellen und Nährzellen in der Oogenese von Dytiscus. (Aus BOVERI 1904, nach GIARDINA 1901.)

masse (Fig. F 6). Derselbe Prozeß wiederholt sich noch 3mal, und als Resultat sieht man (Fig. E) aus der einen Oogonie 16 Zellen hervorgehen, unter denen 15 chromatinarme Nährzellen von einer chromatinreichen Oocyte zu unterscheiden sind. Die Oocyte hat, außer den ca. 40, allen Zellen zukommenden Chromosomen auch den ganzen kompakten Chromatinring bekommen.

Das weitere Schicksal dieses Oocytenkernes wird in einer späteren Arbeit von GIARDINA (1902) berührt. Er bildet hier zwei Stadien einer jungen Oocyte ab (Textfig. G), aus welchen hervorzugehen scheint, daß diejenige Hälfte des Chromatins, die den 40 Chromosomen entstammt (*R*), in eine Synapsis eintritt, während das aus dem Ring stammende Chromatin (*S*) direkt in ein grobmaschiges Netzwerk umgebildet wird.



Fig. G a.

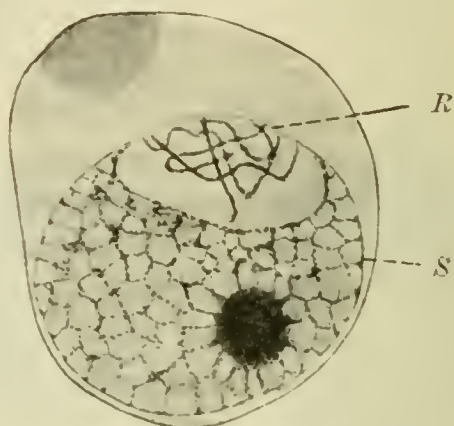


Fig. G b.

In Uebereinstimmung mit den von anderen Objekten bekannten Verhältnissen darf man wohl annehmen, daß auch bei *Dytiscus* derjenige Teil des Chromatins in die Reifungsteilungen eintreten wird, der die Synapsis durchlaufen hat; das übrige Chromatin dagegen ist wahrscheinlich nur für den Stoffwechsel der heranwachsenden Oocyte von Bedeutung, um dann bei der Auflösung des Oocytenkernes zu Grunde gehen.

Der Differenzierungsprozeß, der bei *Dytiscus* zur Unterscheidung der Oocyte von den Nährzellen führt, zeigt mit dem Zerfall des Chromatins bei *Enteroxenos* mehrere Vergleichspunkte, und es scheint bei genauerer Betrachtung beider Prozesse sicher hervorzugehen, daß auch kein Wesensunterschied zwischen ihnen besteht, sondern daß es nur zwei verschiedene Wege zur Erlangung eines und desselben Zieles sind.

Bei *Dytiscus*, wie auch bei *Enteroxenos* treten die Chromosomen in die betreffenden Zellgenerationen in typischer Anzahl

ein, um sich in den neugebildeten Kernen netzförmig auszubreiten. Am Ende der Ruheperiode geht aber bei beiden Formen nur ein Teil des Chromatins in die Chromosomenbildung über, während das übrige Chromatin schon innerhalb der Kernmembran eine Umbildung erleidet. Die Zahl der Chromosomen wird jedoch durch diese Differenzierung des Chromatins nicht beeinflusst.

In der Prophase der nächstfolgenden Teilung werden in beiden Fällen nur die Chromosomen durch die Zugfasern in die Teilungsfigur hineingezogen, während das umgebildete Chromatin passiv in einen gürtelförmigen Bezirk außerhalb derselben angeordnet wird.

Doch unterscheiden sich beide Arten in Bezug auf das weitere Schicksal des herausdifferenzierten Chromatins. Bei *Dytiscus* wird es zu einer zusammenhängenden Masse verklebt, die zuerst ringförmig um den Aequator der Spindel angeordnet wird, um aber bei der Zellteilung völlig in die eine der beiden Tochterzellen hineinzugehen, ohne eine Teilung zu erleiden. Bei *Enteroxenos* dagegen bleiben die Chromatinbrocken während der ganzen Teilung voneinander getrennt, und nachdem sie in die „Körnchenhülle“ der Teilungsfigur eingeordnet worden sind, werden sie auf beide Tochterzellen verteilt, gleichmäßig oder ungleichmäßig, je nachdem die Zellteilung äqual oder inäqual ausfällt.

Dieser Unterschied steht aber zu einem anderen in engster Beziehung, indem nämlich die besprochene Differenzierung des Chromatins bei beiden Formen in verschiedenen Zellgenerationen vor sich geht. Bei *Dytiscus* geschieht die Differenzierung in den Oogonien, und als Endresultat des durch 4 Zellgenerationen fortgesetzten Differenzierungsprozesses haben wir 16 Zellen vorgefunden, unter denen eine chromatinreiche Oocyte von 15 chromatinarmen Nährzellen zu unterscheiden war. Der ganze Prozeß scheint also eine starke Anhäufung von Chromatin im Oocytenkern zu bezwecken, und dieser Zweck wird eben durch die Verklebung und die einseitige Ueberführung des herausdifferenzierten Chromatins am besten erreicht.

Bei *Enteroxenos* dagegen ist die Anhäufung von Chromatin nicht auf Kosten anderer Zellen geschehen, sondern erst innerhalb der Oocytengeneration selbst durch einfaches Wachstum der Chromosomen; die Chromatindifferenzierung findet hier zum ersten Mal am Ende dieser Generation statt und das weitere Schicksal des herausdifferenzierten Chromatins, das schon seine Rolle ausgespielt hat, ist von keiner Bedeutung für die Oekonomie der Zelle.

Es ist daher auch hier keine Verklebung dieser Chromatinbestandteile nötig, sondern bleibt dem Zerfall überlassen, in welche Tochterzelle die einzelnen Chromatinbrocken hineingelangen werden.

Nachdem ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1904) ausgesprochen hatte, daß der Zerfall des Chromatins bei *Enteroxenos* und vielen anderen Formen als ein der Diminution der *Ascariden* homologer Prozeß anzusehen sei, ist diese Annahme auch durch eigentümliche Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen bestätigt worden. In der entsprechenden Zellgeneration nämlich, den *Spermatocyten* I. Ordnung, läßt sich auch ein Zerfall von Chromatin nachweisen (Fig. 168—169), wenn auch in minimalen Mengen, und der ganze Vorgang geht hier in einer der Diminution bei *Asc. lumbricoides* ganz ähnlichen Weise vor sich.

Wie bei diesem Wurm, wo ich früher (1901) die Gelegenheit gehabt habe, den Diminutionsvorgang zu verfolgen, geschieht auch in den *Spermatocyten* bei *Enteroxenos* der Zerfall der Chromosomen erst nach der Auflösung der Kernmembran, und nachdem die Chromosomen in die Teilungsfigur hineingezogen worden sind. Bei der dichten Lage der Chromosomen in diesen Zellen würde es in der Metaphase kaum möglich sein, die Absonderung von Chromatinteilen zu beobachten; in der Anaphase dagegen treten zwischen beiden Tochterplatten die abgeworfenen Chromatinbrocken sehr deutlich hervor.

Wie schon oben erwähnt, läßt sich in der ersten Reifungsteilung das Abwerfen von Chromatinbestandteilen überall konstatieren, während in keiner anderen Generation der männlichen Keimzellen ähnliche Bilder angetroffen werden. Und nach meinen Erfahrungen an *Ascaris lumbricoides* scheint es mir kaum zweifelhaft, daß auch in den *Spermatocyten* von *Enteroxenos* eine Diminution des Chromatins vor sich gehe.

Ueber die Bedeutung der Diminution konnte man, solange sie nur bei den *Ascariden* bekannt war, wohl verschiedene Hypothesen aufstellen; eine auf Beobachtungen begründete Bestätigung oder eine weitere Ausformung derselben war aber kaum zu erwarten.

Bei den *Ascariden* geschieht die Diminution nämlich nicht innerhalb der Keimbahn, sondern erst in den von den Keimbahnzellen abstammenden somatischen Zellen, und es läßt sich hier nicht entscheiden, ob „in den Chromosomenenden, die der Keimbahn reserviert bleiben, ‚Keimplasma‘ zu ersehen ist“, und „in den mittleren Abschnitten ein spezialisiertes ‚somatisches‘ Kern-

plasma“ (BOVERI 1904, p. 97) oder ob „in den Schleifenenden die Bestimmung für die spezifische histologische Ausbildung der Sexualzellen gegeben ist“.

Die bei *Dytiscus* zu Tage tretenden Verhältnisse sprechen aber zu Gunsten der letzteren Annahme. Das Chromatin des Eies wird hier wahrscheinlich ganz gleichmäßig auf die Blastomeren verteilt und die erste Trennung zwischen somatischen Zellen und Propagationszellen ist also nicht auf einen verschiedenen Chromatingehalt zurückzuführen. Erst in den letzten Generationen der Keimbahn und nur im weiblichen Geschlecht wird immer mehr „spezifisches“ Chromatin angesammelt, das aber allem Anschein nach schon vor der Eireifung wieder zu Grunde geht. Das spezifische Chromatin scheint also bei *Dytiscus* in seiner Tätigkeit darauf beschränkt, bei der Entwicklung der weiblichen Keimzellen eine Rolle zu spielen, und bei *Enteroxenos* findet man diese Tätigkeit noch bestimmter begrenzt.

Hier ist die Existenz des spezifischen Chromatins auch wesentlich an die weiblichen Keimzellen gebunden, und zwar an eine bestimmte Generation derselben, die Oocyten I. Ordnung. Innerhalb dieser Zellgeneration ließen sich aber verschiedene Perioden unterscheiden, und es läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß das spezifische Chromatin erst nach der vollendeten Konjugation in den Chromosomen angehäuft wird, um wieder vor der ersten Reifungsteilung herausdifferenziert zu werden, daß es also für die Wachstumsperiode, innerhalb welcher die spezifische Differenzierung der Eizelle geschieht, und zwar nur für diese Periode, von Bedeutung ist.

Damit stimmt auch der Unterschied im Verhalten der weiblichen und der männlichen Keimzellen wohl überein. Eine Wachstumsperiode, im eigentlichen Sinne des Wortes, existiert bei den Spermatocyten nicht; nur dauert diese Zellgeneration erheblich länger als die vorhergehenden, und ein kleiner Ueberschuß an Chromatin wird auch hier nach der Konjugation in den Chromosomen gebildet, um wieder bei der ersten Reifungsteilung herausdifferenziert zu werden. Die Menge des abgeworfenen Chromatins ist aber in den Spermatocyten außerordentlich viel kleiner als in den Oocyten, und es wird daher auch mit den Chromosomen in die Teilungsfigur hineingezogen, während in den Oocyten die großen Chromosomen einen zu starken Widerstand üben würden. Die Diminution muß daher hier schon vor dem Beginn der Teilung stattfinden.

Daß die große Chromatinmenge des Oocytenkernes für die spezifische Differenzierung der Eizelle von Bedeutung sei, ist auch schon früher mehrmals gezeigt worden (LUBOSCH 1902, GOLDSCHMIDT 1905). Bei *Enteroxenos* geht es deutlich genug hervor, daß der Zuwachs an Chromatin nicht als die Folge, sondern vielmehr als eine Bedingung der Dotteransammlung anzusehen ist. Das Wachstum des Chromatins beginnt nämlich gleich nach der Konjugation der Chromosomen, zu einer Zeit, wo sich noch keine Vergrößerung des Cytoplasma bemerkbar gemacht hat; und erst mit der netzförmigen Verteilung des Chromatins im Kern treten im Cytoplasma die ersten Dotterkugeln auf. Es scheint also, wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, zwischen Kern und Cytoplasma eine Art Wechselwirkung zu bestehen; zuerst ist die ganze Energie der Zelle darauf gerichtet, den Kern für seine weitere Wirksamkeit vorzubereiten; dann wirkt das neugebildete Chromatin auf das Cytoplasma zurück und bedingt die Möglichkeit seines so außerordentlich starken Wachstums. Sehr wahrscheinlich ist es auch, daß diese Wechselwirkung noch länger fort dauert, und der während der netzförmigen Verteilung vor sich gehende Zuwachs an Chromatin mag wieder als eine Rückwirkung des Cytoplasma auf den Kern anzusehen sein.

Bei *Enteroxenos* sowie auch bei *Dytiscus* scheint also das bei der Diminution herausdifferenzierte Chromatin unbedingt „für die spezifisch histologische Ausbildung der Sexualzellen“ (BOVERI 1904) seine Bedeutung zu haben, und verschiedene Tatsachen deuten darauf hin, daß die Diminution auch bei den *Ascariden* in ähnlicher Weise aufzufassen ist¹⁾.

In einem früheren Abschnitt wurde gezeigt, daß ein „Wachstumskern“, wie bei *Enteroxenos*, so auch bei den meisten anderen Tierformen für die Oocyte I charakteristisch scheint, und auch eine Diminution des Wachstumchromatins scheint in der einen oder anderen Form sehr allgemein vorzukommen.

Auffallend ist es daher, daß gerade bei *Ascaris*, wo die Diminution erst in den somatischen Zellen geschieht, auch das Verhalten der Oocytenkerne ein eigentümliches ist. Hier scheint nämlich — soweit aus der Literatur ersichtlich — kein ungewöhnlich

1) BOVERI hat schon (1904, p. 97 Anm.) als eine Möglichkeit erwähnt, daß „in den Enden der Urchromosomen der *Ascariden* die Bedingungen für die Schalenbildung enthalten sein könnten, und daß sich ein entsprechendes Vermögen im männlichen Geschlecht in dem lichtbrechenden Körper der Spermien äußert“.

starkes Wachstum des Chromatins stattzufinden, und nach vollendeter Konjugation der Chromosomen scheinen die Doppelfädchen (oder Vierergruppen) als solche bestehen zu bleiben, bis sie in die erste Reifungsteilung eintreten.

Diese beiden Eigentümlichkeiten der Ascariden stehen wahrscheinlich in ursächlichem Zusammenhang. Innerhalb der Keimbahn geschieht hier überhaupt keine Diminution; das „spezifische Chromatin der Keimzellen wird also von einer Generation auf die nächste vererbt, und eine Anhäufung oder Neubildung von Chromatin im Oocytenkern würde daher überflüssig sein“¹⁾.

Aus den eigentümlichen Diminutionsverhältnissen der Ascariden folgt weiter, daß hier das spezifische Chromatin den männlichen Keimzellen in gleichem Maße zukommt wie den weiblichen, während dies weder bei *Dytiscus* noch bei *Enteroxenos* der Fall ist. — Sollte es vielleicht damit in Zusammenhang stehen, daß die Spermien eben bei den Ascariden eine außergewöhnliche Größe zeigen?

Zuletzt möchte ich noch mit einigen Worten die Frage nach der Natur des spezifischen Chromatins der Keimzellen berühren. Ist für die Differenzierung dieser Zellen nur eine bestimmte Quantität des Chromatins nötig? Oder muß dies Chromatin auch spezifische Qualitäten repräsentieren?

Diese Fragen lassen sich, glaube ich, nicht generell beantworten. In einigen Fällen, wo die Differenzierung der Oocyte wesentlich nur in Wachstum und in der Dotterbildung besteht, mag wohl eine gewisse Quantität des Chromatins genügen, um ihre Ausbildung zu sichern. Wenn aber im Cytoplasma während des Wachstums auch eine mehr intime Differenzierung seiner Bestandteile etabliert werden soll, sind wahrscheinlich auch im Chromatin spezifische Qualitäten vorhanden, um diese Differenzierung einzuleiten.

Enteroxenos und *Ascaris* bilden in dieser Beziehung zwei Extreme. Bei *Enteroxenos* zeigt die Eizelle einen sehr einfachen Bau; Eihäute oder Schalen werden von derselben nicht

1) Auch bei einer anderen Tiergruppe, den Copepoden, scheint nach den Untersuchungen von HÄCKER (1894—97) die Oocyte einen typischen Wachstumskern zu entbehren; aber auch hier sind die Zellen der Keimbahn durch den Besitz eigentümlicher Umbildungsprodukte des Chromatins, die „Außenkörnchen“, vor den somatischen Zellen ausgezeichnet. In welchem Verhältnis diese Körnchen zu dem diminuierten Chromatin stehen, läßt sich jedoch noch nicht entscheiden.

ausgeschieden, und auch die Furchung des Eies scheint mehr durch die Lage der Dotterkugeln bestimmt zu werden, als durch irgend eine innere Differenzierung der Eizelle. Ich bin daher geneigt, dem „Wachstumschromatin“ des *Enteroxenos* eine rein quantitative Bedeutung beizulegen. Daraufhin deutet seine rasche Anhäufung nicht nur im Kern der Oocyte, sondern auch in den Vorkernen und den Kernen der Makromeren, mit Diminution vor jeder Teilung; wenn auch vielleicht in der Oocyte gewisse Qualitäten erforderlich sein könnten, so ist dies in Bezug auf die Blastomeren nicht anzunehmen. Die Dotterbildung war ja schon vor der Reifung des Eies beendet, und wenn in den Vorkernen wieder überschüssiges Chromatin gebildet wurde, so scheint dies nur durch eine Rückwirkung des Cytoplasmas — als Ausdruck der relativen Größenverhältnisse zwischen Kern und Cytoplasma — erklärt werden zu können. Auch das Vorkommen von überschüssigem Chromatin in den Spermatocyten, wo es absolut keine Rolle zu spielen scheint, deutet darauf hin, daß es sich hier nicht um eine Neubildung von Qualitäten handelt, sondern vielmehr um einfaches Wachstum der Chromatinsubstanz.

Bei den *Ascariden* dagegen ist die Eizelle, trotz ihres anscheinend so einfachen Baues, wahrscheinlich hoch differenziert; dies geht sowohl aus der Schalenbildung, wie auch besonders aus ihrem eigentümlichen Furchungsmodus hervor. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß in den Chromosomenenden der *Ascariden*, die durch die ganze Keimbahn von Generation zu Generation bewahrt werden, auch spezifische Qualitäten ihren Sitz haben.

Wenn aber auch das spezifische Chromatin der Keimzellen bei gewissen Tierformen als Qualitätenträger betrachtet werden muß, so wird doch ein Vergleich der männlichen mit den weiblichen Keimzellen bei *Enteroxenos* zeigen, daß die Quantität des Chromatins für die äußere Form der Diminution entscheidend ist.

D. Das Verhalten der Chromosomen.

In einer vorläufigen Mitteilung (1905) habe ich schon über das Verhalten der Chromosomen bei den Reifungsteilungen eine kurze Uebersicht gegeben, und ohne daß ich seit der Zeit neue Untersuchungen vorgenommen hätte, werde ich hier die dabei in Betracht kommenden Fragen eingehender erörtern.

Obwohl ich meine Untersuchung an den männlichen Keimzellen angefangen hatte, habe ich doch bald, aus verschiedenen

Gründen, vorgezogen, das Hauptgewicht auf die Bilder der Oocyten zu legen.

Ein Nachteil der Oocyten, den Spermatocyten gegenüber, besteht zwar darin, daß es kaum möglich ist, während der langen Wachstumsperiode die einzelnen Chromosomen zu verfolgen. Die Kontinuität der Chromatinfädchen und auch ihre Doppelheit läßt sich wohl durch alle Stadien dieser Periode verfolgen; aber die Formverhältnisse der Chromosomen sind im Wachstumskern so verändert, und ihre Rekonstruktion geschieht am Ende der Wachstumsperiode so rasch, daß an dieser Stelle eine Lücke in der Reihe der sicheren Beobachtungen kaum zu vermeiden ist.

Doch bietet auf der anderen Seite die Existenz eines Wachstumskerns mit netzförmig verteiltem Chromatin einen sehr wesentlichen Vorteil für die Untersuchung; es werden nämlich dadurch die Stadien der Postsynapsis von denjenigen der Prophase scharf getrennt, was für eine richtige Beurteilung der verschiedenen in diesen beiden Perioden vorkommenden Chromosomenformen von großer Bedeutung ist.

Und während der beiden Teilungen selbst liegen die Verhältnisse bei den Oocyten weit günstiger als bei den Spermatocyten. Die Chromosomen haben zwar in beiden dieselbe Größe und Form, aber sie werden in den großen Teilungsfiguren der Oocyten so weit auseinander gespreizt, daß sie sich verhältnismäßig leicht einzeln beobachten lassen (Fig. 126 u. 129), während sie in den Spermatocyten dicht aneinander liegen (Fig. 152, 167). Auch das eigentümliche Verhalten der Chromosomen in den Polocyten trägt dazu bei, den weiblichen Keimzellen den Vorzug zu geben.

Das für die Abbildungen der Taf. XXII zu Grunde liegende Material ist mit ZENKERScher Flüssigkeit fixiert worden; doch habe ich hier, wie auf allen Stadien, zur Kontrolle auch HERMANN-Material benutzt, das sich aber wegen der großen Härte der Dotterkugeln nur sehr schlecht schneiden läßt (Fig. 147—150 sind nach diesem Material gezeichnet). Dieselben Chromosomenformen kommen nach beiden Methoden zum Vorschein, doch sind die Bilder des ZENKER-Materiales die schärfsten.

Dieser Unterschied in der Schärfe der Bilder mag wohl zum Teil darin liegen, daß die Chromatinsubstanz nach ZENKER-Fixation etwas mehr kontrahiert erscheint als nach HERMANN-Fixation, wenn auch nicht so viel, daß die Größe der Chromosomen dadurch beeinflußt worden ist. Wenn aber auch die Bilder der Chromosomen sich

durch diese Kontraktion etwas von denjenigen der lebenden Zellen unterscheiden, so sind doch keineswegs ihre eigentümlichen Formverhältnisse als zufällige Kunstprodukte zu betrachten. Dies geht aus einer Betrachtung der Anaphasenbilder deutlich hervor (Fig. 129). Während nämlich innerhalb einer Tochterplatte die Chromosomenformen sehr voneinander differieren, so zeigt sich immer zwischen je zwei Schwesterchromosomen eine auffallende Aehnlichkeit, und dies läßt sich nur so erklären, daß bei der Kontraktion gewisse Strukturen, die schon im lebenden Material vorhanden waren, deutlicher zu Tage treten.

Wie in der vorläufigen Mitteilung schon erwähnt, habe ich eine große Menge möglichst genauer Camerazeichnungen von Chromosomen aller Stadien der Reifungsteilungen ausgeführt, von denen die auf Taf. XXII zusammengestellten nur eine kleine Auswahl bilden. Ein Teil der letzteren wurde zuerst in der vorläufigen Mitteilung als Textfiguren reproduziert, doch leider so schwarz ausgeführt, daß die verschiedenen Strukturen der Chromosomen kaum sichtbar waren. Ich habe sie daher wieder für diese Abhandlung kopieren lassen. Durch diese zweimalige Reproduktion haben zwar die Abbildungen einige kleine Aenderungen in ihrer äußeren Form erlitten; aber ich kann nach genauer Prüfung aller Zeichnungen dafür einstehen, daß sich keine Ungenauigkeit der Figuren eingeschlichen hat, die für unsere Auffassung des Verhaltens der Chromosomen während der Reifungsteilungen von Belang sein könnte.

Erste Reifungsteilung. Es wurde oben gezeigt, wie bei der letzten Teilung der Oogonien 34 Chromosomen in jede Tochterzelle, Oocyte I, hineintraten, unter denen 8 große und 8 sehr kleine sich jederseits von den 18 mittleren unterscheiden ließen. Wir haben auch die paarweise Konjugation dieser Chromosomen, ihr starkes Wachstum, die netzförmige Ausbreitung derselben im Wachstumskern und endlich ihre Diminution am Ende der Wachstumsperiode verfolgt. Wir verließen sie auf einem Stadium, wo die Kernmembran noch nicht völlig aufgelöst war, und wo sie gegen den blassen Hintergrund der Zerfallsprodukte des Chromatins deutlich hervortraten (Fig. 50—51 u. 57).

Die Doppelheit der Chromatinfädchen, die während der langen Wachstumsperiode nicht überall nachweisbar war, tritt auf diesem Stadium wieder deutlich hervor (Fig. 50, 51) und die Fädchen geben mit ihren feinen seitlichen Ausläufern ein sehr zierliches

Bild. Eine Anzahl dieser Doppelfädchen sind immer noch um den Chromatinknoten gruppiert (Fig. 50, 57); sonst treten sie auch über der ganzen Kernoberfläche zerstreut auf.

Bald nach dem Verschwinden des Nucleolus kontrahieren sich die Chromosomen; ihre seitlichen Ausläufer werden eingezogen und die beiden Komponenten der Doppelfädchen werden durch eine, von Eisenhämatoxylin hellgrau gefärbte, Zwischensubstanz dicht miteinander verbunden (Fig. 57, 121 a u. b). Die im Chromatinknoten verbundenen Fädchen fangen an selbständig zu werden und bald findet man innerhalb der Kernmembran eine auf diesem Stadium noch schwer bestimmbare Anzahl getrennter Chromosomen vor (Fig. 58—59, 121 c).

Die Form dieser Chromosomen scheint durch den Zug der Lininfasern sehr stark beeinflusst. Die Doppelfädchen sind im unberührten Kern durch zahlreiche Lininfäden in dem Kerngerüst fixiert und dadurch auch unter sich verbunden. Die Lininfäden des Gerüsts werden aber bei der Auflösung der Kernmembran auf die beiden Centrosomen gerichtet und auch die zwischen den einzelnen Chromosomen in dem großen Wachstumskern stramm ausgespannt gewesenen Lininfäden scheinen sich jetzt stark zu kontrahieren.

Jedes Chromosom ist daher einem allseitigen Zug der Lininfäserchen ausgesetzt, und da die Zwischensubstanz augenscheinlich sehr dehnbar ist, können die Chromosomen dieser Stadien die bizarrsten Formen annehmen, die sich nur mit der größten Vorsicht deuten lassen.

Die Einstellung und Streckung der Liningerüstfäden bei ihrer Umbildung zu Zugfasern ist schon oben beschrieben worden. Sehr schwierig ist es aber zu ermitteln, in welcher Weise bei diesem Vorgang eine richtige Einstellung der Chromosomen gesichert wird, so daß jede Spalthälfte derselben immer nur mit dem einen Centrosoma in Verbindung bleibt.

