

## Untersuchungen über den Bau der Zelle.

III. Die Entstehung von Mitochondrien und Chondromiten aus eigenartigen intra- und extrazellulären »Sphären« (Idiozomen).

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**

aus Breslau.

Mit Tafel VI und VII und 11 Figuren im Text.

### Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	53
II. Beschreibender Teil. . . . .	56
1) Bau der Sphären . . . . .	56
2) Größe der Sphären . . . . .	58
3) Vorkommen der Sphären . . . . .	58
4) Entstehung der Sphären . . . . .	59
5) Zerfall der Sphären . . . . .	60
III. Vergleichender Teil: Die aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Kügelchen und fädigen Bildungen entsprechen den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren . . . .	67
IV. Zusammenfassung, Deutungsversuch der Befunde und Allgemeines . . . . .	85
Ausführliche Tafelerklärung. . . . .	91

### I. Einleitung.

In der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien<sup>1</sup> habe ich für die Spinalganglienzellen des Frosches höchst eigenartige Bildungen

<sup>1</sup> ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige, aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen«, ihre Entstehung und ihren Zerfall. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.

beschrieben, welche in ihrem Bau mit den Sphären der Autoren übereinstimmen, bei demselben Objekt schon von LENHOSSÉK<sup>1</sup> beobachtet, wenn auch nur unvollkommen erkannt, und ebenfalls als Sphären gedeutet worden sind. Diese Sphären der Spinalganglienzellen des Frosches bestehen aus einem größeren in der Einzahl oder Mehrzahl vorkommenden Zentralkorn und aus einem peripheren Abschnitt, der sich aus kleinen, meist radiär gestellten Körnchen zusammensetzt. Zentralkorn wie Radiärstrahlen liegen einer homogenen, schwer färbaren Grundsubstanz eingebettet, welche besonders in der Umgegend des Zentralkorns als heller Hof deutlich hervortritt. Die Sphären des Frosches kommen in der Spinalganglienzelle öfter in der Einzahl und in zentraler Lage vor, wie dies für die Sphären von manchen Autoren, besonders LENHOSSÉK<sup>1</sup> als typisch angenommen wird, meist treten sie aber in der Ganglienzelle ganz exzentrisch, ferner sehr häufig in der Mehrzahl und an ganz verschiedenen Punkten des Zellleibes, ja selbst im Kern, schließlich sogar ganz außerhalb der Zelle als selbständige Bildungen auf. Von den Sphären der Froschganglienzelle konnte ich ferner nachweisen einerseits, daß sie sowohl in der Zelle als außerhalb derselben in kleinste Stücke zerfallen, andererseits daß sie im Kern aus kleinsten Kügelchen neu entstehen. Da die Zerfallsprodukte der sich auflösenden Sphären und die Körnchen, aus denen die Sphären hervorgehen, etwa die gleiche Größe zeigten, so lag die Annahme nahe, daß beide identisch sind und ein vollständig geschlossener Entwicklungszyklus vorliegt in dem Sinne, daß die Sphären in dem Kern der Ganglienzelle aus kleinsten Kügelchen entstehen, dann in den Zelleib über- resp. aus demselben heraustreten und schließlich in feine Kügelchen zerfallen, welche in den Zellkern zurückwandern, um hier den Ausgangspunkt einer neuen Sphäregeneration zu bilden. Diese Befunde ließen den Gedanken aufkommen, daß wir es in den Sphären der Spinalganglien des Frosches mit Parasiten zu tun haben, und auch die Sphären der Autoren vielfach im gleichen Sinne zu deuten sind, zumal manche diesbezügliche Angaben der Autoren eine solche Annahme nicht ausschlossen.

Um zu sehen, ob diese Bildungen der Spinalganglienzellen des Frosches unter den Ganglienzellen überhaupt eine weitere Verbreitung haben, untersuchte ich die Ganglienzellen der verschiedensten Tier-

---

<sup>1</sup> LENHOSSÉK, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. 1895.

klassen, der Polychäten (*Sthenelais*, *Sigalion*, *Aphrodite*), Oligochäten (*Lumbricus*), Crustaceen (*Astacus*, *Homarus*, *Penaeus*, *Palaemon*), Insekten (*Blatta*), Mollusken (*Helix*, *Limax*, *Doris*, *Tethys*, *Pleurobranchus*), allerdings von jeder Spezies nur ein oder zwei Tiere, und fand zu meiner Überraschung bei einer Meeresschnecke, nämlich bei *Tethys*, Bildungen von fast genau demselben Bau, welche ein Verhalten zeigten, das mich noch tiefer in das Wesen dieser eigenartigen Gebilde eindringen ließ, und darum doppelt interessant sind, weil sie gewisse in der Neuzeit als wichtige Zellelemente beschriebene Bildungen in einem ganz neuen Lichte erscheinen lassen, ich meine die Mitochondrien und Chondromiten der Autoren.

BENDA<sup>1</sup> war der erste, der mit Hilfe bestimmter Färbungsmethoden nachwies, daß in den Spermatogonien und den Spermatoocyten vieler Wirbeltiere und Wirbellosen neben den gewöhnlichen Zellmikrosomen färberisch von diesen sich verschieden verhaltende Körnchen vorkommen, und daß aus diesen die Spiralfaser der Säugtierspermien hervorgeht. Er nannte diese Körnchen Mitochondrien, weil sie die Neigung zeigten sich zu Fäden, oft streptokokkenartig, hinter einander zu legen. Auch für die somatischen Zellen nimmt BENDA solche Mitochondrien an.

MEVES<sup>2</sup> bestätigte die BENDAschen Mitochondrien für die Samenzellen der Wirbellosen, besonders der Mollusken und Insekten, und zeigte, daß sie auch hier eine Umhüllung des aus den Zentralkörpern hervorgehenden Mittelstückes der Samenfäden herstellen.

HEIDENHAIN<sup>3</sup> wies die fadenförmigen von MEVES als Chondromiten bezeichneten Bildungen, zu denen die Mitochondrien oft zusammentreten, für die Samenzellen von *Proteus* nach und zwar im

<sup>1</sup> C. BENDA, a. Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugthierspermatozoen. Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin. Jahrg. 1896/1897. Nr. 6—13. 1897.

b. Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. Ibidem. Jahrg. 1898/1899. Nr. 4—7. 1899.

c. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertbraten. Ibidem. Jahrg. 1897/1898. Nr. 14—17. 1898.

d. Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugthierspermien. Verh. d. anat. Ges. zu Kiel. 1898.

<sup>2</sup> FRIEDR. MEVES, Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

<sup>3</sup> MARTIN HEIDENHAIN, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen usw. Anat. Anz. 1900.

engsten Zusammenhang mit den Sphären, welche letztere er nach dem Vorgang von MEVES hier als Idiozomen bezeichnet<sup>1</sup>.

Die Mitochondrien treten bei den Samenzellen der Wirbellosen, ehe sie die Samenfäden umhüllen, oft zu einem großen einheitlichen Körper zusammen, welcher dem Nebenkern der Autoren entspricht und von MEVES Mitochondrienkörper genannt wird.

Auf die Beobachtungen von BENDA, MEVES und LENHOSSÉK komme ich im dritten Teil dieser Arbeit noch ausführlicher zurück.

Wie die zweite Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> wird sich auch der vorliegende Aufsatz in drei Abschnitte gliedern, nämlich erstens in einen beschreibenden, in welchem ich meine Befunde an der Hand einerseits von möglichst naturgetreuen Zeichnungen, andererseits von Photographien, die von den verschiedensten Stadien der Sphären aufgenommen worden sind, ganz objektiv schildern werde, zweitens in einen vergleichenden, welcher besonders zeigen soll, daß die aus den Sphären hervorgehenden Kügelchen und fädigen Bildungen den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren entsprechen, und drittens in einen zusammenfassenden und allgemeinen, in dem gleichzeitig eine Deutung der Befunde versucht werden wird.

## II. Beschreibender Teil.

**Bau der Sphären.** Die Sphären der Ganglien von *Tethys* (vgl. Fig. 1a, 1b auf Taf. VI und *sph* in der Photographie Fig. 7a, 7b der Taf. VII) bestehen aus denselben drei Abschnitten, die wir schon bei den Sphären der Froschganglienzellen unterschieden haben, nämlich aus einem im Innern gelegenen, meist in der Einzahl vorhandenen und großen Zentralkorn, aus einem dasselbe umgebenden hellen Hof und aus einem breiten peripheren, aus radiär angeordneten Körnchen zusammengesetzten Abschnitt. Der helle, das Zentralkorn umhüllende Hof wird von einer schwerer färbbaren, homogen oder feinstgekörnt erscheinenden Substanz gebildet, welche sich ebenso wie bei den Sphären der Froschganglienzellen auch in die Peripherie der Sphäre zwischen die Radiärstrahlen fortsetzt, so daß bei den Sphären der Ganglien von *Tethys* gleich wie bei denen der Froschganglienzelle eine einheitliche Grundsubstanz vorliegt, welcher das

<sup>1</sup> MEVES selbst nennt die Sphären der Samenzellen, die er für besondere Bildungen hält, in der neuesten Zeit Centrotheken.

<sup>2</sup> E. ROHDE, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. I. c.

Zentralkorn wie die Radiärkörnchen der Rindenschicht eingebettet sind, wie dies besonders die Fig. 1*a* (Taf. VI) demonstriert, welche im Bau die größte Übereinstimmung mit den Froschsphären (vgl. Fig. 1*sph* und Figg. 22*a*, 22*e*, 22*d* der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup>) aufweist.

Die Sphäre der Fig. 1*a* (Taf. VI) zeigt das Zentralkorn in deutlicher Teilung begriffen (ganz ähnlich wie die Froschsphäre in Fig. 22*a* der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup>), während in der Sphäre der Fig. 1*b* (Taf. VI) das Zentralkorn ganz einheitlich erscheint. Ferner besteht der Unterschied zwischen den beiden Figg. 1*a* und 1*b*, daß der »Hof« um das Zentralkorn in Fig. 1*b* viel heller ist als in Fig. 1*a*. Die Grundsubstanz hat also offenbar in den verschiedenen Sphären eine sehr wechselnde Dichtigkeit resp. Färbbarkeit.

Die Radiärstrahlen der Rindenschicht setzen sich in Figg. 1*a* und 1*b* (Taf. VI) deutlich aus gleich großen Körnchen zusammen, genau wie bei den Sphären der Froschganglienzellen (vgl. Figg. 22*a*, 22*e* und 22*d* der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup>). In fernerer Übereinstimmung mit den Sphären der Froschganglienzellen zeichnen sich oft die äußersten Körnchen der Rindenschicht durch größere Stärke und die Eigentümlichkeit aus, miteinander zu verbacken, so daß sie oft das Aussehen einer dicken Membran erhalten, die die Sphäre nach außen abschließt, wie dies zum Teil in der Fig. 1*a* der Fall ist (vgl. diesbez. in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup> die Figg. 22*e*, 22*d* und *sph* der Fig. 2 der Taf. XVII).

Den eben geschilderten Bau zeigen die Mehrzahl der Sphären, so auch die kleineren der Fig. 2 (Taf. VI), auf welche ich unten noch einmal zurückkomme. Von dieser Regel treten aber sehr viele Abweichungen auf. So trifft man öfters Sphären von dem in Fig. 1*d* (Taf. VI) wiedergegebenen Bau, d. h. eine verhältnismäßig nur schmale periphere Zone zeigt sich gleich dunkel und radiär gestreift wie die breite Rindenschicht in Figg. 1*a* und 1*b*, der breite Innenraum wird dagegen teils von feinen hellen, bisweilen gekörnt aussehenden, radiären Fäden, die von den grobgekörnten peripheren Strahlen bis zum Zentralkorn ziehen (wie dies besonders auf der rechten Seite der Fig. 1*d* der Fall ist), teils von etwas gröberen regellos gelagerten Körnchen ausgefüllt (wie dies auf der linken Seite der

<sup>1</sup> E. ROHDE, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. I. c.

Fig. 1*d* hervortritt). Diese groben Körnchen sieht man aber (in Fig. 1*d* besonders links oben) öfter deutlich nach außen allmählich in die Radiärkörnchen übergehen, es handelt sich bei den inneren regellosen groben Körnchen also nur um eine Auflösung der peripheren Radiärstrahlung.

Dieselbe Struktur zeigt die Sphäre *sph* in den Photographien 8*a* und 8*b* der Taf. VII.

Auch in Fig. 1*e* (Taf. VI), welche eine in Teilung begriffene Sphäre darstellt, ist die dunkle Radiärzone nur schwach und löst sich nach innen allmählich in ein heller erscheinendes, meist regelloses Körnchenwerk auf, das bis zum Zentralkorn reicht. Dagegen setzen sich in der Fig. 1*e* (Taf. VI) die dicken kurzen peripheren Radiärstrahlen nach innen überall deutlich in feine helle Fädchen fort, die am Zentralkorn inserieren, so daß die periphere Partie der Sphäre aussieht, als wenn sie aus radiär gestellten Spermatozoen ähnlichen, d. h. aus dickem Kopf und dünnem Schwanzfaden bestehenden Gebilden zusammengesetzt wäre. Doch muß ich bemerken, daß ich derartig gebaute Sphären nur seltener traf.

Die Grundsubstanz ist auch in den zuletzt beschriebenen Sphären (Figg. 1*e*, 1*d*, 1*e* der Taf. VI) stets vorhanden, doch tritt sie zwischen den Fädchen resp. Körnchen nicht so deutlich hervor, wie in dem von diesen Elementen ganz freien das Zentralkorn umgebenden »Hof« der Figg. 1*a* und 1*b*.

Was das Zentralkorn anlangt, so ist es stets scharf begrenzt und im Innern oft heller wie am Rande, wie dies die Figg. 1*a*—1*d* der Taf. VI und die Photographien Figg. 7*a*, 7*b*, 8*a*, 8*b* der Taf. VII demonstrieren.

Die Größe der Sphären ist, wie die Figg. 1 und 2 der Taf. VI und die Photographien Figg. 7*a*, 7*b*, 8*a* und 8*b* der Taf. VII lehren, welche die Sphären je bei derselben (sehr starken) Vergrößerung wiedergeben, eine sehr wechselnde. Aber selbst die kleineren, wie sie die Fig. 2 der Taf. VI darstellt, lassen oft schon sehr deutlich die typischen drei Abschnitte der Sphären, d. h. Zentralkorn, hellen Hof und Radiärzone, letztere in etwas wechselnder Stärke, unterscheiden. Oft fehlt das Zentralkorn, der ganze Binnenraum innerhalb der dunklen Radiärzone wird dann von einer feingranuliert erscheinenden hellen Substanz erfüllt. Strukturen, wie sie die Fig. 2*g*, *h*, *i* der Taf. VI zeigen, sind offenbar auf oberflächliche Schnitte zu beziehen.

Was das **Vorkommen** der Sphären anlangt, so treten sie genau wie die Sphären der Froschganglien sowohl intra- als extracellulär

auf, im ersteren Fall selten in der Einzahl, wie z. B. in Fig. 9 (Taf. VI), sondern meist mehrere in je einer Ganglienzelle, so in den Figg. 3 (bei *B*) und 12 der Taf. VI und in den Photographien Figg. 1, 2*a*, 2*b* der Taf. VII. In manchen Ganglienzellen fehlen sie dagegen ganz, wie wir dies auch vom Frosch wissen.

Die Ganglien der meisten Wirbellosen, so auch der Schnecken, bestehen bekanntlich aus einer im Innern gelegenen Zentralsubstanz, welche die Ganglienzellfortsätze und deren Auflösungsprodukte enthält, und aus einer die letztere einschließenden Ganglienzellschicht. Bei den Spinalganglien des Frosches, die im wesentlichen dasselbe Lageverhältnis der Ganglienzellen zu der Nervenfaserschicht wie bei den Wirbellosen zeigen, finden sich die Sphären nur in der Ganglienzellschicht, die Sphären von *Tethys* treten aber nicht nur hier, sondern auch allenthalben in der Zentralsubstanz auf, und zwar sowohl in den sehr breiten Ganglienzellfortsätzen als in der die Zwischenräume der letzteren erfüllenden eigentlichen Punktsubstanz (LEYDIG). Fig. 5 der Taf. VI zeigt uns die Randpartie der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*, welche nur aus Ganglienzellfortsätzen besteht, und in diesen letzteren eine Menge sehr verschieden großer Sphären von typischem Bau, die größte von ihnen (rechts unten) ist durch ein verhältnismäßig sehr mächtiges Zentralkorn ausgezeichnet. In Fig. 4 (Taf. VI) treten die Sphären sowohl in den Ganglienzellfortsätzen wie in der eigentlichen Punktsubstanz (*ps*) auf.

Dasselbe demonstrieren die Photographien Figg. 5, 6*a*, 6*b* der Taf. VII.

Auch im Froschspinalganglion traf ich einmal eine Sphäre direkt an einem Ganglienzellfortsatz, wie dies Fig. 15 der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup> demonstriert. Ich ließ es damals unentschieden, ob eine An- oder direkte Einlagerung der Sphäre vorliegt. Nach meinen neueren Befunden bei den *Tethys*-Ganglien halte ich den letzteren Fall auch bei der Froschganglienzelle für sehr wohl möglich.

