

Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen.

Von

W. Waldeyer¹⁾.

Mit 14 Holzschnitten.

I.

Die Erscheinungen, welche wir unter dem Namen der „Karyokinese“ begreifen, beruhen im Wesentlichen in dem Auftreten von deutlich sichtbaren, leicht färbbaren, fadenähnlichen Structuren wechselnder Gestalt in den Zellkernen während der Theilung derselben. Diese Structuren sind, bevor sie als allgemeines, wichtiges Vorkommniß erkannt und registrirt wurden, bereits mehrfach gesehen und abgebildet worden. So weit wir wissen, hat Henle in seiner Splanchnologie (1865, S. 355) bei den Hodenzellen die erste Abbildung karyokinetischer Figuren gegeben. Auch Heller und A. Kowalevsky (1869), dann W. Krause (1870) fügen, wenn wir hier die botanischen Arbeiten zunächst unberücksichtigt lassen, sich als Beobachter karyokinetischer Thatsachen, ohne jedoch eine richtige Deutung derselben zu liefern, an.

1) Der Inhalt dieses Aufsatzes bildete den Gegenstand zweier Vorträge, gehalten im „Verein für innere Medicin“ (Berlin) 1886 und 1887. Dieselben wurden veröffentlicht in dem Organe des Vereins, der „Deutschen medicinischen Wochenschrift“, der erste Vortrag (Ueber Karyokinese) ausserdem noch — auf Wunsch meines verehrten Collegen, Herrn E. du Bois-Reymond — in der physiologischen Abtheilung des „Archivs für Anatomie und Physiologie 1887.“ Wenn ich mich entschlossen habe an dieser Stelle einen abermaligen Abdruck zu bringen, so geschah dies wesentlich aus dem Grunde, weil beide Vorträge zusammengehören und ich sie deshalb in ihrem Zusammenhange zu geben wünschte. Ich habe dabei eine eingehende Umarbeitung und stellenweise völlige Neugestaltung einzelner Abschnitte eintreten lassen, so wie die wichtigsten später erschienenen Veröffentlichungen berücksichtigt. Endlich sind die Resultate einer im hiesigen anatomischen Institute ausgeführten Untersuchung von Dr. N. Kultschitzky über den Befruchtungsvorgang von *Ascaris megalocephala* mit aufgenommen worden.

Die Ehre der Entdeckung der karyokinetischen (indirecten, metamorphotischen, mitotischen) Kerntheilung als eines regelmässigen Phänomens, mit allen den drei Haupterscheinungen: der chromatischen Kernfigur, der achromatischen Spindel und den Polsternen, gebührt dem Breslauer Zoologen A. Schneider, damals in Giessen. In seiner Abhandlung: „Untersuchungen über Plathelminthen“ in den Jahrbüchern der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde (1873), bringt er für die Theilung von Ei- und Spermazellen, aber auch von Gewebszellen gewisser Plattwürmer (*Mesostomum*) die hierhergehörigen Daten bei.

Die Schneider'sche Arbeit wurde, ihrer Publication in einer wenig verbreiteten Zeitschrift halber, kaum bekannt, und so konnten denn seine Entdeckungen kurze Zeit darauf in ganz unabhängiger Weise zum zweiten Male von Bütschli (41, 42) und H. Fol (65) gemacht werden. Dr. Schleicher, ein Schüler van Bambeke's in Gent, führte 1878 (179) den Namen „Karyokinesis“, d. h. Kernbewegung, für die Summe der hier in Rede stehenden Erscheinungen ein, während Mayzel (133, 134) in Warschau, besonders aber Strasburger (190—194) in Bonn, W. Flemming (57—63) in Kiel, E. van Beneden (18—24) in Lüttich und neuerdings Rabl (165) in Prag unsere Kenntniss der betreffenden Vorgänge am meisten gefördert haben. Vor Allen ist Flemming zu nennen, dessen Darstellung bei dem Streite der Meinungen meist den Sieg davon getragen hat. Für einzelne weitere Daten der Entwicklung unseres Wissens über die karyokinetischen Vorgänge wird sich im Laufe der Darstellung noch Platz ergeben. Genauere literarhistorische Angaben finden sich bei Strasburger, Flemming und E. van Beneden in deren monographischen Darstellungen: „Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl. 1880“ — „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884“ — „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena, 1888“ (Strasburger), „Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung“, Leipzig, 1882 (Flemming) und „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, Gand, Leipzig et Paris, 1883 (E. van Beneden), ferner bei Rabl („Ueber Zelltheilung“, *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. X) Mark, „Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*“, *Bulletin of the Museum of*

Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge Mass. U. St. A. Vol. VI Nro 12, und C a r n o y, in dessen Zeitschrift „La Cellule“ Vol. I, II, III, IV, auf welche Arbeiten hier verwiesen sein mag.

Dass die Zellen und deren Kerne sich durch Theilung vermehren, hat, wenn wir von dem 1824 durch P r é v o s t und D u m a s entdeckten Furchungsprocesse absehen, für die Pflanzen und überhaupt zuerst H. v. M o h l (140) in Tübingen 1835 gezeigt, für die Thiere, und zwar für embryonale Blutzellen, R e m a k (171) in Berlin im Jahre 1841. Es ist bekannt, dass Letzterer und R. V i r c h o w durch zahlreiche Untersuchungen auf normalem und pathologischem Gebiete der Zelltheilung, gegenüber der Lehre von einer G e n e r a t i o s p o n t a n e a der Zellen, allmählich das Feld erobert haben, so dass heute R. V i r c h o w's Satz: „Omnis cellula a cellula“ (199), was die überhaupt vorliegenden Thatsachen anlangt, unbestrittene Geltung hat. Aber, wie erfolgt die Zelltheilung?

Das von R e m a k entworfene Theilungs-Schema nimmt an, dass sich die Sache in der Reihenfolge vom Kernkörperchen durch den Kern zum Zellenleibe fortschreitend abwickele. Zunächst zerfalle der Nucleolus in zwei Stücke, dann der Kern und endlich der Zellkörper. Der Vorgang wäre also, wenigstens seiner äusseren Erscheinung nach, ein sehr einfacher. Selbstverständlich hat man sich bei der Betrachtung dieser Theilungsform nicht verhehlt, dass man nichts vom Wesen des so hochwichtigen Processes wisse, nichts von den Kräften, welche dabei wirksam sind, noch von den Ursachen, welche eine Zelle zur Theilung bringen. Man war sich vollkommen darüber klar, dass auch die Beobachtungen der in Rede stehenden Vorgänge noch sehr primitive seien, und hier musste zunächst die weitere Forschung einzusetzen haben.

Als namhafter Fortschritt darf es bezeichnet werden, dass durch S t r i c k e r (195) und K l e i n (102), dann besonders durch Franz Eilhard Schulze (184) und R a n v i e r (166) der Theilungsvorgang bei einzelligen Thieren (Amoeben) und farblosen Blutzellen (Leucoeyten) direct unter dem Mikroskope von Anfang bis zu Ende verfolgt wurde. Nach den Schilderungen F. E. S c h u l z e's bei *Amoeba polypodia* streckte sich zuerst der Nucleus in die Länge, dann erschien er hantelförmig, dann liess sich zwischen den beiden Hantelknöpfen nur noch ein dünner Verbindungsfaden wahrnehmen, dieser riss durch und nun sah man zwei Nucleoli im

Thier. Ganz gleichzeitig gingen damit dieselben Veränderungen an dem hellen Kernhofe um den Nucleolus einher. Der ganze Vorgang der Kern- und Kernkörpercheitheilung, welcher also hier in einem Acte zusammen ablief, dauerte etwa $1\frac{1}{2}$ Minuten. Darauf begann sich der Zellenleib zu strecken in derselben Richtung, wie vordem die Nuclei und Nucleoli, und es erfolgten nun in ganz ähnlicher Weise: Einschnürung, bandartiges Ausziehen der Verbindungsbrücke und endlich das Durchreißen derselben. Von anderweiten besonderen Erscheinungen war nichts wahrzunehmen; nur ist hervorzuheben, dass an der Verbindungsbrücke des Zellkörpers keine Pseudopodien sichtbar wurden, während sie an den beiden Theilstücken in entgegengesetzter Richtung, wie auseinanderstrebend, recht deutlich hervortraten. Die Theilung des Zellkörpers beanspruchte $8\frac{1}{2}$ Minuten, so dass der ganze Vorgang in etwa 10 Minuten abgespielt hatte. Ich habe den Vorgang in ähnlicher Weise bei einer Infusorienart aus dem Rectum des Frosches wiederholt beobachtet; er verlief nur noch etwas schneller, in 7 bis 8 Minuten.

Ranvier gibt für die Leucocyten des Axolotl, deren Theilung er beobachtete, eine Dauer des Vorganges von nahezu $1\frac{1}{2}$ Stunden an (bei gewöhnlicher Zimmertemperatur); am Kern wurden auffallende Formveränderungen wahrgenommen, die von Ranvier jedoch als passive, einzig und allein durch die amöboiden Bewegungen des Protoplasma's bedingt, angesehen werden. J. Arnold (4) sah an amöboiden Zellen aus dem Lymphsacke von Fröschen einen allerdings schon eingeschnürten Kern binnen 5 Minuten sich völlig theilen; die Theilung der Zelle beanspruchte in diesem Falle eine halbe Stunde, in anderen Fällen erheblich mehr. Formveränderungen an Kern und Protoplasma wurden dabei ebenfalls festgestellt.

Auf die Beobachtungen von Stricker und E. Klein gehe ich hier nicht näher ein, da sie zwar die Ersten sind, welche durch directe Beobachtung den Vorgang der Theilung des Zellenleibes feststellen, jedoch über das Verhalten des Kerns beim Theilungsacte keine Aufschlüsse bringen. — Noch eines Umstandes ist hier Erwähnung zu thun, der bereits von Stricker besprochen wird, später auch von Flemming (58), Frommann (73) und J. Arnold (4). Es ist das zeitweise Unsichtbarwerden des Kerns während des einfachen nicht karyokinetischen Theilungsvorganges. Eine befriedigende Erklärung ist für diese bemerkenswerthe Erscheinung noch nicht gefunden worden.

Ich habe absichtlich diesen einfachen Vorgang der Kern- und Zelltheilung, wie er also durch Remak erschlossen und durch die eben genannten Autoren direct beobachtet worden ist, hier vorangestellt, zunächst um das Eigenthümliche der nunmehr zu schildernden karyokinetischen Theilung um so besser hervorheben zu können und dann, weil wir später sehen werden, dass dies alte Schema der Kerntheilung im Wesentlichen auch bei den karyokinetischen Formen unverändert zu Recht bestehen bleibt.