Eine Lösung dieser Frage habe ich auch nicht erreichen können, da auf diesem Stadium eine Verfolgung der Lininfäden längere Strecken hindurch nur selten möglich ist. Doch habe ich zuweilen Bilder angetroffen, die vielleicht einen Beitrag dazu liefern könnten. Ein solches ist in Fig. 123 b dargestellt. Die eigentümliche Form dieses Chromosoma wird später näher besprochen, hier interessiert uns zunächst nur die Befestigung der Lininfäden auf demselben, und besonders der kurzen Faser, die oben links heraustritt und die das Chromosoma mit einer längs-

verlaufenden, in die Verbindungslinie beider Centrosomen schon eingestellten Zugfaser verbindet. Das Chromosoma wird sich, wie später erörtert werden soll, wahrscheinlich der Fläche nach teilen, und wenn dabei auch dieser kurze Lininfaden seiner Länge nach gespalten würde, dann wäre auch die Verbindung jedes Tochterchromosoma mit je einem Centrosoma an dieser Stelle hergestellt.

Wenn aber auch diese Figur das typische Verhalten wiedergäbe, was ich noch nicht behaupten darf, so wäre doch damit keine Erklärung für die bekannte Tatsache gegeben, daß sämtliche auf einem Tochterchromosoma befestigten Zugfasern alle nur zu dem einen Centrosoma in Beziehung stehen. Ohne Hilfe der zuerst von BOVERI (1888) ausgesprochenen Voraussetzung, daß (p. 99) „jedes in einem Mutterelement vorbereitete Tochterelement nur den Fädchen eines einzigen Pols sich anzuheften gestattet“ und daß „diese Verbindung dem betreffenden Pol die Anheftung an den zugehörigen Schwesterfaden unmöglich macht“, läßt sich, auch bei einer Entstehung der Zugfasern aus dem Liningerüst des Kernes, die gesetzmäßige Einstellung der Chromosomen in der Spindel nicht erklären.

Durch das allseitige Austreten der Lininfasern aus den Chromosomen wird eine Deutung der Prophasenbilder sehr erschwert, und noch mehr, weil es oft nicht möglich ist, mit Sicherheit zu entscheiden, wo die Fasern auf dem Chromosoma befestigt sind, ob an der Stelle, wo sie anscheinend an dasselbe herantreten, oder ob sie noch quer über das Chromosoma hin sich fortsetzen und auf seiner entgegengesetzten Seite befestigt sind.

Nach dem obigen ist in dem Verhalten der Lininfasern keine sichere Grundlage für eine Deutung der Chromosomenformen zu finden, und es bleibt daher nichts anderes übrig, als die Chromosomen selbst zu betrachten und ihr Verhalten in den verschiedenen Phasen beider Reifungsteilungen möglichst genau zu konstatieren.

In vielen Fällen habe ich gefunden, daß 17 Chromosomen in die erste Reifungsteilung hineintreten (Fig. 126—128). Obgleich meistens alle Uebergänge von den größten zu den kleinsten Chromosomen vorhanden sind, so lassen sich doch als Durchschnitt einer großen Anzahl von Zählungen auf der einen Seite 4 große (1—4) und auf der anderen 4 ganz kleine Chromosomen (13—17) von den 9 mittleren unterscheiden; eine Gruppierung, die derjenigen der Oogonien genau entspricht, indem hier jederseits 8 große und 8 kleine Chromosomen von den 18 mittleren zu unterscheiden waren. Es bestätigt sich also auch hier bei *Enteroxenos* der zu-

erst von MONTGOMERY (1901b, 1904a) ausgesprochene Satz, daß in der Synapsis, zwischen je 2 homologen Chromosomen, von denen das eine väterlicher und das andere mütterlicher Herkunft sei, eine Konjugation geschehe.

Die Form der einzelnen Chromosomen ist, wie aus den Pro- und Metaphasenbildern (Fig. 126—128) hervorgeht, keineswegs konstant. Das größte Chromosom (1) zeigt in jeder Abbildung eine andere Form, und dasselbe scheint auch mit den übrigen Chromosomen der Fall zu sein, obwohl sich unter diesen kaum mit Sicherheit ein bestimmtes Chromosoma in den verschiedenen Zellen wiederfinden läßt.

Wie sind nun die verschiedenen Chromosomen zu deuten? Und inwieweit lassen sich aus denselben Schlüsse auf die Natur der Reifungsteilungen ziehen?

Um die erste Frage beantworten zu können, habe ich in einer großen Menge von Zellen das Verhalten des größten Chromosoma genau untersucht und abgebildet, und in Fig. 122—125 sind einige dieser Chromosomenbilder reproduziert¹⁾. Ueberall, wo es mir möglich war, habe ich hier auch die Zugfasern eingezeichnet; doch ist die Verfolgung derselben mit so vielen Schwierigkeiten verbunden, daß ich nie behaupten darf, sämtliche Fasern mitgenommen zu haben, die auf einem bestimmten Chromosoma befestigt waren. Alle Chromosomen sind aus Stadien, wie dem in Fig. 60 abgebildeten, genommen, und ihre Stellung ist auf eine aufrecht stehende Spindel zurückzuführen.

Aus einem Vergleich dieser Abbildungen eines und desselben Chromosoma geht zur Genüge hervor, daß seine Form keine feste ist, sondern daß sie in hohem Grade von dem Zug der Lininfasern beeinflußt wird. Besonders auffallend ist diese Zugwirkung in den beiden in Fig. 123a und b abgebildeten Chromosomen, die zu großen plattenförmigen Gebilden ausgezogen sind; dasselbe ist mit dem Chromosoma 1 der Fig. 126 der Fall.

Meistens ist auf diesem Stadium eine Längsspalte in dem Chromosoma sichtbar, und zuerst stellt sich nun die Frage, wie diese Spalte zu deuten sei, ob sie mit der auf früheren Stadien (Fig. 121) vorhandenen Längsspalte der Doppelfädchen identisch

1) Fig. 122f und 124c repräsentieren nicht das größte Chromosoma der betreffenden Zellen, sondern jedesmal nur eines der 4 großen.

sei, oder mit der zukünftigen Teilungsebene des Chromosoma, oder ob vielleicht diese beiden miteinander zusammenfallen.

Könnte die letzte Frage, wenn auch nur bei einem einzigen Chromosoma, mit Sicherheit bejahend beantwortet werden, so würde damit auch die Existenz einer Reduktionsteilung bei dieser Art bewiesen sein, indem dann, wie es besonders von A. und K. E. SCHREINER (1904, 05) behauptet wird, die beiden in der Synapsis parallel konjugierten Chromosomen sich bei der ersten Reifungsteilung trennen würden.

Die erwähnten Autoren sagen jedoch selbst (1905, p. 261), daß es ihnen „leider nicht gelungen (ist)“, für ihre Auffassung „den absolut sicheren Beweis zu führen“. Und ich glaube in der Tat, daß sich der Beweis für oder gegen die Existenz einer Reduktionsteilung aus einer Betrachtung dieser Teilungsphase allein kaum entnehmen läßt. Die Untersuchung dieser Stadien der Prophase bietet so viele Schwierigkeiten, daß eine rein objektive Deutung der hier vorkommenden Bilder kaum möglich ist.

Beim ersten Anblick würde wohl z. B. der Schluß berechtigt erscheinen, daß die Längsspalte der Chromosomen a, d der Fig. 122 mit derjenigen der Doppelfädchen in Fig. 121 identisch sei, aber auch, was aus dem Verlauf der Zugfasern hervorzugehen scheint, daß die Trennung der Tochterchromosomen längs dieser Spalte geschehen würde, und also die konjugierten Chromosomen in der ersten Reifungsteilung wieder auseinanderweichen.

Wenn aber auch Formen, wie Fig. 122 e und f, in Betracht genommen werden, dann scheint die Sache nicht mehr so einfach. Auch hier ist in beiden Fällen eine Längsspalte vorhanden; aber es scheint nach dem Verhalten der Zugfasern kaum möglich, daß diese Spalte als die Trennungsebene der Tochterchromosomen dienen werde. Und noch mehr wird man beim Anblick von Chromosomen, wie Fig. 123 a und b, zur Vorsicht gewarnt.

In Fig. 123 a ist das Chromosoma in ähnlicher Weise gestellt, wie in Fig. 122 f, mit seiner Längsspalte der Spindel entlang. Und die Teilung geschieht hier nicht im Plan dieser Spalte, sondern der Fläche des Chromosoma nach, so daß beide Tochterchromosomen dieselbe Form und auch dieselbe Doppelheit aufweisen wie früher das Mutterchromosom.

Wie ist nun der Gegensatz zu erklären zwischen diesem Chromosom und den früher besprochenen, deren Längsspalte als Teilungsebene zu dienen schien? Bei genauerer Prüfung zeigt es sich, daß die für die erwähnten Chromosomen der

Fig. 122 gegebene Deutung nicht die einzige ist. Es läßt sich nämlich hier die Möglichkeit nicht ausschließen, daß diese Chromosomen schon in Teilung begriffen sind, d. h. daß die Tochterchromosomen, die sich früher deckten, schon auseinandergezogen sind und sich nur noch mit ihrer einen Kante berühren. Die Teilung wäre dann auch hier der Fläche der Chromosomen nach geschehen, und die Längsspalten der Bilder würden wohl der Teilungsebene angehören, wären aber nicht als die Spalten zwischen den konjugierten Chromosomen zu betrachten. Ich glaube in der Tat, daß diese Deutung die richtige ist, und damit wäre der Gegensatz zwischen den Bildern der Fig. 122 und der Fig. 123 beseitigt.

In Fig. 123 b ist eine sehr eigentümliche Chromosomenform abgebildet, die sich nur vermutungsweise deuten läßt. Sie mag aus einer Form, wie der in Fig. 122 b abgebildeten, durch Streckung der elastischen Zwischensubstanz, entstanden sein. Schon in Fig. 122 b ist der obere Chromatinfaden, durch den Zug der Spindelfasern, auf der Mitte in 2 Zipfel ausgezogen, und eine Verstärkung dieses Zuges würde eben ein Bild wie Fig. 123 b hervorbringen. Auch bei diesem Chromosoma scheint die Teilung nur der Fläche nach geschehen zu können.

Zuweilen kommen auf diesem Stadium auch Chromosomen vor, die eine doppelte Längsspaltung zeigen, wie die „Vierergruppen“ bei *Ascaris* (Fig. 124). Als sicher ist es wohl zu betrachten, daß in diesen Fällen die eine Spalte die Konjugationsebene bezeichnet, die andere einen Teilungsplan der Doppelchromosomen, und in vielen Fällen läßt sich auch aus dem Verhalten der Zwischensubstanz die Bedeutung der einzelnen Spalten entscheiden.

Die Zwischensubstanz ist, wie aus vielen Bildern hervorgeht, außerordentlich dehnbar (Fig. 122 f, 123 a, b, 126 1); Fig. 123 a zeigt aber, daß bei der Teilung des Mutterchromosoma auch die Zwischensubstanz geteilt wird, so daß zwischen beiden Tochterchromosomen schon bei geringer Entfernung derselben eine klaffende Spalte entsteht. Wenn daher die Chromosomen der Prophase eine Längsspalte zeigen, die deutlich mit Zwischensubstanz ausgefüllt ist, dann läßt sich, glaube ich, diese Spalte direkt auf die Konjugationsebene der Doppelfädchen zurückverfolgen, und sie hat auf der anderen Seite mit der Teilungsebene der ersten Reifungsteilung nichts zu tun. Eine klaffende Spalte dagegen repräsentiert diesen Teilungsplan. So wird z. B. bei dem großen, in Fig. 126 1 dargestellten Chromosoma die Teilung wahrscheinlich nicht zwischen

den beiden, weit voneinander entfernten chromatischen Doppelstäbchen geschehen, sondern in dem durch die feine seitliche Spalte bezeichneten Plan. In den beiden in Fig. 124 b und c abgebildeten Chromosomen wäre dagegen die Konjugationsebene in den feinen Spalten der Teilhälften zu ersehen, und die weitklaffenden Spalten würden den Teilungsplan der ersten Reifungsteilung repräsentieren. Das dritte Chromosom (Fig. 124 a) endlich läßt sein weiteres Schicksal nicht erraten, da die 4 Stäbchen des Chromosoma einander noch zu dicht anliegen.

Wenn ich in meiner Auffassung der Zwischensubstanz recht habe, so folgt also aus Bildern, wie Fig. 123 a und 124 c, daß die Konjugationsebene der Doppelchromosomen nicht mit dem Teilungsplan der ersten Reifungsteilung zusammenfällt, oder mit anderen Worten, daß die erste Reifungsteilung keine Reduktionsteilung ist.

Wie wir sehen werden, wird diese Anschauung durch eine Betrachtung der späteren Teilungsphasen auch gestützt.

Nur während der Prophase scheinen die Chromosomen so voluminös zu sein, wie die bis jetzt betrachteten. In der Metaphase zeigen sie immer eine mehr gedrungene Form, und ich habe schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnt, daß diese Formänderung nicht nur durch Kontraktion geschieht, sondern auch, wie aus Fig. 125 a—b hervorgeht, durch eine Faltung der zuvor bandförmigen Chromosomen. Eine solche Faltung läßt sich als eine direkte Folge des Faserzuges erklären, indem die zuerst weit auseinandergespreizten Zugfasern sich allmählich möglichst dicht um die Stelle des kürzesten Abstandes zwischen Centrosom und Chromosoma gruppieren.

In der Metaphase der ersten Reifungsteilung werden die verschiedensten Chromosomenformen angetroffen: Tetraden, Dreiecke, 6—8-seitige Polygonen, Kreuze, Stäbchen und stundenglasförmig eingeschnürte Chromosomen. Die stark dehnbare Zwischensubstanz macht sich auch hier geltend, und durch ihre Streckung können Chromosomen, die ursprünglich von ähnlicher Form waren, in der verschiedensten Weise verändert werden. Es würde sich daher auch kaum lohnen, diese Mannigfaltigkeit der Form genau zu analysieren, oder in ihnen den Schlüssel zu einer Lösung der Reifungsfragen zu suchen. Nur einige Beispiele der am häufigsten auftretenden Formen möchte ich hier erwähnen.

Die T e t r a d e n, die in der früheren Reifungsliteratur eine so große Rolle gespielt haben, deren Bedeutung aber durch

spätere Arbeiten (CONKLIN 1902, MEVES 1903) verringert worden ist, sind auch bei *Enteroxenos* für die Beantwortung einer Frage über die Natur der Reifungsteilungen völlig bedeutungslos. Die Chromosomen 1—6 der Fig. 127 wären alle, wenn sie nur von der richtigen Seite gesehen würden, als typische „Tetraden“ anzusehen. Ein Vergleich zwischen den erwähnten Abbildungen zeigt jedoch, daß diese „Tetraden“ keineswegs mit den zweimal längsgespaltene Chromosomen der Prophase identisch sind, sondern kubische oder keilförmige Gebilde, die ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten, je nach ihrer Stellung in der Äquatorialplatte. Ihre Zwischensubstanz, die gewöhnlich das helle Kreuz der „Tetraden“ bildet, kann entweder stark gespannt erscheinen (Fig. 127 2) oder andererseits so wenig hervortreten, daß die eine oder beide Furchen der Tetraden ganz unsichtbar werden. Die Tetraden sind, wie viele andere Chromosomenformen, als ein Produkt der Zusammenfaltung der Chromosomen anzusehen, als eine Art „Verpackung“, bei welcher die Zwischensubstanz als Kittmasse Dienst leistet. Das Chromosoma 1 der Fig. 127 ist halb von der Seite gesehen; es scheint im Begriff zu sein, sich in zwei viereckige Platten zu teilen. Daß die Teilung auch wirklich in dieser Weise geschieht, geht aus den Anaphasenbildern, Fig. 130a—b hervor; die Tochterchromosomen, die hier abgebildet sind, zeigen sich, von der Fläche gesehen, dem Mutterchromosoma sowohl in Größe als in Form ganz ähnlich. Man kann also nicht im voraus wissen, ob eine „Tetrade“ sich längs der einen oder längs der anderen Furche teilen wird, oder vielleicht gar der Fläche nach.

Eigentümlich sind die tief eingeschnürten Chromosomen (Fig. 127 8), die oft den Eindruck machen, als ob sie schon in Teilung begriffen wären, oder auch als ob sie durch Verbindung von zwei benachbarten Chromosomen entstanden seien. In vielen Fällen habe ich jedoch durch Zählung konstatieren können, daß das letztere nicht der Fall ist; die Bilder der Anaphase zeigen auch, daß die Einschnürung mit der Teilungsebene nichts zu tun hat, sondern daß diese Chromosomen, wie die übrigen, der Fläche nach geteilt werden (Fig. 130d—e).

Die vielen polygonalen Chromosomen der Metaphase (Fig. 128 3) lassen sich erst in Verbindung mit den späteren Stadien deuten; ich werde daher weiter unten auf sie zurückkommen.

Die Bilder der Anaphase zeichnen sich durch die auf-

fallende Aehnlichkeit je zweier Schwesterchromosomen aus, während innerhalb einer Tochterplatte dieselbe Variation in Form und Größe der Chromosomen vorhanden ist, wie früher in der Aequatorialplatte (Fig. 129—130).

Die Tochterchromosomen bleiben bei ihrer Entfernung noch lange mittelst der Verbindungsfasern unter sich verbunden (Fig. 130a—f). Wie diese Fasern entstehen, ist schwer zu ermitteln; ihre Anzahl wechselt nach der Größe und Form der Chromosomen, und wahrscheinlich werden sie aus der achromatischen Substanz derselben gebildet. Ihr ganzes Verhalten während der späteren Anaphase scheint darauf hinzudeuten, daß sich die Verbindungsfasern wohl zu langen, dünnen Fädchen ausziehen lassen, daß sie sich aber nicht wieder kontrahieren können. Daher zeigen sie auch, wenn die Spannung der Zentralspindel aufhört, einen stark geschlängelten Verlauf (Fig. 140).

Wie erwähnt, werden in den Tochterplatten dieselben Chromosomen wiedergefunden, die schon während der Metaphase vorhanden waren, nur sind die Chromosomen entsprechend kleiner. Auch hier haben wir also die verschiedenen Strukturen als eine Art „Verpackung“ der ursprünglich bandförmigen Chromosomen zu betrachten; sie erlauben daher meistens keine Rückschlüsse auf die Art der eben passierten Teilung.

Doch kommen zuweilen Fälle vor, wo die Chromosomen ohne Verpackung die Metaphase passieren; wir können dann noch in der Anaphase fadenförmige Tochterchromosomen vorfinden. In Fig. 130c sind zwei solche Chromosomen abgebildet, die einer und derselben Zelle angehören; durch Zeichnen aller in dieser Teilungsfigur vorhandenen Chromosomen und durch genaue Prüfung ihres gegenseitigen Verhaltens habe ich gefunden, daß beide Chromosomen in Teilung begriffen sind, und daß die endliche Trennung der Tochterchromosomen an den mit * bezeichneten Stellen zu erwarten ist. Die oberen Hälften beider Bogen repräsentieren je ein Tochterchromosoma, die unteren die beiden anderen, und die zwischen beiden Hälften ausgespannten Fädchen sind die Verbindungsfasern. Man sieht hier deutlich, wie die Tochterchromosomen der Länge nach gespalten sind, und diese Spalte ist, wie oben erörtert, auf die Konjugationsebene der ursprünglichen Doppelchromosomen zurückzuführen.

Aehnliche, nicht gespaltene Chromosomen kann man auch zuweilen in den schon getrennten Tochterplatten vorfinden.

Ruhestadium. Zwischen beiden Reifungsteilungen der Oogenese wird bei *Enteroxenos* keine Kernvakuole gebildet; aber die Chromosomen selbst treten doch in ein Ruhestadium ein. Sie werden sozusagen aus ihrer gezwungenen Stellung während der Zusammenfaltung losgelassen, indem ihre Zwischensubstanz, die wie eine Kittmasse gewirkt hatte, aufgelöst wird (Fig. 131—135).

Dieses Ruhestadium ist bei einer Deutung der Reifungsteilungen von großem Interesse, um so mehr, als es nur selten ein Gegenstand genauerer Untersuchungen gewesen ist. In der Eizelle (Oocyte II) wird die plattenförmige Anordnung der Chromosomen von der einen Teilung bis zur nächsten beibehalten (Fig. 131—132); in der Polocyte dagegen werden die Chromosomen über einen relativ großen sphärischen Raum zerstreut und lassen sich daher hier am leichtesten beobachten. Auch dauert in der Polocyte das Ruhestadium bedeutend länger als im Ei (Fig. 67, 133—135).

Alle Chromosomen werden in der Telophase länger und schlanker als zuvor, indem sie wieder die bandförmige Gestalt annehmen, die sie vor ihrem Eintritt in die Reifungsteilung hatten. Ueberall ist eine Doppelheit der Chromosomen sichtbar, und nach der Auflösung der Zwischensubstanz sieht man oft die beiden Komponenten der Doppelchromosomen erheblich auseinanderweichen (Fig. 134 *), wie es auch früher im unberührten Keimbläschen oft der Fall war.

Es wird von Interesse sein, einzelne der aus der ersten Reifungsteilung bekannten Chromosomentypen durch das Ruhestadium hindurch zu verfolgen, um die Kontinuität der in beiden Reifungsteilungen auftretenden Bilder festzustellen.

Die Tetraden der ersten Teilung lösen sich während des Ruhestadiums in zweierlei verschiedene Bildungen auf, entweder in kürzere Doppelstäbchen mit verdickten Enden (Fig. 132 a) oder in quadratische Rahmen (Fig. 132 b, 134, 135), deren Ecken stark hervortreten. Bei günstiger Lage dieser Rahmen (Fig. 135) tritt ihre Zusammensetzung deutlich hervor; sie sind durch Verschmelzung beider Enden eines Doppelfadens entstanden, so daß sie in der Tat aus zwei dünnen Rahmen bestehen, die so aufeinander gelegt sind, daß sie sich völlig decken.

Stundenglasförmig eingeschnürte Chromosomen sind auch durch Faltung von Doppelfädchen entstanden, und zwar von längeren Fädchen, bei denen nicht beide Enden verschmolzen sind, sondern wo sich vielmehr das eine Ende des Fädchens an die Mitte desselben angelegt hat (Fig. 132 c), oder auch wo beide

Enden eines Doppelfädchens eine längere Strecke parallel verlaufen (Fig. 131 d).

Die Tetraden und die eingeschnürten Chromosomen kommen bei der zweiten Reifungsteilung wieder vor, die ersteren besonders häufig. (Fig. 137—138 zeigen die Chromosomen der Pro- und Metaphase der zweiten Teilung.) Ihre Genese braucht hier keine andere Erklärung als eine abermalige Kontraktion der Chromosomen des Ruhestadiums mit neuer Aufnahme von Zwischensubstanz.

Bei der ersten Teilung waren auch die großen plattenförmigen Chromosomen auffallend, in denen zwei chromatistische Doppelstäbchen durch eine breite Platte von Zwischensubstanz getrennt waren (Fig. 126 I). Ganz ähnliche Bilder kommen auch wieder bei der zweiten Teilung vor (Fig. 137 I). In den Ruhestadien dagegen habe ich entsprechende Formen nie gefunden.

Das ist aber in der Tat nichts Befremdliches. Das Eigentümliche bei diesen Chromosomen liegt ja nicht in der Anordnung der Chromatinsubstanz, sondern vielmehr in der weit ausgedehnten Zwischensubstanz, und eben diese ist auf dem Ruhestadium nicht nachweisbar. Wenn aber die Zwischensubstanz unter allmählicher Annäherung der Chromatinstäbchen aufgelöst worden ist, wird von dem Chromosoma nichts übrig bleiben als ein chromatistisches Doppelstäbchen, von denjenigen nicht unterscheidbar, die wir schon als Ruheformen der Tetraden in Anspruch genommen haben (Fig. 132 a). Durch die Aufnahme von Zwischensubstanz vor der zweiten Reifungsteilung, und durch geeignete Streckung derselben mittelst der Zugfasern können dann zum zweitenmal ähnliche plattenförmige Chromosomen zu stande kommen.

Nach dem Obigen ist es wohl möglich, daß Chromosomen, die in der ersten Teilung als Tetraden auftraten, bei der zweiten in plattenförmige Chromosomen übergehen können, und umgekehrt.

Wir werden hier auch die polygonalen Chromosomen, die bei der ersten Teilung so zahlreich vorkamen, etwas näher betrachten. Am häufigsten wurden 6—8-eckige Platten gefunden, aber auch andere Formen (Fig. 128, 130 f). Und die spiegelbildliche Aehnlichkeit je zweier Schwesterchromosomen zeigt, daß auch diese Chromosomen der Fläche nach geteilt worden sind.

Noch in der späten Anaphase werden in den Tochterplatten oft polygonale Chromosomen angetroffen; auf dem Ruhestadium aber nur sehr selten (Fig. 132 e). Es fragt sich daher, was aus ihnen geworden ist. Die Antwort liegt nahe bei der Hand.

Ebenso wie die kompakten Tetraden sich zum Teil in viereckige Doppelrahmen aufgelöst haben, so sind die polygonalen Chromosomen bei der Auflösung der Zwischensubstanz in die offenen Ringe oder Polygonen verschiedener Größe umgebildet, die in dem Ruhestadium so zahlreich vorkommen (Fig. 132—133 f). Diese Ringe sind, wie auch die viereckigen Rahmen, aus Doppelfädchen aufgebaut, und nur die Länge dieser Fädchen entscheidet, ob Quadrate oder Polygonen bei der Verschmelzung ihrer Enden zum Vorschein kommen.

Sehr oft werden die Ringe während des Ruhestadiums an einer Stelle geöffnet (Fig. 133 g u. 135); sie können dann in die langen, mehr oder weniger ausgestreckten Doppelfädchen übergehen, die in den Polocyten besonders häufig vorkommen (Fig. 131 u. 134). Einmal geöffnet, scheinen die Ringe sich nicht wieder zu schließen; jedenfalls habe ich unter den Chromosomen der zweiten Reifungsteilung weder kompakte Polygonen noch offene Ringe wiedergefunden.

Ringbildungen. In der neueren Reifungsliteratur spielen die Ringbildungen der Chromosomen eine große Rolle, und es werden ihnen, wie früher den Tetraden, die verschiedensten Deutungen beigelegt. Ich möchte daher an dieser Stelle die Frage nach der Bedeutung der Ringe etwas näher erörtern.