**Entstehung der Sphären.** Bei der Froschganglienzelle haben die Sphären einen nucleären Ursprung, d. h. sie entstehen im Kern aus kleinsten Kügelchen, die anfangs noch ganz kompakt erscheinen, beim Größerwerden sich aber in helle Innenzone und dunkle Rindenschicht sondern, welche letztere sich, je mehr die Sphären heranwachsen, immer deutlicher in Körnchen differenziert, die sich schließlich radiär anordnen, während gleichzeitig das Zentralkorn zur

<sup>1</sup> l. c.

Unterscheidung kommt (vgl. die Fig. 21 und Figg. 4—8 der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien<sup>1</sup>). Genau in derselben Weise entstehen die Sphären in den *Tethys*-Ganglien, nur mit dem Unterschiede, daß die Entwicklung nicht intranucleär, überhaupt nicht in der Zelle, sondern extracellulär erfolgt. In der Ganglienzellschicht trifft man zwischen den Ganglienzellen bei *Tethys* die verschiedensten Entwicklungsstufen der Sphären ähnlich dicht zu einem Haufen zusammengedrängt, wie sie im Kern der Froschganglienzellen auftreten. Fig. 3 (Taf. VI) zeigt uns links bei *A* einen solchen Entwicklungsherd. Die größten Sphären zeigen hier schon eine deutliche Radiärstrahlung ihrer Randzone und helle Innenschicht, je kleiner die Sphären werden, desto mehr verliert sich diese Differenzierung, dunkle Rinden- und helle Innenzone ist zwar oft noch vorhanden, die erstere erscheint aber wie homogen; die jüngsten Sphären schließlich stellen genau wie beim Frosch durchweg gleichmäßig dunkle kleinste Kügelchen dar.

Der in Fig. 3 (Taf. VI) bei *A* abgebildete Entwicklungsherd lag dicht neben einer stark von Sphären durchsetzten Ganglienzelle. Die sich vergrößernden Sphären lösen sich hier von dem Entstehungsherde los, wandern (bei *x*) nach der Ganglienzelle *B* und lagern sich dieser auf der dem Entwicklungsherde zugewendeten Seite direkt an (bei *y*), offenbar um in sie einzudringen und hier zu typisch gebauten Sphären heranzuwachsen, wie solche zu mehreren in der Ganglienzelle selbst zur Beobachtung kommen.

Haben die Sphären in den Ganglienzellen eine bestimmte Größe erreicht, so tritt ein Zerfall derselben ein, wie dies in Fig. 3 (Taf. VI) die Ganglienzelle *B* zeigt, die möglichst naturgetreu wiedergegeben ist. Neben den drei typisch gebauten Sphären trifft man in ihr alle möglichen Zerfallsprodukte der Sphären: das Zentralkorn wird undeutlich, die Radiärzone zerbricht in größere oder kleinere Stücke, die auf den Schnitten als Ansammlung kurzer Stäbchen erscheinen, diese lösen sich schließlich ganz voneinander und zerfallen in Körnchen. Alle diese Auflösungsprodukte, selbst die kleinsten isoliert liegenden Körnchen, haben das typische Färbungsvermögen der Sphären und stechen deshalb überall scharf im Ganglienzelleib hervor.

Dieselben Verhältnisse beobachten wir bei der Photographie Fig. 4 der Taf. VII, welche ebenfalls die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 von Taf. VI, aber in einem andern Schnitt darstellt.

<sup>1</sup> l. c.

Die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 (Taf. VI) erinnert ungemein an die Ganglienzellen des Frosches, die ich in Figg. 15 und 16 der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup> abgebildet habe. Auch hier sind die Ganglienzellen von vielen Sphären durchsetzt, die fast genau in derselben Weise wie bei *Tethys* in kleinste Stücke resp. Kügelchen zerfallen.

Genau auf die gleiche Art, wie ich es eben für die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 beschrieben habe, lösen sich auch die Sphären in der Zentralsubstanz der Ganglien von *Tethys* auf, und zwar sowohl in der eigentlichen Punktsubstanz als in den diese durchsetzenden Ganglienzellfortsätzen. Die auch hier außerordentlich mannigfaltigen Auflösungsformen der Sphären werden am besten durch die Fig. 4 (Taf. VI) erläutert, in welcher auf alle Details des Zerfalls genau Rücksicht genommen worden ist. Das Gleiche erläutert die Photographie Fig. 5 der Taf. VII. Nicht selten erfolgt dabei die Teilung der Sphären in einer Form, die an die Karyokinese erinnert, wie z. B. bei *x* und *y* in der Fig. 4 der Taf. VI, um so mehr, da auch hier die Stäbchen der Rindenschicht durch ihre intensive Färbung in der Zentralsubstanz des Ganglions scharf hervortreten. Bei weiter fortgeschrittener Auflösung der Sphären trifft man von denselben wieder nur noch verschieden große Häufchen von kurzen Stäbchen oder gleich dunklen Körnchen.

In vielen Fällen sind aber die Zerfallstadien der Sphären wesentlich anders gebaut, wie bisher beschrieben wurde. Dies gilt besonders von den großen Sphären. Manche Sphären nehmen nämlich in der Zentralsubstanz des Ganglions einen bedeutenden Umfang an, wie dies die Figg. 6 und 7 der Taf. VI (bei *sph*) und die Photographie Fig. 10 der Taf. VII (bei *sph'*) demonstrieren, die je eine solche Sphäre samt einem Teil der sie umgebenden Zentralsubstanz darstellen. In Fig. 6 (Taf. VI) erscheint die Sphäre noch ziemlich einheitlich, aber im Bau gegenüber dem gewöhnlichen Sphärentypus schon stark verändert. Vom Zentralkorn ist nichts mehr zu entdecken, auch die Grundsubstanz ist im Innern verloren gegangen, sie findet sich nur noch in der breiten Randzone. In der letzteren stechen zwar Körnchen deutlich hervor, diese sind aber nicht mehr radiär, sondern größtenteils scheinbar ganz regellos durcheinander gewürfelt. Links unten hat sich noch auf eine ganz kurze Strecke der normale Bau der Rindenschicht etwas deutlicher erhalten, während man auf der rechten Seite eher den Eindruck gewinnt,

<sup>1</sup> l. c.

als ob eine einzige Lage von groben Körnchen vorliegt, die eine vielfach sich nach innen faltende Randschicht bildet.

In Fig. 7 (Taf. VI) ist dagegen die etwa gleich große Sphäre in der eigenartigsten Weise schon größtenteils vollständig zerfallen und in Einzelkörnchen aufgelöst, die sich in der Zentralsubstanz zerstreuen, aber deutlich an vielen Stellen sich noch fädig hintereinander ordnen. Nur auf der linken Seite zeigen zwei benachbarte kleine Randstücke der Sphäre noch annähernd den charakteristischen Sphärenbau.

Noch merkwürdiger gestaltet sind die Sphären *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* der Fig. 8 (Taf. VI), welche gleichfalls der Zentralsubstanz angehören. Die Sphäre *a* sieht mehr wie eine leere, dickwandige Kapsel aus, die aber stellenweise noch deutlich ihre Zusammensetzung aus groben Körnchen erkennen läßt. Denken wir uns in der Fig. 6 (Taf. VI) die die Sphäre nach außen begrenzenden einreihig nebeneinander gelagerten groben Körnchen miteinander verbacken, so würde eine ähnliche Kapsel oder Membran entstehen, wie sie uns die Sphäre *a* der Fig. 8 (Taf. VI) zeigt. In der Sphäre Fig. 6 faltet sich die Körnerlage nach innen stellenweise ein, was schon oben bemerkt wurde. Dasselbe gilt von der Kapsel der Sphäre *a* in Fig. 8, wie rechts oben deutlich zu beobachten ist. Auch im Innern der Kapsel treten Körnchen resp. gekörnte Fädchen auf, wenn auch nur ganz vereinzelt. Das Zentralkorn fehlt in der Sphäre *a* von Fig. 8, ebenso wie in der Sphäre der Fig. 6. Auch die Grundsubstanz ist verschwunden.

Die Sphäre *b* der Fig. 8 (Taf. VI) erinnert noch an die eben beschriebene Kapsel *a*, nur ist ein starker Zerfall derselben erfolgt.

Die vier übrigen Sphären *c*, *d*, *e*, *f* der Fig. 8 ähneln dagegen mehr der Sphäre der Fig. 7, man sieht statt der Sphäre meist nur eine Menge Körnchen, welche entweder ganz regellos durcheinander liegen oder sich zu Fäden anordnen. Oft erkennt man, daß diese Fäden an ihrem Ende zu dickeren Bläschen anschwellen, wie dies z. B. die Sphäre *c* zeigt.

An verschiedenen Stellen der Zentralsubstanz sieht man in Fig. 8 schließlich kleine Körnchenpakete oder Einzelkörnchen von dem für die Sphären typischen Färbungsvermögen. Zweifellos sind diese auch aus den zerfallenden Sphären hervorgegangen.

Sphären derselben Art wie *a*—*f* von Fig. 8 der Taf. VI sehen wir in der Photographie Fig. 9 der Taf. VII bei *sph'*.

Ganz ähnliche Auflösungsbilder der großen Sphären, wie ich sie

eben für die Zentralsubstanz geschildert habe, kehren auch in den Ganglienzellen wieder. Fig. 14 (Taf. VI) zeigt uns einen Teil einer von Sphären erfüllten Ganglienzelle: die beiden größten Sphären *a* und *b* sehen wie ein Gerüstwerk von Fäden aus, die teilweise noch deutlich gekörnt und dadurch bemerkenswert sind, daß sie an ihren freien Enden oft wieder (vgl. in Fig. 8 der Taf. VI Sphäre *c* und das eben über dieselben Gesagte) zu größeren oder kleineren Bläschen anschwellen, die eine dunkle Randschicht und helle Innenschicht unterscheiden lassen. In der Sphäre *b* (Fig. 14, Taf. VI) bemerken wir rechts oben bei *x* eine größere Kugel von demselben Bau mitten zwischen dem Fädenwerk der Sphäre, sie ist offenbar eins der eben beschriebenen kolbig angeschwollenen Endbläschen der Fäden, das sich bereits abgeschnürt hat. Bei *c* sehen wir in der Fig. 14 den Rest einer Sphäre, der nur noch aus mehreren dunkelrandigen Bläschen besteht, die zum Teil durch etwas dünnere Fäden verbunden sind. Schließlich finden wir im Ganglienzelleib allenthalben eine Unmasse sehr verschieden großer Kügelchen oder Bläschen (*mt*), die alle dasselbe Färbungs- und Lichtbrechungsvermögen wie das Fäden- resp. Gerüstwerk der Sphären *a* und *b* besitzen, zum großen Teil genau wie die Endbläschen der Sphärenfäden dunkle Randschicht und helle Innenzone und erstere oft deutlich in kleinere Stücke zerfallen zeigen, zum Teil aber ganz homogen erscheinen. Diese freien Kügelchen resp. Bläschen (*mt*), welche den Ganglienzelleib erfüllen und Zerfallsprodukte der Sphären darstellen, entsprechen den **Mitochondrien** der Autoren, während die Fädenbildungen (*chm*), die in den zerfallenden Sphären (z. B. bei *a* und *b* von Fig. 14 und bei *a* und *b* in Fig. 8) auftreten, den **Chondromiten** der Autoren identisch sind, wie ich im dritten Teile dieser Arbeit darlegen werde.

Fig. 12 und 13 der Taf. VI stellen zwei andre Ganglienzellen je etwa zur Hälfte dar, in denen die sich auflösenden Sphären wieder noch in anderer Form erscheinen, als wir es eben für Fig. 14 kennen gelernt haben. In Fig. 12 zeigen auf der rechten Seite die Sphären *a* und *b* noch fast den typischen Bau, d. h. ein scharf hervortretendes Zentralkorn, teilweise (besonders in der Sphäre *b*) noch eine radiäre Anordnung der Körnchen und deutlich die Grundsubstanz zwischen den Körnchen. In der Sphäre *b* sind die äußersten Körnchen der Randzone durch bedeutendere Stärke gegenüber den inneren mehr oder weniger radiär gestellten ausgezeichnet, wie wir dies bei den ganz normalen Sphären, z. B. in Fig. 1*a* auch getroffen haben; noch stärker tritt dies in der Sphäre *a* hervor, die inneren

Körnchen erscheinen hier ganz regellos, reichen aber genau wie die radiär gestellten der Sphäre *b* bis zum Zentralkorn. Ein eigentlicher Hof kommt in den beiden Sphären *a* und *b* nicht mehr zur Ausbildung, d. h. die Grundsubstanz ist in der ganzen Ausdehnung der Sphäre gleichmäßig von Körnchen durchsetzt. Weiter ist die Auflösung der Sphäre *c* in Fig. 12 geschritten, hier sehen wir die äußersten Körnchen an einigen Stellen sich mehr oder weniger konzentrisch zu Fäden anordnen, wie wir es in erhöhtem Maße bei den Sphären *a*, *b*, *c*, *d* und *e* der Fig. 8 getroffen haben. In noch stärkerem Zerfall als Sphäre *c* befindet sich die Sphäre *d* in Fig. 12, sie zeigt stellenweise noch eine deutliche radiäre Anordnung der Körnchen und die äußersten Körnchen der Radien wieder als die stärksten, während in der Sphäre *g* eine Anzahl ebenfalls fadenbildender Körnchen an der äußeren Peripherie der Sphäre ab- und in den Zelleib übertreten. In der Sphäre *h*, welche noch weiter zerfallen ist, haben sich die Körnchen zu einer **S**-förmigen Fadenfigur vereinigt. Die groben Körnchen dieser **S**-Figur erscheinen wieder zum Teil schon deutlich bläschenförmig, d. h. mit dunklem Rand und hellem Innenraum. Dasselbe gilt übrigens auch für viele Körnchen der eben beschriebenen Sphären *a*, *b*, *c*, *d* und *g*. Sehr deutlich tritt dieses auch bei dem Sphärenrest *e* in Fig. 12 hervor, der nur noch aus mehreren etwas größeren Bläschen besteht, die mehr oder weniger eng in Zusammenhang miteinander stehen und die ursprüngliche Grundsubstanz der Sphäre noch zwischen sich unterscheiden lassen. Besonders instruktiv ist auch die Sphäre *f* in Fig. 12. Hier besteht der untere Teil noch aus kleineren teilweise radiär angeordneten Körnchen, während an der oberen Seite der Sphäre sich dicke Bläschen oder Körnchenmassen ablösen, welche genau das Aussehen der Mitochondrien (*mt*) haben, die in der Fig. 12 ebenso wie in der eben besprochenen Fig. 14 den Zelleib der Ganglienzelle allenthalben erfüllen und öfter fädig hintereinander geordnet erscheinen. Bemerken will ich, daß unter den kleinen Mitochondrien sich öfter solche finden, die in der Färbung stark nachlassen und fast das Aussehen der gewöhnlichen Zellmikrosomen annehmen.

Ganz ähnlich wie in der Fig. 12 liegen die Verhältnisse der Sphären in der Fig. 13. Besonders instruktiv sind hier die Sphären *a* und *b*, da sie deutlich die Auflösung in Mitochondrien und die Lostrennung derselben von den Sphären zeigen. Die Sphären *a* und *b* weisen ferner neben den Bläschen noch deutlich die fast ganz homogene Grundsubstanz auf, welche wesentlich anders als das umgebende

Zellprotoplasma aussieht. Bei *c* (Fig. 13) sehen wir in der schon stark zerfallenen Sphäre noch deutlicher als in der Sphäre *d* der Fig. 12 eine radiäre, d. h. wieder fadenartige Anordnung der Körnchen und die Ablösung der äußersten und wieder größten Körnchen resp. Bläschen von den Radien, ferner als Ausgangspunkt der Radien noch deutlich das Zentralkorn.

Sphären derselben Art, wie wir sie in den Ganglienzellen der Figg. 12—14 von Taf. VI kennen gelernt haben, zeigen uns die als Figg. 1, 2*a*, 2*b* in der Taf. VII photographierten Ganglienzellen bei schwächerer Vergrößerung. Auch hier kommen die Sphären (*sph*, *sph'*) je zu mehreren in der Ganglienzelle vor, teils lassen sie noch deutlich die drei typischen Abschnitte, d. h. Zentralkorn, hellen Hof und Rindenschicht unterscheiden, teils sind sie schon mehr oder weniger stark in der eben geschilderten Weise zerfallen, wie man besonders mit Hilfe der Lupe beobachten kann.

Eine wieder etwas andre Auflösungsform der Sphären lernen wir in den Figg. 10 und 11 der Taf. VI kennen. Hier treffen wir den Ganglienzellleib allenthalben durchsetzt von bald größeren, bald kleineren Häufchen (*mh*) ziemlich gleich grober Körnchen von dem typischen Färbungsvermögen der Sphären resp. ihrer Auflösungsprodukte, wie wir sie in den Figg. 12—14 gefunden haben. Diese Körnchenhaufen (*mh*) sind meist von einem hellen Raume umgeben, welcher gegen die Zellsubstanz scharf, oft fast wie durch eine Membran, abgesetzt scheint, infolgedessen die Körnchenhaufen doppelt scharf hervortreten. Diese Körnchenhaufen sind ebenfalls nur Zerfallprodukte von größeren Sphären. Fig. 11 enthält neben den kleinen Körnchenhaufen eine große Sphäre (*sph*) mit noch deutlichem Zentralkorn, die vollständig in Körnchen von derselben Stärke, Färbung und Lichtbrechung zerfallen ist, welche die Körnchen der kleinen Haufen charakterisiert. Die Körnchen weisen in der Sphäre (*sph*) stellenweise noch eine deutliche radiäre oder fädige Anordnung auf. Eine Sphäre derselben Art und Größe tritt in der kleinen Ganglienzelle Fig. 9 (*sph*) auf. Dieselbe zeigt noch schärfer wie in Fig. 11 das Zentralkorn und die radiäre Anordnung der Körnchen, ferner aber, was sehr wichtig ist, eine deutliche Neigung in zwei Stücke zu zerfallen. Durch weitere Teilungen gehen dann aus solchen großen Sphären die eben beschriebenen Körnchenhaufen (*mh*) hervor.