Diesem Remak'schen Schema, welches wir mit Flemming als „directe Kerntheilung“ bezeichnen wollen, oder auch als „amitotische Theilung“ nach demselben Autor, ist nun in der „mitotischen Theilung“ („Karyomitosis“, „Mitosis“, „indirecten Theilung“ Flemming — „karyokinetischen Theilung“, „Karyokinesis“ Schleicher) eine andere Form der Theilung gegenübergestellt worden, deren äussere Erscheinung in vielen Punkten von der directen abweicht. Das Auffallende und Charakteristische dieser Theilungsform besteht darin, dass das Kernkörperchen, so wie der äussere Umriss des Kerns schwinden — oder sagen wir lieber „zu schwinden scheinen“ — dafür aber, wie schon eingangs bemerkt, höchst eigenthümliche Fadenfiguren an der Stelle des Kerns auftreten, die in bestimmter gesetzmässiger Folge Gestalt und Lage verändern, dann nach zwei Seiten auseinanderweichen und die Grundlage zweier Tochterkerne bilden. Da wo diese entstehen, treten auch im Protoplasma schon frühzeitig eigenthümliche strahlige Figuren, „Sterne“, „Ästern“, „Sonnenfiguren“, auf; der Kerntheilung folgt dann in gewöhnlicher Weise die Zelltheilung nach. Der Lage- und Gestaltveränderung der Kernfäden wegen, hat Schleicher, wie bemerkt, dem ganzen Vorgange den Namen der „Karyokinesis“ oder der „karyokinetischen“ Theilung gegeben, während die von Flemming vorgeschlagenen Bezeichnungen: „Mitosis“, „Karyomitosis“ sich auf die Erscheinung des genannten Fadenwerkes beziehen¹⁾. Der Name „indirecte“ Kerntheilung ist wohl nur im Gegensatze zur „directen“ Kerntheilung gegeben worden, sonst erscheint er, wie auch Flemming zugiebt, wenig passend.

Ich schildere nun zunächst an der Hand einiger grösstentheils

1) *κόρον*, Nuss, Kern; *κίνησις*, Bewegung; *μίτρος*, Faden.

nach Rabl (165) copirten Abbildungen, sowie nach dessen Darstellung den Gang einer Karyomitosis, muss aber in Kürze das Wesentlichste vom Baue eines nicht in Theilung begriffenen, sogenannten „ruhenden“ Kerns voraufschieken.

Man unterscheidet an den meisten solcher Kerne (s. Fig. 1): das „Kerngerüst“ (Netzwerk), die „Kernkörperchen“ (Nucleolen), den Kernsaft (R. Hertwig) — Zwischensubstanz (Flemming) — und vielfach noch eine äussere Hülle, die „Kernmembran“.

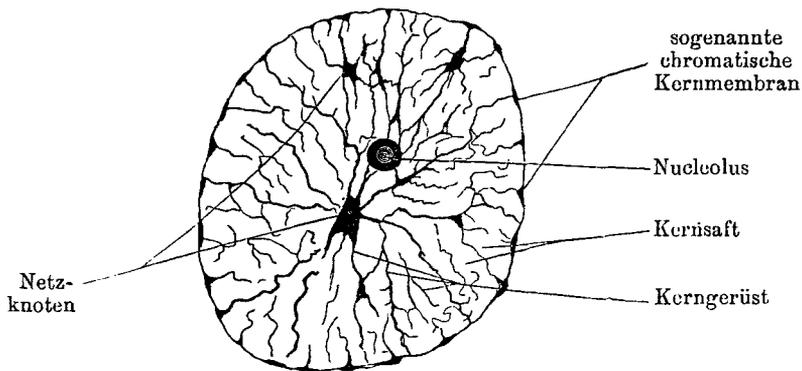


Fig. 1.

Schema eines ruhenden Kerns.

Ohne auf die ansehnliche, an Controversen reiche Literatur über diese Dinge weiter hier einzugehen, ist es doch nöthig, einige Details näher zu erörtern:

Das Kerngerüst stellt unter gewöhnlichen Verhältnissen (im sogenannten Ruhestande) des Kerns ein Netzwerk von deutlichen, theils schwächeren, theils stärkeren Fäden oder Strängen dar, deren Anordnung nach den vorhandenen Beschreibungen und Abbildungen der meisten Autoren eine bestimmte Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit nicht verrathen. Einige Beobachter dagegen, wie zuerst wohl Balbiani (9), dann Flemming (58), Bütschli (44), Rabl (165) u. A. haben auf eine besondere und regelmässige Anordnung der Gerüstfäden in Kernen bestimmter Organe und bei bestimmten Thieren aufmerksam gemacht. Balbiani und Rabl gehen so weit, eine regelmässige Anordnung als etwas Allgemeines, allen ruhenden Kernen Zukommendes anzunehmen; aber es lässt sich in dieser Beziehung noch nichts Allgemeingültiges aussagen. Balbiani hat z. B. bei den Chironomuslarven in den ruhenden Kernen nur einen einzigen, vielfach verschlungenen Faden

gefunden. Fleming ist geneigt dies als ein weit verbreitetes Vorkommniß anzusehen; Andere bestreiten dies (s. darüber weiter unten). Ferner ist es noch zweifelhaft, ob nur ein oder mehrere vielfach gewundene, aber nicht anastomosirende Fäden vorhanden sind, oder ob netzförmige Anastomosen zwischen den einzelnen Windungen, mit andern Worten: ein Netzwerk, wie in Fig. 1, vorliegt. Wäre eine regelmässige Fadenanordnung in allen ruhenden Kernen festzustellen, so wäre dies für die Deutung der Erscheinungen der Karyokinese sehr wichtig; Rabl hat in der That auf eine derartige Bedeutung der Gerüstfigur der ruhenden Kerne ausdrücklich hingewiesen. Er unterscheidet „primäre“ Kernfäden von „secundären“. Die ersteren sind stärker und meist excentrisch im Kern angeordnet und laufen so um die Oberfläche des Kerns herum, dass sie an einer Stelle desselben, dem „Polfelde“ (Rabl) Schlingen bilden, deren Scheitel eben dieses Polfeld umkreisen, während sie an der ungefähr gegenüberliegenden Seite frei mit den Schlingenschenkeln auslaufen, und zwar ohne dass hier eine besondere Anordnung der letzteren erkennbar wäre. Diese Seite des Kerns, an der also ein besonderes Polfeld nicht vorhanden ist, nennt Rabl die „Gegenpolseite“. Zur Erläuterung mögen Fig. 2, 3 und 4 dienen. In Fig. 2 sieht man die zum Polfelde gekohrten Schlingenscheitel, in Fig. 3 ist die Gegenpolseite wiedergegeben. Beide Figuren entsprechen jedoch nicht dem Zustande des ruhenden Kerns, sondern dem I. Stadium der Karyokinese, dem sogenannten „dichten Knäuel“, wobei die secundären Fäden geschwunden sind und nur die primären hervortreten, so dass die ganze Anordnung deutlicher wird. Fig. 4 gibt an der rechten Seite des dargestellten Kerns das Schema der Fadenordnung beim ruhenden Kern nach Rabl's Vorstellung; links sind nur die primären Fäden gezeichnet. Der Kern ist in der Seitenansicht gedacht, das Polfeld (*P.*) oben, die Gegenpolseite unten. Rechts, dem Ruhezustande des Kerns entsprechend, lassen sich noch zwei primäre Fadenschlingen einigermaassen erkennen, jedoch gehen von ihnen zahlreiche netzförmig untereinander und mit den primären Fäden verbundene secundäre Fäden aus und an einzelnen Stellen hat sich die Fadensubstanz in kleinen knotenförmigen Massen (Netzknoten) zusammengeballt. Auch ein runder Nucleolus ist sichtbar. Man sieht leicht ein, dass die primären Fäden desto schwerer erkennbar sein müssen, je mehr die Substanz, aus der sie bestehen,

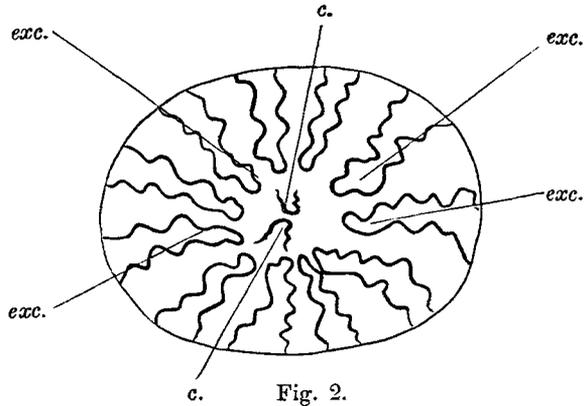


Fig. 2.

Kern: I. Stadium der Karyokinese, „Dichter Knäuel“ — Kern vom Polfelde aus gesehen. *exc.* = excentrisch gelegene Fadenschlingen. — *c* = centrale, aus der Tiefe des Kerns auftauchende Schlingen.

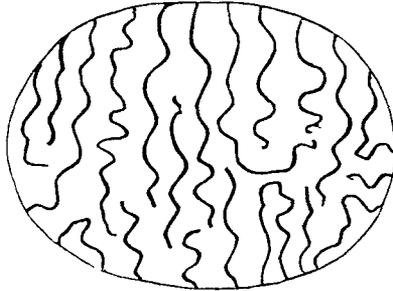


Fig. 3.

I. Stadium der Karyokinese, „Dichter Knäuel“. — Kern von der Gegenpolseite aus gesehen.

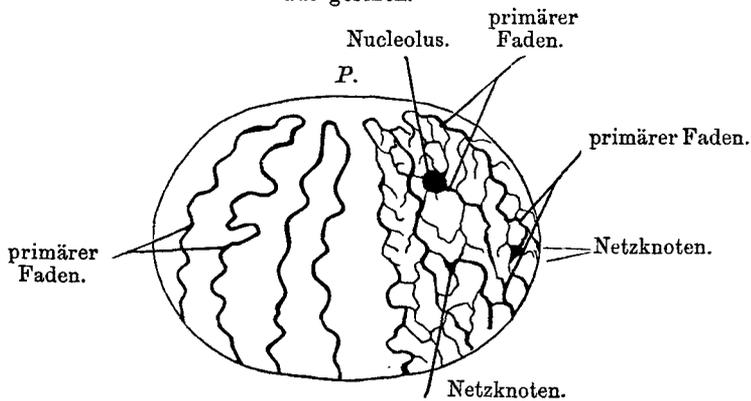


Fig. 4.

Schema eines ruhenden Kerns nach Rabl; links nur die primären Fäden, rechts auch die sekundären, welche die netzartige Verbindung herstellen, gezeichnet. Auch eine nucleolenförmige Bildung und Knoten rechts. Seitenansicht; Polfeld = *P.*

in die secundären Fäden ausstrahlt und in Knotenpunkten sich anhäuft. So komme es, meint Rabl, dass im ruhenden Kerne die regelmässige Anordnung in Fadenschlingen mit Polfeld und Gegenpolseite verwischt erscheine; sie könne aber jeden Augenblick wieder hergestellt werden, wenn auf irgend eine Weise die Filarsubstanz veranlasst werde, in die Hauptbahnen der primären Fäden zurückzukehren. Hierin eben liegt die Wichtigkeit der besprochenen Regelmässigkeit der Fadenstructur für die Karyokinese. Wir werden später darauf zurückkommen.

Eigenartig ist die Structur des Kerngerüstes bei gewissen Cilioflagellaten, wie z. B. bei *Ceratium Tripos*. Bütschli (44) findet hier einen wabenartigen Bau mit vollkommenem Abschluss der Waben, so dass der Kernsaft, obwohl eine Kernmembran in toto nicht vorhanden ist, nicht mit dem Protoplasma in directer Communication stehen kann. Bei den Pflanzenzellen fand Strasburger (191) keine sog. secundären, eine Netzstructur herstellenden Fäden, auch lässt sich ihm zu Folge nicht mit Sicherheit ausmachen, ob hier während des Ruhezustandes nur ein, oder mehrere Fäden vorhanden sind und ob eine bestimmte Anordnung der letzteren vorliegt.

Wir müssen nun noch gewisser Eigenthümlichkeiten in dem Verhalten des Kerns und seiner Bestandtheile zu chemischen Reagentien und Farbstoffen gedenken, so wie auch die ausser dem Gerüst noch vorhandenen Bestandtheile: Kernkörper, Kernmembran und Kernsaft kurz besprechen.