FLEMMING hat in seiner bekannten Darstellung der heterotypischen Teilungsform (1887) zum ersten Mal die Ringbildungen des Salamanderhodens beschrieben. Hier traten die Ringe während der Metaphase der Zellteilung auf und wurden aus längsgespaltene, fadenförmigen Chromosomen gebildet, indem beide Teilhälften derselben auseinanderwichen, während ihre Enden noch zusammen blieben. Zuletzt wurden jedoch auch diese getrennt und jeder Ring wurde so in zwei Halbringe geteilt, die je in eine Tochterzelle hineintraten.

Später sind auch bei vielen anderen Objekten, Tieren und Pflanzen, Ringbildungen nachgewiesen worden, und zwar sehr häufig in der Pro- und Metaphase der ersten Reifungsteilung.

Nach einer Reihe Untersuchungen, besonders an Arthropoden (VOM RATH, RÜCKERT, HÄCKER) wurde angenommen, daß auch hier die Ringe durch Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma entstanden seien; der Prozeß wäre aber dadurch kompliziert worden, daß diese Chromosomen von Anfang an bivalent seien, indem der ursprüngliche Chromatinfaden in nur halb so viele Stücke zerfallen sei, wie es der typischen Chromosomenzahl entsprechen

würde. Die Ringe würden demnach eine Art „Tetraden“ repräsentieren, deren Aufbau nach der HÄCKERSCHEN Bezeichnungsweise durch die Formel $\frac{a \ b}{a \ b}$ ausgedrückt werden könnte, während sie nach FLEMMINGS Beschreibung nur als $\frac{a}{a}$ oder, wenn die Tochterchromosomen schon eine Längsspalte zeigten (MEVES 1897), mit der Formel $\frac{a \ a}{a \ a}$ zu bezeichnen wären.

Mit der Erkenntnis der Bedeutung der Synapsis mußten natürlich auch die Ringe in einem neuen Licht betrachtet werden. Obgleich sie aber bei den verschiedensten Objekten eine auffallende Ähnlichkeit in Form und Auftreten aufweisen, so werden sie doch immer noch in sehr verschiedener Weise gedeutet.

So beschreibt z. B. MONTGOMERY bei Peripatus (1901) sowie bei Amphibien (1903) und Insekten (1905) in der ersten Reifungsteilung Ring- und Achterbildungen, die durch Zusammenbiegung beider Enden eines bivalenten und längsgespaltene Chromatinfadens entstanden seien. Das bivalente Chromosom besteht aus (1903, p. 267) „two univalent chromosomes joined end to end, and the space between the two arms of a bivalent chromosome is the space between two univalent chromosomes, whether this space be bounded by a chromosome of the form of a U, a V, or an O“. (Textfig. H X).

Jeder Ring wird nach MONTGOMERY bei der ersten Reifungsteilung in 2 Halbringe geteilt, indem die beiden in Synapsis konjugierten Chromosomen voneinander getrennt werden. Diese Teilung wäre also als eine Reduktionsteilung zu betrachten, während eine Längsspalte der beiden Halbringe die nachher folgende Aequationsteilung andeutete.

Zu einem ähnlichen Endresultat kommen auch A. und K. E. SCHREINER (1904), obgleich sie die Entstehung der Ringe in ganz anderer Weise erklären. Nach ihnen geschieht die Konjugation der Chromosomen bei Myxine und Selachiern nicht „end to end“, sondern durch ein paralleles Aneinanderlegen je zweier Chromosomen; und die Ringbildungen sind wieder durch Auseinanderweichen beider Konjuganten, also durch Längsspaltung eines bivalenten Chromosoma, zu stande gekommen. Die beiden Halbringe, die auch nach dieser Entstehungsweise univalente Chromosomen bilden, werden bei der ersten Reifungsteilung voneinander getrennt und eine Längsspalte, die schon im ungeteilten

Ring sichtbar war, deutet auch hier die zunächst folgende Aequationsteilung, die zweite Reifungsteilung, an (Textfig. I).

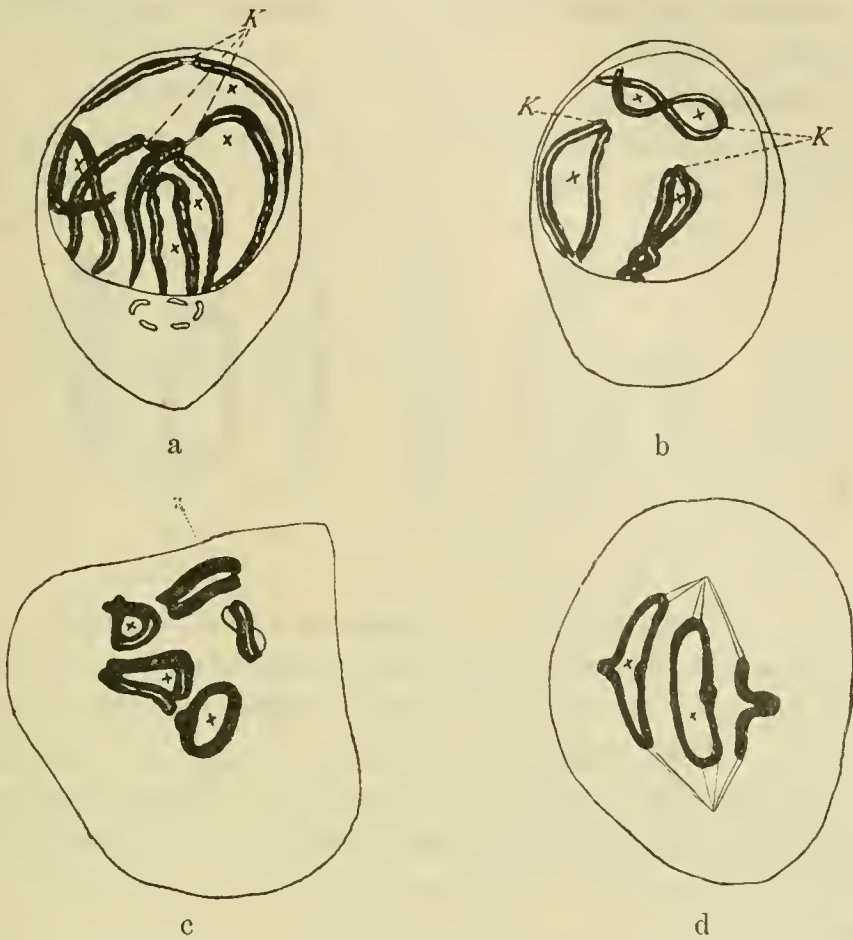


Fig. H a—d.



Fig. I a—b.

Fig. H a—d. Ringbildungen bei Amphibien. (Nach MONTGOMERY 1903.)
K Konjugationsstelle je zweier Chromosomen. \times Spalte zwischen beiden Komponenten eines bivalenten Chromosoms.

Fig. I a—b. Ringbildungen bei Spinax. (Nach SCHREINER 1904.)

Während sich FOOT und STROBELL (1905) in ihrer Deutung der bei Allolobophora vorkommenden Ringe MONTGOMERY anschließen, so ist neuerdings von DUBLIN (1905) eine Auffassung

der Ringbildungen bei *Pedicellina* vertreten, die zwar auch in einer Konjugation der Chromosomen „end to end“ ihren Ausgangspunkt nimmt, nach der sich aber die Ringe in ihrem Aufbau dem HÄCKERschen Schema nähern.

Das Schicksal der konjugierten Chromosomen (*a* und *b*) geht aus der beigefügten Textfig. J hervor; auch hier wird (nach DUBLIN) jeder Ring in 2 Halbringe geteilt, die je ein

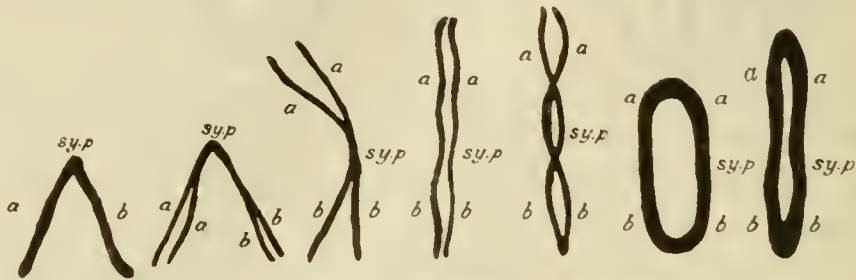


Fig. J. Ringbildung bei *Pedicellina*. (Nach DUBLIN 1905.)

univalentes, längsgespaltenes Chromosoma repräsentieren. Die beiden Teilhälften dieser Chromosomen sind aber hier in anderer Weise angeordnet wie nach MONTGOMERY und SCHREINER, nämlich so, daß die 4 Quadranten des Ringes von je einem individualisierten Chromosom gebildet sind, die am Ende der zweiten Reifungsteilung völlig voneinander getrennt sein werden. Eine Längsspaltung des ganzen Ringes wurde bei *Pedicellina* nicht nachgewiesen.

Im obigen sind, nur aus den letzten Jahren, nicht weniger als drei verschiedene Deutungen der an und für sich ganz ähnlichen Ringbildungen angeführt. Diese Deutungen stimmen jedoch alle darin überein, daß bei der ersten Reifungsteilung jeder Ring in 2 Halbringe zerlegt werden soll.

Eben auf diesem Punkt haben aber meine Untersuchungen an *Enteroxenos* abweichende Resultate gegeben, indem noch am Ende der ersten Teilung Ringbildungen vorkommen von ähnlicher Größe und von demselben Bau wie auf früheren Stadien.

In zwei Beziehungen liegen bei *Enteroxenos* die Verhältnisse günstiger als bei den früher untersuchten Objekten. Erstens werden durch das lange dauernde Stadium des Wachstumskernelles die postsynaptischen Umbildungen der Chromosomen von denjenigen der Prophase der ersten Reifungsteilung scharf getrennt. Zweitens besteht ein wesentlicher Vorteil dieses Materiales in der leichteren Zugänglichkeit der Ruheformen der Chromosomen zwischen beiden Reifungsteilungen.

Ich habe daher schon in meiner vorläufigen Mitteilung einen Versuch gemacht, auf Grundlage der Verhältnisse bei *Enteroxenos* die Ringbildungen verschiedener Tierformen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten.

In Uebereinstimmung mit A. und K. E. SCHREINER habe ich bei *Enteroxenos* eine Konjugation der Chromosomen nicht „end to end“, sondern durch ein paralleles Aneinanderlegen konstatieren können. In Betreff der ersten Entstehung der Ringe stimmen doch die Ergebnisse meiner Untersuchungen mehr mit MONTGOMERYS Auffassung überein, indem ich in der Ringbildung nicht ein Auseinanderweichen der konjugierten Chromosomen, sondern vielmehr eine Zusammenbiegung beider Enden eines Doppelchromosoma ersehen muß.

Meine Gründe für eine solche Annahme habe ich schon früher (1905) angeführt; ich werde sie jedoch hier wiederholen.

Die Ringbildungen kommen bei *Enteroxenos* auf einem so frühen Stadium zum Vorschein, daß an eine Spaltung der Chromosomen für die erste Reifungsteilung noch nicht zu denken wäre (Fig. 38, 40e). Aus ihrem Auftreten schon vor der Bildung eines Wachstumskernes geht es in der Tat mit Sicherheit hervor, daß sie hier der Postsynapsis angehören und nicht der Prophase der ersten Reifungsteilung. Die postsynaptischen Ringe werden aus Doppelfädchen aufgebaut, von ähnlicher Dicke und von demselben Aussehen wie die übrigen Chromatinfädchen des Kernes. Die Ringe können also nicht durch Spaltung eines solchen entstanden sein. Und wenn auch bei der Auflösung des Wachstumskernes wieder Ringbildungen zum Vorschein kommen (Fig. 121 a), so ist es nicht, um bei der ersten Reifungsteilung in 2 Halbringe zerlegt zu werden. Sie werden vielmehr vor der Teilung zu den oben besprochenen kompakten polygonalen Chromosomen kontrahiert und der Fläche nach geteilt; erst bei der Auflösung der Zwischensubstanz in der Telophase tritt die ursprüngliche Ringform dieser Chromosomen wieder deutlich hervor. Die Ringe zeigen hier noch dieselbe Doppelheit wie früher, nur sind ihre beiden Komponenten dünner als zuvor (Fig. 131—135).

Die Ringbildungen der Reifungsteilungen bei *Enteroxenos* lassen sich, glaube ich, nur in der Weise deuten, daß während der Postsynapsis oder bei der Auflösung des Wachstumskernes einzelne Doppelchromosomen durch Krümmung und durch Verschmelzung beider Enden in Ringe umgebildet werden. Diese Verschmelzung bleibt entweder während der ersten Reifungsteilung bestehen oder

löst sich bald wieder auf. In beiden Fällen aber geschieht bei dieser Teilung eine Längsspaltung des ganzen Doppelfadens, der den Ring gebildet hat.

Während ich also mit MONTGOMERY und A. und K. E. SCHREINER in jedem Ring ein bivalentes Chromosoma sehe, so habe ich im Gegensatz zu diesen Autoren gefunden, daß bei *Enteroxenos* die Ringe nicht in der ersten Reifungsteilung in zwei univalente Chromosomen zerlegt werden, sondern daß die Bivalenz noch am Ende dieser Teilung besteht.

Es scheint aber ein schroffer Gegensatz zu bestehen zwischen der hier erwähnten Auffassung, daß die Ringe als solche durch die Teilung passieren können, und den unzweideutigen Befunden an verschiedenen Tierformen, wo in der Metaphase ringförmige Chromosomen in je 2 Halbringe zerlegt werden.

Eine Erklärung dieses scheinbaren Gegensatzes ist, glaube ich darin zu suchen, daß die Ringe der Postsynapsis nicht ohne weiteres mit denjenigen der Metaphase zusammengestellt werden dürfen.

Die Unabhängigkeit dieser beiden Bildungen tritt bei *Enteroxenos* sehr deutlich zu Tage. In der ersten Reifungsteilung finden sich Ringe in der Pro- und Telophase, kein einziger aber in der Metaphase. In den Furchungsteilungen dagegen sind Ringbildungen in der Metaphase recht häufig vorzufinden (Fig. 150), während sie hier weder vor noch nach derselben gefunden werden. Sie werden in der späten Prophase der Furchungsteilung in der von FLEMMING (1887) beschriebenen Weise aus fadenförmigen Chromosomen gebildet.

Aber auch wo in Pro- und Metaphase einer und derselben Teilung Ringe vorkommen, läßt sich wohl eine Unabhängigkeit beider Bildungen vermuten. In der Tat finde ich, daß diese Möglichkeit durch das eben beschriebene Verhalten der Ringbildungen bei *Enteroxenos* einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit erreicht.

Auch in der Literatur fehlt es nicht an Angaben, die eine solche Annahme stützen könnten. Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung auf eine Angabe von MOORE (1896) aufmerksam gemacht, die bei Selachiern eine Diskontinuität in dem Auftreten der Ringe beim Uebergang zur Metaphase voraussetzen ließ. Bei den Selachiern treten — wie auch A. und K. E. SCHREINER bestätigen — zahlreiche Ringe sowohl in Pro- als in Metaphase der ersten Reifungsteilung auf. Es wird aber von MOORE sowohl in Text als in Abbildungen gezeigt, daß die Ringe der Prophase

nicht direkt als solche in diejenigen der Metaphase übergehen, sondern daß zwischen beiden ein Stadium existiert, auf welchem die Chromosomen in der Form von „rodlike bodies“ (p. 289) „stand stiffly out from the surface of the spindle“. Die Metaphasenringe werden, nach MOORE, erst auf Grundlage dieser „rodlike bodies“ gebildet.

In Uebereinstimmung mit dieser Angabe von MOORE scheint mir auch die Voraussetzung berechtigt, daß zwischen den beiden von A. und K. E. SCHREINER gegebenen Abbildungen der Reifungsteilung bei *Spinax* (Textfig. I dieser Abhandlung) auch ein Zwischenstadium einzuschieben ist, durch welches der Uebergang von den Ringen der Prophase zu denjenigen der Metaphase vermittelt wird.

Die Prophasenringe bei *Spinax* sind (SCHREINER 1904) „oft an einer Stelle etwas offen“. Und eben diese Oeffnung scheint mir einen Fingerzeig über das weitere Schicksal der Ringe zu geben. Es kommen nämlich (Textfig. Ia) in einem Kern alle Uebergänge von den geschlossenen Ringen zu den mehr oder weniger weit geöffneten und den ganz ausgestreckten stäbchenförmigen Chromosomen vor. Es scheint mir daher keineswegs ausgeschlossen, daß die Prophasenringe der *Selachier* — wie diejenigen des *Enteroxenos* — eigentlich mehr der Postsynapsis angehören als der Prophase; sie könnten durch ein vorübergehendes Zusammenbiegen der fadenförmigen Doppelchromosomen nach der Synapsis zu stande gekommen sein — in der späten Prophase sich aber wieder ausstrecken (Fig. I) und endlich in der von FLEMMING beschriebenen Weise heterotypisch geteilt werden, wodurch die Ringe der Metaphase entständen. Die letzteren wären aber nach dieser Deutung nur insoweit auf die Ringe der Prophase zurückzuführen, als sie aus demselben Material aufgebaut wären.

Auch MONTGOMERYS Abbildungen der Spermatocyten der Amphibien (Textfig. H dieser Arbeit), erlauben wohl eine andere Deutung, als die von ihm selbst gegebene, um so viel mehr, als sowohl FLEMMING (1887) wie MEVES (1897) mehrere Stadien abgebildet haben, die zwischen die Figuren MONTGOMERYS einzuschieben wären, die sich aber kaum mit seiner Auffassung in Einklang bringen lassen. Auch in der wertvollen Arbeit von JANSSENS und DUMEZ (1903) wird die Richtigkeit von MONTGOMERYS Schlüssen auf diesem Punkt in Zweifel gezogen.

Bei den Amphibien sind, wie schon seit FLEMMINGS Untersuchung (1887) bekannt, die Metaphasenringe sehr auffallend; aber eine Verfolgung derselben zu den durch Krümmungen der

Chromatinfäden entstandenen Schlingen und Ringe der Postsynapsis zurück scheint nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nicht berechtigt.

Die zweite Reifungsteilung. In Uebereinstimmung mit den obigen Erörterungen möchte ich die Doppelheit der Tochterchromosomen in der Telophase der ersten Reifungsteilung als mit derjenigen der Mutterchromosomen identisch betrachten, d. h. sie läßt sich zu der Konjugation der Chromosomen in der Synapsis zurück verfolgen. Die erste Reifungsteilung wäre demnach als eine Aequationsteilung der gesamten Doppelchromosomen anzusehen.

Es bleibt uns dann noch übrig, die Natur der zweiten Reifungsteilung zu prüfen. Wenn wir in der Längsspalte der in diese Teilung hineintretenden Chromosomen die Konjugationsebene ersehen, so wird es von großer Bedeutung sein, zu konstatieren, ob die Teilung nach dieser Spalte effektuiert werde oder nicht; im ersteren Fall würde die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung sein.

Aus mehreren Gründen glaube ich, daß dies nicht der Fall ist. Erstens stimmt das Bild der zweiten Reifungsteilung sowohl in Betreff der Form der Chromosomen als auch in Betreff ihrer Teilungsweise völlig mit demjenigen der ersten Teilung überein; nur sind die Chromosomen entsprechend kleiner (Fig. 136—141). Die „Tetraden“, wie auch die übrigen Chromosomen, werden auch diesmal der Fläche nach geteilt (Fig. 138—140), und die Bilder beider Teilungen bieten überhaupt nichts, was eine Auffassung der einen derselben als einer Reduktions-, der anderen als einer Aequationsteilung rechtfertigen könnte. Da ich jedoch auf die komplizierten Chromosomenformen der Metaphasen nur wenig Gewicht legen kann, so möchte ich auch aus der Aehnlichkeit beider Teilungen keine entscheidenden Schlüsse ziehen.

Dazu kommt aber noch die Tatsache, daß auch die Prophasenbilder beider Teilungen sich völlig entsprechen, und daß auch vor der zweiten Reifungsteilung Vierergruppen vorkommen (Fig. 136). Solche doppelt längsgespaltene Chromosomen sind vor der ersten Reifungsteilung oft beschrieben worden. Wenn auch dabei ihr erstes Entstehen in verschiedener Weise erklärt wurde, so ist doch immer vorausgesetzt worden, daß die beiden rasch aufeinander folgenden Reifungsteilungen der Chromosomen längs diesen Spalten effektuiert werden sollten.

Daraus folgt aber weiter, daß am Ende der ersten Teilung nur noch eine einfache Längsspaltung der Chromosomen vor-

handen sein könnte, und nach der zweiten Teilung wäre keine Doppelheit derselben mehr zu erwarten.

Das Auftreten von „Vierergruppen“ in der Prophase der zweiten Reifungsteilung bei *Euteroxenos* läßt sich also nicht mit der eben erwähnten Auffassung ihrer Bedeutung in Einklang bringen. Ihre Entstehung läßt sich aber hier — wie auch vor der ersten Teilung — so erklären, daß die eine Spalte die Konjugationsebene der Doppelchromosomen bezeichnet, die andere aber den Plan der zunächst folgenden Teilung. — Gleichzeitig mit der Kontraktion der Chromosomen am Ende der Ruhepause ist auch eine Wiederaufnahme von Zwischensubstanz in dieselben geschehen. Und es bestätigt sich hier wieder, daß diese Zwischensubstanz wohl sehr dehnbar ist (Fig. 136 d, 137 1), daß sie aber bei der Teilung der Chromosomen mit gespaltet wird. Die Tochterchromosomen werden daher schon bei recht kurzer Entfernung durch eine klaffende Spalte voneinander getrennt (Fig. 136 c, 137 3).

Mit der Existenz von „Vierergruppen“ in der Prophase der zweiten Reifungsteilung steht es auch in bester Uebereinstimmung, daß die Chromosomen noch am Ende dieser Teilung ihre Doppelheit bewahrt haben. Dies läßt sich zwar nicht sicher konstatieren, solange nur die Teilungsfiguren selbst in Betracht gezogen werden. Die Chromosomen behalten nämlich bis zur Abschnürung der zweiten Polocyte immer noch ihre komplizierte Form bei (Fig. 140—141), und sichere Schlüsse lassen sich daher nicht aus denselben ziehen. Nur wo (wie in Fig. 139) in einem lang ausgezogenen Chromosom eine Längsspalte sichtbar ist, möchte ich derselben einige Bedeutung beilegen. In der Telophase dagegen (Fig. 142—145) machen die Chromosomen Umbildungen durch, die für unsere Frage von großer Bedeutung sind.

Zuerst geschieht, wie nach der ersten Teilung, eine Streckung der Chromosomen, und sowohl in der Polocyte wie im Ei selbst (Fig. 142a, b) tritt eine Doppelheit der Chromosomen jetzt sehr deutlich hervor. Dieses Stadium dauert aber nicht lange, indem auf Grundlage beider Tochterplatten bald eine Kernbildung eingeleitet wird. Sie geschieht im Ei und in der Polocyte in genau entsprechender Weise, nur etwas langsamer in der letzteren (vergl. Fig. 84; 86—88).

Vorkerne. Die Chromosomen, die vorher über die ganze Tochterplatte zerstreut waren, werden jetzt alle in einer Reihe angeordnet, so daß sie zusammen einen nahezu geschlossenen Ring

bilden, der meistens deutlich längsgespalten erscheint (Fig. 143). Dieser Ring wird stark kontrahiert, so daß auf einem folgenden Stadium alles Chromatin in einem kompakten, unregelmäßig geformten Klümpchen angesammelt ist, während sich um dasselbe herum eine rasch steigende Kernvakuole bildet (Fig. 144). Dann lösen sich die Chromosomen wieder aus ihrem festen Verband und werden bald, wie in Fig. 145 a, über den ganzen Kernraum zerstreut gefunden ¹⁾).

Eine Reihe junger Vorkerne sind in Fig. 145 a—c abgebildet. Man sieht hier immer noch eine auffallende Doppelheit der Chromosomen, die auch bei der netzförmigen Verteilung des Chromatins in den Liningerüstfäden zum Teil beibehalten wird. Wie schon im vorigen Abschnitt besprochen, wachsen beide Vorkerne rasch heran, und es wird in denselben eine große Menge Chromatinsubstanz abgelagert, die aber vor der ersten Furchungsteilung wieder zerfällt (Fig. 91—96). Die Doppelheit der Chromosomen wird während dieses Wachstums des Kerns meistens völlig unsichtbar.

Bei der Diminution des Wachstumschromatins treten die Chromosomen wieder deutlich hervor, und es zeigt sich jetzt wieder in denselben eine Längsspalte, die zuerst kaum sichtbar ist, später aber immer deutlicher hervortritt, bis zuletzt die erste Furchungsteilung dieser Spalte entlang effektiert wird (Fig. 97—99, 146—147).

Es läßt sich a priori die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die bei der Vorkernbildung zuerst sichtbare Spalte der Chromosomen mit der in der Prophase der ersten Furchungsteilung auftretenden identisch sei, wenn es auch sehr unwahrscheinlich scheint, daß die Trennung der Tochterchromosomen schon so früh geschehen sollte. Um diese Frage beantworten zu können, habe ich auch die Chromosomen der ersten Furchungsteilung genau untersucht.

Bei dieser Teilung geschieht keine Faltung der Chromosomen, sondern sie bewahren ihre fadenförmige Gestalt. Je nachdem die

1) Die Befruchtung ist, wie oben erwähnt, schon vor den Reifungsteilungen geschehen, und der Spermakern befindet sich auf diesem Stadium gewöhnlich in unmittelbarer Nähe des Eikerns (Fig. 88). Er besteht, wie dieser, zuerst nur aus einem kompakten Chromatinklumpchen; und sowohl die Bildung einer Kernvakuole, wie auch die weitere Entwicklung verläuft in beiden Vorkernen ganz parallel. Nur zuweilen läßt sich durch die Lage der Kerne der weibliche Vorkern vom männlichen unterscheiden.

Zugfasern auf der Mitte der Chromosomen oder terminal an denselben den stärksten Zug üben, können in der Metaphase Ring- und Achterbildungen, V-förmige oder stäbchenförmige Chromosomen zum Vorschein kommen (Fig. 147—150). (In meiner vorläufigen Mitteilung (1905) wurden einige Chromosomen aus der späten Prophase abgebildet, die von etwas zweifelhafter Natur sind. Ich habe sie damals als „Vierergruppen“ betrachtet, die hier zum drittenmal hervortreten sollten; später bin ich aber, bei der Betrachtung eines größeren Materiales, dazu gekommen, daß diese Deutung nicht unbedingt sicher ist. Es ließe sich nämlich wohl denken, daß eben auf dem Wege zur Ringbildung ein solches Stadium durchlaufen werden könnte, indem bei geeigneter Stellung der Chromosomen, als die erste Wirkung der an ihrer Mitte befestigten Zugfasern, eine Knickung derselben eintreten müßte.)