Gleiche Körnchenhaufen wie in den Zellen Fig. 10 und 11 der Taf. VI erblicken wir in der als Fig. 3 auf Taf. VII photographierten ganz oberflächlich getroffenen Ganglienzelle bei *mh*.

Ich habe im vorhergehenden betont, daß die Sphären und ihre Zerfallsprodukte außer durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen auch durch eine besondere Färbbarkeit gegenüber dem gewöhnlichen Zellprotoplasma charakterisiert sind und deshalb gegen das letztere überall außerordentlich scharf abstechen. Am deutlichsten treten sie auf den mit Jodgrünfuchsin behandelten, in Glyzerin liegenden Schnitten hervor, die sehr stark verblaßt sind. Hier erscheinen die Kerne der Ganglienzelle helllila, der Ganglienzelleib mattrosa, die Sphären dagegen in einer intensiven blaurötlichen Färbung. Doch zeigen die Sphären in den verschiedenen Stadien des Zerfalls bisweilen eine etwas wechselnde Nuance dieses Farbentons. Die freien, d. h. intercellulären Sphären (Figg. 1 und 2, Taf. VI) und die in der Entwicklung begriffenen (Fig. 3 der Taf. VI bei *A*) zeigen ebenso wie die durch einfachen Zerfall der Rindenschicht in kleine Körnchen sich auflösenden meist kleineren Sphären, wie sie die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 (Taf. VI) und die Zentralsubstanz der Fig. 4 (Taf. VI) enthalten, alle den gleichen mehr ins bläuliche gehenden Farbenton, dagegen nehmen die größeren bei ihrem Zerfall sich stark verändernden Sphären, d. h. besonders die in Mitochondrien *mt* (die Sphären *a—g* in den Figg. 12—14 der Taf. VI) oder in Körnchenhaufen *mh* (Figg. 10 und 11 der Taf. VI) sich auflösenden Sphären öfter eine mehr rötliche Nuance und die größeren Mitochondrien wieder nicht selten einen etwas andern Farbenton an als die kleineren, doch stets so, daß diese verschieden gefärbten Zerfallsprodukte der Sphären durch alle Zwischenglieder miteinander verbunden sind.

Nach Behandlung mit Hämatoxylin (DELAFIELD) bleiben die Sphären und alle ihre Zerfallsprodukte fast ungefärbt (vgl. die Photographie Fig. 3 auf Taf. VII) und erscheinen in einem etwa gelblichgrünen Tone, während der Ganglienzellkern einen dunkelblauen und der Zelleib einen lila Farbenton annimmt, und zwar zeigen intra- wie extracelluläre Sphären und von letzteren sowohl die intercellulären wie die in der Zentralsubstanz auftretenden Sphären resp. ihre Zerfallsprodukte stets fast denselben gelblichen Ton. Auch auf den Hämatoxylin Schnitten sondern sich also die Sphären samt den aus ihnen hervorgehenden Mitochondrien resp. Chondromiten scharf vom Ganglienzellprotoplasma, lassen aber die feinen Details ihres Baues nicht so deutlich erkennen wie bei den Jodgrün-Fuchsin Schnitten. Übrigens nehmen auch bei den Hämatoxylinpräparaten die Mitochondrien, je größer sie werden, einen mehr blaßgelben Farbenton an, ebenso verliert sich auch bei den Körnchenhaufen *mh* bisweilen der

intensiv grünlichgelbe Ton, der sie in der Regel auszeichnet, und zwar scheinbar um so mehr, je kleiner die Häufchen werden. Es treten also offenbar bei den Mitochondrien nach ihrer Ablösung von den Sphären chemische oder vielleicht auch physikalische Veränderungen ein.

Bemerken will ich zum Schluß noch, daß bei den Sphären von *Tethys*, besonders den extracellulären, genau wie bei den Sphären der Froschspinalganglien Zweiteilungen vorkommen, durch welche eine Vermehrung der Sphären, nicht aber ein Zerfall der Sphären eingeleitet wird, wie dies die Fig. 1 c der Taf. VI erläutert, welche große Übereinstimmung mit manchen Sphärenbildern der Figg. 16—18 der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup> zeigt.

### III. Vergleichender Teil: Die bei *Tethys* aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Kügelchen und fädigen Bildungen entsprechen den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren.

Die eben im zweiten Teil beschriebenen Sphären von *Tethys* sind zweifelsohne denen der Spinalganglien des Frosches an die Seite zu stellen. Beide bestehen (vgl. Figg. 1 und 2 der Taf. VI und in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>1</sup> die Figg. 22 a—22 d der Taf. XVII) aus einem Zentralkorn, aus radiär angeordneten peripheren Körnchen und aus einer homogenen Grundsubstanz, welche besonders in der nächsten Umgebung des Zentralkorns als heller Hof zur deutlichen Beobachtung kommt, beide kommen extra- und intracellulär vor, beide zerfallen in kleine scheinbar strukturlose Kügelchen und gehen aus solchen wieder hervor und zwar mit genau denselben Strukturveränderungen, beide stechen durch Färbung als besondere Elemente dem Zelleib und Zellkern gegenüber hervor usw.

Von den Sphären des Frosches habe ich in der zweiten Abhandlung dieser Untersuchungen<sup>1</sup> ausführlich gezeigt, daß sie vielen Sphären der Autoren durchaus gleich gebaut sind und zweifelsohne auch diesen identisch sind. Also sind auch die Sphären von *Tethys* den Sphären vieler Autoren gleich zu setzen.

In diesem dritten Teile meiner Arbeit will ich nachzuweisen versuchen, daß die von mir im zweiten Teil beschriebenen, in den Ganglienzellen von *Tethys* auftretenden eigenartig gefärbten Kügelchen,

<sup>1</sup> l. c.

welche aus den zerfallenden Sphären hervorgehen, den **Mitochondrien** der Autoren, resp. die fädigen Strukturen, welche die zerfallenden Sphären oft annehmen, den **Chondromiten** der Autoren entsprechen.

Nach dieser Richtung ist besonders interessant die Arbeit von HEIDENHAIN<sup>1</sup>, mit der ich mich bereits in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> beschäftigt habe. HEIDENHAIN gibt in dieser Arbeit mit einer dankenswerten Genauigkeit alle Einzelheiten der Mitochondrien, resp. Chondromiten an. Seine Beobachtungen beziehen sich auf die Samenzellen von *Proteus*. Hier kommen nach HEIDENHAIN typische, mit Zentralkorn versehene große Sphären vor, welche an ihrer Oberfläche von einem stark färbaren Fadenwerk umhüllt werden, das HEIDENHAIN infolge seiner Beziehungen zu den Sphären als Zentralkapsel bezeichnet. Ähnliche Fäden, wie sie die Kapsel bilden, fand HEIDENHAIN oft in weiterer Entfernung von den Sphären, meist regellos durcheinander liegend, oft aber noch in einer Anordnung, die auf ihre Zusammengehörigkeit mit den Sphären hindeutete. Infolge ihres chromosomenähnlichen Aussehens nennt sie HEIDENHAIN Pseudochromosomen. Ich gebe einen großen Teil der einschlägigen Figuren HEIDENHAINS diesmal als Textfig. A—D wieder. Die Beschreibung, welche HEIDENHAIN in seinen Zentralkapseln und Pseudochromosomen gibt, deckt sich teilweise fast vollkommen mit den Strukturen, welche die zerfallenden Sphären von *Tethys* in vielen Fällen annehmen. Er sagt S. 518: »Ich betrachte als spätere Zustände die übergroße Mehrzahl der in meinen Präparaten vorhandenen Spermatocyten, deren Plasma sich bei der Eisen-Hämatoxylinfärbung mehr oder weniger extrahieren läßt, bei denen aber zwei Klassen von Körpern in völlig geschwärztem Zustande zurückbleiben, nämlich I. chromosoma- oder schleifenartige Fäden (Fig. 3 B)<sup>3</sup>, welche, wie der erste Blick lehrt, im Protoplasma, außerhalb des Territoriums der Sphäre liegen; II. kern- oder spirem-artige Körper (Fig. 1, 2, 3 A)<sup>4</sup> von sehr verschiedener Bildung, welche, je einer in einer Zelle, — anscheinend — auf dem Territorium der Sphäre gelegen sind, bzw. diese einschließen (Fig. 1 A<sup>5</sup>, der fragliche Körper im optischen Durchschnitt). Die ad I. genannten Bildungen

<sup>1</sup> M. HEIDENHAIN, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen usw. Anat. Anz. 1900.

<sup>2</sup> l. c.

<sup>3</sup> = meiner Textfigur D.

<sup>4</sup> = meinen Textfiguren A, B, C.

<sup>5</sup> = meiner Textfigur A I.

können füglich, wenn man per exclusionem schließt, nichts andres sein als die »Chondromiten« von BENDA-MEVES, welche aus einer

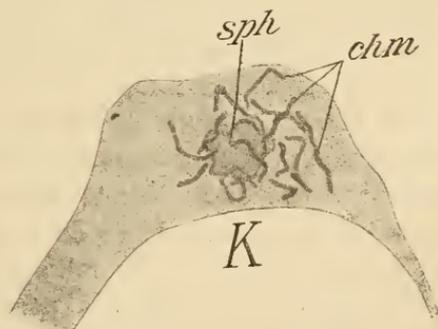
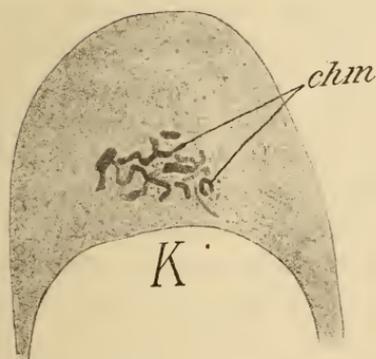
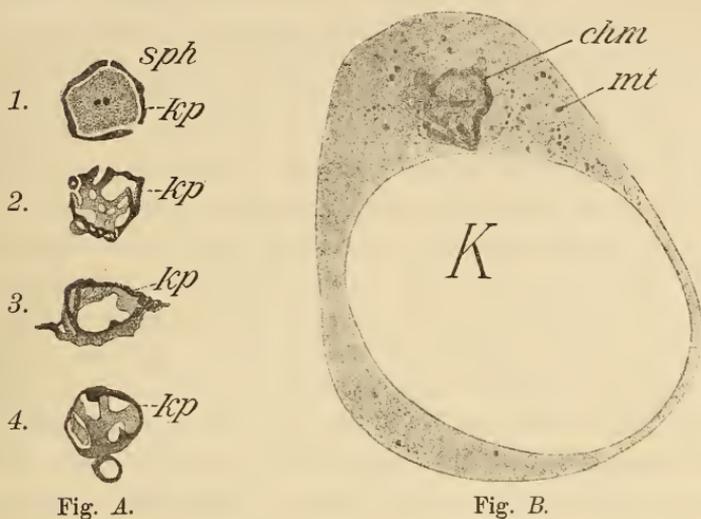


Fig. A—D aus M HEIDENHAIN, Über die Zentralkapsel und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmascleifen usw. Anat. Anzeiger 1900.

Fig. A 1—4. Zentralkapseln aus den Samenzellen von *Proteus*; die Sphäre *sph* ist bei Fig. A 1 erhalten, bei Fig. A 2 4 verloren gegangen. Vergr. 2500.

Fig. B. Samenzelle von *Proteus*. Die Zentralkapsel befindet sich in dem Zustand, in welchem ihre Zusammensetzung aus einzelnen schleifenartigen Fäden (Pseudochromosomen oder Chondromiten) erkennbar wird. Vergr. 2500.

Fig. C und D. Zwei Samenzellen von *Proteus*. In Fig. C steht an Stelle des Idiozoms ein spiremartiger Körper, welcher aus der Einfaltung einer fädigen Kapsel hervorgegangen ist. In Fig. D sieht man die Pseudochromosomen des Zellplasma rings um das Idiozom herum liegen.

linearen Zusammenreihung der Mitochondrien (spezifischen Cytomikrosomen) hervorgehen. Sie stimmen mindestens teilweise überein mit den von HERMANN sogenannten »Archoplasmascleifen«, und bei

meinem Objekte sehen sie in den typischen Fällen derartig chromosomenähnlich aus, daß ich sie einstweilen — nur für den Gebrauch dieses Artikels — mit dem Namen Pseudochromosomen belegen will; was für eine Bezeichnung in Zukunft gebraucht werden kann, das wird sich wohl erst nach weiteren Untersuchungen und nach einer völligen Identifizierung aller in Frage kommenden Bildungen herausstellen. Die ad II genannten kern- oder spiremartigen Körper gehen, wie ich glaube, ebenfalls aus der Aneinanderreihung der Mitochondrien hervor. In den einfachsten Zuständen sehen sie aus wie eine tiefschwarz gefärbte, durchlöchernte Kapsel (Fig. 1)<sup>1</sup>, und diese schließt dann das Idiozom in sich ein (sofern das letztere überhaupt wahrnehmbar ist). Diese Gebilde sind wesentlich das gleiche wie die von BALLOWITZ aus den Zellen des DESCHEMETSchen Epithels beschriebenen Faserkörbe«. S. 519: »Zur weiteren Charakteristik muß ich sogleich erwähnen, daß jene schleifen- oder fadenartigen Bildungen — Pseudochromosomen — bei weitem nicht in allen Spermatozyten vorkommen, daß dagegen die kapsel-, kern- oder spiremartigen Körper überall vorhanden sind (bei den Zellen des nämlichen Entwicklungsstadiums). Beiderlei Gebilde halten die Hämatoxylin-Eisenfarbe enorm fest, und bei energischer Extraktion derselben gibt der Kern sie bei weitem früher ab. Nach dieser vorläufigen Orientierung gehen wir zunächst auf die im Umfang oder an der Stelle der Sphäre gelegenen zentralen kernartigen Körper näher ein. Das morphologische Wesen dieser Körper wird am leichtesten aufgefaßt und erkannt in den Fällen, in denen es sich um kugelrunde oder ovoide, gefensternte Kapseln — Zentralkapseln — handelt.« S. 519: »Diese Kapseln sind nun in meinen Präparaten häufig überfärbt, total schwarz, und gestatten keinen Einblick ins Innere. Ist der Ausziehungsgrad günstig, so treten die Fenster hervor. Diese sind im Gegensatz zu den Faserkörben (Centrophormien) der DESCHEMETSchen Epithelzellen gewöhnlich klein, daher der Eindruck einer Hülse, einer Schale, einer Kapsel in den meisten Fällen der vorherrschende ist. In vielen Fällen nehmen sich die Öffnungen der Kapsel wegen ihrer Kleinheit, selbst bei 1000facher Vergrößerung, nur so aus wie feine Poren, so daß man, weil nur sehr wenig Licht durch das Gebilde hindurchdringen kann, den Inhalt der Kapsel nicht zu erkennen vermag. Die von mir gegebenen Abbildungen (Fig. 1)<sup>1</sup> zeigen schon Fälle, wo die Fenster relativ groß sind. Die zwischen den Fenstern gelegenen

<sup>1</sup> = meiner Textfigur A.

Züge der Kapselsubstanz sehen daher hier schon mehr aus wie anastomosierende, flache Bänder. In Fig. 1  $B^1$  sieht man eine Kapsel, deren obere Hälfte weggeschnitten ist: bei Fig. 1  $C^2$  ist sowohl oben wie unten ein Stück fortgeschnitten, in Fig. 1  $D^3$  wiederum nur ein Stück der oberen Hälfte. Diese Fälle führen zu andern hinüber, bei denen die Kapselwand mehr wie ein Gitterwerk aussieht (Faserkörbe, Centrophormien von BALLOWITZ), wobei die Balken des Gitters wie rundliche Fäden erscheinen. In den extremen Fällen sieht es so aus, als seien diese Fäden in geschwungenen, schleifenartigen Linien über die Oberfläche eines kugelartigen Körpers hinweggebogen, nur daß man eigentümlicherweise in den meisten Fällen das jedenfalls ab origine in der Kapsel eingeschlossene Idiozom nicht mehr gewahren kann. Zwei Zellen, die sich derartig verhalten, habe ich in Fig. 2<sup>4</sup> abgebildet. Dazu muß ich jedoch bemerken, daß die schleifen- oder chromosomaartigen Bildungen, die man dort sieht, nur scheinbar völlig voneinander isoliert sind, daß sie vielmehr unter sich zusammenhängen. In der Zelle rechts konnten diese Brücken zwischen den einzelnen Fäden recht gut wahrgenommen werden. Soviel sieht man jedoch sofort, daß hier die Fäden der Zentralkapsel individualisierte Gebilde sind, und die Analogie mit den Pseudochromosomen, welche in manchen Fällen direkt neben der Zentralkapsel gelegen sind, springt sogleich ins Auge. Da diese Zentralkapseln ganz genau die Lage und auch beiläufig etwa die Größe gewöhnlicher Sphären haben, wie man sie sonst bei Geschlechtszellen, Leukocyten und Bindegewebszellen findet, so wird jetzt zunächst das Verhältnis zwischen Sphäre (Idiozom) und Zentralkapsel genauer zu bestimmen sein. Im ersten Augenblick nach der Auffindung der Dinge (Anno 1894) glaube ich, daß die Kapsel eine Differentiation innerhalb der VAN BENEDENSCHEN Körnerlage sei; denn es sah mir so aus, als setze sich die Kapsel aus einzelnen Körnern zusammen. Indessen habe ich mich später überzeugt, daß die Kapseln mit der Sphäre (Idiozom) direkt nichts zu tun haben. Vielmehr steckt die Sphäre in der Kapsel drinnen (Fig. 1  $A$ )<sup>5</sup>. Ich habe unter anderm Fälle gesehen, wo die Sphäre bedeutend kleiner war als die Kapsel, ganz lose in ihr lag und selbst wiederum einen dunklen Randkontur zeigte, der meiner

<sup>1</sup> = meiner Textfigur  $A2$ .