Verdünnte Säuren, Essigsäure, Ameisensäure u. A. lassen das Gerüst sowie die Kernkörper deutlich hervortreten, chromsaure Salze machen dagegen beiderlei Bildungen undeutlich, Wasser macht sie quellen. In fast allen Farbstoffen — von den gewöhnlich gebrauchten nenne ich: saures Carmin, Hämatoxylin, Saffranin — färben sich die Gerüstfäden wie die Nucleolen sehr intensiv, während die übrige Masse des Kerns, der zwischen den Gerüstfäden liegende sogenannte „Kernsaft“, ungefärbt bleibt, oder doch nur eine ganz schwache Färbung wahrnehmen lässt.

Dieser Unterschied im Verhalten gegen Farbstoffe hat Flemming (l. l. c. c.) veranlasst im Kern sogenannte „chromatische Substanzen“ von den „achromatischen“ zu unterscheiden. Zu den ersteren rechnet er die in Alauncarmin und in Anilinfarben tief und intensiv färbbare Substanz der Gerüstfäden und der Nucleolen, zu den letzteren die nicht färbbaren geformten Theile, wie z. B. die später

zu besprechende bei der Theilung auftretende „Spindelfigur“. Er nennt die färbbare Substanz des Kerngerüsts geradezu „Chromatin“¹⁾. Das Chromatin, meint er, gestützt auf Versuche von E. Zacharias, sei vielleicht identisch mit dem Nuclein, oder einem Derivat des letzteren.

Wichtig erscheint die von Balbiani (8) und Pfitzner (153) entdeckte Thatsache, dass die chromatischen Fäden — und es ist dies namentlich deutlich während der Karyokinese zu beobachten — aus regelmässig angeordneten Körnchen (Kügelchen) von der Gestalt kurztonnenförmiger Scheiben (Strasburger) — Chromatinkugeln (Pfitzner), Mikrosomenscheiben (Strasburger) (194), — zusammengesetzt sind. Wohl allgemein wird jetzt angenommen, dass ausser diesen „Chromatinkörpern“ noch eine dieselbe zu den Fäden verbindende achromatische Zwischensubstanz (Nucleo-Hyaloplasma Strasburger) vorhanden sei. Carnoy (47) meint, dass bei den Arthropoden der im Kerne vorkommende, einzige, stark gewundene Chromatinfaden noch eine „Plastinhülle“ habe, im übrigen aus Nucleinsubstanz bestehe, welche Ansicht Ch. van Bambeke (12), ohne sich über die chemische Beschaffenheit der Hülle näher zu äussern, bestätigt.

Was die Form der Balbiani-Pfitzner'schen Chromatinkörper anlangt, so ist dieselbe, wie mir scheint, noch nicht endgültig festgestellt. Pfitzner nannte sie „Kugeln“; Strasburger beschreibt sie in der eben citirten früheren und auch in seiner neuesten Mittheilung (191) als kurz-tonnenförmige „Scheiben“, ebenso schildert sie Carnoy bei den Arthropoden.

Die Kernkörperchen (Nucleoli) bieten in ihrer Deutung noch manche Schwierigkeiten dar. Allgemein bekannt ist,

1) Pfitzner ist im Gebrauche der Worte Chromatin und Achromatin noch weiter gegangen. Als „Chromatin“ bezeichnet er mit Flemming die färbbare Substanz des Kerngerüsts. Da die Nucleolen sich bei den Tinctionen etwas anders verhalten und auch sonstige Verschiedenheiten zeigen, nannte er deren Substanz „Prochromatin“, womit zugleich angedeutet werden soll, dass dieselbe eine Vorstufe des Chromatins bilde. Später wählt er dafür die Bezeichnung „Pseudochromatin“, da ein bestimmter Zusammenhang mit dem Chromatin nicht nachweisbar sei. Für den „Kernsaft“, der übrigens in gewissen Farbstoffen tingirbar ist, behält er den von Flemming für diesen aufgegebenen Namen „Achromatin“ bei, gibt dagegen der Substanz der Spindelfigur, da diese sich anders verhält als der Kernsaft, auch einen anderen Namen: „Parachromatin“.

dass sie meist rundliche Bildungen sind, die sich scharf von den übrigen Bestandtheilen des Kerns abheben, und die, wie wir oben erwähnten, sich ebenfalls intensiv färben lassen. Zweifelhaft ist aber ihre Beziehung zum Kerngerüst. Die Einen — ich nenne *Flemming* und *Pfitzner* — halten die Nucleolen für verschieden vom Kerngerüst; sie seien als besondere Bildungen innerhalb des letzteren aufzufassen, hingen nicht mit den Gerüstfäden zusammen, sondern seien von ihnen getrennt, wenn sie ihnen auch „angelagert“ erschienen. Die Anderen — z. B. *E. Klein* (103) in London, dem ich mich anschliessen möchte, und zwar auf Grund des Verhaltens der Nucleolen bei der Karyokinese — halten dafür, dass die Nucleolen nur stark verdickte Knotenpunkte des Netzwerkes der Gerüstfäden, also mit den letzteren identisch seien. Thatsache ist, dass solche verdickten Knotenpunkte innerhalb des chromatischen Kerngerüsts vorkommen. Diese müssen jedoch nach *Flemming* (58) von den ächten Nucleolen unterschieden werden. Man vergleiche Fig. 1, welche neben solchen Knotenpunkten — „Netzknoten“ werden sie zum Unterschiede von den Nucleolen genannt — einen gut begrenzten rundlichen Nucleolus zeigt.

Nach *Pfitzner* sollen die ächten Nucleoli nie eine Verbindung mit dem Chromatingerüst zeigen sondern frei in den Maschen desselben liegen. Abgesehen hiervon findet *Flemming* auch noch Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen und im Verhalten gegen gewisse Farbstoffe. — Bei *Ceratium tripos* fand *Bütschli* die mitunter in den Kernen gelegenen Nucleolen wieder aus einem feinen Netzgerüst aufgebaut. *E. Zacharias* (209) gibt für Pflanzenzellen an, dass die Nucleolen des wesentlichsten Kernbestandtheils, des Nucleins, entbehrten, dagegen ein Gerüst aus Plastinsubstanz enthielten, in dessen Maschen andere Eiweissstoffe aufgenommen seien. Dies würde für die Selbständigkeit der Nucleolen sprechen. *Carnoy* (47) will vier verschiedene Formen von Nucleolen (bei den Arthropoden) unterschieden wissen; ob es aber richtig ist, so verschiedene Dinge, wie er sie beschreibt, mit einem und demselben Namen zu belegen, bleibt mir fraglich. Untersuchungen aus *Gaule's* Laboratorium von *Ogata* (151) und *Lukjanow* (129), ferner von *Stolnikow* (189) haben ein sehr verschiedenes Verhalten der nucleolenähnlichen Körper gegen Farbstoffe (*Eosin*, *Saffranin*, *Nigrosin* und *Hämatoxylin*) ergeben. Demnach werden von den genannten Autoren unterschieden: a) als *Karyosomen* die sich blau färbenden

Körper, b) als Plasmosomen die sich roth färbenden Körper, c) als Hyalosomen ungefärbt bleibende (s. Lukjanow). Wie Ogata zuerst behauptet hat, können diese Körper auch aus den Kernen in den Zellenleib auswandern; die auswandernden Plasmosomen bilden die sogenannten „Nebenkerne“, denen ein wichtiger Antheil an der Regeneration der Zellen zugeschrieben wird.

Die Bedeutung aller dieser Dinge für das Zellenleben ist noch fast vollkommen dunkel. Strasburger und Pfitzner (l. c.) sind geneigt in den Nucleolis Ablagerungsstätten für sogenannte „Reservestoffe“ zu erblicken, wofür allerdings ihr Verhalten bei der Karyokinese spricht. Sie lösen sich nämlich während derselben auf, um sich erst nach der Theilung in den neuen Kernen wieder zu bilden. Auch scheinen sie für die Membranbildung um die jungen Kerne Stoffe herzugeben. A. Brass (39) bringt ebenfalls die Kernkörperchen in Beziehung zu den Ernährungsvorgängen am Kerne. Bei Spirogyra ist nach Meunier (136) alles Chromatin im Nucleolus enthalten und geht ausschliesslich von hier in die mitotische Figur über.

Der „Kernsaft“ ist keineswegs als eine einfach wässrige Flüssigkeit anzusehen; alles spricht vielmehr dafür, dass er ebenfalls Eiweisskörper enthält. Nach Einwirkung von verschiedenen Reagentien treten feinkörnige Trübungen im Kernsaft auf; nach Flemming (58) müssen diese aber wohl als Gerinnungserscheinungen — besser wohl „Niederschläge“ — gedeutet werden und ist vor der Hand an Strukturverhältnisse nicht zu denken. Carnoy (47) nimmt indessen ein solches an, indem er dem Kernsaft ein feines Platingerüst mit einem mehr flüssigen Inhalte (Enchylema) zuschreibt, während van Bambeke (l. c.) und Platner (161) sich gegen diese Annahme aussprechen.

Schwierig ist die Frage nach dem Verhalten der Kernhüllen. Von allen Seiten wird zugestanden — und muss ich dem ebenfalls zustimmen — dass die Kerngerüstbalken an der Peripherie dichter zusammenschliessen und somit eine durchbrochene, korbgeflechtartige Begrenzungsschicht bilden. Von Anderen wird noch eine nicht färbare (achromatische) Kernmembran für manche Kerne angenommen, so z. B. von Flemming (58), während Manche, wie Strasburger und Pfitzner (154), auch eine membranartige Abschliessung des an den Kern zunächst anstossenden Zell-

protoplasma's, „innere Zellmembran“, zulassen. In seiner neuesten Arbeit (191) p. 30, lässt Strasburger mit Guignard (84) die gesammte Kernmembran genetisch dem Zellprotoplasma angehören; sie sei also eine Grenzschicht des Zellprotoplasmas gegen die Kernsubstanz hin. Dieselbe erlange allerdings bei vollständiger Ausbildung gegen das übrige Zellprotoplasma eine morphologische Selbständigkeit. Dass die Kernwandung dem Zellprotoplasma genetisch angehöre gehe daraus hervor, dass sie sich — bei Pflanzenzellen — während der Karyokinese dem Protoplasma wieder zugeselle, und aus dem letzteren um die jungen Tochterkerne wieder angelagert werde.