Eine sichere Entscheidung über die Natur der Spalten läßt sich überhaupt aus den Prophasenbildern der ersten Furchungsteilung nicht entnehmen. In der frühen Anaphase dieser Teilung ist jedoch auch in den Tochterchromosomen eine Längsspalte sichtbar (Fig. 148—149). Die Existenz dieser Spalte zeigt aber, daß in der Prophase eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen stattgefunden haben muß, auch wenn die eine Spalte wegen der Kontraktion der Chromosomen während der Metaphase verborgen war.

Die Längsspalte der Tochterchromosomen der ersten Furchungsteilung kann nur in der schon bei der Vorkernbildung vorhandenen Doppelheit der Chromosomen ihren Ursprung haben. Und die bei der Teilung effektuierte Spaltung der Chromosomen ist als eine der Prophase angehörige Neubildung zu betrachten.

Auch noch in den jungen Kernen des Zweizellenstadiums läßt sich spurweise eine Doppelheit der Chromatinfäden nachweisen. Sie scheint aber während der weiteren Furchung immer mehr zurückzutreten und in den Gewebszellen des Enteroxenos ist mir eine Doppelheit der Tochterchromosomen nie aufgefallen.

Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung die großen Bindewebszellen, von denen schon früher erwähnt wurde, daß sie trotz ihrer Ausscheidung der Fibrillensubstanz immer noch als embryonale Zellen zu betrachten wären. Sie gehören auch insofern der Keimbahn an, als sowohl die Oogonien wie auch die Spermatogonien auf Grundlage solcher Zellen entstehen. In diesen Zellen erhält sich auch die Doppelheit der Chromosomen länger als in den Gewebszellen; sie kann zuweilen hier so auf-

fallend sein (Fig. 151), daß man beim Anblick der Chromosomen einer solchen Zelle unwillkürlich eine Spermatoocyte am Ende der ersten Reifungsteilung vor sich zu haben glaubt.

Auch in den Oogonien läßt sich zuweilen eine Doppelheit der Tochterchromosomen nachweisen (Fig. 28). Meistens scheint jedoch hier die Verschmelzung beider Komponenten der Doppelchromosomen vollzogen zu sein.

In dieser Verbindung möchte ich auch über die Größenverhältnisse der Chromosomen bei *Enteroxenos* eine Bemerkung machen. Sämtliche Abbildungen der Taf. XXII sind in demselben Maßstab ausgeführt wie diejenigen der Taf. XVII. Und bei einem Vergleich der Figg. 146—150 einerseits mit Fig. 25—28 andererseits tritt der Größenunterschied der Chromosomen am Anfang und am Ende der Keimbahn stark hervor. Die Bindegewebszellen (Fig. 151) vermitteln auch hier den Uebergang von den ersten Blastomeren zu den Oogonien.

Ein Rückblick auf das eben beschriebene Verhalten der Chromosomen — von ihrer paarweisen Konjugation in der Synapsis an, durch Reifungsteilungen und Vorkernbildung weiter zu den Bindegewebszellen und den Oogonien der nächsten Generation — wird, glaube ich, meine schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnten Schlüsse rechtfertigen:

„Die Zahlenreduktion der Chromosomen geschieht bei *Enteroxenos* durch ihre parallele Konjugation in Synapsis. Die dadurch entstandene Doppelheit der Chromosomen geht weder in der ersten noch in der zweiten Reifungsteilung wieder verloren, sondern tritt noch in den Vorkernen deutlich hervor und verschwindet erst im Laufe der folgenden Zellgenerationen mit der völligen Verschmelzung der konjugierten Chromosomen.

Die konjugierten Chromosomen haben ihre Teilungsfähigkeit behalten; beide Reifungsteilungen sind somit als Aequationsteilungen zu betrachten, deren Bild jedoch durch die Doppelheit und die Größe der Chromosomen kompliziert wird. Das rasche Aufeinanderfolgen beider Teilungen trägt zu einer Größenreduktion der Doppelchromosomen bei; sie werden jedoch erst im Laufe vieler Zellgenerationen auf ihre ursprüngliche Größe reduziert.“

Diese Schlüsse lassen sich zwar nicht durch eine oder mehrere losgerissene Tatsachen beweisen; es ist wohl auch nicht ausgeschlossen, daß einzelne meiner Bilder in anderer Weise und zu Gunsten anderer Theorien gedeutet werden können, als ich es im

obigen getan habe. Wenn man aber die Bilder aller verschiedenen Stadien im Zusammenhang betrachtet, was für eine Erklärung dieser schwierigen Verhältnisse dringend geboten ist, dann glaube ich, wird man kaum eine andere Theorie aufstellen können, in der sich dieselben ungezwungen einordnen lassen.

Bei einem Reifungsmodus wie der oben beschriebene werden alle Chromosomen, väterliche sowohl wie mütterliche, auf die vier Enkelzellen einer Oo- resp. Spermatoocyte anscheinend ganz gleichmäßig verteilt. Es existiert also hier keine „Idenverteilung“ im WEISMANNschen Sinne; auch SUTTONS (1902) Aussage trifft hier nicht zu, wenn er die Bedeutung der Synapsis darin sieht, daß (p. 39) „the two chromosomes representing the same specific characters shall in no case enter the nucleus of a single spermatid or mature egg“.

In der Tat wird bei *Enteroxenos* kein greifbarer Anhaltspunkt zum Verständnis der Variabilität der Arten gefunden. Aber da wir noch weit von einem wirklichen Verständnis der verschiedenen Fragen über Vererbung und Variabilität entfernt sind, kann ich nichts Befremdliches in dem Gedanken sehen, daß die die Variabilität bedingende Konkurrenz zwischen den verschiedenen Qualitäten nur innerhalb der einzelnen Chromosomen vor sich gehen könnte, nicht also in einer so groben Weise, daß es mit unseren Hilfsmitteln direkt nachweisbar wäre.

Es ist von SUTTON (1903) und BOVERI (1904) auf die interessante Uebereinstimmung aufmerksam gemacht worden, die zwischen den möglichen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen beim Vorhandensein einer Reduktionsteilung, und dem MENDELSchen Gesetz über Pflanzenhybriden zu bestehen scheint. Und BOVERI hat auf die reichen Möglichkeiten hingewiesen, die eine „Verbindung der experimentellen Vererbungslehre mit Chromosomenuntersuchungen“ für die Förderung unserer Kenntnis des Chromatins in sich tragen würde. Doch möchte ich es als verfrüht ansehen, wenn SUTTON (1903) schon auf dem jetzigen Standpunkt der Vererbungslehre den Schluß gezogen hat (p. 247) „that the phenomenon of character reduction discovered by MENDEL is the expression of chromosome reduction“.

Jedes Chromosoma ist sicherlich, wie SUTTON selbst zugibt, als Träger vieler verschiedener Qualitäten anzusehen, und erst wenn der Nachweis erbracht wäre, daß gewisse Qualitätsgruppen und nicht nur einzelne Qualitäten in Uebereinstimmung

mit dem MENDELSchen Gesetz vererbt würden, erst dann würde auch ein direkter Rückschluß von den empirisch gewonnenen Resultaten der Vererbung auf das Vorhandensein einer Reduktionsteilung bei der Reifung der Keimzellen gerechtfertigt sein.

Innerhalb der einzelnen Chromosomen setzt SUTTON eine gewisse Unabhängigkeit der verschiedenen Qualitäten voraus, indem (p. 240) „the chromosome may be divisible into smaller entities, which — — may be dominant or recessive independently“.

Damit ist aber eine neue Möglichkeit für Variation gegeben, viel reicher als diejenige der Reduktionsteilungen. Unter dieser Voraussetzung einer unabhängigen Variabilität der einzelnen Qualitätenträger läßt sich auch ohne Zuhilfenahme einer Reduktionsteilung eine gewisse Gesetzmäßigkeit der Variationen erwarten.

Die bei der Befruchtung in einer Zelle vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromosomen behalten, wie wir durch die Untersuchungen von VAN BENEDEN (1883), RÜCKERT (1895), HÄCKER (1902) u. a. wissen, in den aufeinanderfolgenden Zellgenerationen ihre Selbständigkeit bei, bis endlich die homologen Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft am Ende der Keimbahn in der Synapsis paarweise konjugieren. Unter solchen Umständen läßt es sich wohl denken, daß sich im Laufe der Zellgenerationen der Keimbahn eine gewisse Variation der Chromosomen zeigen könnte, indem einzelne Qualitäten derselben etwas stärker, andere vielleicht schwächer würden. Dann würde aber die Konjugation der Chromosomen in verschiedenen Oo- resp. Spermatozyten auch verschiedene Resultate geben können.

Die zufälligen Variationen der Chromosomen oder einzelnen Qualitäten innerhalb der Keimbahn werden in auf- und absteigender Richtung wahrscheinlich gleich stark sein. Und unter der Voraussetzung, daß der stärkere Repräsentant einer Qualität nach der Konjugation der Chromosomen *dominierend*, der schwächere aber *recessiv* wird, muß ungefähr in der einen Hälfte der Keimzellen eines Individuums der betreffende väterliche Charakter (A), in der anderen der mütterliche (B) dominieren.

Bei der Paarung zweier Individuen mit solchen Keimzellen würden die verschiedenen Kombinationen der betreffenden Qualität dem MENDELSchen Gesetz folgen, indem sie in dem Verhältnis $AA + 2 AB + BB$ sich geltend machen würden.

Es läßt sich aber auch denken, daß der Unterschied zwischen beiden homologen Qualitäten nicht größer sei, als daß nach der Konjugation eine Zusammenwirkung zwischen ihnen stattfinden

könnte; in diesem Fall würde der betreffende Charakter bei den Abkömmligen gemischt auftreten.

Die verschiedenen Qualitäten einer und derselben Art möchten in dieser Beziehung auch unter sich verschieden sein, so daß in gewissen Organsystemen, z. B. auf dem Gebiete des Nervensystems, eine Zusammenwirkung der homologen Qualitäten nur in geringem Maße stattfinden könnte, während andere Organsysteme eine solche erlaubten. Dort würde dann schon bei geringem Uebergewicht die stärkere Qualität dominierend werden, und die Vererbung würde dem MENDELSchen Gesetz folgen, hier würden die väterlichen und die mütterlichen Charaktere gemischt vererbt werden.

Es läßt sich überhaupt, unter der Voraussetzung einer unabhängigen Variation der einzelnen Qualitäten eines Chromosoma, eine unendliche Reihe von Variationen vorstellen. Ich glaube auch, daß die in neuerer Zeit gewonnenen Resultate der experimentellen Vererbungslehre (DE VRIES, BATESON, CASTLE u. a.) sich viel leichter ohne Annahme einer Reduktionsteilung als mit einer solchen erklären lassen. Jedenfalls lassen sich die vielen Ausnahmen von den durch Massenuntersuchungen gewonnenen Vererbungsgesetzen, sowie die atavistischen Rückschläge, nur unter Voraussetzung eines lebhaften Qualitätenaustausches zwischen den konjugierenden Chromosomen auf eine Reduktionsteilung zurückführen. Mit der steigenden Innigkeit der Konjugation wird aber der physiologische Unterschied zwischen den beiden Begriffen Reduktions- und Aequationsteilung auch allmählich verschwinden, indem es für die Vererbung ein ähnliches Resultat geben würde, ob die zwei konjugierten Chromosomen nach eingreifendem Qualitätenaustausch in einer Reduktionsteilung wieder auseinander weichen, oder ob das ganze Doppelchromosoma durch eine Aequationsteilung halbiert wird.

Ich glaube also in den Resultaten der experimentellen Vererbungslehre gegen eine generelle Bedeutung des für Enteroxenos im obigen beschriebenen Teilungsmodus keinen Einwand zu finden, zwar aber auch keinen bestimmten Hinweis zu Gunsten derselben.

Es bleibt nun noch übrig, durch einen Vergleich mit den morphologischen Resultaten anderer Autoren die Tragweite meiner Befunde zu untersuchen.

A. und K. E. SCHREINER (1904, 1905) stimmen, trotz wesentlicher Unterschiede in der Begründung, mit MONTGOMERY (1905) darin überein, daß sie die erste Reifungsteilung als eine Reduktionsteilung betrachten, und zwar nicht nur bei den von ihnen

selbst untersuchten Objekten, sondern im allgemeinen bei den verschiedensten Tieren- und Pflanzenformen¹⁾. Und wenn MONTGOMERY (1905, p. 188) nach kritischer Behandlung der Reifungsliteratur der letzten Dezennien den Schluß zieht, daß „maturation phenomena are all of the pseudomitotic type of KORSCHOLT, and only of the praereductional kind“, dann scheint eine Verallgemeinerung der bei *Enteroxenos* konstatierten Verhältnisse schon im voraus ausgeschlossen.

Doch zeigt es sich bei genauer Untersuchung, daß die Annahme des allgemeinen Vorkommens einer Reduktionsteilung sich aus den bis jetzt vorliegenden Tatsachen nicht sicher begründen läßt, und daß die Frage nach der Natur der Reifungsteilungen kaum bei einem einzigen Objekt, und noch lange nicht bei allen, endgültig beantwortet worden ist²⁾.

Bei einem Vergleich mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* müssen in erster Reihe die Mollusken betrachtet werden. Auf Grundlage der Abbildungen von BOLLES LEE (1897), MURRAY (1898), MEVES (1902), PROWAZEK (1902) und CONKLIN (1902) halten A. und K. E. SCHREINER (1905) bei dieser Gruppe eine „Trennung der Einzelchromosomen in der ersten Reifungsteilung“ für wahrscheinlich. Nach eingehender Untersuchung derselben Zeichnungen kann ich ihnen hierin aber nicht beistimmen.

Bei allen in den erwähnten Arbeiten beschriebenen Mollusken zeigen die Chromosomen während der Reifungsteilungen einen ähnlichen Bau wie bei *Enteroxenos*. Es kommen drei- und viereckige Chromosomen sowohl am Anfang wie auch am Ende beider Teilungen vor. Wie an *Enteroxenos* gezeigt, lassen sich aber aus solchen Chromosomenformen weder in der einen noch in der anderen Richtung Schlüsse ziehen, solange nicht auch ihre Umbildungen am Anfang und am Ende beider Teilungen verfolgt worden sind.

CONKLIN (1902) sagt auch selbst in seiner Beschreibung der Reifungsteilungen bei *Crepidula*, daß (p. 13): „one might as well speak of the ‚longitudinal‘ or ‚transverse‘ division of a cube or

1) Auch von GRÉGOIRE (1905) werden ähnliche Anschauungen vertreten.

2) Nach den neuesten Untersuchungen von A. und K. E. SCHREINER (Vortrag in Biol. Selsk., Kristiania, März 1906) scheint es, daß sie in *Tomopteris* ein Material gefunden haben, wo sich die Chromosomen durch alle Stadien der Reifung der Keimzellen genau verfolgen lassen. Und sie finden hier ihre frühere Annahme einer Reduktionsteilung bestätigt.

a sphere as of these chromosomes. It is impossible, therefore, to determine whether or not reduction in the sense of WEISMANN takes place in this case.“

Wegen der äußeren Aehnlichkeit der Chromosomenformen scheint es mir sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht bewiesen, daß die Verhältnisse bei den übrigen Mollusken in derselben Weise zu deuten sind wie bei *Enteroxenos*.

Eine weitere Verallgemeinerung meiner Resultate würde zur Zeit noch nicht begründet sein. Doch möchte ich hier bemerken, daß ihre Gültigkeit auch für andere Tiergruppen durch die bis jetzt vorliegenden Tatsachen keineswegs ausgeschlossen ist. Eine völlige Verschmelzung der konjugierten Chromosomen läßt sich nämlich auch da voraussetzen, wo in den folgenden Zellgenerationen keine Doppelheit deutlich zu Tage tritt. Und diejenigen Fälle, wo in beiden Reifungsteilungen typische Längsteilungen beschrieben worden sind, — außer bei den Phanerogamen auch bei *Ascaris* (BOVERI 1887 b, BRAUER 1892 a), bei Insekten (DE SINÉTY 1901) bei Wirbeltieren (MOORE 1896, MEVES 1897, JANSSENS und DUMEZ 1903), — lassen sich ebenso gut als Beispiele einer Verschmelzung der konjugierten Chromosomen mit nachfolgenden Aequationsteilungen wie als Beispiele eines Auseinanderweichens derselben in einer Reduktionsteilung ansehen.

Auch von A. und K. E. SCHREINER wird, wie sie selbst zu geben, in ihren Befunden bei *Myxine* kein absoluter Beweis für die Existenz einer Reduktionsteilung gebracht. Sie haben sogar Bilder vorgefunden, die darauf hindeuten könnten, daß (p. 270) „die Chromosomen der Spermatiden“ ebenso „wie die der Spermatocyten erster und zweiter Ordnung aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte zusammengesetzt“ wären — wie man sieht, genau dieselbe Auffassung, zu der ich bei *Enteroxenos* gekommen bin, und die in meiner vorläufigen Mitteilung kurz vor dem Erscheinen der SCHREINERSCHEN Arbeit veröffentlicht wurde.

Wie schon oben erwähnt, besteht doch, meiner Meinung nach, zwischen einer Reduktionsteilung nach Qualitäten austausch der konjugierenden Chromosomen und einer Aequationsteilung nach völliger Verschmelzung derselben kein Wesensunterschied, und es ließe sich wohl denken, daß innerhalb der Organismenwelt verschiedene Stufen repräsentiert sein könnten, zuerst vielleicht eine Kopulation ohne Substanz austausch, nur von teilungsmechanischer Bedeutung (*Ophryotrocha*, KORSCHOLT 1895), dann die mehr in-

time parallele Konjugation mit Steigerung bis zur völligen Verschmelzung der Chromosomen.

Eine Doppelheit der Chromosomen ist auch schon früher beobachtet worden, von VAN BÉNEDEN (1883) in der Anaphase der ersten Furchungsteilung bei *Asc. meg.* und von FLEMMING (1887) ausnahmsweise auch in den Gewebezellen bei Amphibien. In einer eben erschienenen Mitteilung von MARCUS (1905) wird auch bei *Asc. mystax* eine Doppelheit der Chromosomen der Vorkerne beschrieben. Dieselben sollen aber hier durch Vierteilung von „Oktaden“ entstanden sein, in einer solchen Weise, „daß kein Zweifel sein kann, daß eine echte Reduktion im Sinne WEISMANN'S stattgefunden hat“.

Ob diese Auffassung in den Verhältnissen bei *Ascaris* eine wirkliche Stütze findet, läßt sich aus der kurzen Mitteilung nicht ersehen; wenn aber der Verfasser auch meine Befunde bei *Enteroxenos* in ähnlicher Weise deuten möchte, dann muß ich bestimmt hervorheben, daß seine Auffassung sich mit meinen, schon in der vorläufigen Mitteilung (1905) beschriebenen Resultaten in keiner Weise vereinigen läßt.

E. Das Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen.

Bei der obigen Beschreibung der Reifungsteilungen bei *Enteroxenos* sind die Nukleolen nur wenig berücksichtigt worden. Ich möchte daher hier kurz meine Befunde in Betreff des Verhältnisses zwischen Chromosomen und Nukleolen zusammenstellen, wenn ich auch keine speziell auf die Nukleolen gerichteten Untersuchungen vorgenommen habe.

Bei der Betrachtung der nacheinander folgenden Generationen der Keimzellen haben wir gefunden, daß die Nukleolen in ihrer Existenz zur Kernbildung in einem gewissen Verhältnis stehen, indem sie in jeder Zellgeneration bald nach dem Auftreten der Kernvakuole gebildet werden und wieder vor der Auflösung der Kernmembran plötzlich verschwinden.

In der kurzen Pause zwischen den beiden Reifungsteilungen zeigen sich jedoch keine Nukleolen, trotzdem in den männlichen Keimzellen auch diesmal eine Kernvakuole gebildet wird. Der Kern dieser Zellgeneration, der Spermatoocyten II, unterscheidet sich aber auch dadurch von dem gewöhnlichen Verhalten, daß die

Chromosomen noch innerhalb der Kernmembran ihre morphologische Begrenzung bewahren. Und es scheint aus mehreren Tatsachen sicher hervorzugehen, daß Nukleolen und Chromosomen in ihrem Auftreten voneinander abhängig sind.

Bei *Enteroxenos* findet sich typisch nur ein Nucleolus in jedem ausgewachsenen Kern. Derselbe kann aber in zwei verschiedenen Weisen entstehen, entweder in einem Knotenpunkt des Kerngerüsts (Fig. 18, 31—32, 157), oder, wie es in beiden Vorkernen der Fall ist, in größerer Anzahl und in Verbindung mit den einzelnen Chromosomen (Fig. 145 b—c). In beiden Fällen scheint es sicher, daß die Nukleolen als Ausscheidungsprodukte der Chromosomen aufzufassen sind. Es fragt sich nun, ob sie als eine Art Exkrete keine Rolle mehr zu spielen haben, oder ob sie für die Zelle und speziell für das Leben der Chromosomen von weiterer Bedeutung sind.

Gegen die erstere Annahme sprechen die auffallenden chemischen Umbildungen, die sich in der Vakuolisierung des Nucleolus erkennbar machen, sowie sein starkes Wachstum in den Oocyten I; auch nachdem der Nucleolus im Wachstumskern von seiner Verbindung mit den Chromatinfäden gelöst und in das Innere des Kerns hineingesunken ist, nimmt er noch fortwährend an Größe zu (vergl. Fig. 48 u. 55).

Es scheint auch sehr wahrscheinlich, daß die Chromosomenbildung wieder von der Auflösung des Nucleolus abhängig ist. Dies ist doch nicht so zu verstehen, daß die Chromosomen aus dem Nucleolus ihren Ursprung nehmen sollten; denn die Kontinuität der Chromatinsubstanz läßt sich in jeder Zellgeneration ohne Schwierigkeit verfolgen. Aber die Kontraktion der chromatischen Fädchen und das Auftreten der Zwischensubstanz der Chromosomen tritt in sämtlichen von mir untersuchten Zellgenerationen bald nach der Auflösung des Nucleolus ein und scheint mit derselben in ursächlicher Verbindung zu stehen (Fig. 21—23, 50—59, 94—97, 163—166). In den Oocyten I ist es besonders auffallend, wie die beiden Komponenten eines Doppelfadens vor diesem Stadium deutlich voneinander getrennt sind und sogar oft erheblich auseinanderweichen können; bald nach dem Verschwinden des Nucleolus aber werden sie durch die als Kittmasse dienende Zwischensubstanz dicht miteinander verbunden.

Nach dem Obigen würde ich mir das Verhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen in folgender Weise vorstellen: Am

Ende jeder Teilung werden innerhalb der jungen Kernvakuolen aus den Chromosomen gewisse Stoffe ausgeschieden, die zur Bildung eines Nucleolus zusammenfließen. Das typische Verhalten ist, daß die Nukleolenbildung erst nach dem Erscheinen eines Kernnetzes einsetzt; die ausgeschiedenen Stoffe sammeln sich dann in einem Knotenpunkt des Netzwerkes. In den Vorkernen aber kann man schon auf einem Stadium, wo die einzelnen Chromosomen noch erkennbar sind, die Nukleolenbildung wahrnehmen, und zwar als tropfenförmige Anschwellungen an den Chromosomen (Fig. 145 b n)¹⁾. Später fließen jedoch auch hier die getrennten Anlagen zu größeren Nukleolen zusammen (Fig. 145 c), die sich endlich zu einem einzigen vereinigen (Fig. 91—94).

Die Nukleolen scheinen die Fähigkeit zu haben, auch aus dem Kernsaft gewisse Stoffe aufzunehmen, wodurch sie stark anwachsen können. Innerhalb derselben finden chemische Veränderungen statt, die sich in einer Vakuolisierung der Nucleolussubstanz Ausdruck geben, und als Endprodukt dieser chemischen Umsetzungen wird dann zuletzt im Innern des Nucleolus eine Substanz vorliegen, die für die Chromosomenbildung von Bedeutung ist.

Diese Substanz ist in den an Zahl und Größe zunehmenden Vakuolen des Nucleolus enthalten; sie wird aber nicht direkt auf die Chromosomen übergeführt, sondern nur bei der Auflösung (Explosion?) des Nucleolus mit dem Kernsaft vermischt. Aus diesem wird sie dann wieder von den Chromatinfäden aufgenommen und in die Zwischensubstanz umgebildet, die bei der Kontraktion und Ausformung der Chromosomen eine wesentliche Rolle spielt.

Nach vollendeter Teilung wird dann wieder diese Substanz, nebst anderen Stoffen, von den Chromosomen ausgeschieden, um während der Kernruhe innerhalb des Nucleolus chemisch verarbeitet und für die folgende Teilung bereit gehalten zu werden.

Zu Gunsten dieser Annahme, daß die Zwischensubstanz der Chromosomen aus dem Nucleolus herstamme, spricht auch die Tatsache, daß eben in den Oocyten I, wo die Vakuolenbildung im Nucleolus ungemein stark war, auch die Zwischensubstanz eine außerordentliche Entwicklung zeigt.

Zwischen beiden Reifungsteilungen werden keine Nukleolen gebildet; nur wird, wie wir gesehen haben, die Zwischensubstanz

1) Ein ähnliches Entstehen der Nukleolen ist von BOVERI (1888) auch in den Vorkernen bei *Ascaris* beschrieben worden.

der Chromosomen abgegeben, aber nach einer kurzen Ruhepause anscheinend wieder von denselben aufgenommen. Das verfrühte Auftreten von Nukleolen bei der Vorkernbildung mag wohl mit ihrem völligen Fehlen bei dem vorhergehenden Ruhestadium in Zusammenhang stehen.

Kap. IV. Umbildung der Spermatiden in Spermien.

Mit dem Abschluß der Reifungsteilungen ist die Entwicklung der weiblichen Keimzellen, deren spezielle Differenzierung in einer früheren Zellgeneration vor sich gegangen ist, vollendet, diejenige der männlichen aber nicht. Die aus der zweiten Reifungsteilung herkommenden Spermatiden haben noch eingreifende Veränderungen zu erleiden, um in die befruchtungsfähigen Spermien umgebildet zu werden. Diese Umbildung der Spermatiden wurde schon in einer vorläufigen Mitteilung (1904) beschrieben; ich werde daher hier nur an der Hand einer größeren Anzahl von Abbildungen (Taf. XXIII, Fig. 178–201) die Hauptpunkte meiner Befunde etwas näher erörtern.