<sup>2</sup> = meiner Textfigur  $A3$ .

<sup>3</sup> = meiner Textfigur  $A4$ .

<sup>4</sup> Die eine von ihnen ist als Textfigur  $B$  abgebildet.

<sup>5</sup> = meiner Textfigur  $A1$ .

Auffassung nach das Analogon des VAN BENEDENSCHEN Stratum ist. Daß die Sphäre etwas anderes ist, als die Kapsel, geht auch schon daraus hervor, daß in den Fällen, in denen die Kapsel sich zu Spitzen auszieht oder knospenartige Buckel treibt, die Sphäre diese Umgestaltung der Form nicht mitzumachen braucht, vielmehr ihre rundliche Form beibehalten kann; gleichwohl sehe ich sie in andern Fällen der Deformation der Kapsel folgen. Daß die Sphäre (Idiozom) nur in seltenen Fällen innerhalb der Kapsel zu finden war, wurde schon erwähnt. Meist erschien die Kapsel ganz leer oder enthielt nur einige undeutliche Körnchen, die ich für meinen Teil nicht mit Sicherheit als Zentralkörper zu identifizieren vermag. Auch BALLOWITZ fand innerhalb seiner Faserkörbe schlechterdings nichts von der Sphäre, glaubt hingegen die Zentralkörper überall gefunden zu haben. Bei meinem Objekt sah die Sphärensubstanz, wenn vorhanden, eigenartig grau aus (nach Eisen-Hämatoxylinfärbung), dabei klar und homogen, und füllte in den gewöhnlich vorkommenden Fällen die Kapsel aus, so daß man, wenn nur solche Bilder vorgelegen hätten, darüber im Zweifel hätte bleiben müssen, ob die Kapsel ein Teil der Sphäre ist oder nicht. War die Sphäre vorhanden, so war auch das Mikrozentrum meist ganz deutlich. Ich glaube also, daß die Kapsel eine konzentrische Differentiation des Zellenprotoplasmas ist; nach Bildern wie sie in Fig. 2<sup>1</sup> vorliegen, muß man annehmen, daß in ihre Bildung eine Reihe von Chondromiten oder Pseudochromosomen eingegangen sind. Dabei muß ich es dahingestellt sein lassen, ob die Chondromiten das erste waren und in die Kapsel sich verwandeln, oder ob es die Kapsel ist, welche gelegentlich sich in die Chondromiten zerlegt. Die wahre historische Reihenfolge vermag ich, wie oben schon zugegeben wurde, nicht mit Bestimmtheit herzustellen. Die bisher betrachteten, durchaus regelmäßigen, kugeligen oder ovoïden Formen der Zentralkapseln finden sich in meinen Präparaten im ganzen selten; es herrschen die unregelmäßigen Formen vor, wenngleich viele nur wenig von der rundlich begrenzten Gestalt abweichen. In den einfachsten Fällen sieht die Oberfläche der Kapsel wie höckerig aus, der Kontur der Kapsel gewinnt ein knittriges Ansehen. Längere, spitzig zulaufende Ausziehungen sind seltener (Fig. 1 C)<sup>2</sup>. Dagegen sind ungemein häufig alle möglichen Formen von finger-, röhren- oder knospenartigen Hervortreibungen. Da diese Dinge schwierig zu zeichnen sind, so habe ich einstweilen nur eine Kapsel

<sup>1</sup> = meiner Textfigur B.

<sup>2</sup> = meiner Textfigur A 3.

abgebildet, die eine einzelne regelmäßige, knospenartige Exkreszenz trägt (Fig. 1 D)<sup>1</sup>. Die Knospen scheinen unter Umständen sich ab-schnüren zu können; man sieht sie dann wie kleine Ringe oder Bläschen neben der Zentralkapsel liegen. Die hierzu gehörigen Übergangszustände sind in feingestielten Knöspchen gegeben. Ehe wir nun fortfahren, die wahrhaft proteusartigen Umwandlungen der Zentralkapsel weiter zu verfolgen, möchte ich die Frage aufwerfen, ob die Kapseln vollständige, allseitig geschlossene Membranen, wahre Kapseln im eigentlichen Sinne des Wortes sind, in welchem Falle dann die »Fenster« durch ein feinstes Häutchen geschlossen sein müßten, oder ob die Kapselwand, wie bisher angenommen wurde, nach Analogie eines Maschenwerkes gebaut ist. Wenn nur solche Fälle vorkämen, wie die in Fig. 2<sup>2</sup> gezeichneten, so würde man diese Frage gar nicht aufwerfen. Die chromosomaartigen Fäden erscheinen dermaßen individualisiert, daß das Vorhandensein einer membranartigen Verbindung der fadigen Teile eigentlich gar nicht vermutet werden kann. Wenn derartige Kapseln Protuberanzen treiben, so nehmen sich diese lediglich aus wie ösen- oder schleifenartig hervortretende Windungen jener Pseudochromosomen. Ganz anders liegt die Sache bei den in Fig. 1<sup>3</sup> abgebildeten Kapseln und bei jenen so überaus häufigen Extremen der Reihe, wo die Kapselwand nur feine, porenartige Öffnungen zeigt. Hier kann ich, wenn ich alle Voreingenommenheit beiseite lasse, nur sagen, daß die färberischen Erscheinungen auf einen membranösen Verschluß der Fenster deuten. Oder es ist vielleicht besser, nicht von eigentlichen Membranen zu reden, sondern zu sagen, daß anscheinend in der Ebene der Fenster eine ein wenig stärker färbbare plasmatische Materie gelegen sei. Sind die Kapseln total überfärbt, so treten die Fenster überhaupt nicht hervor; wird stärker extrahiert, so hat man den Eindruck einer allmählichen Aufhellung der Fenster, welche zuerst stark dunkelgrau, später heller erscheinen. Treiben solche Kapseln knospen- oder fingerartige Fortsätze, so hat man den Eindruck von wirklichen Bläschen oder feinsten Röhrchen, welche letztere etwa an einen Handschuhfinger erinnern. Man hat also gerade nicht jenen ösen- oder schleifenartigen Charakter der Protuberanzen, welcher bei den Gitterkapseln von der Art der Fig. 2 oftmals so deutlich hervortritt.« S. 523—524: »Die Metamorphose der Kapseln und Faserkörbe

<sup>1</sup> = meiner Textfigur A4.

<sup>2</sup> = meiner Textfigur B.

<sup>3</sup> = meiner Textfigur A.

bestehen nicht nur darin, daß sich an ihnen Exkreszenzen herausbilden (in Form von Knospen, fingerartigen Fortsätzen usw.), sondern die Kapselwand wird auch ungemein häufig nach einwärts eingefaltet. Die Formen, die hier zutage treten, sind im übrigen ungemein wechselnd. Ein besonderes Interesse beanspruchen jedoch die Fälle, in welchen die Bälkchen der Kapselwand mehr fadenartig sind und den Chondromiten oder Pseudochromosomen gleichen. Tritt hier das Phänomen der Einfaltung der Wand ein, so werden die Fädchen des Gitterwerks in der Richtung nach einwärts scharfwinklig eingeknickt. Hierdurch kommt es zu einer Beschränkung jenes Raumes, in welchem sonst das Idiozom liegt; in den extremen Fällen verschwindet der Binnenraum der Kapsel, welcher nun von Bestandteilen der Kapselwand, bezw. den Fädchen des Faserkorbes durchzogen wird. Hieraus ergeben sich Bilder, die Kerngerüsten oder Spiremen gleichen.« S. 524: »Das vorläufige Resultat wäre also, daß die als Chondromiten angesprochenen Fäden der Kapselwand, — Pseudochromosomen meiner Ausdrucksweise, nunmehr einen Körper bilden, der an Stelle der Sphäre steht, und sich kern- oder spirem-artig ausnimmt. Wo das Idiozom samt seinen Zentralkörpern dabei hinkommt, das kann ich einstweilen nicht sagen.«

Von dieser Beschreibung HEIDENHAINs interessieren uns besonders folgende Angaben. HEIDENHAIN bemerkt, daß die Chondromiten im einfachsten Falle wie eine Kapsel die Sphäre umhüllen, diese letztere aber in der Mehrzahl der Fälle im Innern der Kapsel ganz fehlt. Kapselbildungen fast genau derselben Art, wie sie die HEIDENHAINschen Figuren zeigen (vgl. Textfig. A), haben wir oben bei den Sphären von *Tethys* kennen gelernt, z. B. in der Fig. 8 (Taf. VI) bei *a*. Die Fäden der Kapsel sind hier aus den Körnchen der Rindenschicht der Sphäre durch Verklebung hervorgegangen, wie ich oben ausgeführt habe. Auch HEIDENHAIN betont, daß seine Kapseln, resp. ihre Fasern oft den Eindruck machten, als wenn sie sich aus Körnern zusammensetzten. Sieht man sich seine Figuren genauer an, so erkennt man in der Zentralkapsel hellere und dunklere Stellen, welche deutlich auf ihre Zusammensetzung aus Körnern hinweisen. Auch die Angabe HEIDENHAINs, daß die Kapseln entweder ganz leer erschienen oder nur einige wenige Körnchen enthielten, trifft für die Sphären von *Tethys* zu (vgl. z. B. *a* in Fig. 8). In der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien<sup>1</sup> sprach ich diesbezüglich die Vermutung

<sup>1</sup> l. c.

aus, daß in diesen Fällen die Sphäre, die ich für einen Parasiten hielt, einfach aus der Zelle ausgewandert sei und nur ihre Hülle, d. h. die Zentralkapsel, welche ich mit HEIDENHAIN als ein Produkt des Zellprotoplasmas ansah, zurückgelassen habe. Nach den Erfahrungen bei den Sphären des *Tethys* bin ich zu der Erkenntnis gekommen, daß diese Erklärung nicht das Richtige trifft, daß nicht eine Auswanderung der Sphäre, sondern eine vollständige Veränderung der Sphäre hier vorliegt, welche zu kapselartigen Bildungen mit zentralem Hohlraum von der Art, wie sie z. B. Fig. 8 (Taf. VI) bei *a* zeigt, führen kann.

Nach HEIDENHAIN erscheint ferner die Kapsel oft in komplizierterer Form, welche dadurch entsteht, daß die Kapsel sich einfaltet, bisweilen in dem Maße, daß der Binnenraum der Kapsel ganz verschwindet und nur von den Bestandteilen der Kapselwand bzw. den Fäden des Faserkorbes durchsetzt wird. Die sich daraus ergebenden Bilder gleichen nach HEIDENHAIN oft Kerngerüsten oder Spiremen. In der Figur, die er als Beleg anführt (vgl. meine Textfig. C), erinnert die Sphäre stark an diejenigen bei *a* und *b* in meiner Fig. 14 (Taf. VI). Was die Kernähnlichkeit anlangt, so trifft dies bei *Tethys* besonders für die Sphären der Zentralsubstanz zu (Figg. 4, 6—8, Taf. VI), welche ich anfangs direkt für Kernbildungen hielt, zumal auch die Teilungsbilder der Sphären hier oft an die Karyokinese erinnern (vgl. Fig. 4 der Taf. VI bei *x* und *y*), wie ich oben ausgeführt habe.

Drittens gibt HEIDENHAIN an, daß die Fenster seiner Kapsel resp. die Zwischenräume des Faserkorbes wie von einer Membran überzogen aussehen, und nimmt an, daß sie in der Ebene der Fenster von einer plasmatischen Materie erfüllt sind. Das Analogon dieser Zwischenmasse finden wir bei den Sphären von *Tethys* in der homogen oder feinstgekörnt aussehenden Grundsubstanz, welche die Zwischenräume des Faser- resp. Körnchenwerks erfüllt, wie dies z. B. die Sphären *a* und *b* der Fig. 14 (Taf. VI) deutlich zeigen.

HEIDENHAIN beschreibt viertens bläschenförmige Knospenbildungen, die oft am Ende der Chondromiten der Zentralkapsel resp. des Faserkorbes entstehen und sich ablösen. Genau solche bläschenförmige Endanschwellungen, die sich später lostrennen, haben wir auch bei den Chondromiten der Sphären von *Tethys* kennen gelernt, so z. B. in der Sphäre *b* von Fig. 14 (Taf. VI), besonders bei *x*.

Fünftens ist von Bedeutung, daß HEIDENHAIN betont, statt des Fädenwerks öfter nur einen Körnerhaufen gefunden und von den

Kapseln und Sphären dann nichts mehr gesehen zu haben. Auch die sich auflösenden Sphären von *Tethys* erscheinen oft nur noch als Körnchenhaufen, wie wir wissen und die Figg. 4, 6, 7, 8, 10—14 der Taf. VI zeigen.

Sechstens hebt HEIDENHAIN die proteusähnliche Mannigfaltigkeit im Bau der Zentralkapsel und die große Schwierigkeit auch nur annähernd die komplizierte Struktur der Kapsel wiederzugeben hervor. Auch dies trifft für die Sphären von *Tethys* zu. Die sich auflösenden Sphären erscheinen hier in den eigenartigsten Formen, und es gehört meist in das Bereich der Unmöglichkeit sie ganz getreu abzubilden.

---

Über die Pseudochromosomen läßt sich HEIDENHAIN folgendermaßen aus. S. 525—526: »Ich komme nun zu der Beschreibung jener Pseudochromosomen, welche bei eben diesen Zellen mit Zentralkapseln hin und wieder, aber durchaus nicht immer im Zellprotoplasma zu finden sind. Das Protoplasma entfärbt sich bei solchen Zellen im allgemeinen leicht und erscheint nur mehr oder weniger feinkörnig, während in den anfänglichen Zuständen, von denen die Beschreibung ausging (Zellen ohne Zentralkapseln), das Protoplasma eine ungeheure Menge sich intensiv schwärzender Körnchen enthielt. Daß aus diesen Mikrosomen durch Aneinanderreihung Fäden, Chondromiten oder hier: Pseudochromosomen entstehen, entnehme ich den Arbeiten von BENDA, MEVES und METZNER; aber bei meinem Objekte ist es, wie der bloße Augenschein lehrt, ganz sicher, daß nicht alle, sondern nur relativ wenige dieser Körperchen sich als Fadenbildner bewähren. Würden alle ursprünglich vorhandenen Mikrosomen zur Fadenbildung verbraucht, dann müßte es in der Tat in meinen Präparaten von solchen Fäden wimmeln. Indessen sind es nur wenige Zellen, welche schöne Pseudochromosomen (Chondromiten) zeigen. Es bliebe noch die Annahme übrig, daß ich bei der Extraktion der Eisen-Hämatoxylinfarbe recht viele dieser Gebilde total entfärbt hätte, so daß von ihnen nichts mehr zu sehen ist. Wenn dem so wäre, so würde ich in technischer Hinsicht vor einem Rätsel stehen. Denn die Chondromiten, die überhaupt gefärbt wurden, präsentieren sich intensiv schwarz und zeigen nicht die geringste Andeutung einer zu weit getriebenen Extraktion. Ja, infolge der beinahe überstarken Färbung sind die in den Fäden enthaltenen Mikrosomen alle zusammen miteinander verbacken, und es verhalten sich erstere somit wie intensiv gefärbte Chromosomen, bei denen die

granuläre Zusammensetzung durch Verklumpung unsichtbar geworden ist\* (Fig. 3 B)<sup>1</sup>. S. 526—527: »Die Fig. 3 B<sup>1</sup> zeigt ein sehr schönes Beispiel der Pseudochromosomen; hier liegen sie in der Nähe des Idiozoms, dessen dunkler Kontur durch die Gegenwart der Zentralkapsel erzeugt wird. In andern Fällen breiten sich die Fäden durch den ganzen Protoplasmahügel hin aus. Auch kommen sie häufig mit geschwärzten Cytomikrosomen untermischt vor, so daß ein weniger reines Bild entsteht wie in meiner Figur. Ich habe nun noch einige Kleinigkeiten über die topographische Lage der Pseudochromosomen zu berichten. Da wir vor ganz rätselhaften Dingen stehen, so ist es notwendig, auch das geringste irgendwie auffallende Moment zu benutzen, wenn es der Deutung in morphologischer oder physiologischer Beziehung irgendwie dienlich sein kann. Die Lage der Fädchen ist nämlich in den gewöhnlichen Fällen zwar eine regellose, indessen zeigt sich mitunter ein gewisses charakteristisches Ansehen der von dem Haufen der Fädchen gebildeten Gesamtfigur, welches darin seinen Grund hat, daß die Windungen der Fäden mit ihren auffallendsten Konvexitäten nach auswärts, mit den Konkavitäten nach einwärts sehen. Die Gesamtfigur kann dann etwa rosettenartig aussehen, da nämlich bei einer Rosette die konvexen Ränder der Blättchen nach außen, die entsprechenden konkaven Bögen nach einwärts sehen. Dieses allgemeine Ansehen beruht, wie ich glaube, darauf, daß diese Pseudochromosomen oder Chondromiten ab origine konzentrisch zur Oberfläche der Sphäre aufgestellt sind. In der Tat habe ich die Schlingelungen dieser Fäden mitunter so verlaufen sehen, als seien sie in Kugelschalen angeordnet mit dem Mikrozentrum als Mittelpunkt der Krümmung. Dieses Lageverhältnis ist eo ipso gegeben bei jenen Pseudochromosomen, welche in den Bau der Zentralkapsel eingehen oder aus ihr hervorgehen. Die zu dieser Kapsel gehörigen oder in ihr enthaltenen Fäden sind samt ihren Windungen ja geradezu über die Oberfläche des Idiozoms hinweggebogen. Ferner muß erwähnt werden, daß ich in einem Falle außerhalb der Zentralkapsel, mitten im Zellenprotoplasma, einen rudimentären Ansatz zur Bildung einer konzentrischen Kapsel von größerem Durchmesser auffand; diese Bildung bestand in einem konzentrisch aufgestellten, lang gestreckten »Kapselscherben«, welcher wie die Zentralkapsel gefeustert war. Auf die Bedeutung dieser topographischen Verhältnisse werde ich weiter unten noch zurückkommen.«

<sup>1</sup> = meiner Textfigur D.