Bezüglich der chemischen Zusammensetzung der Zell- und Kernsubstanzen, welche für eine richtige Auffassung der mitotischen Vorgänge von Tag zu Tage wichtiger wird, haben neuere Untersuchungen namentlich auf botanischem Gebiete manches ergeben. Ausser dem von Miescher (137) entdeckten „Nuclein“, welches einen wesentlichen Bestandtheil der Kernmasse ausmacht, fanden Reinke und Rodewald (170) das „Plastin“, Kossel (111—113) das „Histon“ und das „Adenin“. Nach allen bisherigen Angaben ist das Nuclein vorzugsweise in den chromatischen Kernsubstanzen enthalten — s. bes. E. Zacharias (208, 209). Frank Schwarz (185) schlägt folgende Termini zur Bezeichnung der verschiedenen Zellenleib- und Kernbestandtheile vor: 1) Das Chromatin; dies bildet die Substanz der Balbiani-Pfitzner'schen Chromatinkörper, von denen schon vorhin die Rede war. Es ist identisch mit Strasburger's „Nucleomikrosomen“, eine Bezeichnung, die ihr Autor in seiner neuesten Publication (191) wieder verlässt aus dem Grunde, weil diese Chromatinkörper chemisch und auch morphologisch völlig verschieden sind von denjenigen „Mikrosomen“ (Cytomikrosomen), welche wir als einen der Hauptbestandtheile des Zelleibes ansehen müssen. 2) Das Linin (*λινον*-Faden). Diese Substanz ist identisch mit Strasburger's „Nucleohyaloplasma“ und mit Pfitzner's Parachromatin; sie ist die kaum färbbare Grundsubstanz der Chromatinfäden, in welcher die wiederholt erwähnten, sich lebhaft färbenden Chromatinkörper eingebettet sind. Der Name „Linin“, wird sich, seiner Kürze wegen, wohl leichter einbürgern, als die unbequemen Ausdrücke „Nucleo-Hyaloplasma“ und „Parachromatin.“ Strasburger verwendet ihn bereits in seiner neuesten Arbeit. 3) Das „Paralinin“; darunter soll die mehr flüssige Sub-

stanz des Kerns, die zwischen den Fäden befindlich ist, verstanden sein. Synonyma sind: Kernsaft (O. Hertwig), Zwischensubstanz, Achromatin (Flemming), Karyochylema (Strasburger). 4) „Pyrenin“ (δ πυρην = Kern) bezeichnet den Stoff, aus welchem das Kernkörperchen besteht. Ob Frank Schwarz im Rechte ist, eine einheitliche Kernkörperchensubstanz hinzustellen, mag mit Fug wie z. B. von Strasburger (191) bezweifelt werden. 5) Amphipyrenin = dem die Kernmembran bildenden Stoffe. Dasselbe ist dem Pyrenin sehr ähnlich (vgl. das vorhin über die Beziehungen des Kernkörperchens zur Kernmembran Gesagte), jedoch nimmt das Pyrenin leicht Farbstoffe an, das Amphipyrenin nicht; beide zeigen vom Chromatin abweichende Reactionen.

Am meisten dem Nuclein entspricht, nach Schwarz, in seinen Reactionen das Linin, nicht (entgegen der bisherigen Annahme, s. vorhin) das Chromatin; das Paralinin steht dem Globulin am nächsten. Es ist dies Paralinin jedoch keine Flüssigkeit im gewöhnlichen Sinne, daher empfiehlt sich nicht die sonst so passende und gute Bezeichnung „Kernsaft“; auch ist es nicht achromatisch. Einen wirklichen „Saft“ als „Karyochylema“ kann man nur in etwaigen Vacuolen annehmen. Wie weit diese Angaben mit der vorhin erwähnten Ansicht Carnoy's stimmen, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Entgegen den meisten neueren Angaben nimmt Frank Schwarz (l. c. p. 136) an, dass im Zellprotoplasma keine präformirten Netze und Gerüstwerke vorhanden seien, dass aber wohl ein Theil desselben sich zu Fäden und Strängen umbilden könne; es sei das Cytoplasma eben eine Mischung, in welcher unter Umständen eine Trennung von festerer, zäher und flüssiger (gelöster) Substanz eintreten könne. Auf einer solchen Trennung (Entmischung) beruhe z. B. die Vacuolenbildung. Als chemische Bestandtheile des Cytoplasmas nennt Frank Schwarz: 1) das Plastin (Reinke) (Cytoplastin) eine zähe, dehnbare Masse, welche der Pepsin- und Trypsin-Verdauung widersteht. 2) Die in Wasser und auch im Cytoplasma unlöslichen „Mikrosomen“. Diese sind aber unter Umständen verschieden zusammengesetzt und daher mit den chemisch einheitlichen Chromatinkörpern des Kerns nicht zu vergleichen. 3) Die in den Vacuolen gelösten Stoffe. Die Mikrosomen können fehlen, 1 und 3 sind aber immer vorhanden. — Das hier Vorgebrachte gilt natürlich in erster Linie für Pflanzenzellen.

Wir wenden uns nunmehr zu einer Darstellung der karyokinetischen Vorgänge selbst, und zwar nach der Schilderung, welche Rabl (165) jüngst von ihnen geliefert hat, welche aber, wie bemerkt, in fast allen wesentlichen Punkten mit der von Flemming (58) gegebenen übereinstimmt.

Gehen wir von dem ruhenden Kerne aus, wie er in Fig. 1 dargestellt ist, so würde als erstes Stadium der Karyokinese dasjenige zu bezeichnen sein, in welchem alle secundären Fäden des Kerngerüsts, wie auch die Nucleolen und Netzknoten schwinden, indem ihre Substanz in die primären Gerüstfäden übergeht. Fig. 4 zeigt uns, wie schon vorhin bemerkt, ein Kernschema, in welchem rechts, ausser zwei primären Fadenschlingen, noch die secundären Fäden, Netzknoten und ein Nucleolus sichtbar sind, links dagegen fehlen. Denkt man sich auch rechts die secundären Fäden, Knoten und den Nucleolus in die primären Fadenschlingen aufgenommen, so wird dann das erste Stadium der Karyokinese gegeben sein, wie es in Fig. 2, und zwar vom Polfelde aus gesehen, gezeichnet ist. Mit Flemming nennen wir dieses das „Knäuelstadium“ oder die Knäuelform, kurz: Knäuel, „Spirem“¹⁾, Mutterknäuel. E. van Beneden war der Erste (23), welcher für die Eizellen zeigte, dass die chromatischen Fäden, mit deren deutlichem Auftreten die Karyokinese beginnt, nur Theilstücke eines im Kern befindlichen zusammenhängenden Gerüsts sind und dass sie durch stärkere Chromatinansammlung deutlich werden. Rabl hat dies denn auch für andere Zellen nachgewiesen und verallgemeinert.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen bemerkt man eine Vergrößerung des gesammten Kerns.

Balbani und Strasburger haben, wie erwähnt, die Ansicht ausgesprochen — und Flemming's wie Carnoy's Darstellung lautet hierin beistimmend —, dass im ruhenden Kern und zu Anfang des Knäuelstadiums nur ein einziger Faden vorhanden sei, der sich vielfach winde und so eine grössere Anzahl von einander getrennter Fadenschlingen vortäusche. So schwierig es ist, wie ich nach eigener Erfahrung sagen kann, sich über diesen Punkt bestimmt zu äussern, so möchte ich doch Rabl beipflichten, wenn er meint, dass gleich von Anfang an mehrere — bei thierischen Zellen bis

1) *σπειρῆμα*, Windung, Knäuel.

zu 20 — getrennte Fadenschlingen vorhanden sind. Auch Strasburger hat in seiner neuesten Mittheilung (191) seine frühere Ansicht von dem Vorhandensein nur eines einzigen Fadens aufgegeben. Bei den Zellen der Chironomuslarven, wo ihn Balbiani zuerst nachgewiesen hat, lässt auch Strasburger diesen einen Faden noch gelten.

Rabl beschreibt, abweichend von seinen Vorgängern, den bereits erwähnten typischen Verlauf der Fadenschlingen meist quer zur Längsaxe des Kerns mit einem freien „Polfelde“ an der „Polseite“ und mit der „Gegenpolseite“, und hebt hervor, dass die Fäden in der Mehrzahl der Fälle an der Oberfläche des Kerns verlaufen. S. Fig. 2 und 3.

Polare Strahlungsfiguren im Protoplasma der Zelle, s. Fig. 7 (Cytaster) findet Rabl in diesem Stadium noch nicht, während Flemming sie bei Eizellen zu dieser Zeit schon bestimmt gesehen hat und auch für die übrigen zur Theilung sich anschickenden Gewebszellen als früheste Erscheinung eine „dicentrische Anordnung“ des Protoplasma's annimmt, ungeachtet eine deutliche strahlige Gruppierung desselben an zwei einander gegenüberliegenden Polen noch nicht erkennbar ist. S. weiter unten E. van Beneden's Angaben.

Die beschriebene erste Knäuelfigur, die man auch als „dichten Knäuel“ bezeichnet, geht nun zunächst in den „lockeren Knäuel“ über (Fig. 5). Dieser kommt dadurch zu Stande, dass die Fäden dicker und kürzer werden und nicht so stark gewunden verlaufen. Gleichzeitig tritt aber an einigen Fäden eine quere Theilung auf, so dass die Zahl der einzelnen Schlingen etwas grösser wird. Rabl schliesst aus Flemming's Zählungen und aus eigenen, dass bei ein und derselben Thierspecies und Zellenspecies die Zahl der Fadenschlingen in diesem Stadium eine constante sei. So betrug sie z. B. bei den Epithelzellen von Salamandra stets 24. Bestimmte Zahlen für gewisse Pflanzenzellen werden auch von den Botanikern, namentlich von Strasburger und Heuser (97), angegeben; doch meint neuerdings der Erstere, dass eine absolute Constanz nicht vorhanden wäre, wenigstens nicht bei allen Zellenarten. Nur die generativen Zellen sollen bemerkenswerther Weise stets dieselbe Schleifenzahl (bei einer und derselben Species) aufweisen. Vgl. hierzu Boveri, w. u. pag. 103. Diejenigen, welche, wie Flemming, einen einzigen Faden im vorigen Stadium annehmen, lassen denselben sich nun im Stadium des lockeren Knäuels in die einzelnen Segmente (Fadenschlingen) spalten. Wie

wir sahen, lässt auch Rabl eine solche Theilung einzelner Fadenschlingen zu, da er ja aber von Anfang an mehrere Schlingen annimmt, so ist für ihn die Theilung eine viel beschränktere.

Auf den „lockeren Knäuel“ folgt nun als dritte Unterordnung des ersten Stadiums der Karyokinese der sogenannte „segmentirte Knäuel“ — so bezeichnet nach einer der wichtigsten, von Flemming entdeckten und jetzt wohl allgemein angenommenen Erscheinungen der Karyokinese, nämlich der Längstheilung sämmtlicher Fadenschleifen, s. Fig. 6 und 7. Wie sich mit dem weiteren Ablaufe der Dinge herausstellt, wird durch diese Theilung der einzelnen Fäden eine Zerlegung der gesammten chromatischen Masse des Kerns in zwei gleiche Hälften bewirkt und die nachkommenden Erscheinungen haben nur noch den Erfolg, dass die Theilstücke auseinanderrücken und sich zu den beiden Tochterkernen neu gruppieren. Rabl gibt ausdrücklich an, dass er die Längstheilung der chromatischen Fäden mit dem Schlusse der Knäuelphase stets vollendet gefunden habe. — E. van Beneden (bei *Ascaris megaloccephala*) legt entschieden Werth darauf, dass die beiden Schwesterfäden bis in die kleinsten Einzelheiten einander gleich seien. Die Längstheilung ist, ihm zufolge, anfangs keine vollständige, so dass an den beiden Enden die Schwesterfäden noch eine Zeitlang durch eine minder stark sich färbende Substanz zusammenhängen. Dieser Zusammenhang erhält sich auch noch, wann die zusammengehörigen Schwesterfäden nach den beiden Polen hin auseinanderrücken. Man sieht dann, wie es zuerst E. van Beneden — später Rabl — beschrieben hat, von den Enden der auseinanderstrebenden Fadenschleifen feine achromatische Fäden (*filaments réunissant*, E. van Beneden) ausgehen, die noch eine Zeitlang die chromatischen Schleifen der beiden Tochterkerne (*Dyasteren*) mit einander verbinden. Man muss diese Fäden sehr wohl von denen der Spindelfigur unterscheiden (van Beneden, s. Fig. 11).

Ausser der Längstheilung der Fäden zeigt aber das in Rede stehende Endstadium des „Knäuels“ noch eine Reihe anderer bemerkenswerther Erscheinungen, und zwar zunächst das Auftreten der sogenannten „achromatischen Kernspindel“ und die beginnende Anordnung der chromatischen Fadenschlingen in eine bestimmte Stellung zu dieser Spindel.