Enteroxenos bildet für eine Untersuchung der Spermien insofern kein günstiges Objekt, als die Untersuchung von lebendem Material mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Die Hodenanlage ist so klein, und die Tiere sterben, nachdem sie aus dem Wirtstiere herausgenommen sind, so bald ab, daß es kaum möglich ist, eine systematische Untersuchung lebender Zellen vorzunehmen. Man muß nur jedesmal diejenigen Stadien rasch abbilden, die einem zufällig zu Gesicht kommen. Da auch das Einsammeln des Materials oft mit Schwierigkeiten verbunden ist, habe ich es nicht für zweckentsprechend gehalten, auf diesen Punkt großes Gewicht zu legen.

Der ungenügende Zugang von lebendem Material hat sich in zwei Richtungen besonders bemerkbar gemacht, erstens in Bezug auf die cytoplasmatischen Bestandteile der Spermien, die Mitochondrien und das Perforatorium, zweitens auch in Bezug auf ihre äußere Form, besonders auf den späteren Umbildungsstadien. Die Bilder verschieden fixierter Präparate unterscheiden sich nämlich in diesen Punkten so sehr voneinander, daß es sich nur durch eine eingehende Kontrolle mit lebendem Material feststellen ließe, welche Bilder den wirklichen Verhältnissen am nächsten liegen.

Dies zeigt sich deutlich bei Betrachtung einer Reihe Abbildungen von nahezu reifen Spermien, die in verschiedener Weise

fixiert sind, Fig. 196 aus ZENKER-, Fig. 198—199 aus FLEMMING-Fig. 200—201 aus HERMANN-Material. Die letzteren unterscheiden sich sehr wenig von den lebenden Spermien, doch läßt sich eine schwache Kontraktion ihres Kopfes spüren, und diese Kontraktion steigt nach der Behandlung mit FLEMMINGS und ZENKERS Flüssigkeiten bis zur völligen Entstellung der Spermien. Nach Behandlung mit Sublimatessig war die Kontraktion noch mehr auffallend als in dem ZENKER-Material (s. Textfig. B, p. 249); der Kopf der Spermien war völlig kugelförmig und das Perforatorium entweder ganz vom Kopf abgelöst oder saß nur noch als kleines Anhängsel daran¹).

Meine Untersuchung konnte also über die erwähnten Punkte keine sicheren Aufschlüsse geben. Dagegen stimmen alle meine Präparate in Betreff der für diese Arbeit viel wichtigeren Fragen über die Umbildungen des Chromatins und der Centrosomen überein, einerlei, ob sie in Sublimat- oder Osmiumgemischen fixiert sind, ob sie die Mitochondrien zum Vorschein bringen oder nicht. Ich glaube daher über diese Punkte sichere Resultate erreicht zu haben; die folgende Darstellung wird auch hauptsächlich darauf gerichtet sein, das Schicksal des Kernes und der Centrosomen der Spermatiden zu erörtern.

Der Verlauf der Spermatocytenteilungen wurde schon in einem früheren Kapitel kurz behandelt, und wir haben daselbst auch das erste Entstehen der Spermatiden als ganz typische, mit den auch anderen Zellgenerationen zukommenden Bestandteilen versehene Zellen verfolgen können (Fig. 176—177).

Die jungen Spermatiden sind gewöhnlich durch ihren großen, stark angeschwollenen Kern mit peripher gelagerten Chromosomen leicht erkennbar (Fig. 16 *Spt*, Fig. 177, 180, 181). Das Cytoplasma umgibt als eine verhältnismäßig dünne Kugelschale den Kern. An der einen Seite des Kernes sieht man eine Verdichtung des Cytoplasma, die Sphäre (Fig. 177), die aber nicht scharf

1) Wenn ich trotz der starken Kontraktion der Spermien nach Behandlung mit ZENKERScher Flüssigkeit doch eine Serie dieses Materials meinen Abbildungen der Spermatiden zu Grunde gelegt habe (Fig. 178—201), so ist dies in dem verschiedenen Färbungsvermögen des Materials begründet. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin gelingt nämlich nach HERMANN-Fixation nur sehr schlecht; einzelne Stadien werden überhaupt nicht gefärbt und sind also hier völlig unzugänglich. Und da die äußeren Formverhältnisse für mich weniger Interesse hatten als die inneren Umbildungen, habe ich das ZENKER-Material vorgezogen.

begrenzt ist; die Centrosomen sind innerhalb derselben zu suchen (Fig. 177, 179 *C*) und die Mitochondrien in ihrer nächsten Umgebung (Fig. 178—180, 186 *M*).

Wie schon oben erwähnt, behalten die Centrosomen in den Spermatiden nicht diejenige Lage bei, die sie während der letzten Reifungsteilung eingenommen haben, sondern sie werden durch die Kontraktion der Zentralspindel einander etwas genähert (Fig. 176). Die Lage der Centrosomen in der Spermatide scheint somit nicht von vornherein bestimmt; sie bleiben eben da liegen, wo sie bei der Auflösung der Zentralspindel angelangt waren. Wenn aber dies geschehen ist, dann scheint auch damit die zukünftige Lage aller anderen Bestandteile der Spermien gegeben. Sie scheinen nämlich in ihrem weiteren Verhalten von den Centrosomen abhängig zu sein, und die Stelle der Spermatiden, wo die Centrosomen sich befinden, kann schon von vornherein als der hintere Pol derselben bezeichnet werden.

Wir werden im folgenden die Umbildungen der einzelnen Bestandteile der Spermatiden getrennt betrachten.

Der Kern. Bei der zweiten Reifungsteilung treten in jeden Tochterkern 17 Chromosomen hinein, um die sich eine rasch wachsende Kernvakuole bildet (Fig. 176). In diesem Kern ist, wie auch auf dem entsprechenden Stadium der weiblichen Keimzellen, eine Doppelheit der Chromosomen zuerst erkennbar; aber bald werden die Chromosomen so stark umgebildet, daß jede Spur ihrer früheren Struktur verschwindet.

Sie werden zuerst unregelmäßig über die innere Kernoberfläche zerstreut, sammeln sich aber bald am hinteren Kernpol. Die Chromatinsubstanz löst sich hier zu einer allem Anschein nach zähflüssigen Masse auf, die die hintere Hälfte des Kernes dicht anfüllt (Fig. 179, 182). Seine vordere Hälfte ist dagegen ganz hell und scheint mit hyalinem Kernsaft angefüllt.

Bald aber nimmt das Kernvolumen ab, indem sich eine Verringerung in der Menge des Kernsaftes zeigt. Der vordere helle Teil des Kernes nimmt dadurch fortwährend an Größe ab (Fig. 184—185), und zuletzt findet man den jetzt relativ kleinen Kern ganz mit der durch Eisenhämatoxylin grau gefärbten Chromatinsubstanz angefüllt (Fig. 186—188).

Während dieser Zeit erfolgt augenscheinlich auch eine Konzentration des Chromatins, was sich durch eine erhöhte Färbungsfähigkeit kundgibt, und zwar wird dieser Prozeß an der Peripherie des Kernes eingeleitet (Fig. 189). Die Konzentration scheint

nicht ganz gleichmäßig zu geschehen, und der Kern hat daher auf diesen Stadien oft ein eigentümliches mosaikartiges Aussehen (Fig. 190—191). Bald wird aber die ganze Grenzschicht des Kernes verdichtet und — in ZENKER-Präparaten — von Eisenhämatoxylin völlig schwarz gefärbt, während das Innere derselben heller erscheint (Fig. 192—196).

Während diese Umbildungen im Inneren des Kernes vor sich gegangen sind, hat er auch seine endliche äußere Form angenommen. Wie schon oben erwähnt, geben aber meine Abbildungen über diesen Punkt keine sicheren Aufschlüsse, und ich kann nur auf das endliche Resultat der Formveränderungen hinweisen, das in den HERMANN-Präparaten (Fig. 200—201) zu Tage tritt.

Der schmal-ovale Kern ist hier am hinteren Ende schwach verbreitert, während er nach vorn in das kegelförmig zugespitzte Perforatorium kontinuierlich übergeht. Der Kern wird in HERMANN-Präparaten hellbräunlich gefärbt, doch sieht man peripher am hinteren Ende desselben gewöhnlich ein Paar dunkler gefärbte Streifen (Fig. 201), die doch in ihrem Auftreten nicht ganz konstant sind.

Eine Eigentümlichkeit der völlig reifen Spermien ist eine kleine, stark lichtbrechende Blase, die asymmetrisch in der vorderen Hälfte des Kernes liegt (Fig. 201 b) und die auf früheren Stadien nicht wahrnehmbar ist.

Centrosomen¹⁾. Nach der Trennung der aus einer Spermatocyte stammenden Spermatiden liegen die Centrosomen nahe der Zellmembran, und zwar so, daß ihre Verbindungslinie senkrecht auf der Oberfläche der Zelle steht. Das äußere, distale, Centrosoma berührt die Zellmembran, und von der Berührungsstelle wächst bald ein dünner und zunächst auch ganz kurzer Schwanzfaden über die Zelloberfläche hinaus hervor (Fig. 177, 179).

Bald werden auch die Centrosomen selbst in einer Weise umgebildet, die sie als Grundlage für die charakteristische Ausformung des ganzen Mittelstückes der Spermien dienen läßt.

Das distale Centrosoma gibt seine kugelige Gestalt auf und wächst zu einem Stäbchen aus, das sich mit Beibehaltung

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1904) habe ich mit MEVES die Doppelkörnchen der Spermatiden als „Zentralkörnchen“ bezeichnet. In Uebereinstimmung mit meinen Erörterungen im vorigen Kapitel werde ich sie jedoch hier mit dem richtigeren Namen „Centrosomen“ benennen.

seiner Ansatzstelle an der Zellmembran gegen den hinteren Pol des Kernes hinein verlängert (Fig. 180—182). Es bildet somit die Grundlage für den Achsenfaden der Spermien.

Das Hervordrängen des Achsenfadens hört mit seiner Berührung der Kernmembran noch nicht auf, sondern er scheint noch eine Strecke in den Kern hineinzuwachsen¹⁾ (Fig. 183, 185).

Am hinteren Kernpol bildet sich um die Eintrittsstelle des Achsenfadens herum eine ringförmige Verdichtung der Kernmembran (Fig. 186), die bald als eine kompakte Platte den Achsenfaden dicht umschließt (Fig. 187—189). Dadurch scheint der Achsenfaden an seiner Eintrittsstelle in den Kern fixiert, und sein weiteres Wachstum muß sich daher in einer Verlängerung seines außerhalb des Kernes liegenden Teiles Ausdruck geben. Das hintere Ende des Achsenfadens ist aber auch schon fixiert, und zwar an der Zellmembran; bei seinem rasch vorschreitenden Wachstum wird daher das Cytoplasma um den Achsenfaden herum zipfelförmig ausgezogen (Fig. 190—194).

Gleichzeitig mit der Bildung des Achsenfadens ist auch das proximale Centrosom in eigentümlicher Weise umgebildet worden.

Es wird schon früh in 2 Körnchen geteilt (Fig. 180—181), zwischen denen der Achsenfaden in die Zelle hineinwächst (Fig. 182). Nach der ersten Teilung folgt bald eine zweite, und bei günstiger Lage der Spermatozoiden sieht man auf wenig späteren Stadien um den Achsenfaden herum 4 Körnchen, die als die Ecken eines winzigen Quadrates hervortreten (Fig. 183—185).

Die Entstehung dieser 4 Körnchen, die ich als Ringkörnchen bezeichnet habe (1904), aus den 2 primären habe ich zwar nicht durch direkte Beobachtung feststellen können. Doch läßt sich, glaube ich, in keiner anderen Weise der Uebergang von dem Stadium der Fig. 181 zu demjenigen der Fig. 183 erklären. Die Untersuchung der Centrosomen ist auf diesem Stadium mit großen Schwierigkeiten verbunden. Der Abstand zwischen dem hinteren Kernpol und der Zellmembran ist noch recht kurz, und die Centrosomenderivate sind überhaupt nur bei günstiger Lage der Spermatozoiden einer näheren Analyse zugänglich; es war mir daher auch nicht möglich, zu entscheiden, ob in

1) Ob er dabei die Kernmembran vor sich her schiebt und also von derselben bedeckt wird, oder ob er die Membran durchdringt, läßt sich in meinen Präparaten nicht entscheiden.

Stadien wie Fig. 182 nur 2 Körnchen vorhanden sind, oder 4, die sich in der Weise decken, daß nur 2 sichtbar sind. Doch finde ich es wahrscheinlich, daß die zweite Teilung des proximalen Centrosoma gleich nach der ersten folgt, wenn die Körnchen noch dicht aneinander gelagert sind.

Wie dem nun auch sein mag, sicher ist es, daß von dem Stadium der Figg. 183, 184 an, der Achsenfaden immer von dem erwähnten kleinen Körnchenquadrat umgeben ist. Bald zeigt sich auch ein System sehr feiner, cytoplasmatischer Fädchen, die eine Verbindung zwischen den 4 Ringkörnchen, sowie auch zwischen jedem von diesen und den beiden Enden des Achsenfadens bilden (Fig. 185—194). Wie schon in der vorläufigen Mitteilung erwähnt, glaube ich, daß diese Fädchen cytoplasmatischen Ursprungs sind, daß sie aber unter Einwirkung der Centrosomenderivate entstanden sind; darauf deutet die völlige Abhängigkeit ihrer Anordnung von der Stellung der Ringkörnchen hin.

Während der weiteren Entwicklung der Spermatiden behalten die Fädchen ihre Insertionspunkte an den Ringkörnchen und dem Achsenfaden, und das Fadensystem muß dann auch mit dem letzteren in die Länge wachsen. Dabei wird der Abstand des Körnchenquadrats von der Kernmembran kaum verlängert, sondern die ganze Größenzunahme fällt auf den hinteren Teil des Fadensystems (Fig. 187—194). Ausnahmsweise habe ich auch Spermatiden gefunden, in denen keine Ringkörnchen sichtbar waren (Fig. 192); die Fädchen sind aber auch hier normal entwickelt, und es ist wahrscheinlich, daß die Körnchen zwar auch hier vorhanden sind, daß sie aber dem Kern zu dicht anliegen, um als selbständige Gebilde wahrnehmbar zu sein.

Das cytoplasmatische Fadensystem bildet um den Achsenfaden herum ein zuerst offenes Gerüst, das aber auf späteren Stadien in eine zusammenhängende *Umhüllungs-membran* umgebildet wird, die eine Zeitlang die vierseitige Form des Fadensystems behält (Fig. 197b). Durch diese Umhüllungs-membran wird eine innere Lage von mehr homogenem Cytoplasma von dem äußeren mehr körnigen getrennt, und es wird auch durch diese Membran die äußere Begrenzung des Mittelstückes der Spermien bezeichnet.

Die 4 Ringkörnchen, die auf späteren Stadien immer weniger hervortreten, bleiben voneinander getrennt bis zu einem Stadium, wo die Spermien bereit sind, aus dem überflüssigen Cytoplasma der Spermatiden auszuwandern (Fig. 196a). Dann werden sie um

den Achsenfaden dicht zusammengezogen und bilden, wahrscheinlich unter Anlagerung der Mitochondrien, eine ringförmige Platte, die den Hals der Spermien von ihrem Mittelstück trennt (Fig. 196 b *R*).

Mitochondrien. Obgleich ich, wie schon oben erwähnt, in Betreff der Mitochondrien keine ganz befriedigenden Resultate erreicht habe, möchte ich doch ihr Verhalten in der in Figg. 178–197 eben abgebildeten Serie mit einigen Worten besprechen. Die Bilder dieser Serie sind insofern auch in Betreff der Mitochondrien zuverlässig, als dieselben während der Reifungsteilungen (Fig. 198 *M*) hier genau dieselbe Größe und Form haben wie in den lebenden Zellen.

In den jungen Spermatischen werden die Mitochondrien in einem Haufen um die Sphäre herum vorgefunden; später werden sie aber außerhalb des Zentralapparates der Spermatische in einer tonnenförmigen Lage eingeordnet (Fig. 186), oder sie werden über einen größeren Raum der Zelle unregelmäßig zerstreut (Fig. 187 bis 188). Sie sind jedoch immer nur außerhalb der Umhüllungs-membran zu finden, und scheinen mit der vorschreitenden Entwicklung der Spermatische immer feinkörniger zu werden.

Es folgen nun mehrere Stadien (Fig. 190–193), in denen die Mitochondrien in meinen Präparaten völlig unsichtbar sind; entweder müssen sie hier so fein im Cytoplasma verteilt sein, daß sie unter den Körnchen desselben nicht erkennbar sind, oder ihre chemische Zusammensetzung muß verändert sein, so daß sie eben auf diesen Stadien leichter aufgelöst werden als früher.

Auf dem Stadium der Fig. 195 kommen jedoch außerhalb der Umhüllungs-membran wieder eine Menge ganz feiner Körnchen zum Vorschein, und zwar jetzt in bestimmter Anordnung, indem sie der Umhüllungs-membran dicht angelagert werden. Diese Anlagerung findet zuerst am hinteren Ende des Mittelstückes statt (Fig. 194), und von dieser Stelle an breitet sich die „chondriogene Hülle“ (BENDA) in Form eines Spiralfadens nach vorn zu aus (Fig. 195–198). Der Spiralfaden tritt besonders nach Fixierung in FLEMMINGScher Flüssigkeit deutlich hervor, doch kaum so scharf, wie er in den beiden Abbildungen Fig. 189–199 ausgefallen ist.

Trotzdem ich, wie aus dem Obigen hervorgeht, die Mitochondrien nicht bis zur Bildung des Spiralfadens kontinuierlich verfolgen konnte, glaube ich doch in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen von BENDA (1897–1902) eine Kontinuität zwischen beiden voraussetzen zu dürfen. Diese Annahme erhält auch in

meinen Präparaten eine — zwar negative — Bestätigung; in Fig. 200 und 201 nämlich, die aus einer mitochondrienfreien Serie genommen sind, ist, wie man sieht, auch keine Spur eines Spiralfadens vorhanden.

Perforatorium. In Betreff des ersten Ursprungs des Perforatoriums kann ich nur sagen, daß es aus den nächsten Umgebungen der Centrosomen her stammt, also sehr wahrscheinlich aus der Sphäre. Sowohl im lebenden als im fixierten Material habe ich mehrmals in den jungen Spermatischen ein bläschenförmiges Gebilde in unmittelbarer Nähe des Sphärenapparates vorgefunden (Fig. 182). Dasselbe wird auf späteren Stadien immer näher an dem vorderen Kernpol angetroffen, und überall scheint es sich der Kernmembran dicht anzuschmiegen (Fig. 184—188). Am vorderen Kernpol angelangt, bleibt das Bläschen liegen und bildet sich hier in das schmal-kegelförmig ausgezogene Perforatorium der reifen Spermien um (Fig. 195—201 *P*). Wie oben erwähnt, lassen sich die einzelnen Schritte dieser Umbildung in meinen Präparaten nur schlecht verfolgen, und ich darf nicht behaupten, daß meine Abbildungen in Betreff der Form des Perforatoriums immer die wahren Verhältnisse wiedergeben.

Wir haben im obigen die Entstehung aller charakteristischen Teile der Spermien verfolgt. Ihr Kopf ging unter eigentümlicher Umbildung der Chromatinsubstanz direkt aus dem Kern der Spermatische hervor, das Perforatorium wurde aus ihrer Sphäre herausdifferenziert; das distale Centrosoma der Spermatische wurde in den Achsenfaden des Mittelstückes umgebildet, und die 4 Ringkörnchen, die durch zweimalige Teilung des proximalen Centrosoma hervorgingen, dienten als Grundlage für die Bildung einer Umhüllungsmembran um den Hals und das Mittelstück der Spermien. Die Mitochondrien endlich, die außerhalb dieser Membran ihre Lage hatten, gingen wahrscheinlich in die Bildung eines Spiralfadens hinein.

Es ist jetzt nur noch das Schicksal des übriggebliebenen Cytoplasma der Spermatische zu verfolgen. Nach der Bildung der Umhüllungsmembran scheinen die Spermien innerhalb des zähflüssigen Cytoplasma schon ein selbständiges Dasein zu führen, indem sie daselbst lebhaft schlängelnde Bewegungen ausführen können. Durch solche Bewegungen arbeiten sie sich zuletzt aus dem Cytoplasma heraus, meistens mit dem Kopf voran (Fig. 195), doch auch zuweilen rückwärts (Fig. 198). Nach dem Auswandern

der Spermien runden sich die Cytoplasmaballen ab (Fig. 201a *Cp*), und im reifen Hoden werden große Mengen von kernlosen Cytoplasmakugeln vorgefunden, die mehr oder weniger deutlich in Zerfall begriffen sind.

Die reifen Spermien zeigen eine außerordentlich rasche, schlängelnde Bewegung des Mittelstückes, während der lange Schwanzfaden anscheinend mehr passiv mitgezogen wird. Bei der Betrachtung lebender Spermien habe ich mehrmals wahrgenommen, daß sie plötzlich in der Halsregion umgebogen werden können, so daß Kopf und Mittelstück einander dicht genähert werden¹). Bei dieser Umbiegung tritt die Halsregion oft sehr deutlich als aufgeschwollene Blase hervor, und ausnahmsweise habe ich auch in normal ausgestreckten Spermien eine ähnliche blasenförmige Erweiterung dieser Region gefunden (Fig. 198 *H*).

Aus meiner obigen Beschreibung der Umbildung der Spermatiden scheint es hervorzugehen, daß keine cytoplasmatische Verbindung zwischen dem Perforatorium einerseits und dem Hals und Mittelstück andererseits bestehe. In der Tat ist auch weder an den lebenden Spermien noch an gut fixiertem Material eine solche Verbindung nachweisbar. Und doch glaube ich, nach den Bildern einiger stark kontrahierten Spermien zu urteilen (Fig. 197a), daß ein dünner Cytoplasmastrang an der einen Seite des Kernes von der Basis des Perforatoriums zum Hals hinunterläuft.

Unsere Kenntnis zur Histogenese der Spermien ist in den letzten Jahren durch Arbeiten von BENDA (1897—98, 1902), v. LENHOSSÉK (1898), MEVES (1897—99, 1900, 1902b u. c) u. A. stark gefördert worden; besonders hat der letztere Forscher, sowohl durch eigene Untersuchungen als auch durch seine ausgezeichneten Zusammenstellungen der Ergebnisse anderer Autoren, in hohem Grade dazu beigetragen, gewisse allgemein gültige Hauptzüge in der Spermiogenese klarzustellen.

Wo genügende Untersuchungen vorliegen, lassen sich bei Wirbeltieren, sowie bei Wirbellosen, immer die charakteristischen Bestandteile der Spermien auch auf bestimmte Teile der Spermatiden zurückführen, der Kopf der Spermien auf den Kern der Spermatiden, das Perforatorium auf den Sphärenapparat; die

1) Diese Bewegung ist vielleicht als ein Absterbungsphänomen zu betrachten; jedenfalls habe ich nie solche Spermien sich wieder aufrichten sehen.

Centrosomen bilden die Grundlage des Mittelstückes, und von den Mitochondrien wird eine Hülle um dasselbe herum geliefert. Wie man sieht, genau dieselbe Zurückführung, die auch für *Enteroxenos* Geltung findet.

In Betreff der feineren Ausformung des Mittelstückes zeigen sich jedoch bei *Enteroxenos* gewisse Eigentümlichkeiten, die unter den bis jetzt beschriebenen Verhältnissen bei anderen Tieren kein Seitenstück finden.

Die Umbildung der Centrosomen ist nämlich in vielen Fällen bei den Wirbeltieren und auch bei den Mollusken (v. KORFF 1899) so beschrieben worden, daß der Achsenfaden des Mittelstückes aus dem proximalen Centrosoma hervorgehen soll; das distale Centrosom dagegen wird, nachdem der Schwanzfaden von seiner Berührungsstelle mit der Zellmembran ausgewachsen ist, in eine ringförmige Platte umgebildet, durch welche der Schwanzfaden passieren muß, um sich an das proximale Centrosom, den zukünftigen Achsenfaden, anzuheften.

Bei *Enteroxenos* war es mir aber nicht möglich, ein ähnliches Verhalten der Centrosomen zu konstatieren, obwohl ich gerade diesem Punkt eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe. Zwar wächst auch hier der Schwanzfaden von dem distalen Centrosoma aus; dasselbe bildet sich aber nicht zu einem Ring, sondern zu dem Achsenfaden des Mittelstückes um. Der Ring wird erst auf Umwegen aus dem proximalen Centrosoma geliefert, und ein Mitwirken des letzteren zur Bildung des Achsenfadens läßt sich auf keinem Stadium nachweisen.

Durch eingehendes Studium der früheren Untersuchungen über die Spermio-genese bei Mollusken, ich erwähne hier nur die Arbeiten von v. KORFF (1899) über *Helix* und von MEVES (1902) über *Paludina*, wird man doch auch finden, daß eben in Betreff der Umbildung der Centrosomen gewisse Fragen noch ihrer Lösung harren.

Bei *Helix*, wo übrigens keine große Aehnlichkeit mit den Bildern bei *Enteroxenos* besteht, werden in den jüngsten Spermatischen (v. KORFF 1899, p. 294) „drei Zentralkörper“ beschrieben, „welche die Ecken eines kleinen gleichschenkeligen Dreieckes bilden, dessen Basis der Zellwand parallel läuft; der an der Spitze des Dreieckes gelegene Zentralkörper liegt fest an der Zellwand“, also ein Bild, das mit dem in Fig. 180—181 dargestellten Stadium bei *Enteroxenos* sehr wohl übereinstimmen würde. Später findet

er aber (p. 295) „statt drei Zentralkörper nur zwei, deren Verbindungslinie zur Zellperipherie senkrecht gerichtet ist“.

Von dem distalen wächst dann (nach v. KORFF) der extracellulare Schwanzfaden aus, und während der proximale gegen den Kern hin sich verlängert, um den Achsenfaden zu bilden, wird der distale später zu einem Ring umgebildet.

So gut wie die Endresultate auch mit den von den Wirbeltieren bekannten Verhältnissen übereinstimmen, so ist doch hier gerade in den für die Homologie der einzelnen Teile so wichtigen Anfangsstadien eine Lücke vorhanden, die auch den Boden für weitere Schlußfolgerungen unsicher macht. Wie entstehen die drei Centrosomen der jungen Spermatiden? Und wie ist das Verschwinden des einen derselben zu erklären? Diese Fragen werden in der Arbeit von v. KORFF nicht erörtert.