In dieser Schilderung ist vor allem bedeutungsvoll, daß HEIDENHAIN die Pseudochromosomen oft wieder dicht bei den Sphären (Idiozomen) liegen sah, und annimmt, daß die Pseudochromosomen oder Chondromiten ab origine konzentrisch zur Oberfläche der Sphäre aufgestellt sind. Offenbar sind dieselben auch hier wie bei *Tethys* im engsten Zusammenhang mit den Sphären entstanden.

Ferner betont HEIDENHAIN, daß er bei *Proteus* im Zellenleib der Samenzelle auch außerhalb der Zentralkapsel einen rudimentären Ansatz zur Bildung einer konzentrischen Kapsel von größeren Dimensionen aufgefunden hat. Es treten also zweifelsohne in den Samenzellen von *Proteus* die Zentralkapseln resp. Sphären ebenso wie in den Ganglienzellen von *Tethys* nicht nur in der Einzahl auf.

Auch bei den Samenzellen von *Proteus* kommen schließlich nach HEIDENHAIN neben den Chondromiten d. h. fadenartigen Bildungen ebenfalls Mitochondrien d. h. selbständige Kügelchen vor. In der Fig. 2 von HEIDENHAIN, welche meinem Holzschnitt *B* entspricht, sehen wir neben den Fäden (*chm*) gleich dunkle Kügelchen (*mt*) allenthalben den Zelleib erfüllen, genau wie bei vielen Ganglienzellen von *Tethys* (vgl. z. B. Fig. 14, Taf. VI).

Wenn HEIDENHAIN es auffällig findet, daß in manchen Zellen ungeheuer viel Mitochondrien auftreten, in andern dagegen verhältnismäßig wenige Chondromiten und überhaupt keine Mitochondrien, so liegen die Verhältnisse genau wie bei den Ganglienzellen von *Tethys*, unter denen einige ganz frei von Mitochondrien resp. Chondromiten und Sphären, andre überfüllt von solchen sind, während diese in einem dritten Falle nur sehr spärlich sich zeigen.

Auch die Schilderung HERMANN'S von den Archoplasmakugeln der *Proteus*-Spermatocyten erinnert an die Sphären der *Tethys*-Ganglienzelle. Er schreibt<sup>1</sup>: »An dem Polfelde findet sich konstant eine leichte Delle, und hier liegt dem Kerne in Form einer mächtigen, granulierten Kugel das Archoplasma an. Die intimere Struktur desselben, die ich an meinen Präparaten von Salamandern vergeblich aufzudecken versuchte, liegt hier klar zu Tage. Es besteht bei *Proteus* das Archoplasma aus einer kugeligen Ansammlung differenzierten Protoplasmas, dessen Zusammensetzung aus feinen Körnchen deutlich in die Augen fällt, und zwar liegen dieselben so dicht gelagert, daß irgend eine radiäre Anordnung derselben sich nicht

<sup>1</sup> F. HERMANN, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindeln. Nachtrag p. 584/585. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

nachweisen läßt; auch vermag ich nicht anzugeben, ob die einzelnen Archoplasmakörnchen untereinander durch irgend ein Netzwerk zusammenhängen. Dagegen ließen sich, eingebettet in die körnige Archoplasmakugel, zweierlei Gebilde mit aller Schärfe beobachten. Erstens gelang es, das in den Salamanderspermatocyten vergeblich gesuchte Centrosom nachzuweisen, und zwar fand sich dasselbe in den meisten Zellen als ein sehr kleines, sich scharf färbendes Kügelchen, welches stets im Zentrum des Archoplasmas gelegen war. Der lichte Hof, der von VAN BENEDEN und von BOVERI als charakteristisch für das Centrosoma bei *Ascaris* angegeben wird, scheint hier nicht immer vorzukommen, wenigstens konnte ich desselben nur in relativ wenigen Zellen ansichtig werden.« . . . »In einer zunächst um das Zentralkörperchen gelegenen Zone birgt das Archoplasma aber noch andre, recht eigentümliche Gebilde, die meines Wissens bis jetzt noch nicht in Wirbeltierzellen beobachtet sein dürften. Durch eine dunklere Tinktion auffallend, ließen sich nämlich in jeder Zelle ohne Ausnahme Fadenstrukturen nachweisen, die bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck machen, als sei das Zentralkörperchen von einem sperrigen Netzwerk oder einem lockeren Fadenknäuel umgeben. Genauere Untersuchungen, namentlich an Spermatocyten, deren Archoplasma weniger dunkel gefärbt ist, lehren aber, daß diese Anschauung nicht der Wirklichkeit entspricht, und zeigen auf das deutlichste, daß es sich um Gruppen einzelner kurzer, S-förmig oder schleifenförmig gebogener Fädchen handelt, die um das Centrosoma gelagert sind.«

An HERMANN'S körnige Archoplasmakugel mit innerem Centrosoma erinnern besonders die mit deutlichem großem Zentralkorn versehenen Sphären *a* und *b* in Fig. 12 der Taf. VI.

Ganz ähnliche Bildungen, wie die Zentralkapseln HEIDENHAIN'S, beschreibt ferner BALLOWITZ<sup>1</sup> für die Zellen der DESCEMETSchen Membran, von denen ich einige als Textfig. *E* und *F* kopiere. Diese Sphärenbildungen von BALLOWITZ entsprechen zweifelsohne den HEIDENHAIN'Schen Zentralkapseln, wie HEIDENHAIN auch selbst annimmt. BALLOWITZ läßt sich über dieselben folgendermaßen aus: S. 255—257 »Am sichersten und leichtesten gelingt in diesen Zellen vermittels der Eisenhämatoxylinmethode der Nachweis der Zentral-

<sup>1</sup> E. BALLOWITZ, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

körper, demnächst die Darstellung der Sphärenstruktur. Eine scharfe Färbung der Zellgrenzen mit dieser Methode scheint dagegen von besonderen Umständen abzuhängen und ist mir bei der Katze nur in wenigen Epithelstücken geglückt. Ist die Tinktion gelungen, so sieht man, daß die Sphäre von einem Gerüst von Fäden und Strängen gebildet wird, welche sich sehr deutlich und scharf von der Umgebung absetzen. Die Fäden und Stränge erscheinen von ungleicher Dicke und besonders bei intensiver Färbung uneben, wie mit gröberen,

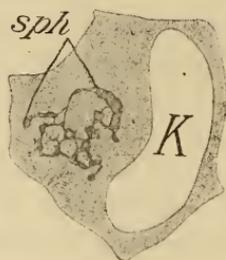


Fig. E.

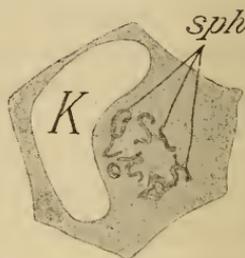


Fig. F.

Fig. E und F. Aus BALLOWITZ, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900. soliert gezeichnete Zellen aus dem Epithel mehrjähriger Katzen. Die Sphäre ist anscheinend in Stücke zerfallen.

etwas ungleichen, körnerartigen hintereinander befindlichen Einlagerungen versehen. Bei weiter gehender Entfärbung gewinnen sie ein mehr glattes Aussehen. Häufig treten in ihrem Verlaufe Verbreiterungen und kleine plattenartige Verdickungen auf. In gelungenen Präparaten lassen sich die Fadenzüge in den Sphären auf größere Strecken optisch sehr genau verfolgen. Nur selten verlaufen sie mehr geradlinig und dies auch nur auf kurze Strecken. Ihr Verlauf ist vielmehr sehr ausgesprochen gewunden und unregelmäßig hin und her gebogen, nicht selten auch winkelig umgeknickt, so daß scharf hervortretende Ecken entstehen. Besonders durch den letzteren Umstand wird die unregelmäßige Form und die geschilderte, mit Vorsprüngen versehene Begrenzung der ganzen Sphäre hervorgerufen. Wenn man nun die einzelnen Fadenzüge bei stärkerer Vergrößerung verfolgt, so stellt man sehr bald auf das deutlichste fest, daß sie sich verzweigen, und daß sich diese Verzweigungen untereinander verbinden. Hierdurch entsteht ein Maschen- oder Gitterwerk, dessen Maschen sehr ungleich groß sind. Meist sind sie weit und locker, bisweilen aber auch recht eng. Hierdurch wird ein Gerüst geschaffen, welches ich wohl am treffendsten als lockeren Faserkorb oder als Korbgerüst bezeichnen kann.

Da nun, wie oben hervorgehoben, die Sphären infolge der Dünne der Zellen stark abgeplattet sind, so muß in der Sphäre das obere Gittergerüst dem unteren dicht benachbart sein. In der Tat gelingt es bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube meist ganz gut, die obere Korbplatte von den unteren optisch abzugrenzen. In den Zeichnungen ist das nicht gut wiederzugeben und in einzelnen Sphärenbildern nur dadurch angedeutet, daß die mehr nach oben gelegenen Züge etwas dunkler angegeben wurden. Zwischen den beiden Lagen scheint ein wenn auch nur spärlicher Austausch von Kommunikationsfäden zu bestehen, da man bisweilen die optischen Querschnitte von Fasersträngen als rundliche Punkte erhält. Manchmal sind die Fadenzüge mehr verschlungen und bilden deutliche Schleifen, so daß die Sphärenstrukturen mehr einen Knäuelcharakter annehmen. In vereinzelt Fällen ist das so ausgesprochen, daß man förmlich an ein Kernspirem erinnert wird. Der korbartige Charakter des Sphärenengerüstes herrscht aber doch durchaus vor. Bisweilen weiß man allerdings nicht, ob man die Bildung ihrem Aussehen nach mehr als korbartig oder als knäuelartig bezeichnen soll. Überhaupt hält es oft schwer, über die verwirrte Anordnung und Verbindung der Faserzüge des Sphärenengerüstes einen genauen Aufschluß zu erlangen. Einige Male habe ich auch gesehen, daß das Sphärenengerüst anscheinend in mehrere Stücke zerfallen war. Da ich diese Beobachtung an stärker entfärbten (älteren) Präparaten machte, ist es sehr wahrscheinlich, daß hier die Verbindungsbrücken, welche die scheinbar isolierten Stücke miteinander in Zusammenhang setzten, schon entfärbt und unsichtbar geworden waren; jedenfalls ist diese Möglichkeit nicht auszuschließen. Wenn man nun die Formen der Sphären und ihre Strukturen in den Präparaten im einzelnen genauer vergleicht, so fällt die ganz erstaunliche Verschiedenheit der Sphärenbilder auf. Im einzelnen gleicht kaum eine Sphäre der andern. Man könnte große Tafeln mit den mannigfachsten Sphärenbildern anfüllen; im allgemeinen bleiben allerdings die hervorgehobenen charakteristischen Eigentümlichkeiten stets gewahrt.« S. 258: »Die Färbereaktion des Sphärenengerüstes läßt darauf schließen, daß seine Substanz von etwas anderer Beschaffenheit ist als das Zellprotoplasma. Ganz besonders scheint mir das aus dem Verhalten der Sphäre bei Tinktion mit gewöhnlicher Hämatoxylinlösung (Hämatoxylin nach EHRlich und DELAFIELD) hervorzugehen, weil hier die Sphäre als helle, sich nicht färbende Stelle ausgespart bleibt, während das umgebende Zellprotoplasma deutlich gefärbt wird. Wahrscheinlich ließen sich hierfür

noch weitere Beweise auffinden, wenn man dieses günstige Material noch nach andern Methoden speziell auf diesen Punkt untersuchte.« S. 258: »Jedenfalls befindet sich zwischen den Fasern des Korbgertes eine Substanz von demselben schwer definierbaren, feinstmaschigen Aussehen wie das Zellprotoplasma selbst.«

Diese letztere feinstmaschig erscheinende Substanz erinnert durchaus an die Grundsubstanz der Sphären von *Tethys*. Besonders interessant in der BALLOWITZschen Schilderung ist aber die Angabe, daß das Sphärengerüst bei den Zellen der DESCEMETSchen Membran durch DELAFIELDSches Hämatoxylin ungefärbt bleibt. Dasselbe habe ich oben als Eigentümlichkeit der Sphären von *Tethys* betont. Auch in der enormen Mannigfaltigkeit der Formbildung und in der Ähnlichkeit mit Kernspiremen, die BALLOWITZ hervorhebt, stimmt das Sphärengerüst der Zellen der DESCEMETSchen Membran wieder mit demjenigen der *Tethys*-Zelle überein (vgl. Fig. 4 und 14 auf Taf. VI und oben S. 75). Korbartige Bildungen, wie BALLOWITZ sie beschreibt, kommen ebenfalls öfter bei den Sphären von *Tethys* vor. Beachtenswert ist schließlich, daß nach BALLOWITZ die Sphären der DESCEMETSchen Zellen oft in Stücke zerfallen, was wir als ganz typisch für die Sphären von *Tethys* kennen gelernt haben.

In den bisher berücksichtigten Arbeiten handelt es sich besonders um Chondromiten. Was die Mitochondrien anbetrifft, so wird auch von diesen von vielen Autoren angegeben, daß sie mit den Sphären in Zusammenhang stehen.

So liegen nach BENDA<sup>1</sup> in den Samenzellen sowohl der Wirbeltiere wie der Wirbellosen die Mitochondrien meist dicht an den Sphären (Idiozomen), bisweilen radiär angeordnet. Da mir die BENDAschen Abhandlungen nicht zugänglich waren, gebe ich seine Beobachtungen, die ich in vielen Stücken durchaus für die Sphären von *Tethys* bestätigen kann, in dem MEVESSchen<sup>2</sup> Wortlaut wieder: »Bei den Säugern liegen die Mitochondrien durch den ganzen Zellleib verteilt, mit nur geringer Ansammlung um das Idiozom. Häufig bilden sie geschlängelte, streptokokkenähnliche Kettchen; bei der Maus vielfach kleine kugelige Häufchen. In den Spermatogonien liegen sie in einem lockeren Häufchen, bisweilen um das Idiozom deutlich radiär angeordnet. Bei andern Wirbeltierklassen zeigt die Körnermasse in Spermatocyten und Spermatogonien eine

<sup>1</sup> BENDA, l. c.

<sup>2</sup> MEVES, l. c. S. 580/581.

viel erheblichere Entfaltung. Bei Sauropsiden (*Fringilla*, *Columba*, *Lacerta*) stellen sie sich als ein massiges, fast halbkugeliges Polster dar, welches dem Kern anliegt, und das Idiozom so einschließt, daß es nur an äußerst dünnen Schnitten darin erkennbar wird. Von Amphibien haben besonders *Bombinator* und *Salamandra* treffliche Bilder der Mitochondrien gegeben. Bei *Bombinator* zeigen die Spermato gonien einen dichten, ungefähr kugeligen Körnerklumpen, der sich, das Idiozom einschließend, einer Kerndelle anschmiegt oder, wo eine solche nicht vorhanden ist, einen unregelmäßigen scheiben- oder kegelförmigen Haufen bildet. Bei den Spermato cyten liegt eine dichtere Körnerkugel um das Idiozom; aus dieser entwickeln sich allseitig zierlich geschlängelte Körnerkettchen, die sich weit in den Zelleib ausbreiten; die Hauptanhäufung erhält dadurch oft das Aussehen des Medusenhauptes<sup>1</sup>. Bei *Salamandra*, in deren Spermato cyten BENDA die Körner zuerst sah und auf der Anatomenversammlung 1896 demonstrierte, liegen sie in äußerst feinen geschlängelten Ketten durch den ganzen Zelleib, mit nur wenig erheblicher Ansammlung um das Idiozom<sup>2</sup>. In den Spermato gonien bilden sie unregelmäßige Haufen um das Idiozom. Bei Selachiern konnte BENDA bisher nur an einzelnen gelungenen Färbungen des *Torpedo*-Hodens das Vorhandensein von Körnerkettchen in den Spermato cyten feststellen. Die Anordnung scheint der bei Urodelen zu gleichen; auch hier liegt eine mäßige Ansammlung um das Idiozom. Bei Mollusken (*Helix hortensis*, *Helix pomatia*, *Planorbis*) ist die Anordnung um das Idiozom deutlich ausgesprochen. Die Körnermenge ist eine sehr große. Die Körner bei *Helix pomatia* sind zu kurzen, leicht gekrümmten Stäbchen konfluirt. In den Spermato cyten sind kleine Körnerkettchen durch den ganzen Zelleib verteilt mit allmählicher Verdichtung gegen das Idiozom. Von Arthropoden hat BENDA die Spermato gonien in einem nicht funktionierenden Hoden des Flußkreb ses untersucht. Sie enthalten eine ziemlich kleine Körneran häufung um das Idiozom.«

Auch nach MEVES<sup>3</sup> treten die Mitochondrien in den Samenzellen der Wirbellosen entweder in nächster Umgebung der Sphären auf, oder sie erfüllen als grobe Kügelchen, die genau wie bei *Thethys* dunkle Rand- und helle Innenzone unterscheiden lassen, den ganzen Zelleib,

<sup>1</sup> Vgl. diesbezüglich von *Tethys* in den Figg. 12 und 13 auf Taf. VI die Sphären *a—h*, besonders *d* und *g* in Fig. 12 und *e* in Fig. 13.