Die vollentwickelte Kernspindel ist in Fig. 7 dargestellt;

sie zeigt deutlich zwei Pole und einen Aequator. Die feinen Fäden, aus denen sie sich zusammensetzt, färben sich, wie bereits vorhin bemerkt, viel schwächer als die dickeren Fäden der chromatischen Figur, wenigstens in den von Flemming sogenannten reinen Kernfärbungsmitteln (Alauncarmin, Anilin, Bismarckbraun, Gentianviolett, Methylgrün u. A.), während sie dagegen in manchen Carmingemischen, wie auch in Hämatoxylin, Färbungen annehmen. Die Fäden sind viel zarter als die der chromatischen Figur, namentlich ist dies bei thierischen Zellen der Fall; bei pflanzlichen Elementen dagegen erscheint die Spindelfigur meist ohne weiteres

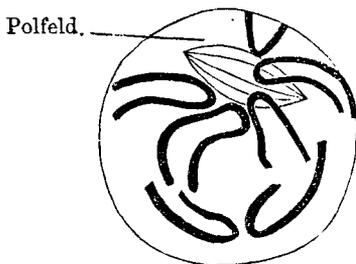


Fig. 5.

Kern: Lockerer Knäuel; erstes Auftreten der Spindelfigur.

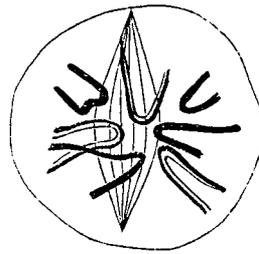


Fig. 6.

Kern: Beginnende Längstheilung der Fäden; Ende des Knäuelstadiums.

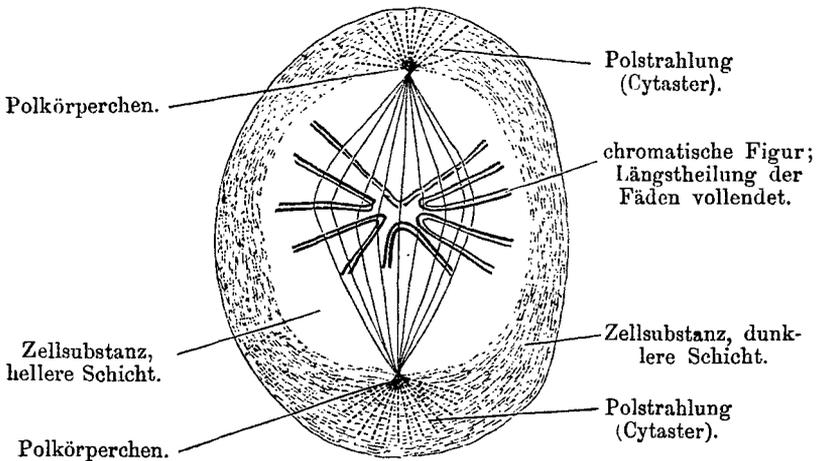


Fig. 7.

Zelle und Kern: Mutterstern (Monaster), Spindelfigur (Karyaster) und Polstrahlung (Cytaster).

sehr deutlich¹⁾. Nach Carnoy sollen sie auch noch über die beiden Pole hinaus in das Zellprotoplasma sich fortsetzen. (Vgl. darüber van Beneden weiter unten und Fig. 7 Cytaster.)

Weitere Unterschiede von den chromatischen Fäden liegen darin, dass die Spindelfäden in Pepsinlösungen schwinden und in verdünnten Säuren, namentlich Salzsäure, verschärft hervortreten.

Nicht immer hat die Figur eine deutliche Spindelform, sondern zeigt, bei Pflanzen namentlich, nicht selten eine cylindrische Gestalt (cylindrisches Fadenbündel), so dass sie von den Polen angesehen, nicht einem Sterne, sondern einer punktirten Scheibe gleicht.

Ueber ihre Herkunft und Bedeutung gehen die Meinungen noch auseinander. Ich komme später auf diesen Gegenstand zurück.

Die Untersuchungen Rabl's zeigen nun des Weiteren, dass die Spindelfigur ihre Lage während des Ablaufs der Theilungserscheinungen ändert, und, was besonders merkwürdig ist, dass die Fadenschlingen der chromatischen Figur dieser Lageänderung folgen. Dass sich die Fäden der Tochterkerne nach geschehener Theilung um die Pole der Spindelfigur gruppieren, ist zwar seit der Entdeckung der karyokinetischen Zelltheilung bekannt, ebenso lehren bereits Flemming und E. van Beneden l. l. c. c., dass die Tochterfäden den Fäden der Kernspindel entlang sich verschieben, um zu deren Polen zu gelangen; Rabl indessen hat gezeigt, dass schon vom ersten Auftreten der Spindelfigur an ein gleichsam richtender Einfluss derselben auf die chromatischen Fäden erkannt werden kann, und diese Erscheinungen spielen sich eben in der Phase des „segmentirten Knäuels“ ab.

Wann die Spindelfigur zuerst sichtbar wird (bei Salamandra), so wird sie von Rabl in der Nähe des Polfeldes gefunden, so

1) Die deutlichsten Spindelfiguren bei thierischen Zellen habe ich vor Kurzem in sehr schönen Präparaten Mayzel's zu sehen Gelegenheit gehabt. Dieselben betrafen das Endothel der Descemet'schen Haut des Frosches (*R. escul.*); sie waren mit schwacher Chromsäure behandelt, mit Carmin gefärbt und schon seit Jahren in Glycerin aufbewahrt, ohne an Deutlichkeit zu verlieren. (Vgl. Mayzel's (134) Arbeit in der zu Ehren Hoyer's erschienenen Festschrift, Warschau 1885.) Neuerdings beobachtete ich sie in vollendetster Form an Präparaten Kultschitzky's über die Eier von *Ascaris megalocephala* im hiesigen Laboratorium.

dass ihr Aequator im Polfelde steht, während ihre Längsaxe schief zur Längsaxe des Kerns gerichtet ist. Später senkt sie sich tiefer in die Kernsubstanz ein und nimmt eine Lage der Art an, dass ihr Aequator in diejenige Ebene fällt, in der später die Theilung des Kerns erfolgt (Theilungsebene). Die Längsaxe der Spindelfigur fällt dann mit der „Theilungsaxe“ des Kerns zusammen. Fügen wir hier gleich an, dass die Theilungsaxe der Kerne nicht immer mit deren eigener Längsaxe und mit der Längsaxe der Zelle dieselbe ist, dass also z. B. eine Cylinderzelle sich nicht nur der Quere, sondern auch der Länge nach theilen kann, wie dies u. A. Arthur Kollmann in seiner schönen Arbeit über den Tastapparat der Hand (110) von den tieflegendsten Zellen des Rete Malpighii gezeigt und Rabl bei Salamandra bestätigt hat. Auch schiefe Theilungen scheinen vorzukommen. In vielen Fällen liegt die Sache so, dass (Rabl, Strasburger) die Theilungsaxe durch Polfeld und Gegenpolseite des Mutterkerns läuft; bei der späteren Theilung würde demnach das Polfeld des einen Tochterkerns mit dem ursprünglichen Polfelde des Mutterkerns zusammenfallen, das Polfeld des anderen Tochterkerns dagegen mit der ursprünglichen Gegenpolseite (s. Fig. 12). Doch ist dies nicht immer der Fall (Strasburger). Bei Pflanzen soll es sogar häufiger sich so verhalten, dass die Theilungsaxe parallel dem Polfelde liegt.

Bezüglich der Lage der chromatischen Fadenschlingen zur Kernspindel sahen wir bereits, dass die Schlingenwinkel anfangs grossentheils zum Polfelde, d. h. zum Aequator der noch schief gelagerten Kernspindel hin geneigt sind. Wenn nun die Spindel sich senkt, so dass ihr Aequator mehr in die Mitte des Kerns zu liegen kommt, so folgen — und das ist eine der Haupterscheinungen dieser letzten Phase des Knäuelstadiums — die Fadenschlingen dem Aequator der Spindel, gleichsam als würden sie von ihm angezogen, und gruppieren sich dann allmählich rings um diesen Aequator, ihm ihre Scheitel zuekehrend. Es ist klar, wie das auch Rabl hervorhebt, dass damit die Unterscheidung von Polseite und Gegenpolseite wegfällt und nunmehr zwei Pole am Kern auftreten, die den Polen der Spindelfigur entsprechen. S. Fig. 5, 6, 7.

Noch zweier Vorgänge, welche dem in Rede stehenden Endstadium des Knäuels angehören, muss hier gedacht werden, es sind dies die Polstrahlungen im Zellprotoplasma und das Schwinden des äusseren Kerncontours.

Die Sternfiguren (Polstrahlungen, Astern) im Zellprotoplasma wurden bereits vorhin berührt. Bei manchen Zellen, z. B. den Eizellen, treten sie, wie besonders Flemming (58) hervorhebt, sehr früh auf. Bei den meisten Zellen scheinen sie aber erst mit dem Endstadium des Knäuels deutlich zu werden; die Strahlung geht von den Polen der Spindelfigur aus (Fig. 7, 9, 10, 11). — Von allen Beobachtern wird übereinstimmend angegeben, dass die Kernmembran gegen das Ende des Knäuelstadiums unsichtbar werde. Ueber ihren Verbleib sind indessen bestimmte Angaben nicht vorhanden. Strasburger hat sich am eingehendsten mit dieser Seite der Sache beschäftigt. Seiner Meinung nach, welche bereits vorhin angedeutet wurde, tritt mit dem Schwinden der Kernhülle Zellplasma in den Kernraum ein und vermischt sich hier mit dem Kernsaft, so dass der ursprüngliche Contour des Kerns ganz verloren geht und als körperlicher Ausdruck des Kerns nur die chromatische und die Spindelfigur übrig bleibt. Ja, wenn wir mit Strasburger annehmen wollen, dass die Spindelfigur auf Rechnung des eingedrungenen Zellprotoplasma's zu setzen wäre, so würde der Kern formell, von diesem Stadium an, nur noch durch die chromatische Figur repräsentirt sein. Demgemäss geben auch die Zeichnungen Strasburger's, wie auch Flemming's, Rabl's u. A., vom Endstadium des Knäuels an gerechnet, keinen Totalumriss des Kerns mehr, sondern nur einen hellen Hof um die Fadenfiguren, der aber auch mehr oder minder von der früheren Kernumrissform abweicht. Was die Vermischung von Kernsaft und dem betreffenden Antheile des Zellprotoplasma's anlangt, so sprechen sich, abgesehen von Strasburger, die Meisten darüber nicht mit Entschiedenheit aus. Die erwähnten hellen Höfe, in welchen nach Schwund der Kernmembran Kern- und Zellsubstanz aneinanderstossen (Fig. 7), werden namentlich von Flemming und Rabl eingehend beschrieben. Wir werden später auch auf diese Frage noch zurückkommen.