Paludina vivipara, die in systematischer Hinsicht *Enteroxenos* nahesteht, zeigt sowohl in dem Bau (MEVES 1900, 1902, RETZIUS 1905) als auch in der Histogenese ihrer Spermien mit den Verhältnissen bei *Enteroxenos* eine durchgehende Uebereinstimmung.

Bei beiden Formen findet in den jungen Spermatiden keine Ringbildung statt, erst wenn sich die Spermien ihrer Reife nähern, tritt am vorderen Ende des Mittelstückes eine ringförmige Platte auf (Fig. 196b, Taf. XXIII; MEVES 1902b, Fig. 48 u. flg.). Der Achsenfaden wächst bei beiden von der hinteren Wand der Zelle ganz kontinuierlich gegen den Kern hin und eine Strecke in denselben hinein. Während aber bei *Enteroxenos* sein Entstehen aus dem distalen Centrosoma verfolgt werden konnte, wird von MEVES bei *Paludina* eine Zusammenwirkung beider Centrosomen bei dem Aufbau des Achsenfadens vorausgesetzt.

Wie schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1904) erwähnt, scheint mir doch die Darstellung von MEVES gerade über diesen Punkt nicht völlig einwandfrei. Seine Abbildungen lassen sich in der Tat ganz ungezwungen in derselben Weise deuten wie bei *Enteroxenos*, indem nämlich auch hier der Achsenfaden ausschließlich vom distalen Centrosoma zu entstehen scheint.

In Betreff des proximalen Centrosoma beschreibt MEVES (1902b, p. 24), wie es sich unter starker Abplattung dem hinteren Pol des Kernes anlagert, „dann aber wächst er (der Zentralkörper) zwischen den Stadien der Figg. 41 und 42, unter plötzlicher Umformung seiner Masse in die Oeffnung hinein, welche von den inzwischen einander stark genäherten Rändern der Chromatinblase

umschlossen wird. Er erscheint nunmehr als eine einfache Fortsetzung des von dem distalen Zentralkörper gebildeten Stabes; meistens ist er von diesem sogar überhaupt nicht abzugrenzen“.

Schon aus der hier zitierten Beschreibung, aber noch mehr aus den Abbildungen (Fig. 40—45) geht es hervor, daß die Annahme einer Zusammenwirkung beider Centrosomen bei dem Aufbau des Achsenfadens nicht auf direkter Beobachtung begründet ist. In den Abbildungen sieht man den Achsenfaden sich kontinuierlich in den Kern hinein verlängern, während das gegen die Kernmembran abgeplattete proximale Centrosoma nicht mehr sichtbar ist; nichts deutet aber darauf hin, daß diese beiden Tatsachen in ursächlicher Verbindung stehen. Auffallend ist es auch, daß man auf späteren Stadien (MEVES 1902 b, Fig. 48 u. flg.) wieder „dem hinteren stumpfen Pol des Kopfes einen mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Ring aufliegen“ sieht, „der offenbar ein Zentralkörperderivat darstellt“; MEVES hat über dessen Entstehung „nichts ermitteln können“.

Läßt sich nicht vielleicht dieser Ring auf das proximale Centrosoma zurückführen, das genau dieselbe Lage hatte wie der Ring jetzt? Seine Unsichtbarkeit auf den zwischenliegenden Stadien ließe sich dann entweder durch eine Abnahme seiner Färbbarkeit erklären, oder durch seine dichte Anlagerung an den stark gefärbten Kern. Erst wenn die Färbbarkeit des letzteren genügend abgenommen hätte, könnte es dann wieder als selbständiges Gebilde hervortreten.

Wenn ich mit dieser Vermutung recht habe, dann würden auch in Bezug auf das proximale Centrosoma die Verhältnisse bei *Enteroxenos* und *Paludina* wohl übereinstimmen, indem es bei beiden Arten in die Bildung einer Ringplatte am vorderen Ende des Mittelstückes übergehen würde.

Bei *Enteroxenos* wurde jedoch dieser Ring nicht direkt aus dem proximalen Centrosoma gebildet, sondern es entstanden zuerst aus demselben vier getrennte Ringkörnchen, die als die Ecken eines Quadrates den Achsenfaden umgaben und erst später zur Bildung eines Ringes zusammentraten.

Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt, daß auch bei *Paludina* 4 Kügelchen in ähnlicher Anordnung bei den Spermien beschrieben worden sind, zuerst von M. v. BRUNN (1884) und später von MEVES (1900). v. BRUNNS Beschreibung von dem Verhalten dieser 4 Körnchen und ihrer Verbindung miteinander stimmt in auffallender Weise mit meinen Beobach-

tungen an *Enteroxenos* überein. Doch darf ich eine Identität beider Bildungen deswegen nicht sicher behaupten, weil die Körnchen bei *Enteroxenos* so außerordentlich klein sind, daß sie mit den von v. BRUNN benutzten Vergrößerungen kaum wahrnehmbar sein würden.

Die von MEVES (1900) beschriebenen Kügelchen, die nicht bei den reifen Spermien, sondern nur auf einem Uebergangsstadium in der Umbildung der Spermatiden vorkommen, sind aber keine Centrosomenderivate, sondern vielmehr als Umbildungsprodukte der Mitochondrien zu betrachten. Auch RETZIUS (1904—1905) hat bei einer Reihe niederer Tiere, besonders schön bei Polychäten und Lamellibranchiern, unter dem Namen „Nebenkernorgan“, eine kranzförmige Ansammlung von Mitochondrienkugeln beschrieben, die gleich hinter dem Kopf der reifen Spermie den austretenden Schwanzfaden umgeben.

Nach den übereinstimmenden Befunden der erwähnten Forscher würde vielleicht der Gedanke nahe liegen, daß die von mir bei *Enteroxenos* beschriebenen Körnchen auch als Mitochondrienderivate anzusehen seien, anstatt — wie ich beschrieben habe — als Umbildungsprodukte des proximalen Centrosoma.

Ich habe auch selbst diese Frage zu erneuter Prüfung aufgenommen, doch mit dem Resultat, daß ich hier unbedingt meine frühere Anschauung aufrecht halten muß.

Die Ringkörnchen bei *Enteroxenos* sind im Verhältnis zu den von MEVES und RETZIUS beschriebenen Mitochondrienkugeln so außerordentlich klein, daß sie schon deswegen kaum mit diesen identifiziert werden dürften. Dazu kommt auch noch, daß sie eben in denjenigen Serien am besten hervortreten, wo die Mitochondrien völlig aufgelöst sind¹⁾ und endlich konnte, wie oben gezeigt wurde, mit so großer Sicherheit, wie es die Größe des Objektes erlaubt, die Entstehung der Ringkörnchen aus dem proximalen Centrosoma direkt verfolgt werden.

Doch ist die Aehnlichkeit in der Anordnung beider Gebilde so auffallend, daß der Gedanke an eine ursächliche Verbindung zwischen ihnen nahe liegt. Vielleicht könnten centrosomale Ringkörnchen als eine Art Zentralgebilde auch innerhalb der Mitochondrienkugeln anderer Arten vorhanden sein, was wohl mit dem

1) Hier bilden jedoch die HERMANN-Serien eine Ausnahme, indem hier die Ringkörnchen wegen der schlechten Färbung der Präparate nur schwach hervortreten.

sonstigen Verhalten der Mitochondrien den Centrosomen gegenüber übereinstimmen würde.

In Verbindung mit den Ringkörnchen konnte bei *Enteroxenos* auch das Entstehen einer Umhüllungsmembran um das Mittelstück herum verfolgt werden. Ich möchte hier noch die Frage berühren, ob eine solche auch bei anderen Tierformen beschrieben worden ist.

Spermien mit einem lang ausgezogenen Mittelstück kommen hauptsächlich nur bei höheren Tieren, Wirbeltieren und höheren Mollusken vor, und hier sind oft, unter den Namen „Schwanzblase“, „Schwanzkappe“, „Schwanzmanschette“ u. a., verschiedene Hüllbildungen um das Mittelstück herum beschrieben worden.

Die Beschreibungen gehen aber zum Teil weit auseinander, und ich finde es sehr wahrscheinlich, daß sie zum mindesten zwei verschiedene Bildungen umfassen.

Die eine ist die von v. LENHOSSÉK (1898) bei der Ratte und von MEVES (1899) beim Meerschweinchen eingehend beschriebene „Schwanzmanschette“¹⁾. Es ist dies eine vergängliche Bildung; sie wird in relativ großem Abstand von dem Achsenfaden angelegt und noch vor der Reifung der Spermien wieder abgeworfen. Diese Hülle hat mit der Umhüllungsmembran bei *Enteroxenos* nichts zu tun.

Eine andere Hüllbildung wird aber von BENDA (1897—1902) bei Säugetieren und bei Gastropoden beschrieben als eine „Schwanzblase“ oder „Schwanzkappe“, die den Achsenfaden des Mittelstückes umgibt und die ihrerseits wieder von einer „dicht gewundenen Spirale“ oder von einem „chondriogenen Mantel“ umgeben wird, ein Verhalten also, das mit demjenigen der Umhüllungsmembran bei *Enteroxenos* völlig übereinstimmt. Auch hier sieht man den Spiralfaden „stets durch einen schmalen zylindrischen, körnerfreien Raum von dem Achsenfaden getrennt“ (BENDA 1902, p. 756).

Ich glaube also nach den Angaben von BENDA in der Umhüllungsmembran von *Enteroxenos* einen auch bei anderen Tiergruppen vorkommenden Bestandteil der Spermien zu erkennen.

Bei Kenntnis des genetischen Aufbaues der Spermien würde es von großem Interesse sein, auch das Schicksal der einzelnen

1) Dieselbe ist wahrscheinlich schon früher von BENDA (1887) unter dem Namen „Schwanzkappe“ bei der Ratte beschrieben worden.

Bestandteile nach der Befruchtung zu verfolgen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, kommen aber die für eine solche Untersuchung nötigen Stadien in meinem — Hunderte von Individuen zählenden — Material nicht vor, und nur mit großer Vorsicht läßt sich daher aus der Struktur der Spermien in Verbindung mit den Erscheinungen im befruchteten Ei über die Rolle der einzelnen Teile der Spermien eine Vermutung aussprechen.

Als Grundlage einer Arbeitshypothese möchte ich jedoch hier zuletzt eine Reihe von Tatsachen zusammenstellen, die für diese Frage von Bedeutung sein könnten.

Die Befruchtung geschieht bei *Enteroxenos* schon vor dem Anfang der Reifungsteilungen der Oocyte, und das Spermium kann an jeder beliebigen Stelle der Eioberfläche eindringen. Während der Reifungsteilungen wird dann von dem, ein kompaktes Chromatinklumpchen bildenden Spermakern, der Weg von dieser Stelle zu dem Eikern hin zurückgelegt, und wenn die zweite Polocyte von der Eizelle abgeschnürt worden ist, wird der Spermakern immer in unmittelbarer Nähe des Eikernes vorgefunden. Auf seinem Weg durch das Ei ist der Spermakern von einer oder mehreren kleinen Strahlungen begleitet die aber bei *Enteroxenos* wieder völlig verschwinden, ohne mit den Strahlungszentren der ersten Furchungsteilung in einer nachweisbaren Verbindung zu stehen. Erst später, nachdem die Vorkerne zu einer ansehnlichen Größe herangewachsen sind, kommen zwischen denselben die Centrosomen zum Vorschein, die bei der ersten Furchungsteilung in Wirksamkeit treten sollen, und die später auf die folgenden Zellgenerationen des Individuums vererbt werden.

Wie sind nun die im Ei auftretenden Sperminderivate auf die schon bekannten Bestandteile der heranreifenden Spermien zurückzuführen?

Daß der Kopf der Spermien, der direkt aus dem Kern der Spermatide hervorgegangen ist, auch ebenso direkt in den männlichen Vorkern übergehen wird, braucht hier nicht weiter ausgeführt zu werden. Die Frage gilt mehr dem Verhältnis zwischen den im Ei auftretenden Strahlungen und den Centrosomenderivaten der reifen Spermien.

Die Antwort auf diese Frage ist in dem Aufbau der Spermien selbst zu suchen. In Anbetracht der außerordentlichen Zweckmäßigkeit, die sich in der äußeren Form und dem sonstigen Verhalten der Spermien geltend macht, läßt sich wohl auch a priori

annehmen, daß jeder Bestandteil des stark gedrunenen Körpers seine bestimmte Aufgabe hat.

Das proximale Centrosoma der Spermatoide spielt schon während der Spermiogenese eine wichtige Rolle, indem es durch seine zweimalige Teilung bei der Bildung der Umhüllungsmembran des Mittelstückes mitbeteiligt ist.

Das distale Centrosoma dagegen wächst während der Spermiogenese nur in die Länge, ohne in anderer Weise auf seine Umgebungen einen nachweisbaren Einfluß zu üben. Als Resultat dieses Wachstums erstreckt sich dasselbe in dem reifen Spermium kontinuierlich durch das ganze Mittelstück, den Hals und auch ein Stück in den Kopf hinein; es ist also in drei verschiedenen Abschnitten der Spermien vorhanden.

Es liegen aber auch für die reifen Spermien drei verschiedene Arbeiten vor, die jede auf einen Abschnitt dieses Centrosoma Beschlag legen könnten, nämlich: 1) die Bewegung der Spermien außerhalb des Eies; 2) die Bewegung des Spermakernes innerhalb desselben und 3) das Beitragen zur Bildung eines Furchungscytosoma.

Die Bewegung der Spermien außerhalb des Eies, d. h. das Durchdringen der Hodenwand und die Zurücklegung der relativ langen Strecke bis zur Uterusmündung und weiter durch dieselbe hinein zu der Befruchtungsstelle im Ovidukt, dies alles repräsentiert eine große Kraftentfaltung der Spermien. Bei dieser Bewegung spielt, wie an den lebenden Spermien wahrgenommen werden konnte, das Mittelstück eine wesentliche Rolle, und sehr wahrscheinlich sind dabei beide Hauptteile desselben, der Achsenfaden und der Spiralfaden, von Bedeutung, vielleicht in der von BENDA (1902) postulierten Weise, indem der Achsenfaden das bewegungserregende Element bildet, während der Spiralfaden bzw. die chondriogene Hülle als motorisches Organ wirkt.

Bei dem Eindringen des Spermiums in das Ei ist die Aufgabe des Mittelstückes vollendet. Es geht außer- oder innerhalb der Eioberfläche zu Grunde, und auf der Wanderung innerhalb des Eies gegen den Eikern hin bewegt sich der Spermakern allein, ohne das Mittelstück. Er ist aber, wie oben erwähnt, auf dieser Wanderung von einer oder mehreren kleinen Strahlungen begleitet, die nach Erreichung des Zieles wieder verschwinden. Wo ist der Impuls zu diesen Strahlungen zu suchen? Schon bei der Besprechung der lebenden Spermien habe ich eine Erscheinung erwähnt, die für eine Beantwortung dieser Frage von Be-

deutung sein mag, nämlich die scharfe Knickung der Spermien in ihrer Halsregion. Eine solche Knickung mag die Einleitung zu einem vollständigen Abbrechen der Spermien an dieser Stelle bilden, wodurch die Trennung des Mittelstückes vom Kopf bewerkstelligt, und zur selben Zeit auch die in der Halsregion eingeschlossene Centrosomensubstanz freigemacht werden würde. Diese letztere würde dann eine Strahlung erregen können, die für den Spermakopf zwischen den dicht aneinander liegenden Dotterkugeln einen Weg bahnen könnte. Diese Strahlung ist immer sehr klein und hat mit dem Furchungscentrosoma anscheinend nichts zu tun.

Es ist aber noch ein dritter Teil des Spermacentrosoma vorhanden, derjenige nämlich, der innerhalb des noch ganz kompakten Kernes gelegen ist. Erst bei der Auflockerung des letzteren zur Bildung des männlichen Vorkernes wird dieser Teil des Centrosoma freigemacht und kann jetzt die dritte Aufgabe, das Beitragen zur Bildung eines Furchungscentrosoma, übernehmen. Es läßt sich bei *Enteroxenos* durch morphologische Untersuchungen kaum feststellen, ob das Furchungscentrosoma von dem Spermium allein geliefert wird, oder ob auch die schon früher im Ei vorhandene, jedoch diffus verteilte, Centrosomensubstanz dabei eine Rolle spielt.

Ich hoffe, bei einer späteren Gelegenheit auf die Frage nach der Funktion der verschiedenen Teile des Spermacentrosoma zurückzukommen und dann auch die Richtigkeit dieser in den Tatsachen noch nicht genügend begründeten Hypothese genauer zu prüfen.

Kristiania, Oktober 1905.

Literatur.

- AUERBACH, L., 1896, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Zeitschr., Bd. XXX.
- BEHRENS, G., 1898, Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Diss. Würzburg.
- BENDA, C., 1887, Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.
- 1897, Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.
- 1898, Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt.
- 1902, Die Mitochondria. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. XII.
- BENEDEN, E., VAN, 1883, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. Arch. de Biol., T. IV.
- et JULIN, CH., 1884, La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., Sér. 3, T. VII.
- et NEYT, A., 1887, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride még. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., Sér. 3, T. XIV.
- BIONDI, D., 1885, Die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.
- BLOMFIELD, J. E., 1881, The Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XX.
- BONNEVIE, KR., 1901, Ueber Chromatindiminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVI.
- 1902 a, *Enteroxenos östergreni*, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Parasit. Zool. Jahrb., Bd. XV.
- 1902 b, Abnormitäten in der Furchung von *Asc. lumbricoides*. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1904, Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden (*Enteroxenos östergreni*). Biol. Centralbl., Bd. XXIV.
- 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*, I, II. Anat. Anz., Bd. XXVI.

- BORN, G., 1894, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- BOVERI TH., 1887 a, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris meg. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. III.
- 1887 b, Zellenstudien. I. Die Bildung der Richtungskörper bei Asc. meg. und Asc. lumbr. Jena.
- 1888, Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Asc. meg. Jena.
- 1890, Zellenstudien. III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.
- 1892, Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. I.
- 1895, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. XXIX.
- 1899, Die Entwicklung von Asc. meg. mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. KUPFFER, Jena.
- 1900, Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.
- 1902, Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. XXXV.
- 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena.
- 1905, Zellenstudien. V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.
- BRAUER, AUG., 1892 a, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Asc. megal. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
- 1892 b, Ueber das Ei von Branchipus grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Wiss., Berlin.
- BRAUS, H., 1895, Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- BROCK, J., 1886, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderen Organsysteme. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XLIV.
- v. BRUNN, M., 1884, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII.
- BÜTSCHLI, O., 1876, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. Senckenb. nat. Ges., Bd. X.
- 1877, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (Paludina, Neritina nephelis). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XXIX.
- 1900, Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zellteilung. Arch. Entw.-Mech., Bd. X.
- CARNOY, J. B., 1886, La vésicule germinative et les globules polaires chez l'Asc. mégal. La Cellule, T. II.

- CASTLE, W. E., 1903, The Laws of Heredity of GALTON and MENDEL, and some Laws governing Race Improvement by Selection. Proc. Amer. Acad. Art and Sc., Vol. XXXIX.
- COE, W. R., 1899, The maturation and fertilization of the egg of *Cerebratulus*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XII.
- CONKLIN, E. G., 1902, Karyokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of *Crepidula* and other Gastropoda. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelph., Ser. 2, Vol. XII.
- 1904, Experiments on the Origin of the Cleavage Centrosomes. Biol. Bull., Vol. VII.
- DEPDOLLA, PH., 1905, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
- DRÜNER, L., 1895, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jen. Zeitschr., Bd. XXIX.
- DUBLIN, L. J., 1905, The History of the Germ Cells in *Pedicellina Americana*. Ann. New York Acad. Sc., Vol. XVI.
- DOFLEIN, F., 1898, Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
- V. EBNER, V., 1899, Ueber die Teilung der Spermatoocyten bei den Säugetieren. Sitz.-Ber. K. Akad. Wien, math.-nat. Kl., Bd. CVIII.
- EISIG, H., 1869, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus*. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XIX.
- V. ERLANGER, R., 1891, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Morphol. Jahrb., Bd. XVII.
- 1896, Zur Kenntnis des feineren Baues des Regenwurmhodens und der Hodenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII.
- 1897, Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIX.
- FICK, R., 1893, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-ees. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LVI.
- FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena.
- FLEMMING, W., 1882, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig.
- 1887, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX.
- FOOT, K., and STROBELL, E. C., 1905, Prophases and Metaphase of the first Maturation Spindle of *Allolobophora foetida*. Amer. Journ. of Anat., Vol. IV.
- FÜRST, C. M., 1887, Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX.
- FÜRST, E., 1898, Ueber Centrosomen bei *Asc. meg.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII.
- GARNAULT, P., 1888 u. 89, Sur les phénomènes de la fécondation chez *Helix* et *Arion*. Zool. Anz., Bd. XI u. XII.
- GIARDINA, A., 1901, Origine dell'oozite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XVIII.
- 1902, Sui primi stadii dell'oogenese e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz., Bd. XXI.

- GODLEWSKI, E. jun., 1897, Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Anz. Akad. Wiss. Krakau.
- GOLDSCHMIDT, R., 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. XXI.
- GRIFFIN, B. G., 1896, The History of achromatic Structures in the Maturation and Fertilization of *Thalassema*. Trans. N. Y. Acad. Sc.
- GÖRICH, W., 1903, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten. Zool. Anz., Bd. XXVII.
- HÄCKER, V., 1892, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb., Bd. V.
- 1893, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII.
- 1894, Ueber generative und embryonale Mitosen, sowie über pathologische Kernteilungsbilder. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- 1895, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
- 1897, Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX.
- 1898, Die Reifungserscheinungen. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VIII.
- 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.
- 1902, Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- 1904a, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschr. z. 70. Geburtst. des Prof. Dr. WEISMANN. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. VII.
- 1904b, Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
- HEIDENHAIN, M., 1894, Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII.
- 1897a, Ueber die Mikrozentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Zentralkörperfrage im allgemeinen. Morph. Arb., Bd. VII.
- 1897b, Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der zentrierten Systeme. Morphol. Arb., Bd. VII.
- HENKING, H., 1891, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. LI.
- HERMANN, F., 1899, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.
- 1891, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII.
- 1897, Struktur und Histogenese der Spermatozoen. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VI.
- HERTWIG, O., 1890, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI.

- HERTWIG, R., 1903 a, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße, und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.
- 1903 b, Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Biol. Centralbl., Bd. XXIII.
- 1903 c, Eireife und Befruchtung. (O. HERTWIG, Handb. d. Entw. d. Wirbeltiere.)
- HESCHELER, K., 1900, Mollusca. (LANG, Lehrb. d. vergl. Anat.)
- ISHIKAWA, C., 1891, Spermatogenesis, Ovogenesis and Fertilization in Diaptomus. Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. V.
- JANSSENS, F. A., 1901, La spermatogenèse chez les Tritons. La Cellule, T. XIX.
- 1904, Das chromatische Element während der Entwicklung des Ovocyts des Triton. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- et DUMEZ, R., 1903, L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Plethodon cinereus. La Cellule, T. XX.
- JENSEN, O. S., 1879, Die Struktur der Samenfäden, Bergen.
- 1883, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol., T. IV.
- 1887, Untersuchungen über die Samenkörper der Säugetiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.
- JULIN, CH., 1893, Oogenèse, spermatogenèse et fécondation chez Styelopsis etc. Bull. Sc. France Belg., T. XXV.
- KING, H. D., 1902, Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus. Anat. Anz., Bd. XXI.
- v. KLINCKOWSTRÖM, A., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- KLOTZ, J., 1889, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus. Jen. Zeitschr., Bd. XXIII.
- v. KORFF, K., 1899, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
- KORSCHOLT, E., 1895, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LX.
- und HEIDER, K., 1902—03, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, Jena.
- KOSTANECKI, K. v., und WIERZCISKI, A., 1896, Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII.
- und SIEDLECKI, M., 1897, Ueber das Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- 1897, Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältnis zur Teilung des Zelleibes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX.
- LEBRUN, H., 1903, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule, T. XX.

- LEE, A. BOLLES, 1897, Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*. La Cellule, T. XIII.
- LENHOSSÉK, M. v., 1898, Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.
- LERAT, P., 1902, La première cinèse de maturation dans l'ovogenèse et la spermatogenèse du *Cyclops strenuus*. Anat. Anz., Bd. XXI.
- LILLIE, F. R. ¹⁾, 1898, Centrosome and Sphere in the Egg of *Unio*. Zool. Bull., Vol. I.
- ¹⁾ 1901, The Organisation of the Egg of *Unio*, based on a Study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph., Vol. XVII.
- LINVILLE, H. R., 1900, Maturation and Fertilization in Pulmonate Gasteropods. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. XXXV.
- LUBOSCH, W., 1902, Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneies. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVII.
- MAC FARLAND, F. M., 1897, Celluläre Studien an Mollusken-Eiern, Jena.
- MARCUS, H., 1905, Ueber Samen- und Eibildung bei *Ascaris mystax*. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München.
- MARÉCHAL, J., 1904, Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. XXV.
- MARK, E. L., 1881, Maturation, Fecondation and Segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. VI.
- MATTISSEN, E., 1903, Die Eireifung und Befruchtung der Süßwasserdendrocölen. Zool. Anz., Bd. XXVII.
- MC GREGOR, J. H., 1899, The spermatogenesis of *Amphiuma*. Journ. Morph., Vol. XV. Suppl.
- MEISENHEIMER, Joh., 1901, Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* PALL. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX.
- MENDEL, GR., 1865 u. 69, Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker, Leipzig.
- MEVES, F., 1894, Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.
- 1896, Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VI.
- 1897, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII.
- 1898, Zellteilung. Ergebn. Anat. u. Entw., Bd. VIII.
- 1899, Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV.
- 1900, Ueber den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVI.
- 1902 a, Ueber die Frage, ob die Centrosomen BOVERIS als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Mitt. Aertzl. Ver. Schlesw.-Holst., Jahrg. 10.

1) Diese beiden Arbeiten sind mir nur durch Referate bekannt.