<sup>2</sup> Vgl. diesbezüglich von *Tethys* die Figg. 12—14 auf Taf. VI.

<sup>3</sup> MEVES, I. c.

wie dies einerseits aus den Textfiguren *G* und *H*, anderseits aus der Textfigur *K* hervorgeht, welche der einschlägigen Arbeit von

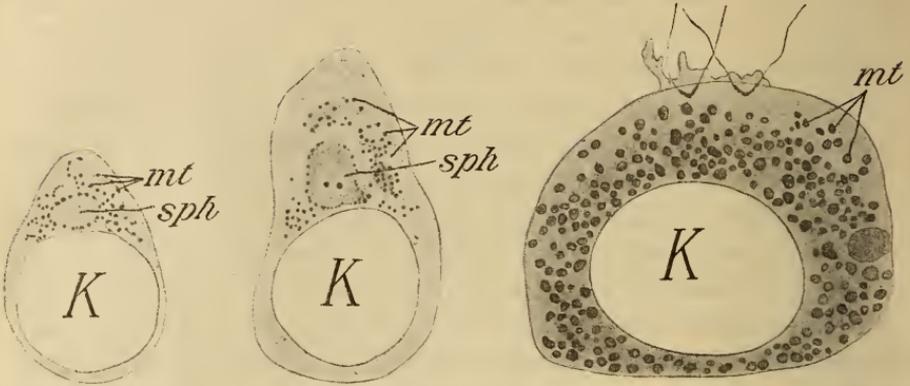


Fig. G.

Fig. H.

Fig. K.

Fig. G, H, K. Aus MEVES, Über den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

Fig. G, H. Zellen aus dem Hoden von *Paludina vivipara*.

Fig. G Reifungsteilung der kleinzelligen Spermatocytegeneration, aus welcher die haarförmigen Spermien hervorgehen.

Fig. H. Stark herangewachsene Zelle der Wachstumsperiode, Ahnenzelle einer wurmförmigen Spermie.

Fig. K. Aus dem Hoden von *Pygaera bucephala*. Spermatoocyte erster Ordnung im Ruhestadium.

MEVES entnommen sind und Samenzellen von *Paludina* und *Pygaera* darstellen. Auch die kolbigen Endanschwellungen, welche ich bei

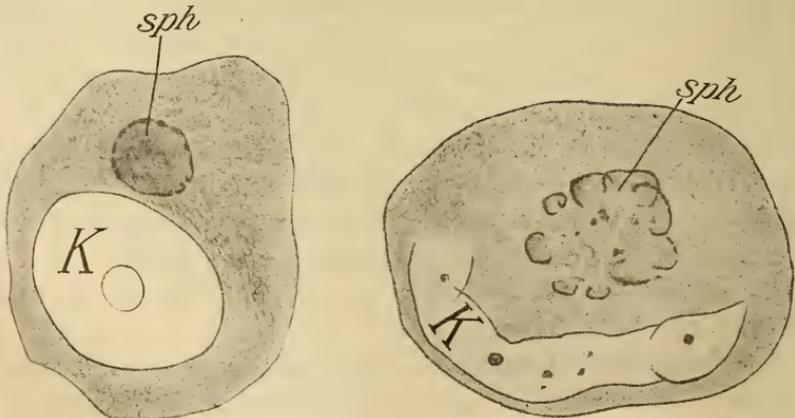


Fig. L.

Fig. M.

Fig. L, M. Aus MEVES, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. Spermatogonien des erwachsenen Salamanders.

den Chondromiten von *Tethys* oft beobachtet habe (vgl. z. B. Fig. 8 und 14 von Taf. VI) und HEIDENHAIN auch für die *Proteus*-Zellen

angibt, sind von MEVES gesehen worden. Er sagt diesbezüglich S. 566: »Die Mitochondrien erfüllen die ganze Zelle ziemlich gleichmäßig; es sind kleine Bläschen, die aus einer mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen.« S. 570: »Gleichzeitig beobachtet man, daß die helle Innensubstanz der Mitochondrien sich an den Kettenenden ansammelt und hier vielfach zu größeren Bläschen konfluiert.«

Erinnert sei ferner daran, daß nach MEVES<sup>1</sup> bei den Samenzellen von *Salamandra* die Sphären in kleine Stücke zerfallen, worauf ich im zweiten Teil dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> näher eingegangen bin. Die einschlägigen Abbildungen von MEVES zeigen teilweise eine auffallende Ähnlichkeit mit den Sphären von *Tethys*. Ich habe zwei der MEVESSchen Figuren als Textfigur *L* und *M* wiedergegeben. Während die Sphäre *sph* der Fig. *L* an die von HEIDENHAIN beschriebene und abgebildete durch Zentralkapsel ausgezeichneten Sphären von *Proteus* erinnert (vgl. z. B. die HEIDENHAINsche Sphäre in meiner Textfig. *A1*), zeigt die Sphäre *sph* der Textfig. *M* in ihrem Zerfall eine große Übereinstimmung mit der von mir in Fig. 7 (Taf. VI) gezeichneten Sphäre (*sph*).

#### IV. Zusammenfassung, Deutungsversuch der Befunde und Allgemeines.

Die Sphären, die im Nervensystem von *Tethys* auftreten, bestehen aus einem meist in der Einzahl vorkommenden, oft in dunklen Rand und helles Zentrum differenzierten Zentralkorn, aus einem das letztere umgebenden hellen Hof und aus einer Rindenschicht, welche sich aus radiär angeordneten Körnchen zusammensetzt, von denen die äußersten die größten sind und oft membranartig miteinander verkleben (Figg. 1 *a*, 1 *b*, Taf. VI).

Der das Zentralkorn einschließende Hof wird von einer homogen bis äußerst fein granuliert aussehenden, schwer färbbaren Substanz gebildet, welche sich auch in die Rindenschicht fortsetzt und eine Grundsubstanz darstellt, welcher alle körnigen Bildungen der Sphäre eingelagert sind (Fig. 1 *a*).

Die Körnchen der Rindenschicht wie das Zentralkorn sind durch

<sup>1</sup> FRIEDR. MEVES, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1894.

<sup>2</sup> l. c.

ein typisches Färbungsvermögen ausgezeichnet, durch welches sie sehr scharf sowohl in den Ganglienzellen wie in der Zentralsubstanz der Ganglien hervortreten (Taf. VI).

Die Sphären sind sehr verschieden groß, die größten in der Regel die ältesten, und entstehen aus kleinsten strukturlos erscheinenden Kügelchen, die beim Heranwachsen sich deutlich in helle Innenzone und dunkle Randschicht differenzieren, welche letztere, je größer die Sphären werden, immer deutlicher in Körnchen zerfällt, die sich zuletzt radiär anordnen, während gleichzeitig das Zentralkorn zur Ausbildung kommt (Taf. VI, Fig. 3 bei A).

Diese verschiedenen Entwicklungsstufen der Sphären liegen an bestimmten Stellen des Ganglions zwischen den Ganglienzellen haufenweise dicht beieinander und bilden hier förmliche Entwicklungsherde.

Die ausgebildeten Sphären wandern teils in die Ganglienzellen teils in die Zentralsubstanz der Ganglien und zwar hier sowohl in die Ganglienzellfortsätze als in die Zwischenräume der letzteren erfüllende Punktsubstanz ein und zerfallen in der mannigfaltigsten Weise: teils zerbricht die Randschicht in kleinere Stücke, die sich zuerst in die einzelnen Radien zerlegen und dann in die diese zusammensetzenden Körnchen auflösen (Taf. VI, Fig. 3 B, Fig. 4), teils tritt eine sehr starke und eigenartige Veränderung der Sphären ein, insofern bald gröbere fadenartige Bildungen im Sinne der Chondromiten der Autoren entstehen (Taf. VI, Fig. 8 a—e, Fig. 14 *chm*), bald stärkere Kügelchen oder Bläschen, die eine dunkle Rand- und hellere Innenzone unterscheiden lassen, zur Differenzierung kommen, welche sich von den zerfallenden Sphären loslösen, allenthalben im Zellkörper der Ganglienzellen sich verteilen und den Mitochondrien der Autoren entsprechen (Taf. VI, Figg. 12—14), in einem dritten Falle gehen aus den Sphären bald größere, bald kleinere Haufen gleich grober Körnchen hervor, die von einem hellen, gegen das Zellprotoplasma scharf abgesetzten Hof umgeben sind, so daß cystenartige Bildungen entstehen (Taf. VI, Figg. 10, 11 *mh*). Diese Körnchenhaufen zerfallen durch fortgesetzte Teilung wahrscheinlich schließlich in Einzelkörnchen.

An der Hand der einschlägigen Arbeiten von HEIDENHAIN, HERMANN, BALLOWITZ, BENDA und MEVES habe ich nachgewiesen, daß die im Zelleib der Ganglienzellen von *Tethys* (oft massenhaft) auftretenden freien Kügelchen, welche, wie wir im II. beschreibenden Teil dieser Arbeit gesehen haben, aus den zerfallenden Sphären durch Ablösung hervorgehen und gleich den Sphären durch eine typische Färbbarkeit

den gewöhnlichen Zellmikrosomen gegenüber ausgezeichnet sind, sowie die in den Sphären entstehenden Fadenbildungen den Mitochondrien resp. Chondromiten der Autoren, welche ebenfalls im Zusammenhang mit den Sphären beobachtet wurden, entsprechen.

BENDAS<sup>1</sup> Auffassung, daß die Mitochondrien nicht auf die Samenzellen beschränkt sind, sondern auch bei somatischen Zellen vorkommen, wird also durch meine Befunde vollauf bestätigt.

Die Frage entsteht: »Wie sind diese Befunde zu deuten?« Die Sphären der Froschganglienzellen, welche, wie wir gesehen haben, den Sphären von *Tethys* sehr gleich gebaut sind und zweifelsohne Bildungen derselben Art darstellen, entstehen in den Kernen der Ganglienzellen aus ähnlich kleinen Kügelchen, wie diejenigen, von denen die Sphären von *Tethys* außerhalb der Ganglienzellen ihren Ausgang nehmen, treten dann in den Zelleib über und schließlich aus diesem heraus. Auf Grund dieser Beobachtungen hatte ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> für die Froschsphären die Möglichkeit offen gelassen, daß wir es in ihnen mit Bildungen ähnlicher Art zu tun haben, wie es die Richtungskörper der Eier sind. Nach den Befunden bei *Tethys* ist diese Annahme vollständig ausgeschlossen.

Wie steht es nun mit der zweiten Hypthese, welche ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> über die Sphären aufgestellt habe, d. h. ist es möglich dieselben als Parasiten zu deuten? Kämen nur die Befunde bei den *Tethys*- und Froschsphären in Betracht, so würde ich die Erscheinungen ohne weiteres als parasitäre deuten. Beim Frosch zerfallen die Sphären im Leib der Ganglienzellen in Kügelchen von der Feinheit und Färbbarkeit der Körnchen, aus welchen die Sphären im Kern neu entstehen. Es genügt für diese, wie ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> weiter ausgeführt habe, die Annahme, daß die Zerfallskügelchen der Sphäre aus dem Zelleib in den Zellkern einwandern und hier eine neue Sphäreneneration aus sich hervorgehen lassen, um einen vollständigen Entwicklungszyklus vor uns zu haben, wie er von andern Parasiten bekannt ist. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Tethys*. Setzen wir den Fall, daß die aus den zerfallenden Sphären entstehenden kleinsten Mitochondrien die Zelle verlassen, so könnten sie sehr wohl jenen kleinen Kügelchen entsprechen, aus denen wir

<sup>1</sup> Vgl. oben S. 55.

<sup>2</sup> E. ROHDE, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. I. c.

bei *Tethys* in den Entwicklungsherden die Sphären allmählich heranwachsen sehen (vgl. *A* in Fig. 3, Taf. VI). Da andererseits ein Übertritt der Sphären in die Zellen ebenfalls beobachtet wurde (vgl. *x*, *y* und *B* in Fig. 3 der Taf. VI), so hätten wir auch hier einen geschlossenen Entwicklungszyklus vor uns, der für die Auffassung der Sphären als Parasiten sprechen könnte. Dem stehen aber die Beobachtungen der Autoren über das Schicksal der Mitochondrien bei den Samenzellen gegenüber. Hier geht nach den fast übereinstimmenden Angaben der Forscher sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen aus den Mitochondrien eine Umhüllung des Mittelstückes der Spermatozoen (bei den Wirbeltieren die Spiralfaser) hervor. Wenn wir nicht zu der sehr gewagten Erklärung unsre Zuflucht nehmen, daß durch die aus den Mitochondrien hervorgehenden Hüllen der Samenfäden eine Übertragung von Parasiten auf die folgende Tiergeneration bewirkt wird, so stehen wir trotz meiner Untersuchungen nach wie vor über den Wert der Mitochondrien resp. Chondromiten vor einem Rätsel. Auch MEVES betont, daß die physiologische Bedeutung der Mitochondrien vorläufig noch ganz unklar ist.

Hervorheben will ich aber noch folgendes. Manche Ganglienzellen von *Tethys* waren gleich wie beim Frosch ganz frei von Sphären (resp. Mitochondrien). Ebenso habe ich in den Ganglien aller andern untersuchten Meeresschnecken sowie der Polychäten, Oligochäten, Insekten und Krebse (vgl. oben) keine Sphären, weder intracelluläre noch extracelluläre, getroffen. Die Sphären stellen also offenbar keine allgemeine Eigentümlichkeit der Ganglienzellen dar. Dieser Befund könnte wieder stark zugunsten der parasitären Natur der Sphären sprechen. Für eine solche fällt ferner die Tatsache schwer ins Gewicht, daß die aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Körnchenhaufen (*mh* in Figg. 10 und 11 der Taf. VI) oft in einem gegen das Zellprotoplasma scharf begrenzten Hohlraum liegen, so daß man unwillkürlich an die Cystenbildungen vieler Parasiten erinnert wird. Bemerkenswert nach dieser Richtung ist schließlich einerseits, daß auch BENDA<sup>1</sup> betont die Mitochondrien oft streptokokkenartig hintereinander gelagert gefunden zu haben, andererseits, daß die Sphären nicht nur in den Zellen, sondern auch allenthalben in der Zentralsubstanz der Ganglien vorkommen.

Will man trotz dieser vielen Momente, die auf eine parasitäre

<sup>1</sup> Vgl. oben S. 82.

Natur der Sphären, resp. der aus ihnen hervorgehenden Mitochondrien, Chondromiten, Zentralkapseln und Pseudochromosomen hinweisen, diese Annahme nicht gelten lassen, so sei mir gestattet ganz kurz eine dritte Erklärung vorzutragen, die allerdings bei unsrer heutigen Anschauung von dem Bau der Zelle noch mehr als gewagt erscheint und wohl bei den meisten Forschern auf starken Widerstand stoßen wird, und doch ist die Deutung nicht sonderbarer als die von mir oben beschriebenen Tatsachen selbst, ja sie wird durch diese geradezu provoziert.

Während die Mehrzahl der Forscher die Zelle als Elementarorganismus auffassen, wird von andern bekanntlich die Ansicht verfochten, daß sie sich sowohl im Zelleib wie im Kern aus noch viel einfacheren Einheiten, d. s. die Mikrosomen oder Chondren, aufbaut, welch letztere sich in der Zelle symbiotisch vereinigen, ähnlich wie die Zellen selbst im Tierkörper. Von verschiedenen Autoren sind die Mitochondrien zu den Chondren resp. Mikrosomen gestellt worden. Trifft dies das Richtige, so würden meine Untersuchungen stark für die zweite Auffassung, d. h. für die zusammengesetzte Natur der Zelle sprechen. Wir hätten dann in den Mitochondrien eine Chondrenart vor uns, welche nicht nur durch besondere Färbbarkeit ausgezeichnet ist, sondern auch ihren eignen Entwicklungsgang hat, d. h. welche aus dem Zelleib tritt und außerhalb desselben in bestimmten Entwicklungsherden zu höheren Einheiten, das sind die Sphären, heranwächst, welch letztere wieder in den Zelleib zurückwandern, um hier in Einzelkügelchen zu zerfallen.

Da die Mitochondrien nach BENDA nicht nur bei den Samenzellen, sondern auch bei den somatischen Zellen vorkommen, was durch meine Befunde für die Ganglienzellen bestätigt worden ist, so haben wir es hier offenbar mit sehr verbreiteten Elementen zu tun, die möglicherweise in den Chromatophoren der Pflanzenzelle ein Homologon finden und wie die Centrochondren (Centrosomen) und die Nucleochondren (Nucleinkörper) als besonders geartete Elemente der Zelle zu unterscheiden sind.