Es ist endlich noch der sogenannten „Polkörperchen“ von Beneden's Erwähnung zu thun, welche mit der völligen Ausbildung der Spindelfigur an deren Polen auftreten (Fig. 7 u. 8). Er entdeckte dieselben bei den Dicyemiden-Eiern (19). Es sind kleine glänzende Körperchen, die als selbständige Bildungen anzusehen sind, nicht etwa als Ausdruck der Vereinigung der Fäden der Spindelfigur. Ihre Herkunft und Bedeutung ist noch unbekannt. Car-

noy (47) glaubt in ihnen Aufspeicherungen von Nucleinelementen sehen zu sollen, die sich zum Theil aus dem Cytoplasma bilden und nachher bei der Reconstruirung der Tochterkerne Verwendung finden. — Bei den Pflanzenzellen sind Polkörperchen bis jetzt noch nicht gefunden worden (Strasburger). Polare Strahlungen treten indessen auch hier auf, jedoch seltener. — (Weiter unten mehreres über alle diese Strahlenbildungen und polaren Körperchen, sowie über eine bisher noch nicht besprochene Bildung, die sog. Attractionssphären van Beneden.)

Auf das Stadium des Spirems, das wir bislang betrachteten und das mit der vollendeten Längstheilung der chromatischen Fäden sein Ende erreicht (Fig. 6), folgt nun das Stadium, welches als „Mutterstern“, „Aster“, „Monaster“ bezeichnet wird (Fig. 7). Das Charakteristische desselben beruht in der Fertigstellung der Anordnung der chromatischen Fadenschlingen um die Aequatorialebene der Spindelfigur, dergestalt, dass die Schlingenscheitel sämmtlich zur Spindelfigur centralwärts gekehrt sind, die Schenkel der Schlingen zur Peripherie. Flemming hat die einschlägigen Vorgänge zuerst beschrieben. Wenn wir vorhin schon darauf hinwiesen, dass die Aequatorialregion der Spindelfigur eine Art Attractionsfeld für die chromatischen Schlingen sei, so wird eben mit dem Beginn dieses Stadiums das vollendet, was im vorigen sich einleitete und zwar in einer höchst bemerkenswerthen und interessanten Form. Die chromatischen Fadenschlingen folgen, wie gesagt, dem Aequator der Spindelfigur und gruppieren sich hier dicht zusammen in der erwähnten Weise. Beschaut man einen Kern vom Pol einer Spindelfigur her, so muss die chromatische Figur als Stern mit heller Mitte erscheinen, in dieser Mitte steckt als zweiter Stern die blasse Spindelfigur, deren Pol dem Beschauer zugewendet ist, s. Fig. 8. — Die längsgetheilten chromatischen Fäden erfahren zugleich eine Verdickung und Verkürzung.

Dieses Stadium ist nur von kurzer Dauer und geht rasch über in das folgende, welches gegenwärtig (nach Flemming) als das der „Metakinesis“ bezeichnet wird¹⁾. In diesem vollzieht

1) Der Ausdruck „Aequatorialplatte“ (Flemming), „Kernplatte“ (Strasburger) passt wegen des Wortes „Platte“ wohl am besten für das Ende des Muttersternstadiums, wann nämlich die chromatischen Elemente am Aequator so ziemlich in eine Ebene zusammengerückt sind. Das Wort „Metakinesis“ findet bessere Verwendung für das beginnende folgende Stadium, in welchem

sich im Wesentlichen das Auseinanderrücken der aus der früheren Längstheilung hervorgegangenen chromatischen Schwesterfäden. E. van Beneden (23) hat zuerst für thierische Zellen (Eifurchungszellen von *Ascaris megaloceph.*), Heuser (97) gleichzeitig für pflanzliche, mit Bestimmtheit gezeigt, dass von den beiden secundären Fäden, welche aus einem früheren chromatischen Primärfaden hervorgehen (Schwesterfäden), der eine zu dem einen Pole der Kernspindel, der andere zum anderen Pole hinwandert. Nächst dem Nachweise der Längsspaltung der Fäden durch Flemming dürfte dieser Fund E. van Beneden's und Heuser's wohl der bedeutendste sein, der in der neueren Zeit in Sachen der Karyokinese gemacht wurde; durch ihn hat Flemming's Entdeckung erst ihren vollen Werth erhalten, wie van Beneden l. c. p. 328, 379 und 380 schon eingehend würdigt. Bereits bei Flemming (58) finden sich viele genaue Detailangaben über diese Vorgänge, und Rabl (165) hat in jüngster Zeit eine sehr eingehende Schilderung der Metakinese bei den Gewebszellen von *Salamandra* geliefert, bezüglich derer ich jedoch auf das Original verweisen möchte. Die nach Rabl copirten Fig. 9 und 10 (bei denen, wie auch in Fig. 11, der Totalumriss des Kerns nicht mehr angedeutet ist) geben eine ungefähre Vorstellung vom Gange der Dinge.

Die Metakinese führt nun zum folgenden (4.) Stadium, dem der „Tochtersterne“ (*Dyaster*) Fig. 11. Dasselbe beginnt von dem Augenblicke an, wann die offenen Schlingenschenkel der zu beiden Polen, der Spindelfigur entlang, wandernden chromatischen Fäden sich nicht mehr in der Aequatorialebene berühren. Die Schlingenwinkel jeder Polhälfte nähern sich dann einander immer mehr, die offenen Schenkel gehen aus der der Spindelfigur

das Auseinanderrücken der Fadenhälften beginnt; es deckt sich also nicht völlig mit dem Ausdrucke: Aequatorial- oder Kernplatte. Das Wort: „Platte“ ist übrigens nicht besonders bezeichnend für ein aus Schlingen zusammengesetztes Gebilde; doch kommen, namentlich bei Pflanzenzellen, Fälle vor, in denen die chromatischen Fäden sehr kurz sind, so dass sie Körnern gleichen; liegen solche Fadenelemente nahezu in derselben Ebene dicht aneinander, so kann allerdings der Eindruck einer „Platte“ entstehen. Mayzel in der genannten Festschrift bildet ein derartiges Verhalten bei den Spermatoocyten von *Liparis*- und *Sphinx*-Raupen, also bei thierischen Zellen ab. Er hat dasselbe schon früher (1881) beschrieben. Neuerdings hat Platner in einer eingehenden Arbeit über die Karyokinese bei den Lepidopteren (161) ähnliche Bilder gegeben.

parallelen Richtung, die sie bei der Trennung annahmen, wieder mehr in die der Aequatorialebene entsprechende über, so dass man wiederum an jedem Pol, bei der polaren Ansicht, das Bild eines Sternes, des Tochtersternes, erhält. Da die Schleifenwinkel sich hier nicht berühren, so zeigt auch jeder Tochterstern einen

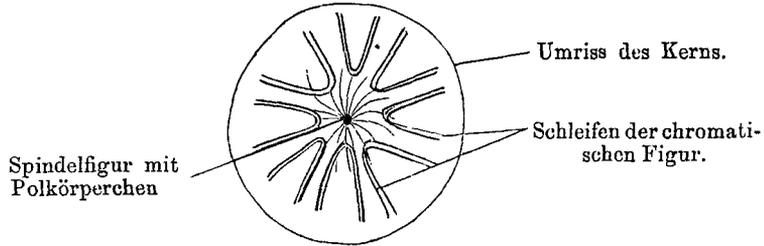


Fig. 8.

Kern: Mutterstern von einem Pole aus gesehen.

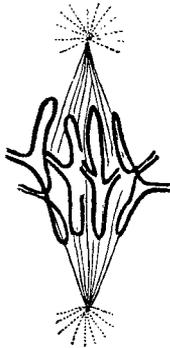


Fig. 9.

Chromatische Figur, Spindel, Polstrahlung (Metakinesis I).

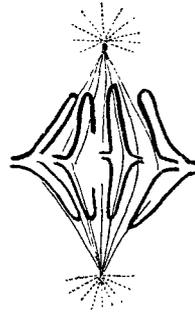


Fig. 10.

Dasselbe wie in Fig. 9 in einem späteren Stadium (Metakinesis II).



Fig. 11.

Dasselbe wie in Figg. 9 und 10. Tochtersterne. (Dyaster).

polaren lichten Fleck, der wie eine Delle erscheint (Hilus, Retzius, 172). Flemming nimmt an, dass die Fädenschleifen der Tochtersterne alle gleichlang und gleichschenkelig seien, worin ihm Rabl widerspricht. Man vergl. die hier nach Rabl gezeichneten Figuren.

Als letzte Phase erscheint dann, unmittelbar aus dem Tochterstern hervorgehend, der „Tochterknäuel“, Dispirem, Flemming. Die Schleifenfäden verkürzen und verdicken sich noch mehr, und wenn wir der Darstellung Rabl's folgen, würde die polare Fläche des Tochterkerns, da, wo die eben erwähnte Delle liegt, zum Polfelde; die Schleifenschenkel biegen zum ehemaligen Aequator hin um und begegnen sich an der dorthin gewendeten Kernfläche, welche zur Gegenpolseite wird. Bei den Pflanzenzellen haben Heuser und Strasburger ähnliches constatirt; doch kann, wie Guignard (84) und Strasburger (191) angeben, die Delle (Hilus) auch fehlen. In diesem Stadium erfolgt dann auch, wenn es zur Zelltheilung kommt, was in den meisten Fällen eintritt, die Theilung des Zellplasma's, welche im Wesentlichen unter den Erscheinungen einer immer tiefer durchgreifenden Einschnürung in der Aequatorialebene vor sich geht. Vergl. über den Process der Theilung des Zellkörpers weiter unten.

Erst, wann die Zelle in zwei Hälften getheilt ist, beginnt die Umwandlung des Tochterknäuels zum ruhenden (Tochter-) Kern. Die ersten Spuren einer neuen Kernmembran treten indessen an den Tochterkernen schon vor Beginn der Zelltheilung auf, bereits mit dem Zustandekommen des Tochterknäuels. Woher sie stammt, ist bis jetzt ebensowenig festgestellt wie der Modus des Schwindens der Mutterkernmembran. Nach Rabl soll eine Tochterkernmembran zuerst an der Gegenpolseite sichtbar werden. Das Polkörperchen schwindet ebenfalls mit dem Beginne des Tochterknäuels. Was die chromatischen Fäden des Tochterknäuels anlangt, so beginnen sie bald zackig zu werden und Fortsätze auszusenden, mit denen sie sich unter einander verbinden, so dass wieder eine Netzform des Gerüstes herauskommt; sie verlieren dabei ihr gleichmässiges Kaliber. Rabl giebt zu, dass auch einzelne dickere Fäden mit ihren Schenkeln unter einander zu längeren Fäden verschmelzen, stellt aber, in Uebereinstimmung mit seiner Auffassung vom Baue des ruhenden Kerns, in Abrede, dass alle dicken Fadenschlingen untereinander an ihren Enden zu einem Faden verschmelzen, so dass ein einziger stark ge-

wundener Tochterkernfaden entstehe, wie es Flemming, Retzius und Heuser wollen. So geht dann aus dem Tochterknäuel wieder der „ruhende Tochterkern“ hervor, der inzwischen sammt seinem Zellprotoplasma an Grösse zugenommen hat und in allen wesentlichen Stücken dem ruhenden Mutterkerne gleicht. Auch bei ihm sind, man vergl. Fig. 12, Hauptfäden und Nebenfäden,

Rest der Spindelfigur im sogen.
„Hilus“ der chrom. Figur.

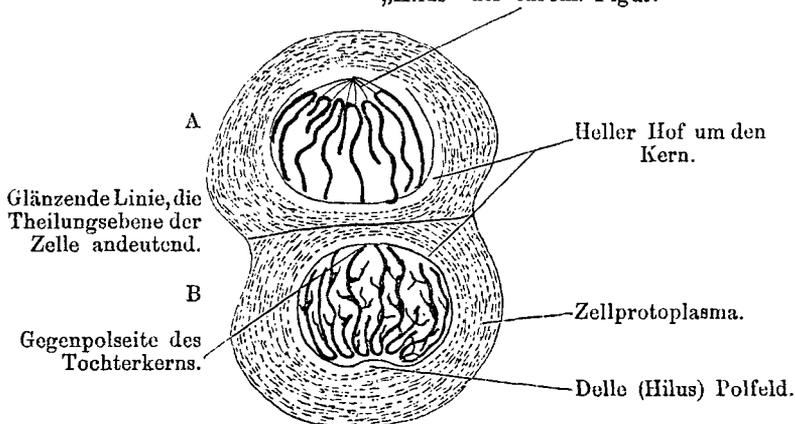


Fig. 12.