- MEVES, F., 1902 b, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXI.
- 1902 c, Struktur und Histogenese der Spermien. *Ergebn. Anat. u. Entw.*, Bd. XI.
- und KORFF, K. v., 1901, Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVII.
- MEYER, O., 1895, Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. *Jen. Zeitschr.*, Bd. XXIX.
- MONTGOMERY, TH., 1898, The Spermatogenesis in *Pentatoma* up to the Formation of the Spermatid. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont.*, Bd. XII.
- 1901 a, The Spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *balfourii* up to the Formation of the Spermatid. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. XIV.
- 1901 b, A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, Vol. XX.
- 1903 The heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its general Significance. *Biol. Bull.*, Vol. IV.
- 1904 a, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. *Biol. Bull.*, Vol. VI.
- 1904 b, Prof. VALENTIN HAECKERS Critical Review on Bastardization and Formation of the Sex Cells. *Zool. Anz.*, Bd. XXVII.
- 1905, The Spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general Considerations upon Chromosome Reduction and Heterochromosomes. *Proc. Acad. Nat. Sc. Phil.*
- MOORE, J. E. S., 1896, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XXXVIII.
- MÜLLER, JOHS., 1852, Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. *Arch. Anat. Physiol.*
- MUNSON, J. P., 1898, The Ovarian Egg of *Limulus*. *Journ. of Morph.*, Vol. XV.
- MURRAY, J. A., 1898, Contribution to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. *Helix* and *Arion*. *Zool. Jahrb., Abt. f. Morph.*, Bd. XI.
- NEKRASSOFF, A., 1903, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von *Cymbulia Peronii*. *Anat. Anz.*, Bd. XXIV.
- NIESSING, C., 1897, Die Beteiligung von Zentralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren.
- NUSBAUM, J., 1900, Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei *Helix lutescens*. *Anat. Anz.*, Bd. XVI.
- NUSSBAUM, M., 1884, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XXIII.
- OBST, P., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. LXVI.

- PAULMIER, F. C., 1898, Chromatinreduktion in the Hemiptera. *Anat. Anz.*, Bd. XIV.
- 1899, The Spermatogenesis of *Anasa tristis*. *Journ. Morphol.*, Suppl., Vol. XV.
- PLATNER, G., 1885, Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXV.
- 1886, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI.
- 1886, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVI.
- 1887, Ueber die Befruchtung von *Arion empiricorum*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVII.
- 1889, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIII.
- PRANDTL, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien. *Biol. Centralbl.*, Bd. XXV.
- PRENANT, A., 1888, Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. *La Cellule*, T. IV.
- PROWAZEK, S., 1901, Spermatologische Studien. *Arb. a. d. zool. Inst. Wien*, Bd. XIII.
- 1902, Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. *Zool. Anz.*, Bd. XXV.
- VOM RATH, O., 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XL.
- 1895, Neue Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVI.
- RAWITZ, B., 1894, Centrosoma und Attraktionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLIV.
- RETZIUS, G., 1904 a, Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. *Anat. Anz.*, Ergänzungsh. zu Bd. XXV.
- 1904—1905, Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten, I u. II. *Biol. Unters.*, Bd. XI u. XII.
- 1905, Die Spermien der Leptokardier, Teleostier und Ganoiden. *Biol. Unters.*, Bd. XII.
- RHUMBLER, L., 1896, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Die Cytokinese. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. III.
- 1897, Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. IV.
- ROSENBERG, H., 1904, Zur Spermatogenese bei den Arachnoiden. *Zool. Anz.*, Bd. XXVIII.
- RÜCKERT, J., 1892, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. *Anat. Anz.*, Bd. VII.
- 1894, Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. *Ergebn. Anat. u. Entw.*, Bd. III.
- 1895, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclospies. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLV.

- SABASCHNIKOFF, M., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Orogenese von *Ascaris meg. bivalens*. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
- SCHIEMENZ, 1888, Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. VII.
- SCHOCKAERT, R., 1901—02, L'ovogenèse chez le *Thysanozoon Brochi*, I u. II. La Cellule, T. XVIII u. XX.
- SCHOENFELD, H., 1901, La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biol., T. VIII.
- SCHREINER, A. u. K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XXIV.
- 1905, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*, I u. II. Arch. de Biol., T. XXI.
- DE SINÉTY, R., 1901, Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes. La Cellule, T. XIX.
- SMALLWOOD, 1904, The Maturation, Fertilization, and early Cleavage of *Haminea solitaria*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XLV.
- SOBOTTA, J., 1895, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.
- 1897, Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L.
- STEUER, AD., 1903, *Mytilicola intestinalis*. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. XV.
- STEVENS, N. M., 1903, On the Orogenesis and Spermatogenesis of *Sagitta bipunctata*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XVIII.
- STRICT, O. VAN DER, 1897, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon Brochi*. Arch. de Biol., T. XV.
- STRASBURGER, ED., 1900, Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena.
- SUTTON, W. S., 1900, The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*. Bull. Univ. of Kansas, Vol. IX.
- 1902, On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., Vol. IV.
- 1903, The Chromosomes in Heredity. Biol. Bull., Vol. IV.
- SUZUKI, B., 1899, Ueber die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz., Bd. XV.
- TEICHMANN, 1903, Ueber die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XVI.
- THESING, C., 1903, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. XXII.
- TÖNNIGES, C., 1904, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI.
- LA. VALETTE ST. GEORGE, A. v., 1867, Ueber die Genese der Samenkörper, II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.
- 1878, Ueber die Genese der Samenkörper, V. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XV.
- 1885—87, Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV—XXX.

- VEJDOVSKY und MRÁZEK, A., 1903, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmis-Ei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXII.
- WALDEYER, W., 1903, Die Geschlechtszellen. (In O. HERTWIG, Handb. d. Entw. d. Wirbeltiere.)
- WASSILIEFF, A., 1904, Zur Spermatogenese bei *Blatta germanica*. Anat. Anz., Bd. XXV.
- WEISMANN, AUG., 1902, Vorträge über Descendenztheorie, Jena.
- WIDERSPERG, 1885, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.
- WILCOX, E. V., 1895, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXVII.
- 1896, Further Studies on the Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXIX.
- 1901, Longitudinal and transverse Division of Chromosomes. Anat. Anz., Bd. XIX.
- WILSON, E. B., 1900, *The Cell in Development and Inheritance*, New York.
- 1901, Experimental Studies in Cytology, I—III. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XII u. XIII.
- V. WINIWARDER, H., 1901, Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biol., T. XVII.
- ZIEGLER, H. E., 1898, Experimentelle Studien über die Zellteilung. Furchung ohne Chromosomen; Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VI.
- YATSU, N., 1905, The Formation of Centrosomes in enucleated Egg-fragments. Journ. exper. Zool., Vol. II.

Anhang.

- BERGHS, J., 1904, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogenèse végétale. La Cellule, T. XXI.
- BLACKMAN, M. W., 1905, The Spermatogenesis of *Scolopendra Heros*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XLVIII.
- BRUYNE, C. DE, 1903, Contribution à l'étude de la cellule folliculaire des glandes génitales des Gastéropodes. Bull. de la Cl. de Sc. Acad. Roy. de Belg.
- FARMER, J. B., and MOORE, J. E. S., 1905, On the Meiotic Phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XLVIII.
- GRÉGOIRE, V., 1904, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule, T. XXI.
- JANSSENS, F. A., et ERLINGTON, G. A., 1904, L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'œuf de *Aplysia punctata*. La Cellule, T. XXI.

- JANSENS, F. A., 1905, Spermatogenèse dans les Batraciens. III. Evolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. *La Cellule*, T. XXII.
- JENKINSON, J. W., 1905, Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. XLVIII.
- LEE, A. BOLLES, 1904, La structure du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. *La Cellule*, T. XXI.
- 1904 a, L'évolution du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*. *La Cellule*, T. XXI.
- MOLLÉ, J. VAN, 1906, La spermatogenèse dans l'Écureuil. *La Cellule*, T. XXIII.
- SCHEBEN, L., 1905, Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Asc. megal.* *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXXIX.
-

Tafelerklärung.

Entwicklung der Generationsorgane.

Tafel XVI.

Fig. 1. Totalbild der Ovarialanlage eines Individuums von 12—13 mm Länge. Vergr. 8:1. *Od* Ovidukt, *Ov* Ovarium, *U* Uterus, *Um* Mündung desselben in die Zentralhöhle, * in distaler Richtung auswachsender Zweig des Ovariums.

Fig. 2. Ovarialanlage eines Individuums von 27 mm Länge. Vergr. 8:1. Bezeichnungen wie Fig. 1.

Fig. 3—5. Längsschnitte durch das Ovarium auf verschiedenen Entwicklungsstufen desselben. Vergr. 600:1. *BZ* Bindegewebszellen, *Bm* Basalmembran des Ovarialepithels, *NZ* Nahrungszellen, *Oc* Oocyten, *Og* Oogonien, * verengertes Lumen des Ovariums. Die Buchstaben *a* und *b* finden in dem Text ihre Erklärung.

Fig. 6—8. Längsschnitt durch die Hodenanlage auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 85:1. *Bm* Basalmembran des Zentralhöhlenepithels, *Bz* Bindegewebszellen, *CE* Zentralhöhlenepithel, *UZ* Ursamenzellen, * Verschlussstelle der Hodenblase.

Fig. 9. Reife Hodenblase, eben ausgeleert. Vergr. 70:1. *Fl* Flimmerkissen, Austrittsstelle der Spermien. *Spg* Spermato gonien.

Fig. 10—15. Einzelne Teile junger Hodenblasen. Vergr. ca. 700:1. 10 Ursamenzellen, in Einwanderung begriffen (vergl. Fig. 7, *UZ*), 11—13 Wandzellen des Keimlagers in Teilung, *UZ* Ursamenzelle, 14 Ursamenzellen, die im Begriff sind, sich vom Keimlager abzulösen, 15 Spermato gonien, die durch amöboide Fortsätze miteinander in Verbindung stehen.

Fig. 16. Wandpartie einer Hodenblase (vergl. Fig. 9). Vergr. 600:1. *Bm* Basalmembran des Zentralhöhlenepithels *C.E*, *Sp.I* Spermato cyten I, *Spt* Spermato den.

Entwicklung der weiblichen Keimzellen.

Tafel XVII—XXII.

Für sämtliche Tafeln gelten die folgenden Bezeichnungen: *C* Centrosoma, *D* dichte Zone der Polstrahlung, *H* helle Zone der Polstrahlung, *Kh* Körnchenhülle, *Kn* Chromatinknoten, *N* Nucleolus, *P.I* u. *II* Polocyte I u. II, *S* Sphäre. Vergr. ca. 2500 in sämtlichen Abbildungen der Taf. XVII u. XXI—XXII und in Fig. 55—56,

Taf. XVIII. — Die übrigen Figuren der Taf. XVIII—XX. Vergr. ca. 1250. — Wo nichts anderes bemerkt ist, sind die Abbildungen dieser Tafeln sämtlich nach ZENKER-Material ausgeführt worden.

Tafel XVII (Oogonien und Oocyten).

Fig. 17—29. Die nacheinander folgenden Stadien einer Oogonien-generation, von der Telophase einer Teilung (Fig. 17) zur Kernruhe (Fig. 20, HERMANN-Fixation), und weiter während der Prophase (Fig. 21—24), Metaphase (Fig. 25—26), Anaphase (Fig. 27 bis 28) und Telophase (Fig. 29) der folgenden Teilung. Die 8 großen Chromosomen sind in Fig. 25 mit *I* bezeichnet, die kleinen mit *III*.

Fig. 30—48. Entwicklung der Oocyte, von ihrem ersten Entstehen bis zum Anfang der Wachstumsperiode.

Fig. 30—32. Praesynapsis. Die Chromosomen werden unter Ausscheidung von Nukleolarsubstanz immer feiner über das Liningerüst verteilt.

Fig. 33—36. Synapsis. In dem feinen Chromatinnetz treten parallel verlaufende Fädchen hervor (*a—α*, Fig. 33), die sich nähern (Fig. 34), um zuletzt deutliche Doppelfädchen zu bilden (Fig. 35—36).

Fig. 37—42. Postsynapsis. Die Doppelfädchen nehmen, mit Beibehaltung ihrer ursprünglichen Anordnung, stark sowohl an Länge als auch an Chromatingehalt zu. — Fig. 38 u. 41 repräsentieren insofern abnorme Verhältnisse, als die Chromatinfädchen hier größtenteils ihre normale Befestigung an der Kernmembran und dem Nucleolus entbehren. — In Fig. 42 haben die Doppelfädchen ihre relativ größte Dicke erreicht. Es sind hier 17 Fädchen vorhanden, unter denen die vier längsten mit den Ziffern 1—4 bezeichnet sind, die vier kürzesten mit 14—17. In Fig. 42a ist der Nucleolus eines entsprechenden Stadiums nach HERMANN-Fixation dargestellt.

Die kleinen Buchstaben *a—e* der Fig. 33—40 beziehen sich auf Hinweisungen im Text.

Fig. 43—47. Uebergangsstadien von Postsynapsis zur Wachstumsperiode. Die Verbindung der Doppelfäden wird lockerer, das Chromatin zieht sich auf ihren Knotenpunkten zurück, um sich zuletzt auch über die hier austretenden Lininfädchen zu verbreiten (Fig. 47). — Fig. 45a zeigt den Nucleolus mit angehefteten Chromatinfäden eines Stadiums zwischen Fig. 45 und Fig. 46 nach Fixation mit HERMANN'Scher Flüssigkeit.

Fig. 48. Die Wachstumsperiode der Oocyte ist eingetreten. Der Nucleolus (*N*) ist im Begriff, in das Innere des Kerns hineinzusinken, während ein Chromatinknoten (*Kn*) seine frühere, oberflächliche Lage bezeichnet.

Fig. 48a. Der Nucleolus eines ähnlichen Stadiums nach HERMANN-Fixation.

Tafel XVIII. (Erste Reifungsteilung.)

Fig. 49. Teil eines Ovarialeies am Ende der Wachstumsperiode.

Fig. 50—52. Junge Zentralhöhleneier. Das Wachstumschromatin ist in Zerfall begriffen, und die chromatinbildenden Doppelfädchen treten immer deutlicher hervor. Der Nucleolus, der noch auf dem Stadium der Fig. 50 in seiner vollen Größe hervortritt, ist auf demjenigen der Fig. 51 völlig verschwunden.

Fig. 53—54. Oberflächenbilder von jungen Zentralhöhleneiern. Die beiden Centrosomen, die in Fig. 53 noch innerhalb einer und derselben hellen Zone gelegen sind, haben sich in Fig. 54 schon beträchtlich voneinander entfernt.

Fig. 55—56. Nukleolen aus Ovarialeiern (Fig. 55 a—b) und aus jungen Zentralhöhleneiern (Fig. 56 a—b) in optischem Querschnitt und bei doppelter Vergr. (2500) ausgeführt.

Fig. 57—59. Drei aufeinanderfolgende Stadien der Auflösung der Kernmembran. In Fig. 58 sieht man das Centrosoma der eingebuchteten Zellmembran dicht anliegen.

Fig. 60. Prophase der ersten Reifungsteilung. *Kh* Zerfallsprodukte des Wachstumschromatins (Körnchenhülle), *n* blasse, tropfenähnliche Gebilde, die vielleicht aus dem Nucleolus herkommen.

Fig. 61. Metaphase der ersten Reifungsteilung. Im Centrosoma sind zwei Centriolen sichtbar.

Fig. 62—63. Anaphase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 64. Schnitt durch die eine Tochterplatte einer späten Anaphase.

Fig. 65—67. Drei Stadien der Telophase der ersten Reifungsteilung. — Das Zwischenkörperchen wird durch Verdickung der Zentralspindelfasern gebildet (Fig. 65—66); bei dem Abbrechen desselben wird die erste Polocyte vom Ei (Oocyte II) getrennt (Fig. 67). Die helle Zone der Polstrahlung wird immer weniger hervortretend, und das stark aufgequollene Centrosoma degeneriert.

Fig. 68. Teil einer vierpoligen Mitose. Das vierte Centrosoma ist im nächsten Schnitt zu finden und bildet die vierte Ecke eines Tetraeders.

Tafel XIX. (Zweite Reifungsteilung.)

Fig. 69—76. Prophase der zweiten Reifungsteilung. Man sieht die Erhellung des alten Centrosoma, und das Hervortreten der Centriolen als Strahlungszentren innerhalb der hellen Zone, während noch eine deutliche Strahlung gegen die Oberfläche der letzteren gerichtet ist. In Fig. 72—73 sieht man die Bildung der Zugfasern, und in Fig. 74—77 die allmähliche Annäherung und Anlagerung der Chromosomen zur Zentralspindel. Die Zentral-

spindel zeigt gewöhnlich gegen die Chromosomenplatte hin eine charakteristische Biegung.

c Centriolen der früheren Zellgeneration, die bei dieser Teilung als Centrosomen fungieren werden.

Fig. 77. Metaphase, und Fig. 78—79 Anaphase der zweiten Reifungsteilung. Die Centrosomen werden während dieser Teilungsphase immer mehr undeutlich, bis sie zuletzt völlig schwinden.

Fig. 81a—c. Abortiver Teilungsversuch in der Polocyte mit stark heranwachsender Zentralspindel, aber ohne normal entwickelte Zugfasern.

Fig. 80 u. 82. Telophase der zweiten Reifungsteilung mit aufrechtstehender Spindel. Keine Einschnürung der Zelloberfläche ist sichtbar, obgleich die Entwicklung der Teilungsfigur schon das Stadium passiert hat, auf welchem die Zellteilung normal einsetzt.

Fig. 83. Telophase mit schräg gestellter Teilungsfigur, deren Polstrahlen an der einen Seite die Zelloberfläche erreichen.

Fig. 84. Abschnürung der Polocyte II.

Fig. 85 a—d. Abschluß des Teilungsversuches der ersten Polocyte.

Tafel XX (Vorkerne).

Fig. 86. Gleich vor der Abschnürung der zweiten Polocyte. Der Spindelrest hebt sich kegelförmig von der Eioberfläche empor.

Fig. 87. Das Zwischenkörperchen ist eben abgebrochen. Man sieht beide Polocyten, und im Ei, wo das Chromatin zu einem kompakten Klümpchen kontrahiert ist, liegt auch der Spermakern in unmittelbarer Nähe des Eikerns. In der Polocyte II ist die Kernbildung noch nicht angefangen.

Fig. 88—92. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Vorkerne. In Fig. 90 ist ausnahmsweise die Entwicklung beider Vorkerne nicht gleich weit vorgeschritten.

Fig. 93—94. Die Annäherung der ersten Furchungsteilung zeigt sich in der brüchigen Beschaffenheit der Chromatinfäden. Auch ist in beiden Figuren im Cytoplasma eine schwache Strahlung nachweisbar (C).

Fig. 95. Zerfall des Wachstumschromatins in beiden Vorkernen.

Fig. 96. Auflösung der Vorkerne. Die Chromosomen treten in beiden Kernen deutlich hervor. Die Furchungscentsomen, die durch eine Zentralspindel in Verbindung stehen, treten hier zum ersten Mal deutlich hervor. Das untere Centrosoma C ist in der Zeichnung von einer Dotterkugel überdeckt.

Fig. 97—98. Prophase der ersten Furchungsteilung. Die 17 Chromosomen aus jedem Vorkern sind in Fig. 97, noch weit auseinander entfernt. In Fig. 98 sind die Chromosomengruppen von beiden Seiten in die Spindel hineingezogen.

Fig. 99. Metaphase der ersten Furchungsteilung.

Tafel XXI (Centrosomen).

Fig. 100. Centrosomen der Oöcyte I innerhalb einer hellen Zone, auf deren Oberfläche eine Strahlung gerichtet ist. Aus einem Stadium demjenigen in Fig. 52 abgebildeten entsprechend.

Fig. 101. Die Centrosomen der Fig. 58, nach stärkerer Färbung des Präparates. Innerhalb der hellen Zone treten Zentralspindel- und Polstrahlungfasern schwach hervor; in der äußeren Strahlung sieht man eine beginnende Kreuzung der Strahlen.

Fig. 102—103. Centrosomen zur Zeit der Auflösung der Kernmembran. Das früher kompakte Centrosoma ist in eine Hohlkugel umgebildet (Fig. 102), in deren Zentrum allmählich ein Centriol (Fig. 103) zum Vorschein kommt.

Fig. 104—107. Äußere (a) und innere (b) Centrosomen aus der ersten Reifungsteilung. c Centriol, C Centrosoma, H Helle und D dichte Zone der Polstrahlung.

Fig. 104 aus der Prophase (vgl. Fig. 60).

Fig. 105 aus der Metaphase (vgl. Fig. 61).

Fig. 106 aus der frühen Anaphase (vgl. Fig. 62).

Fig. 107 aus der späten Anaphase (vgl. Fig. 63).

Fig. 108—109. Innere Centrosomen aus der Telophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 65—67). — Die helle Zone der Polstrahlung schwindet und das stark herangewachsene Centrosoma degeneriert, während die Centriolen innerhalb desselben noch deutlich hervortreten.

Fig. 110—113. Prophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 69—73).

In Fig. 110 ist die Chromosomenplatte, *Chr*, teilweise mit eingezeichnet; man sieht die Erhellung des alten Centrosoma und eine Wiederbelebung der auf dasselbe gerichteten Strahlung.

Fig. 111. Die helle Zone hat beträchtlich an Größe zugenommen; sie ist in diesem Präparat gekrümmt, mit der konvexen Seite nach unten.

Fig. 112 zeigt innerhalb der hellen Zone eine auf die beiden, leicht angeschwollenen Centriolen gerichtete Polstrahlung, und

Fig. 113 auch zwischen denselben eine, zwar nur schwach hervortretende, Zentralspindel.

Fig. 114—116. Äußere (a) und innere (b) Centrosomen der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 114 aus der Prophase (vgl. Fig. 76).

Fig. 115 aus der Metaphase (vgl. Fig. 77).

Fig. 116 aus der Anaphase (vgl. Fig. 78—79).

Fig. 117. Aus der Prophase der ersten Reifungsteilung bei *Thysanozoon brocki*. (Nach VAN DER STRICHT, Arch. de Biol., T. XV, Pl. XVI, Fig. 16'.) a corpuscule central, a' zone médullaire, a'' zone corticale (VAN DER STRICHT).

Fig. 118—120. Centrosomen der ersten Furchungsteilung.

Fig. 118—119 aus der Prophase (vgl. Fig. 96—98).

Fig. 120 aus der Metaphase (vgl. Fig. 99).

Tafel XXII (Chromosomen).

Fig. 121 a—c. Kontraktion des Chromatinnetzes und Bildung der Chromosomen bei der Auflösung des Wachstumskernelles (vgl. Fig. 57—59). Der Ring, Fig. 121 a, ist etwas außer Stellung gebracht, um besser sichtbar zu werden.

Fig. 122—125. Verschiedene Formen des größten Chromosoms während der Prophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 60). (Das Chromosom *f*, Fig. 122, und *c*, Fig. 124 repräsentiert nicht das größte Chromosom seiner Zelle, sondern nur eines der vier großen.)

Fig. 126. Sämtliche Chromosomen einer Prophase der ersten Reifungsteilung (vgl. Fig. 60). Die 4 großen Chromosomen sind mit den Ziffern 1—4 bezeichnet, die 4 kleinen mit 14—17.

Fig. 127—128. Sämtliche Chromosomen aus der Metaphase zweier Zellen (vgl. Fig. 61). Sie sind zum Teil in vertikaler Richtung verschoben, damit sie sich nicht so viel decken sollten. Die Ziffern 1—17 beziehen sich wie in Fig. 126 auf die Größe der Chromosomen.

Fig. 129. Beide Tochterplatten einer Anaphase (vgl. Fig. 62). Die Chromosomen sind wie in Fig. 126 bezeichnet, in der oberen Tochterplatte 1—17, in der unteren 1'—17'. Das Chromosom 3 der unteren Tochterplatte ist erst im Nachbarschnitt zu finden.

Fig. 130 a—f. Chromosomen aus der Anaphase der ersten Reifungsteilung (vergl. Fig. 62). Alle Chromosomen — die Tetraden (a, b), die fadenförmigen (c), die an der mit * bezeichneten Stelle ihren letzten Berührungspunkt haben, die eingeschnürten Chromosomen (d—e), und die polygonalen Chromosomen (f) — werden ihrer Fläche nach geteilt.

Fig. 131—135. Chromosomen aus dem Ruhestadium der ersten und zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 67, 69). Fig. 131—132 aus dem Ei (Oocyte II). Fig. 133—135 aus der Polocyte I.

a—b Ruheformen der Tetraden, c—d Ruheformen der eingeschnürten Chromosomen, e—f polygonale Chromosomen, g—h nahezu ausgestreckte fadenförmige Chromosomen.

Fig. 136. Chromosomen aus der Prophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 74—75).

Fig. 137. Chromosomen aus der Metaphase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 77).

Fig. 138—139. Anaphase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 78—79). In Fig. 139 sind nur einzelne Chromosomen aus der einen Tochterplatte abgebildet.

Fig. 140—141. Telophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 80, 82).

Fig. 142. Telophase der zweiten Reifungsteilung (vgl. Fig. 86). a Chromosomen der Polocyte II. b Die im Ei gebliebene Tochterplatte.

Fig. 143. Ringförmige Anordnung der Chromosomen (vgl. Fig. 84).

Fig. 144. Völlige Kontraktion der Chromatinsubstanz; beginnende Bildung einer Kernvakuole (vgl. Fig. 87, 88 *P II*, 90, 91 *P II*).

Fig. 145 a—c. Verschiedene Stadien der Entwicklung der Vorkerne (vgl. Fig. 88—91). Die Doppelheit der Chromosomen ist auffallend. Die Entstehung von Nukleolen (*N*, *n*) wird in den Kernen, Fig. b—c, illustriert.

Fig. 146. Aequatorialplatte aus der ersten Furchungsteilung (vgl. Fig. 99).

Fig. 147—150. Chromosomen aus der Anaphase der ersten Furchungsteilung. In Fig. 148—149 ist eine Doppelheit der Tochterchromosomen sichtbar. (Nach HERMANN-Fixation.)

Fig. 151. Telophase einer Bindegewebszelle. *BF* Begrenzung der Bindegewebsfaser.

Fig. 152 a—b. Chromosomen aus den Spermatocyten I.

Entwicklung der männlichen Keimzellen.

Tafel XXIII.

Die Abbildungen Fig. 153—177 und 200—201 sind nach HERMANN-Material ausgeführt, Fig. 178—197 nach ZENKER-, Fig. 198—199 nach FLEMMING-Material. Vergr. Fig. 153—177 ca. 2500 : 1; Fig. 178—201 ca. 3500 : 1.

Fig. 153—156. Stadien aus einer Teilung der Spermatogonien.