Zum Schluß seien mir noch einige einschlägige Bemerkungen über den Zellkern gestattet. Es ist, soviel ich weiß, zuerst von BÜTSCHLI die Ansicht ausgesprochen worden, daß der Kern vielleicht das Primäre in der Zelle ist. Bei allen Zellteilungen, der direkten wie indirekten, ist es stets der Kern, der die Teilung beginnt. Dies schon scheint mir stark für eine solche Auffassung zu sprechen. Bekannt ist ferner, daß junge Lymphkörperchen einen kaum

nachweisbaren Protoplasmabelag haben. Ähnliche Beobachtungen habe ich wiederholt für die Ganglienzellen gemacht, worüber ich in einer der nächsten Abhandlungen dieser Zellstudien noch berichten werde. Besonders interessant ist aber der SCHAUDINNSche<sup>1</sup> Befund, daß bei *Bacterium bütschlii* die jungen Sporen als kernartige Bildungen auftreten, die durch Zusammentritt von kleinen vorher im Zelleib regellos zerstreuten, durch besondere Färbbarkeit ausgezeichneten als Äquivalent des Kerns geltenden Kügelchen entstehen, d. h. also, daß hier die neue Generation aus dem Kern hervorgeht.

Instruktiv nach dieser Richtung sind ferner meine im ersten Teil dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> niedergelegten Beobachtungen über die Kerne der Eier. Wir können wohl annehmen, daß die ursprüngliche Kernstruktur sich in der Eizelle primitiver als in den Gewebszellen erhalten hat. Interessant ist nun, daß in den Eikernen der Amphibien die Nucleinkörper, wie ich in dieser Abhandlung<sup>2</sup> ausgeführt habe, als vollständig selbständige Elementarorganismen aufzufassen sind, die fast ausnahmslos durch Sprossung aus den Nucleolen hervorgehen, wobei Ketten und andre Bildungen entstehen, welche durchaus an die Sproßpilze erinnern. Schon CARNOY<sup>3</sup> betont, daß die sich in Nucleinkörper auflösenden Nucleolen oft wie Basiden mit Sporen aussehen. Bildungen dieser Art, die ich z. B. in Fig. 22 e der Taf. XXXVI der ersten Arbeit dieser Zelluntersuchungen<sup>2</sup> wiedergegeben habe, sind ungemein häufig, besonders in gewissen Entwicklungsstadien der Eier. Nach meinen diesbezüglichen Befunden ist die oben angeführte Beobachtung SCHAUDINNS bei *Bacterium bütschlii* doppelt bemerkenswert, da hier der Kern des *Bacteriums* durch eine Unmenge in der Zelle regellos zerstreuter kleiner Körnchen, welche man als Äquivalente der Nucleinkörper auffassen kann, vertreten wird. Es besteht also, wie dies ähnlich schon SCHAUDINN betont, bei den höheren Zellen gegenüber dem *Bacterium bütschlii* nur der Unterschied, daß die Nucleinkörper bei ersteren dauernd zu einem einheitlichen Körper, d. h. dem Kern vereinigt sind, während bei *Bacterium bütschlii* diese Vereinigung nur bei der Sporenbildung erfolgt.

<sup>1</sup> FRITZ SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. 1. *Bacillus bütschlii*. Arch. f. Protistenkunde. I. Bd. 1902.

<sup>2</sup> E. ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Nucleinkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 4.

<sup>3</sup> CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. 1897. T. XIV. 1898.

Da BENDA betont, daß die Mitochondrien oft streptokokkenartig hintereinander geordnet sind, was ich für die Ganglienzellen von *Tethys* vollauf bestätigen kann, so zeigen schließlich die Nucleochondren (Nucleinkörper) des Kerns und die Mitochondrien des Zelleibes sehr ähnliche Erscheinungen. Wie die Nucleochondren (Nucleinkörper) aus höheren Einheiten, d. h. den Nucleolen durch Zerfall hervorgehen und zu diesen wieder heranwachsen können (vgl. den ersten Teil dieser Zelluntersuchungen)<sup>1</sup>, so entstehen auch die Mitochondrien aus höheren Einheiten, den Sphären, und entwickeln sich wieder zu solchen. Auf diese Verhältnisse werde ich aber erst in den folgenden Abhandlungen dieser Zelluntersuchungen näher eingehen.

Breslau, im November 1903.

## Erklärung der Abbildungen.

### Buchstabenerklärung:

<i>chm</i> , Chondromit;	<i>nf</i> , Ganglienzellfortsatz;
<i>K</i> , Kern der Ganglienzelle;	<i>ps</i> , Punktsubstanz (LEYDIG) der Zentral-
<i>mh</i> , Mitochondrienhäufchen verschiede-	substanz der Ganglien;
ner Größe, welche aus den zerfallenen	<i>sph</i> , Sphären, <i>sph'</i> in Zerfall begriffen;
Sphären hervorgehen;	<i>zl</i> , Zelleib der Ganglienzellen.
<i>mt</i> , Mitochondrien;	

### Tafel VI.

Die Vergrößerung ist bei allen Figuren die gleiche und sehr stark.

Fig. 1a—1e. Große freie, d. h. intracelluläre Sphären der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 2a—2l. Kleine freie, d. h. intracelluläre Sphären der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 3. Sphären-Entwicklungsherd (*A*) und von Sphären stark durchsetzte Ganglienzelle (*B*) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Die Sphären entstehen in dem Entwicklungsherd (*A*) aus kleinsten, scheinbar homogenen Kügelchen und wandern zur Ganglienzelle (*B*). Die Ganglienzelle (*B*) enthält viele, teils typisch gebaute (*sph*), teils stark zerfallene (*sph'*) Sphären und aus ihnen hervorgegangene Mitochondrien (*mt*).

<sup>1</sup> E. ROHDE, Kern und Kernkörper l. c.

Fig. 4. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Sowohl die Ganglienzellfortsätze, d. h. die Nervenfasern (*nf*) wie die eigentliche (LEYDIGSche) Punktsubstanz (*ps*) enthalten teils typisch gebaute (*sph*), teils mehr oder weniger stark zerfallene (*sph'*) Sphären.

Fig. 5. Peripherer, nur aus Nervenfasern (*nf*), d. h. Ganglienzellfortsätzen bestehender Abschnitt der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Die Nervenfasern (*nf*) enthalten viele sehr verschiedenen große Sphären (*sph*).

Fig. 6. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer sehr großen stark zerfallenden Sphäre (*sph*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 7. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer sehr großen, noch stärker als in Fig. 6 zerfallenen Sphäre (*sph*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 8. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit mehreren stark und verschieden zerfallenen Sphären (*a, b, c, d, e, f*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 9. Kleine Ganglienzelle von *Tethys* mit nur einer einzigen großen Sphäre (*sph*), die im Begriff steht zu zerfallen. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 10 u. 11. Zwei Ganglienzellen von *Tethys* mit vielen sehr verschieden großen Körnchen-(Mitochondrien-)Haufen (*mh*), die meist in einem hellen, gegen das Zellprotoplasma scharf (oft membranartig) abgesetzten Raum liegen und aus zerfallenden Sphären der Art, wie sie Fig. 11 bei *sph* zeigt, hervorgegangen sind. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 12—14. Teile von großen Ganglienzellen von *Tethys* mit vielen teils typisch gebauten, teils stark zerfallenen Sphären (*a, b, c, d, e, f, g, h*) und aus diesen hervorgegangenen Mitochondrien (*mt*) resp. Chondromiten (*chm*), besonders bei *a* und *b* von Fig. 14). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glycerin. Aus einer Schnittserie.

#### Tafel VII.

Photographien. Man betrachte die Bilder mit der Lupe.

Fig. 1 u. 2a, 2b sind bei schwacher, die übrigen bei starker Vergrößerung photographiert.

Fig. 1, 2a, 2b. Große Ganglienzellen von *Tethys* mit mehreren teils typisch gebauten, teils stark zerfallenen Sphären. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 12—14 von Taf. VI. Fig. 2a und 2b stellen zwei verschiedene Positive desselben Negativs dar, Fig. 2a ist stärker, Fig. 2b schwächer kopiert. Die letztere zeigt die Struktur der Sphäre besonders deutlich, namentlich bei Lupenbetrachtung.

Fig. 3. Ganz oberflächlicher Schnitt einer Ganglienzelle von *Tethys* mit vielen Mitochondrienhaufen (*mh*). DELAFIELDSches Hämatoxylin. Vgl. Fig. 10 u. 11 der Taf. VI.

Fig. 4. Kleine Ganglienzelle von *Tethys* mit vielen meist zerfallenen kleinen Sphären (*sph*). Jodgrünfuchsin. Vgl. die Ganglienzelle *B* in Fig. 3 der Taf. VI.

Fig. 5. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit vielen teils typisch erhaltenen (*sph*), teils mehr oder weniger stark zerfallenen (*sph'*) Sphären. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 4 der Taf. VI.

Fig. 6a. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer

in einer Nervenfasern (*nf*) gelegenen Sphäre (*sph*). Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 5 u. 4 von Taf. VI.

Fig. 6*b* zeigt die Sphäre *sph* von Fig. 6*a* bei etwas anderer Einstellung des Mikroskops und noch schärfer.

Fig. 7*a*. Zwei freie, d. h. intracelluläre Sphären (*sph* und *sph*<sup>×</sup>) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Die Sphäre *sph* ist scharf eingestellt, die Sphäre *sph*<sup>×</sup> ganz undeutlich. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 1*a* u. 1*b* von Taf. VI.

Fig. 7*b* zeigt die beiden Sphären (*sph* und *sph*<sup>×</sup>) der Fig. 7*a* bei etwas veränderter Einstellung des Mikroskops, aber auch nur die Sphäre *sph* scharf.

Fig. 8*a*. Eine große freie, d. h. intracelluläre Sphäre (*sph*) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 1*d* von Taf. VI.

Fig. 8*b* zeigt die Sphäre (*sph*) der Fig. 8*a* bei anderer Einstellung des Mikroskops.

Fig. 9. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit mehreren, verschieden zerfallenen Sphären (*sph'*). Jodgrünfuchsin. Vgl. *a, b, c, d, e* in Fig. 8 von Taf. VI.

Fig. 10. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer großen zerfallenen Sphäre (*sph'*). Jodgrünfuchsin. Vgl. *sph* in Fig. 6 von Taf. VI.

---



A.

Fig. 3.

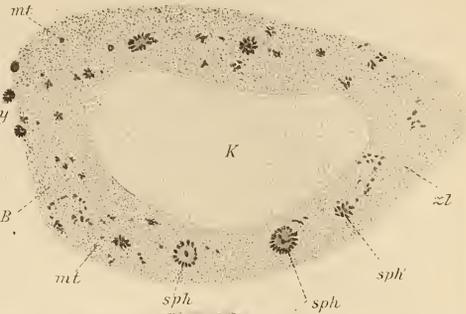


Fig. 10.

Fig. 11.

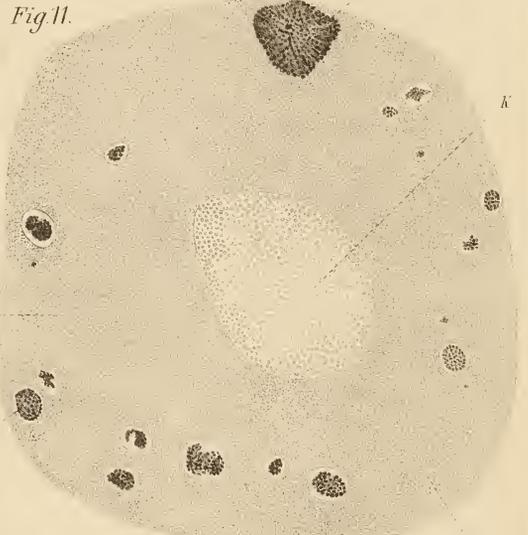
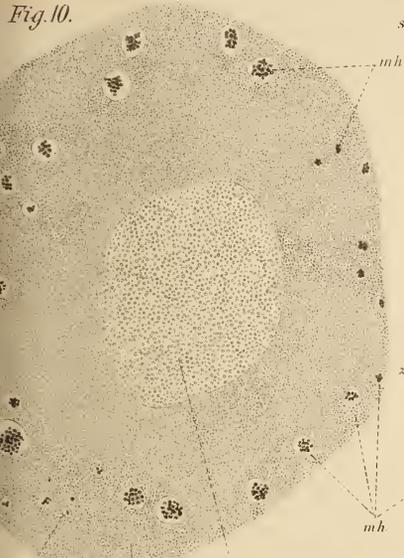


Fig. 13.

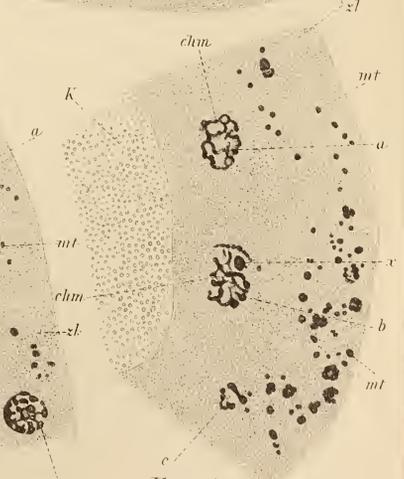


Fig. 14.



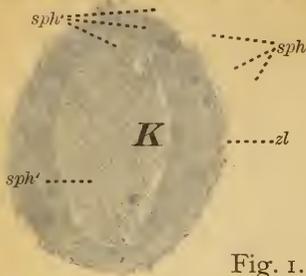


Fig. 1.

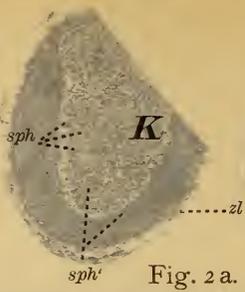


Fig. 2 a.

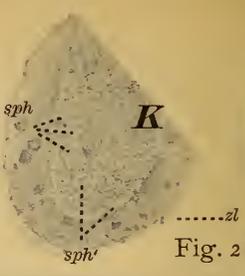


Fig. 2 b.

(cf. Fig. 12—14. Taf. VI.)

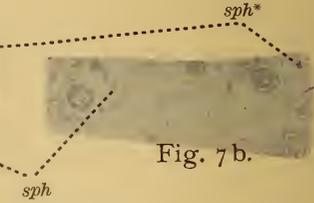


Fig. 7 b.

Fig. 7 a.

(cf. Fig. 1 a und 1 b. Taf. VI.)



Fig. 8 a.

Fig. 8 b.

(cf. Fig. 1 d. Taf. VI.)



Fig. 3

(cf. Fig. 10, 11. Taf. VI.)

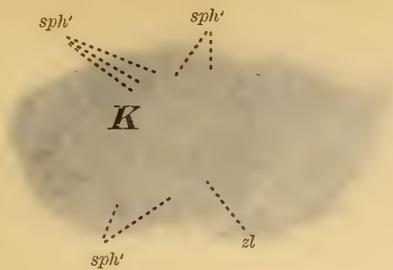


Fig. 4.

(cf. Fig. 3. Taf. VI.)

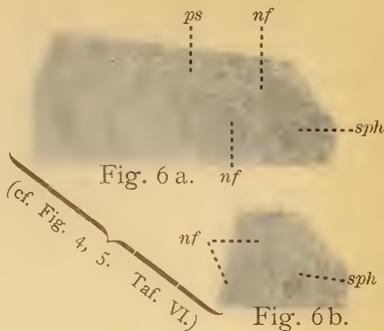


Fig. 6 a.

Fig. 6 b.

(cf. Fig. 4, 5. Taf. VI.)

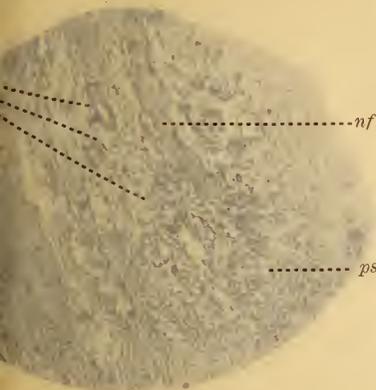


Fig. 9.

(cf. Fig. 8. Taf. VI.)

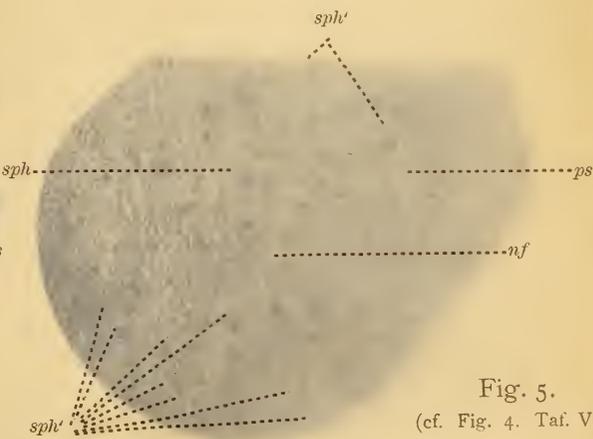


Fig. 5.

(cf. Fig. 4. Taf. VI.)