Zelle und Kern: Vollendete Kerntheilung, beginnende Zelltheilung. Der eine Tochterkern (in A) im Zustande des Tochterknäuels; der andere (in B) wieder im Zustande des ruhenden Kerns.

Polfeld und Gegenpolseite zu unterscheiden. Die Unterscheidung dieser letzteren beiden Abschnitte am ruhenden Kern wird ja, wie man sieht, gerade durch den Vorgang der Karyokinese erklärlich. Wann das Kernkörperchen auftritt und wie es entsteht, darüber fehlen uns bis jetzt übereinstimmende und verlässliche Angaben.

Fassen wir Alles zusammen, was bis auf unsere Tage über die karyokinetischen Vorgänge bekannt geworden ist, so können wir das Wesentliche derselben wohl am einfachsten mit den folgenden Worten Boveri's (36) wiedergeben: „Zusammenziehung des chromatischen Kernmaterials in eine (bestimmte) Anzahl isolirter Stücke von charakteristischer, nach der Zellart wechselnder Form: die chromatischen Elemente; Ausbildung einer achromatischen Fadenfigur, sei es aus Kern-, sei es aus Zellsubstanz mit 2 Polen; Lagerung der chromatischen Elemente, so weit dies ihre Zahl, Grösse und Form gestattet, in der Aequatorialebene der achromatischen Figur; Theilung der chromatischen Elemente in 2

Hälften, von denen jede einem anderen Pol zugeführt wird; Auflösung der Tochterelemente in das Gerüst zweier neuer Kerne.“

Wir haben nun noch einige Punkte genauer zu besprechen, die bisher nur flüchtig berührt worden waren, andere, die noch nicht erwähnt wurden, nachzutragen. In erster Linie möchte ich mir jedoch den Vorschlag erlauben, diejenigen Dinge, welche soeben mit Boveri als „chromatische Elemente“ bezeichnet wurden, an denen sich einer der wichtigsten Akte der Karyokinese, die Flemming'sche Längstheilung vollzieht, mit einem besonderen terminus technicus „Chromosomen“ zu belegen. Der Name „primäre Schleifen“ passt nicht, da wir bei weitem nicht immer eine Schleifenform für diese Dinge haben. „Chromatische Elemente“ ist zu lang. Andererseits sind sie so wichtig, dass ein besonderer kürzerer Name wünschenswerth erscheint. Platner (160) gebraucht den Ausdruck „Karyosomen“; da dieser aber zu sehr an Kernkörperchen erinnert, dürfte eine andere Bezeichnung vorzuziehen sein. Ist die von mir vorgeschlagene praktisch verwendbar, so wird sie sich wohl einbürgern, sonst möge sie bald der Vergessenheit anheimfallen.

In zweiter Linie gilt es der Spindelfigur und den Strahlenfiguren im Protoplasma. Beide sind hier in den Abbildungen Nr. 5—11 dargestellt. Die Spindelfigur wurde zuerst abgebildet und kurz beschrieben von Alexander Kowalevsky, damals in Kiew, in dessen berühmter Abhandlung (114): „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden“. Die Polarstrahlungen des Zellprotoplasma's, welche von den beiden Polen der Spindelfigur ausgehen, zeigten uns zuerst Hermann Fol in Genf (64) und A. Schneider (181). Während Fol und Schneider die Polarstrahlung von vorn herein gut abbilden und beschreiben, ist Kowalevsky's Spindelfigur nur unvollständig und deutet er sie als auf einer Theilung des Kernkörperchens beruhend. Dass sich die Nucleolen an der Bildung der Spindelfäden beteiligen, nimmt neuerdings wieder Carnoy (47) an. Erst Bütschli (41, 42) gab uns genauere Daten. Ungeachtet zahlreicher Untersuchungen, die auf diesen Punkt namentlich von Flemming, Strasburger und Mayzel gerichtet wurden, sind wir jedoch über die Herkunft und Bedeutung der Spindelfäden und Polstrahlungen noch im Unklaren. Auch über das Endschicksal beider Bildungen wissen wir nichts Bestimmtes. Unstreitig ist aber die „Kernspindel“ eine der wichtigsten Erscheinungen bei der Karyokinese und ich glaube nicht fehl zu greifen,

wenn ich mir wesentliche weitere Fortschritte in der Erkenntniss des Wesens der mitotischen Theilung hauptsächlich von der Aufhellung der Entstehung und des Verbleibs der Spindelfäden verspreche.

Wenn wir von den eben erwähnten vereinzelt dastehenden Behauptungen, dass die Nucleoli sich an der Bildung der Spindel-figur betheiligen, absehen, so sind zur Zeit drei Ansichten über deren Herkunft vertreten: 1) Die achromatischen Spindelfäden entstehen der Hauptsache nach aus dem Zellprotoplasma (Strasburger, Guignard u. A., namentlich die Botaniker). 2) Sie entstehen aus der achromatischen Fadensubstanz des Kerns (Bütschli, Flemming, Pfitzner, Carnoy, Rabl, O. Zacharias und Schewiakoff). 3) Sie entstehen sowohl aus achromatischen Kernbestandtheilen, wie auch aus dem Zellprotoplasma (E. van Beneden, Heuser, Platner u. A.). Bezüglich der Angaben Platner's sei bemerkt, dass derselbe bei Arion (160) nur die achromatische Kernsubstanz betheiligt sein lässt. In einer zweiten Abhandlung (161) dagegen leitet er den polaren Theil der Fäden aus dem Zellprotoplasma, den äquatorialen aus der Kernsubstanz ab. Er schliesst sich hiermit an E. van Beneden an, welcher angibt (23, 24), dass bei der ersten Anlage die beiden Spindelhälften im Aequator getrennt wären, so dass wir also, statt einer Faden-Spindel, zwei Faden-Kegel hätten. Dieser Darstellung stimmt für *Ascaris megalcephala* auch Boveri (34) zu, während Flemming (63) sich dahin äussert, dass dies Verhalten keineswegs Anspruch auf allgemeine Gültigkeit habe.

Eigenthümlich und widerspruchsvoll lautet die Angabe Boveri's (34), dass die Spindelfäden bei der Bildung der sogenannten „Richtungskörper“ — s. darüber weiter unten — aus den achromatischen Kernbestandtheilen, bei der Furchung der Eizelle dagegen aus dem Zellprotoplasma hervorgehen sollen (*Ascaris megalcephala*).

Strasburger (191) weist bei *Spirogyra polytaeniata* nach, dass sich der bei weitem grösste Theil der Spindel-figur aus dem Zellprotoplasma bildet, und zwar treten, entsprechend der Ansicht E. van Beneden's, die beiden Hälften der Figur anfangs getrennt auf, um sich erst später zu einem Theil im Bereiche der Aequatorialplatte zu vereinigen. Der andere Theil der Spindelfäden heftet sich an die Chromatinschleifen der Aequatorialplatte an. Wenn die Kernmembran während der Bildung der

Spindelfigur noch erhalten bleibt, so durchbrechen die Spindelfäden die Membran, welche somit siebartig durchlöchert wird. So erkläre sich, meint Strasburger, die Angabe Flemming's, dass die Spindelfäden innerhalb einer unversehrt erscheinenden Kernmembran auftreten können. Innerhalb der Kernmembran finden sich aber ausser den Chromatinschleifen noch einige sehr zarte Fäden, welche die Chromatinschleifen mit der Kernmembran verbinden. Woher diese feinen Fäden stammen, ob sie ursprünglich dem Kern angehören, oder aus der Umgebung eingedrungen sind, was aus ihnen schliesslich wird, ob sie sich mit den chromatischen Schleifen, oder mit den Spindelfäden vereinigen, muss Strasburger vor der Hand unentschieden lassen. Er neigt dazu, sie von der Umgebung des Kerns — d. h. also vom Cytoplasma — abzuleiten und sie später mit den Spindelfäden sich vereinigen zu lassen. Wie bei *Spirogyra*, so verhalten sich, hinsichtlich ihres Verlaufes, auch die Spindelfäden bei *Ascaris megalocephala* (E. van Beneden und Boveri). Die Fäden erreichen später zum grössten Theile von beiden Seiten her die Aequatorialplatte; aber nur ein kleiner Theil derselben verbindet sich direkt, so dass nur einige wenige Fäden von Pol zu Pol verlaufen. Boveri findet dasselbe in den Hodenzellen des Krebses. — Carnoy (47) lässt dagegen bei sämtlichen von ihm untersuchten Arthropoden die Fäden alle von Pol zu Pol ziehen, ebenso Flemming für die Hodenzellen von Salamandra, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit. So nun soll es sich auch nach Went (205) und Strasburger (191) für die höheren Pflanzen verhalten, während Berthold (Protoplasmamechanik) wiederum nur einen Theil der Fäden (bei Pflanzen) von Pol zu Pol sich erstrecken lässt.

Strasburger ist jedoch in seiner Ansicht über die Bildung der Spindelfigur nicht exclusiv; bei Besprechung der Arbeit von Schewiakoff (178) gibt er die Möglichkeit zu, dass bei den Protozoen die Spindelfasern der Kernsubstanz entstammten; es hänge dies mit der dauernden Abgrenzung des Kerns gegen das Cytoplasma zusammen.

Bei *Spirogyra* bleiben diejenigen Spindelfäden, welche in der Aequatorial-Ebene mit einander sich vereinigt hatten, während des Auseinanderrückens der Tochterkerne noch eine Zeitlang als „Verbindungsfäden“ erhalten. (Von den „filaments réunissantes“ E. van Beneden's, die ja von den Spindelfäden verschieden sein sollen, spricht Strasburger nicht). Schliesslich lässt Letzterer alle

Spindelfäden in das Zellprotoplasma übergehen; aber dieser Theil des Protoplasma's werde alshald wieder zur Ernährung, bezw. zum Wachsthum der Tochterkerne aufgebraucht.

Als sicher bezüglich des Verbleibs der Fäden sieht auch Flemming (63) an, dass ein grosser Theil derselben in das Protoplasma der Tochterzellen übergehe. Daraus folge aber noch nicht, dass die Fäden auch aus dem Protoplasma hätten abstammen müssen. Man könne vielmehr, falls die Fäden vom Mutterkern abstammten und später in die Zellsubstanz übergingen, darin ein wichtiges Moment für den Vorgang der Vererbung sehen: „Es könnten damit dem Zellkörper gewisse Prädispositionen übertragen werden.“ Ausdrücklich verwahrt sich Flemming bei dieser Gelegenheit dagegen, dass er jemals 'das Chromatin allein als die wesentliche Kernsubstanz angesehen habe.