Fig. 157—170. Spermatocyten I. Ordnung.

Fig. 157—159. Praesynapsis.

Fig. 160—161. Paarweise Konjugation der Chromatinfäden. Synapsis.

Fig. 162—163. Die Doppelfädchen nehmen an Chromatinsgehalt beträchtlich zu. Postsynapsis.

Fig. 164. Die Chromosomenbildung beginnt.

Fig. 165—166. Prophase der ersten Reifungsteilung. Durch eine Zentralspindel verbunden, weichen die Centrosomen auseinander.

Fig. 167. Metaphase der ersten Reifungsteilung, von der Seite gesehen.

Fig. 168—169. Anaphase der ersten Reifungsteilung. Chromatindiminution.

Fig. 170. Telophase. Die jungen Kerne treten aus der Spindel seitlich heraus.

Fig. 171—176. Spermatocyten II. Ordnung.

Fig. 171—172. Prophase der zweiten Reifungsteilung. Die Chromosomen bewahren innerhalb der Kernvakuolen ihre Selbständigkeit; die Centrosomen weichen mit Verlängerung der Zentralspindel auseinander.

Fig. 173. Metaphase,

Fig. 174—175 Anaphase,

Fig. 176 Telophase der zweiten Reifungsteilung.

Fig. 177. Junge Spermatide. Ein kurzer Schwanzfaden wächst von der Berührungsstelle des distalen Centrosoma mit der Zellmembran aus.

Fig. 178—201. Umbildung der Spermatiden in Spermien. Für sämtliche Figuren gelten folgende Bezeichnungen: *a* Achsenfaden, *C* Centrosomen, *Cp* Cytoplasma, *H* Hals, *K* Kopf, *M* Mitochondrien, *P* Perforatorium, *R.k* Ringkörnchen, *S* Schwanzfaden, *U.m* Umhüllungsmembran.

Fig. 178. Metaphase der zweiten Reifungsteilung. Mitochondrien von derselben Form und Größe wie in lebenden Zellen.

Fig. 179—182. Junge Spermatiden. Die Chromosomen werden zu einer zähflüssigen Masse aufgelöst. Vom distalen Centrosoma wächst ein Schwanzfaden hervor. Das proximale wird zuerst in 2, dann in 4 Ringkörnchen geteilt. Von der nächsten Umgebung der Centrosomen wird das Perforatorium (*P*) herausdifferenziert.

Fig. 183. Junge Spermatide, von unten gesehen. Achsenfaden und Ringkörnchen treten deutlich hervor.

Fig. 184—188 zeigen die allmähliche Verkleinerung des Spermatidenkernes durch Abgabe von Kernsaft, die Wanderung des Perforatoriums zum vorderen Pol, das Hineinwachsen des Achsenfadens in den Kern und die Bildung eines cytoplasmatischen Fadensystems (*U.m*). Die Mitochondrien, die immer mehr feinkörnig werden, liegen in verschiedener Anordnung immer nur außerhalb dieses Fadensystems.

Fig. 189—193. Weitere Verkleinerung des Kerns durch Kontraktion der Chromatinsubstanz. Der Achsenfaden wird stark verlängert und das Cytoplasma zipfelförmig ausgezogen.

Fig. 194—196. Außerhalb der Umhüllungsmembran kommen feine Körnchen (Mitochondrien?) zum Vorschein, die zu einem Spiralfaden um dieselbe herum eingeordnet werden.

Fig. 197 a. Der vordere Teil eines durch die Fixation stark kontrahierten Spermiums. Ein dünner Cytoplasmastrang (*Cp*) verbindet Perforatorium und Mittelstück.

Fig. 197 b. Schräger Schnitt durch den hinteren Teil einer Spermatide auf dem Stadium der Fig. 194. Man sieht die Umhüllungsmembran als eine vierseitige Pyramide den Achsenfaden umgeben.

Fig. 198. Nahezu reifes Spermium mit aufgetriebenem Hals, im Begriff, aus der Cytoplasmamasse auszuwandern.

Fig. 199. Reifes Spermium nach Fixation mit FLEMMINGScher Flüssigkeit.

Fig. 200—201. Nahezu reife Spermien nach HERMANN-Fixation. In Fig. 201 a wird eben die Cytoplasmakugel abgeworfen. In Fig. 201 b sieht man eine lichtbrechende Vakuole im Spermakopf.

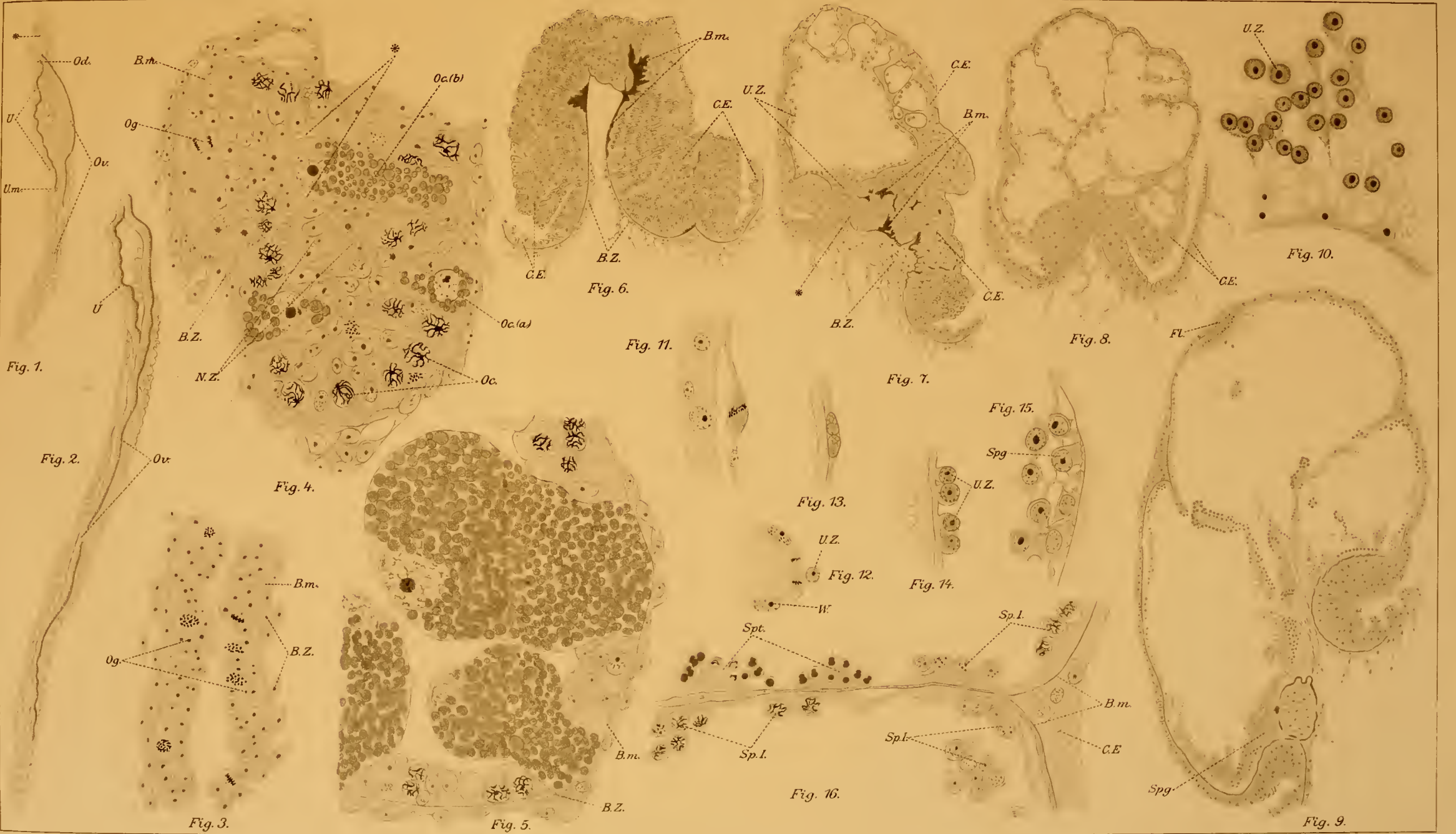


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 11.

Fig. 13.

Fig. 12.

Fig. 14.

Fig. 15.

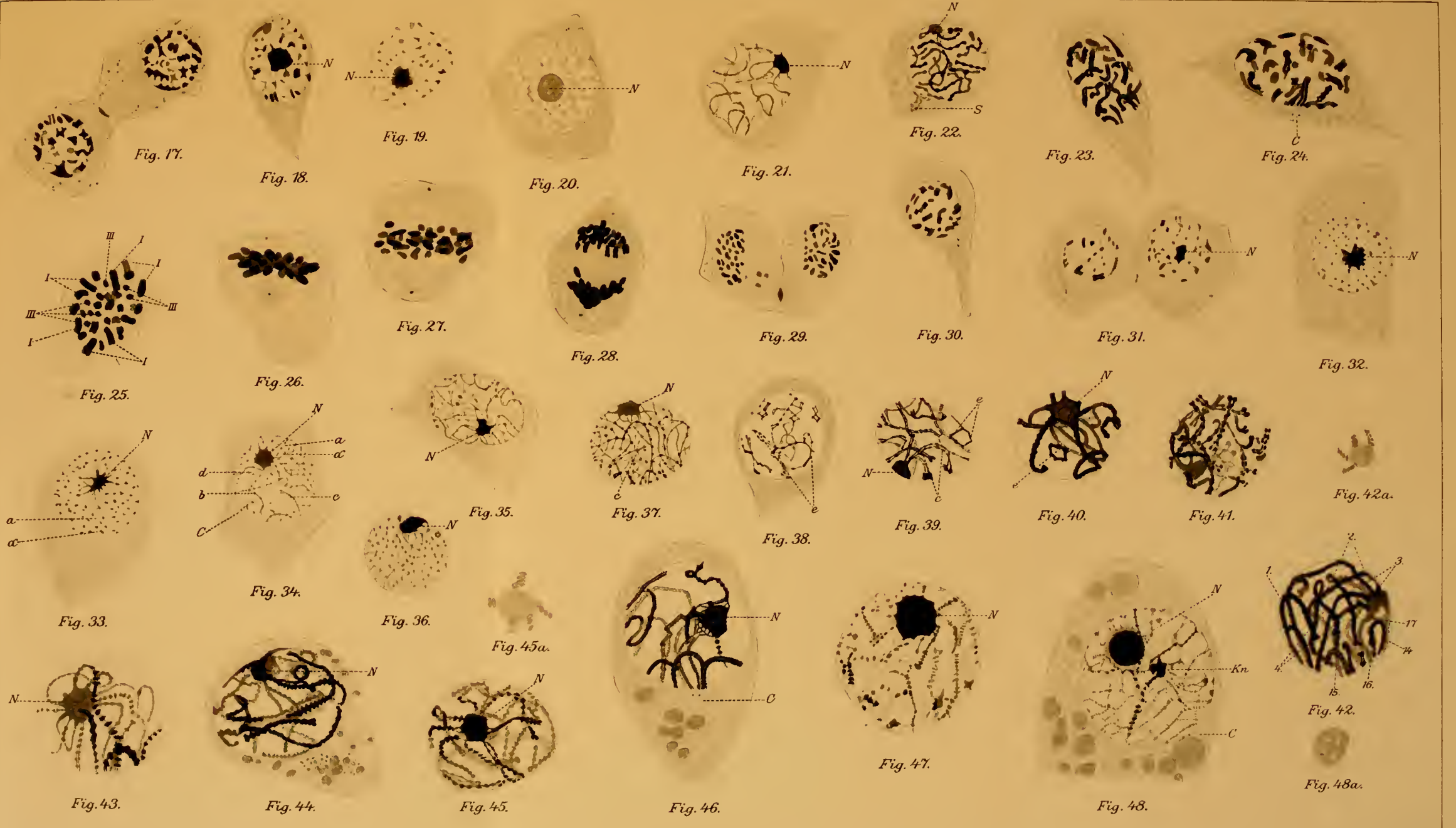
Fig. 16.

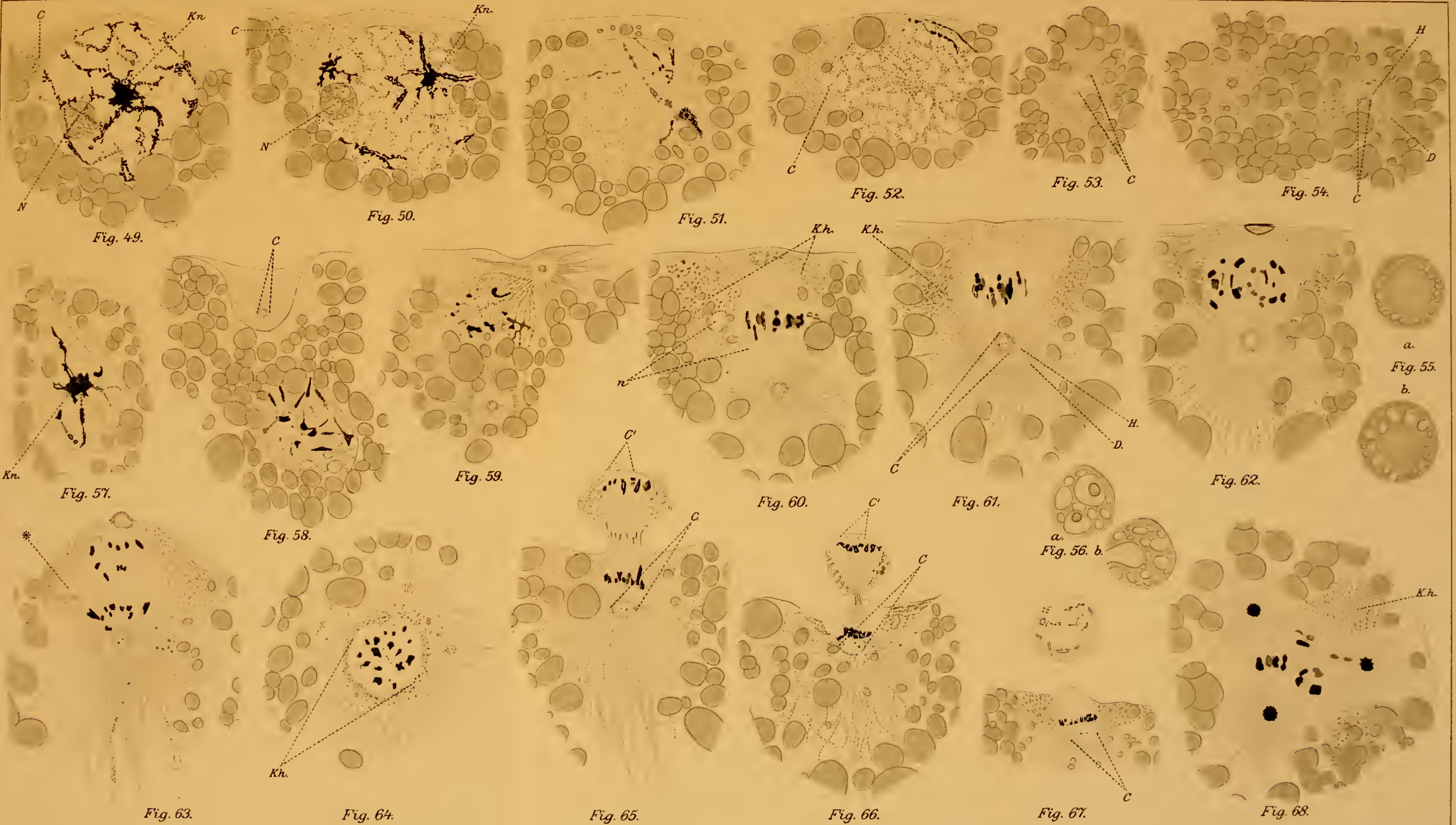
Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 10.

Fig. 9.





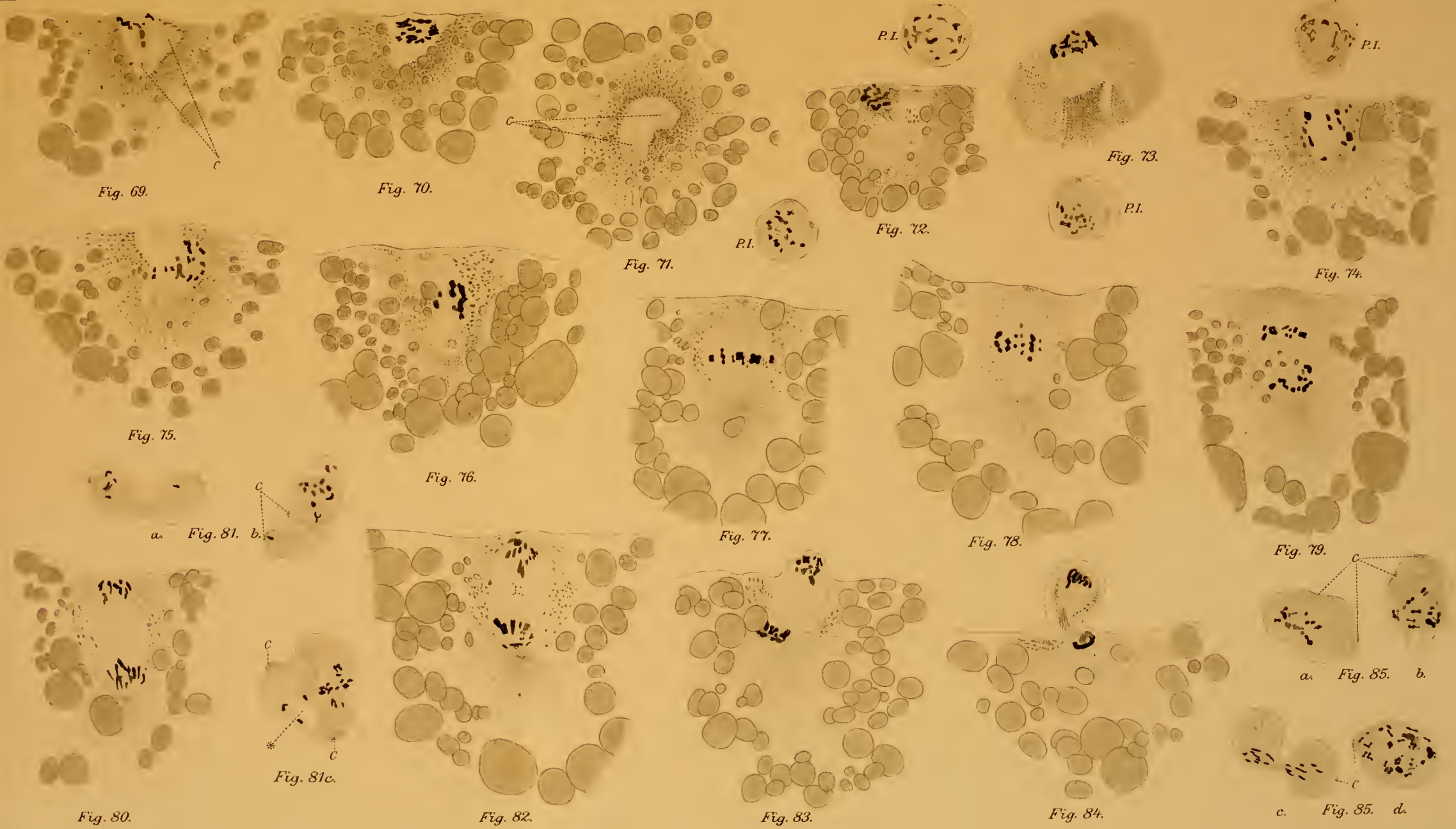


Fig. 69.

Fig. 70.

Fig. 71.

Fig. 72.

Fig. 73.

Fig. 74.

Fig. 75.

Fig. 76.

Fig. 77.

Fig. 78.

Fig. 79.

a. Fig. 81. b.

Fig. 81c.

Fig. 80.

Fig. 82.

Fig. 83.

Fig. 84.

a. Fig. 85. b.

c. Fig. 85. d.

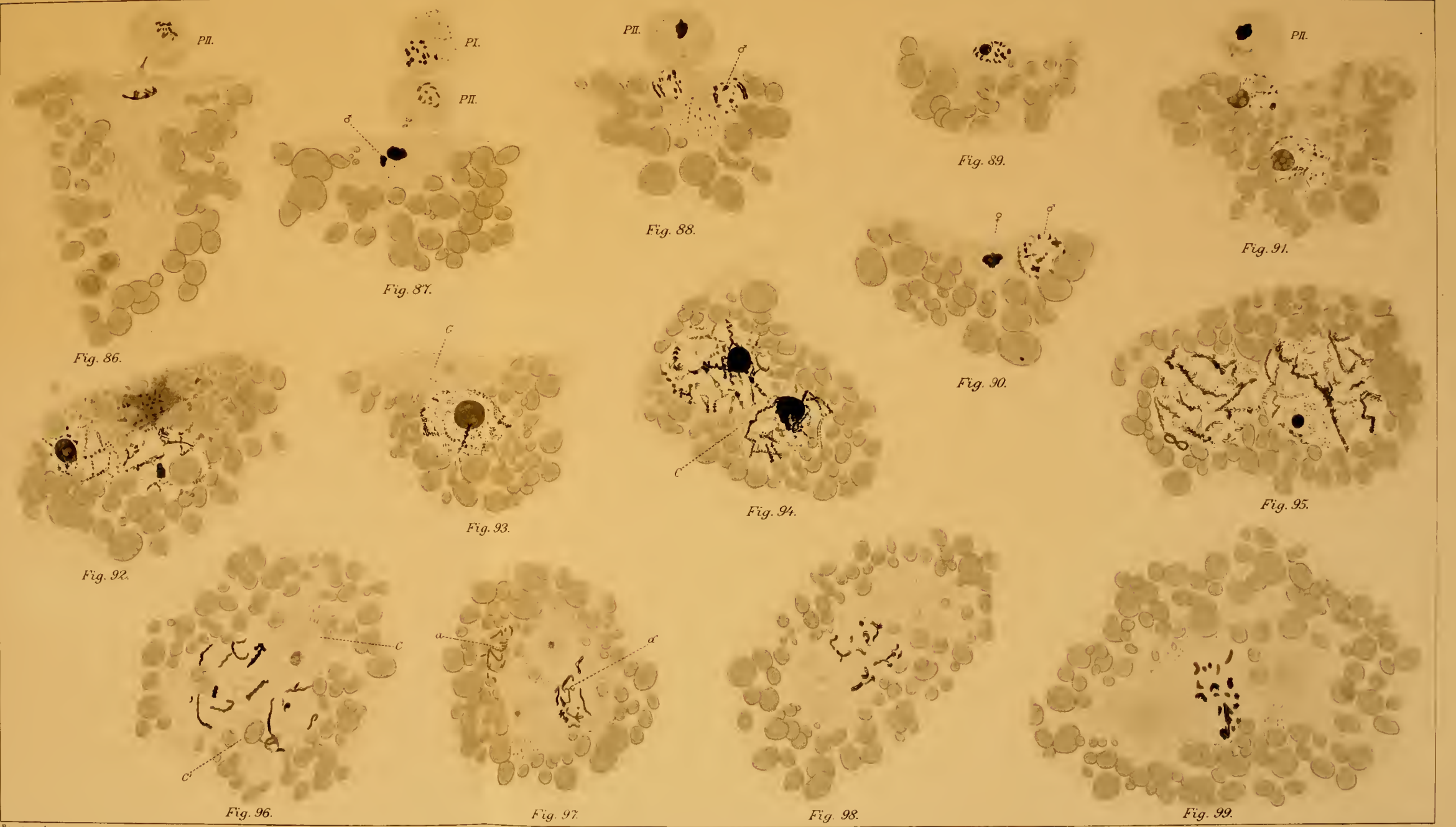






Fig. 100.



Fig. 101.



Fig. 104a.



Fig. 105a.



Fig. 106a.



Fig. 107a.



Fig. 102.

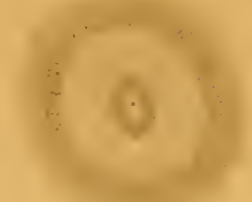


Fig. 103.

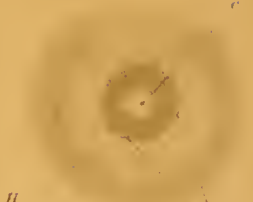


Fig. 104b.

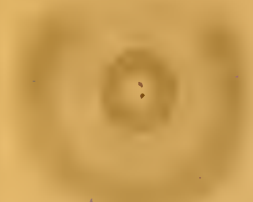


Fig. 105b.

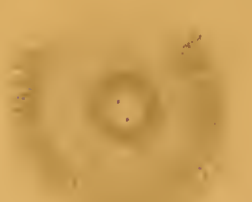


Fig. 106b.

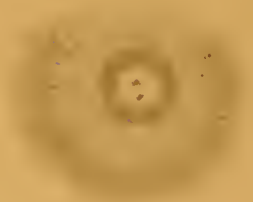


Fig. 107b.



Fig. 108.



Fig. 109.



Fig. 110.



Fig. 114a.



Fig. 115a.



Fig. 116a.

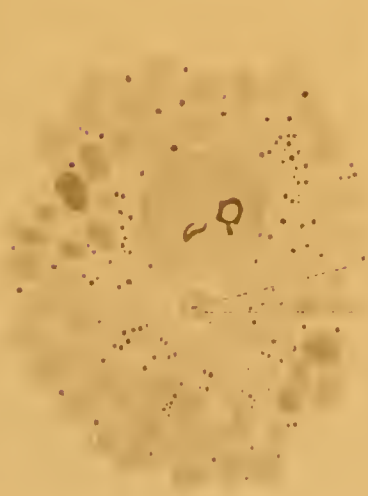


Fig. 111.



Fig. 112.

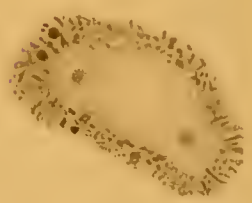


Fig. 113.



Fig. 114b.



Fig. 115b.

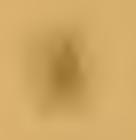


Fig. 116b.

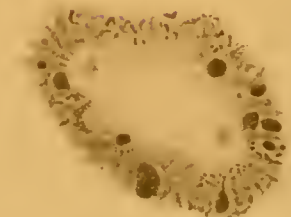


Fig. 113.



Fig. 118.



Fig. 119.

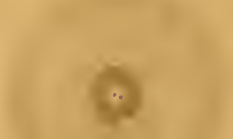


Fig. 120.