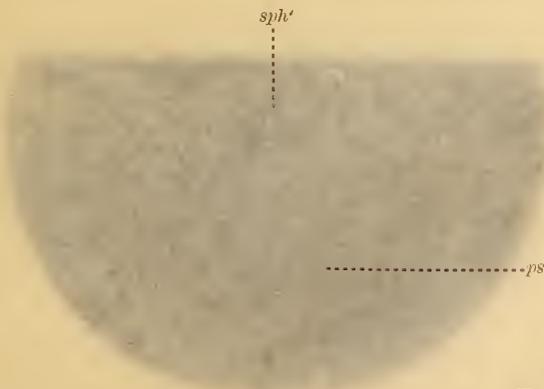
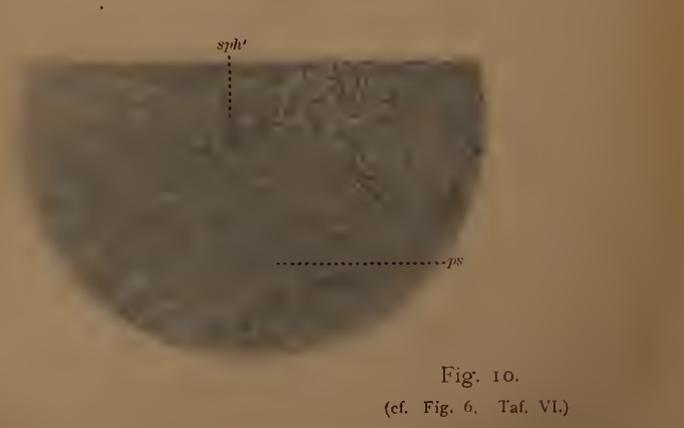
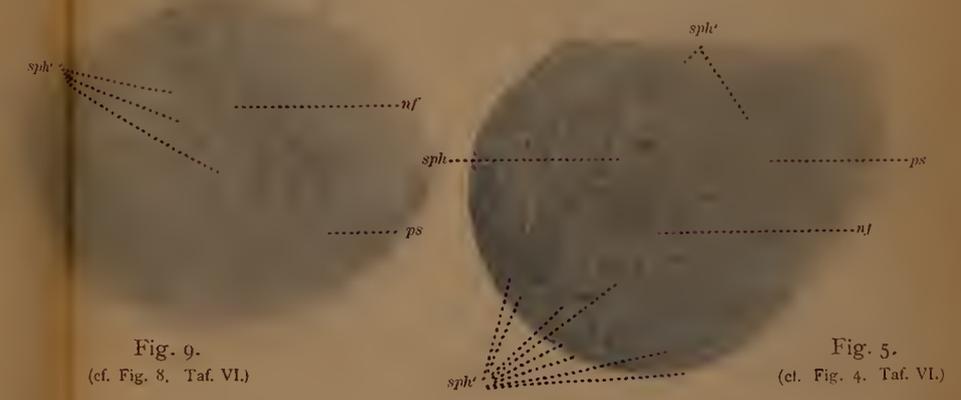
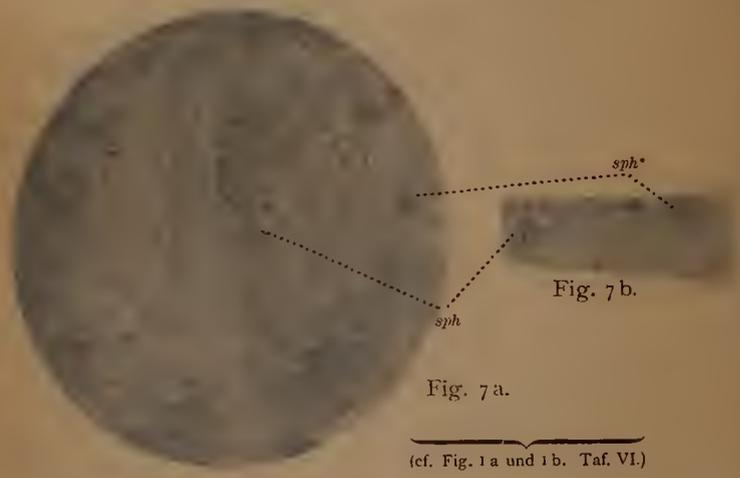
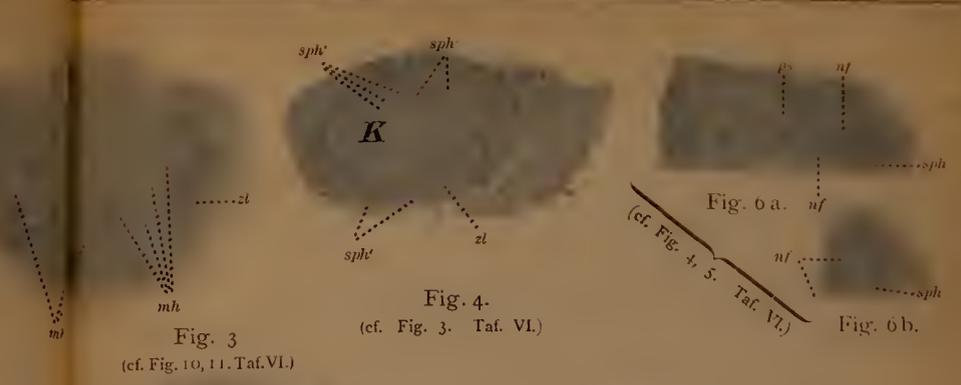
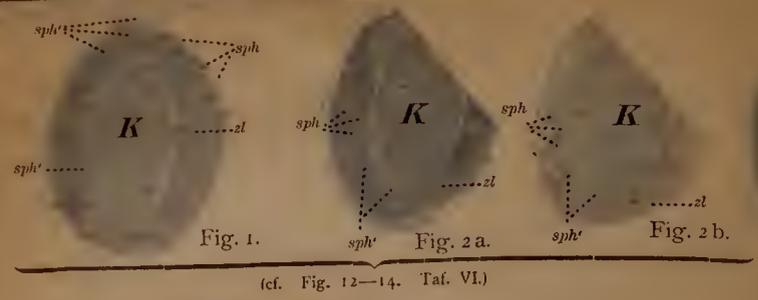
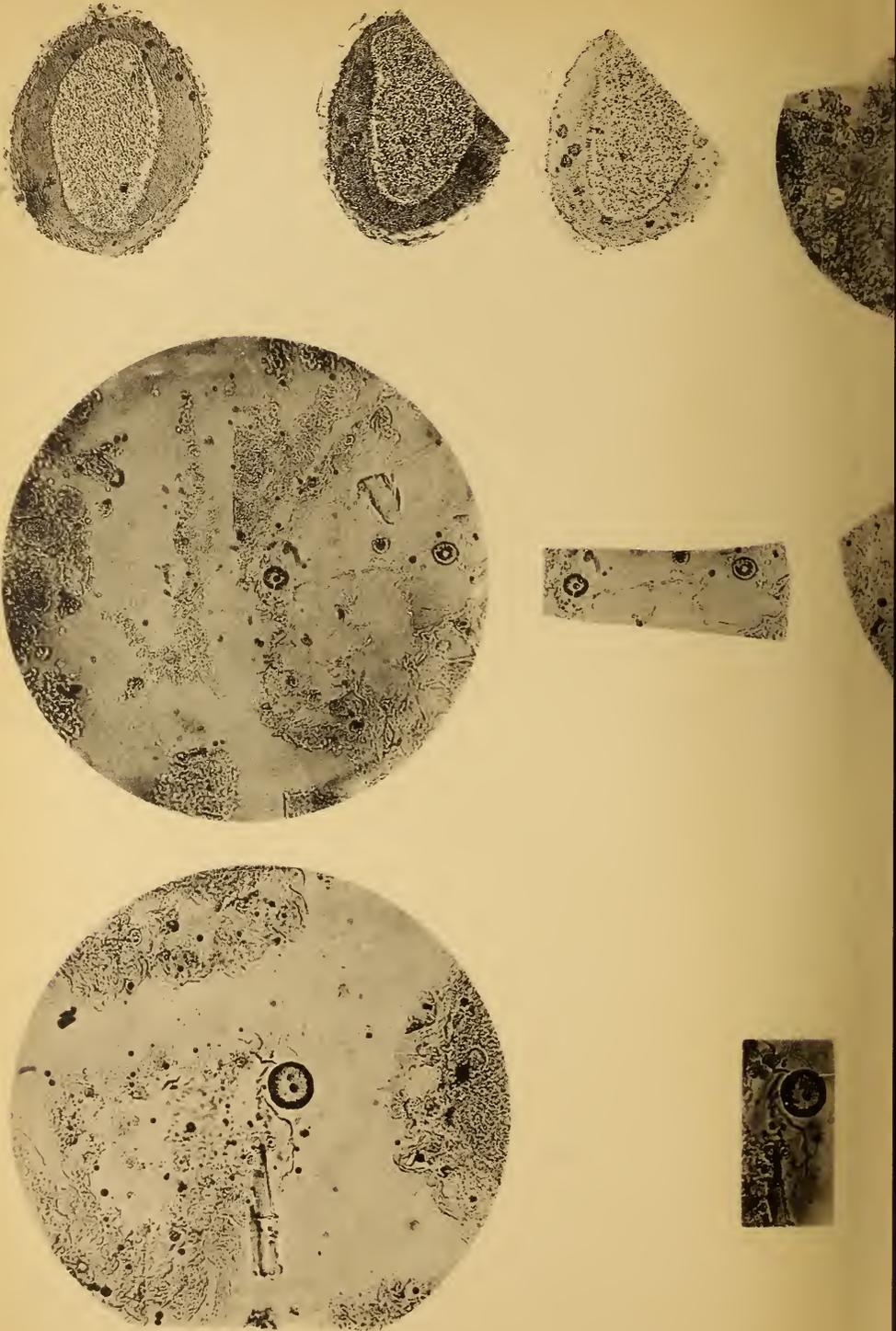
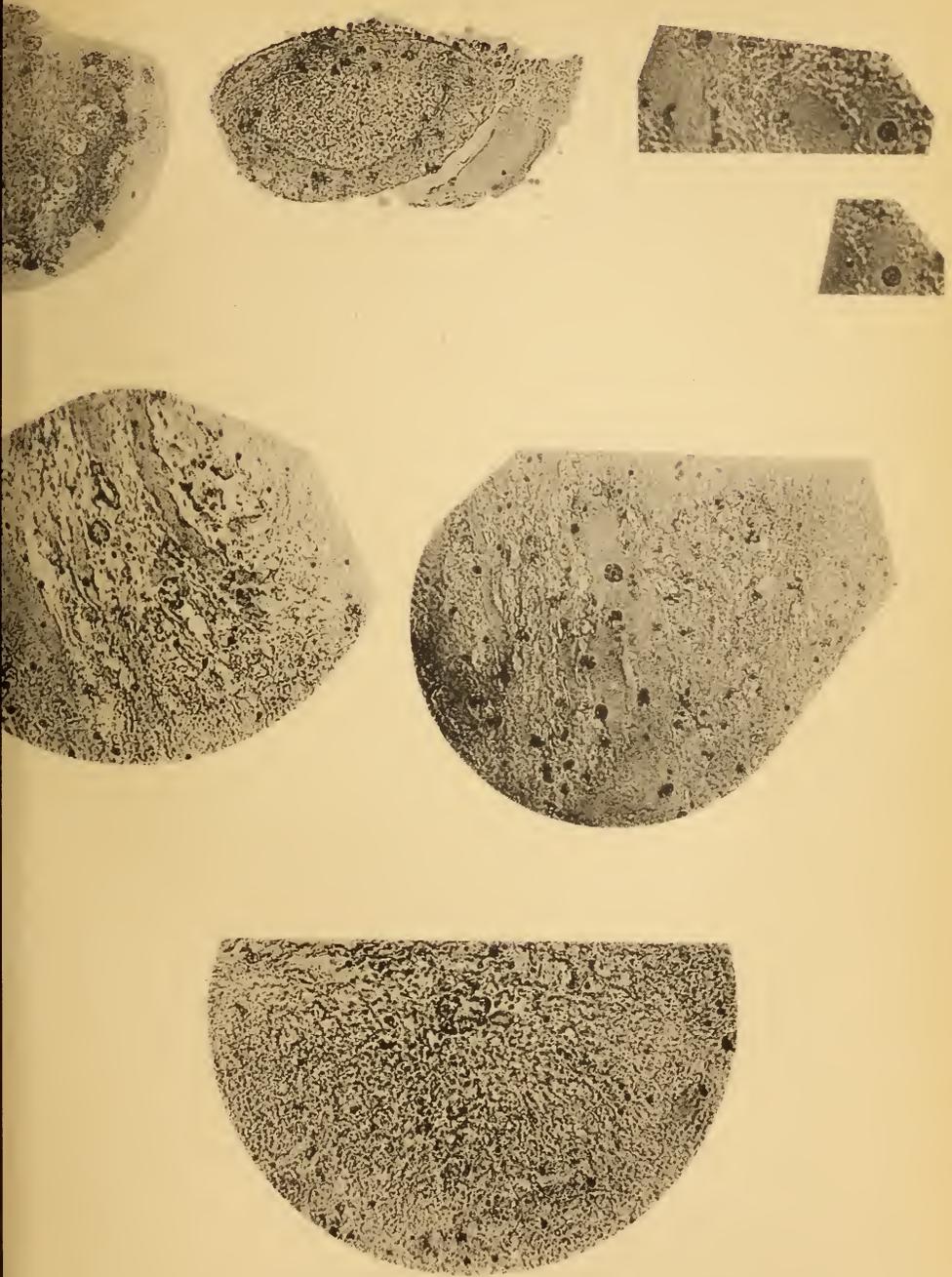


Fig. 10.

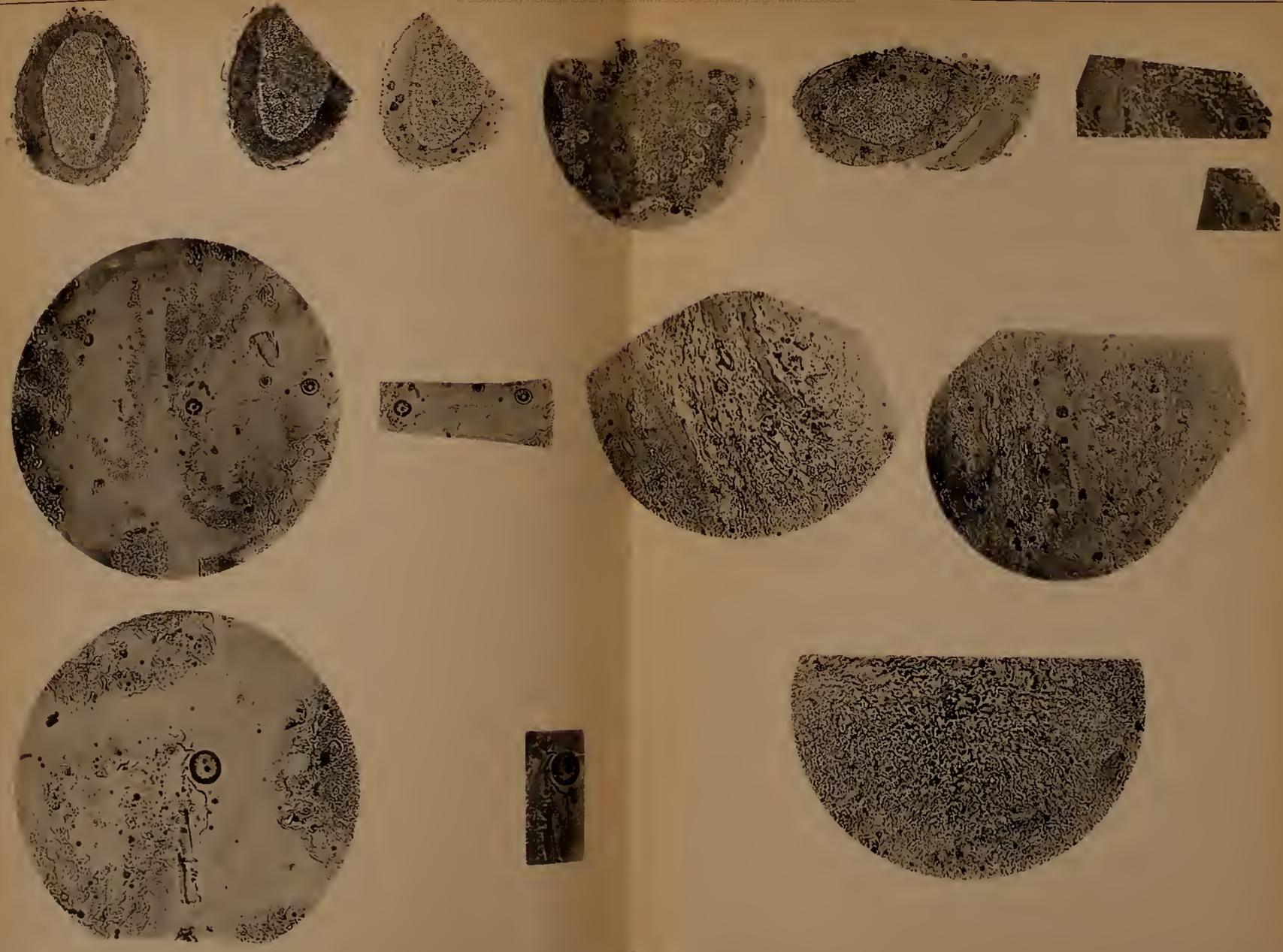
(cf. Fig. 6. Taf. VI.)







© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org, www.zooanatom.de



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [76](#)

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

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau der Zelle 53-93](#)