Wichtig sind auch die Beziehungen der Spindelfigur zur Bildung der Zellmembran. Im Aequator kommt es, namentlich bei Pflanzenzellen, bei der beginnenden Zelltheilung zur Bildung kleiner knötchenförmiger Verdickungen der Spindelfäden. Die Summe dieser Knötchen („Dermatosomen“ — Wiesner (207) (in anderer Bedeutung) und Strasburger) bildet Strasburger's „Zellplatte“; sie bezeichnen die Theilungsebene des Kerns und der Zelle und gehen später in die Zellwand (Scheidewand) der Pflanzenzellen, welche im Wesentlichen aus einer Verschmelzung dieser sich allmählich vergrössernden Dermatosomen entsteht, über. Während der Membranbildung entwickeln sich, wie Strasburger in seiner neuesten Mittheilung (191) mit Entschiedenheit vertritt, auch noch zahlreiche weitere Verbindungsfäden. Da bei der Theilung thierischer Zellen Scheidewandbildungen nicht vorkommen, so lassen sich knötchenförmige Verdickungen der Spindelfäden hier nicht in der Weise wie bei Pflanzenzellen erwarten. Doch sprechen Mayzel bei den Theilungen der Endothelzellen der vorderen Augenkammer und E. van Beneden bei den Theilungen der vorhin erwähnten „Diceymiden“, einer niederen Thierform, von ähnlichen Erscheinungen; auch Flemming (58), S. 246, berichtet, dass bei beginnender Einschnürung der Zelle an manchen Exemplaren im Aequator deutlichere Fäden auftreten; er vermochte jedoch nicht zu entscheiden, ob diese Fäden mit den ursprünglichen Spindelfäden zusammenhängen. Vgl. hierüber besonders Carnoy (47) u. w. u. bei Besprechung der Richtungskörper, S. 46.

Bei Rabl (165) lesen wir (S. 282), dass an den Polen der Tochtersterne eine helle, stark lichtbrechende Masse erscheine, die wohl „unzweifelhaft“ aus dem Reste der Spindelfasern hervorgegangen sei. Sehr beachtenswerth sind die Angaben von Platner (159) und von v. La Valette St. George (121), dass bei der Bildung der Samenfäden während der letzten der hier vorkommenden mitotischen Theilungen die Spindelfasern in den sogenannten „Nebenkern“ übergingen. Man vergleiche hierüber auch die sehr genauen und eingehenden Untersuchungen von Prenant (163).

Mit den Polarstrahlungen haben sich nur wenige Autoren eingehend beschäftigt und doch glaube ich mit Fol (68), dass dieselben eine grosse Bedeutung beanspruchen dürfen. Auerbach (5), einer der Ersten, welche diese Strahlungen beobachteten, hielt sie für den Ausdruck einer Auflösung des Kerns und einer Verbreitung der aufgelösten Kernmasse im Zellprotoplasma; er nannte sie deshalb „karyolytische Figuren“. Einer Vermischung von Zellsaft und Kernsaft bei der Karyokinese redet auch, wie wir sahen, noch heute Strasburger das Wort; doch dürfen wir wohl die strahligen Polfiguren nicht darauf beziehen. Die ausführlichsten Angaben liefern uns jüngst über diesen wichtigen Punkt E. van Beneden und Platner. Der Erstere hat überhaupt den Vorgängen im Zellprotoplasma während der mitotischen Theilung vom Beginne seiner Untersuchungen an die grösste Aufmerksamkeit geschenkt. So zeigte er, dass das Protoplasma der Zellen, deren Kerne sich zu karyokinetischer Theilung anschicken (wie z. B. die Zellen der Keimblätter des Kaninchens), stärkeren Glanz und ein stärkeres Färbungsvermögen gewinnen. Dass dies auf der Ausbildung einer stärker lichtbrechenden Rindenschicht beruhe, wie Flemming gemeint hat, möchte E. van Beneden nicht annehmen. Ist die Theilung vorüber, so verlieren sich die genannten Eigenthümlichkeiten wieder.

Ferner entdeckte E. van Beneden (23), wie wir bereits erwähnten, die „Polkörperchen“ und die von ihm sogen. „sphères attractives“ (Attractionssphären Strasburger), über welche nunmehr das Nähere beigebracht werden soll.

Nach E. van Beneden's und Neyt's neuen Untersuchungen (24) erscheinen die „sphères attractives“ bei *Ascaris megalcephala* bereits sehr früh, schon zur Zeit, wann die beiden sogen. pronuclei, s. darüber weiter unten im II. Theile, noch eine reticulirte Structur haben

und weit von einander entfernt liegen. Sie stellen zwei anfangs nahe bei einander gelagerte, sphärisch gestaltete und sich dunkler tingirende Stellen im Protoplasma dar. Im Centrum derselben zeigt sich das bereits erwähnte, von einem lichterem Hofe umgebene Polkörperchen (oder „Centralkörperchen“, wie E. van Beneden es nunmehr zu nennen vorschlägt). Später rücken sie in eine polare Stellung auseinander und von ihnen gehen die verschiedenen Strahlungen aus, die man während der Theilungsvorgänge im Eiprotoplasma und an der Stelle des Kerns beobachtet. Die dunkle Partie der „Sphère attractive“ heisst die „Rindenzone“, der helle Hof um das Centralkörperchen die „Markzone“.

Die Strahlungen zeigen sich 1) als die bekannte Spindelfigur, deren polare Spitzen sich an beide Centralkörperchen anheften, 2) als der als „cône antipode“ bezeichnete Strahlenkegel (s. Fig. 13), der in umgekehrter Richtung — mit der Basis

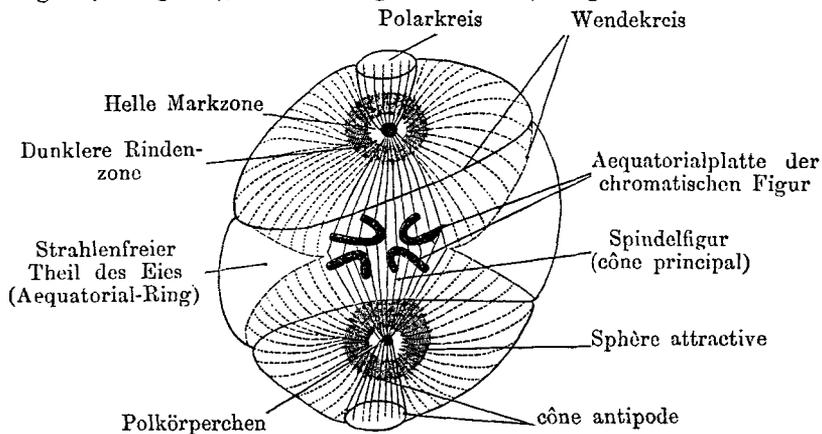


Fig. 13.

Ei von *Ascaris megalcephala* im Stadium der sogen. Aequatorialplatte nach E. van Beneden. 4 chromat. Schleifen im Äquator der Spindelfigur; Polkörper, Sphères attractives, Sternstrahlung (Aster), Polarkreise, Wendekreise, Aequatorialring, (Halbschematisch).

zur Peripherie gewendet — zieht und 3) als die Hauptstrahlung im Protoplasma, die Sternfigur (Aster). Alle diese drei Strahlungen kommen im Centralkörperchen zusammen; der „cône antipode“ ist ein Theil der Hauptsternfigur, durch stärkere Strahlen von ihr abgesetzt. Da, wo der „cône antipode“ die Eioberfläche trifft, markirt sich ein Kreis, der „Polarkreis“; zuweilen ist dieser als seichte Furebe erkennbar. Eine ähnliche

Furche begrenzt jederseits zum Aequator hin die Asterfiguren; v a n B e n e d e n nennt sie den „Wendekreis“ (cercle subéquatorial). Zwischen beiden Wendekreisen bleibt eine äquatoriale Zone frei von Strahlen; dieselbe (bourrelet équatorial) springt ein wenig vor. In dieser Zone liegt der äquatoriale Bezirk der Spindelfigur und die chromatischen Schleifen während des Stadiums der Aequatorialplatte und der Metakinese. Ich habe eine Figur nach E. v a n B e n e d e n wiedergegeben (Fig. 13), welche die hier beschriebenen Dinge zu klarer Anschauung bringt.

Wichtig ist die Angabe v a n B e n e d e n's (24), dass die sphères attractives bleibende Bildungen seien, welche bei den successiven Theilungen der sich furchenden Eizelle sich mit theilen und zwar z u e r s t, selbst vor der Theilung des Kerns. Die Theilung der sphère attractive beginnt mit dem Centralkörperchen, dessen beide Theilstücke ein wenig auseinanderrücken; es folgt dann die Theilung der sphère nach, so dass die beiden Tochter-sphären naturgemäss zunächst nahe bei einander liegen. Denkt man sich — vgl. Fig. 13 — die erste Theilung der Eizelle in deren Aequator vollzogen, so würden dann, bei der nächstfolgenden Theilung, in jeder der beiden ersten zur Theilung sich anschickenden Blastomeren (Furchungskugeln) die zusammengehörenden beiden Tochttersphären dicht nebeneinander in der Gegend des Polarkreises gelegen sein. Zieht man nun die Zellenaxe jeder Furchungskugel von der Mitte des Polarkreises zwischen den beiden neuen Centralkörperchen hindurch zum entgegengesetzten Ende der Zelle, so hat diese Axe offenbar zwei ungleiche Pole, denn an dem einen Pole liegt der eine der Polarkreise und beide Tochttersphären nebst beiden Centralkörperchen, während an dem andern Ende dieser Axe nichts dem entsprechendes zu finden ist. Jede Furchungskugel ist also um diese Zeit ihrer Existenz einaxig, aber von bilateral symmetrischer Structur, denn man kann sie ja mittelst einer in der genannten Axe zwischen beiden Sphären durchgehenden Ebene in zwei gleichgebaute Hälften zerlegen. Dieselbe bilaterale Symmetrie muss aber jede weitere Furchungszelle aufweisen und schliesst E. v a n B e n e d e n hieraus auf einen bilateral symmetrischen Bau aller Zellen und möchte darin die Grundlage der bilateralen Symmetrie der Organismen erblicken.

In Folge des genannten Verhaltens der Sphären bei der Theilung muss diesen eine wichtige Bedeutung zugeschrieben werden.

(Nous sommes donc autorisés, sagt van Beneden (24), à penser que la sphère attractive avec son corpuscule central constitue un organe permanent, non seulement pour les premières blastomères, mais pour toute cellule; qu'elle constitue un organe de la cellule au même titre que le noyau lui-même; que tout corpuscule central dérive d'un corpuscule antérieur; que toute sphère procède d'une sphère antérieure, et que la division de la sphère précède celle du noyau cellulaire.) Man könne daher, meint E. van Beneden, die Theilungsur-sache nicht in den Kernen suchen, sondern es müsse diese vielmehr in den Centalkörperchen und in den Sphären gelegen sein.

Platner (161) hat bei einem anderen Objecte, bei den Lepidopteren, sehr eingehend die Strahlenfiguren im Zellprotoplasma beschrieben. Auch er schildert den Zusammenhang der Astern (Cytastern), welchen offenbar der cône antipode van Beneden's entspricht, mit dem Centalkörperchen und mit der Spindelfigur; er lässt ferner aber von beiden Astern grosse bogenförmige Strahlungszüge das ganze Protoplasma durchsetzen und einander im Aequator begegnen; eine strahlenfreie Zone finde ich bei ihm nicht erwähnt.

Ich gehe jetzt auf einen Punkt ein, der bis auf die neuere Zeit kaum beachtet worden ist, ich meine auf das Verhalten des Kernsaftes während der Theilung. Wir haben schon erwähnt, dass, wenn man von den Protozoen absieht, zur Zeit der Muttersternbildung jede Spur einer Kernmembran, man mag diese nun auffassen, wie man will, schwindet. Es berühren sich dann unmittelbar Kernsaft und Zellprotoplasma (Zellsubstanz), und der Gedanke liegt nahe, dass eine Mischung beider stattfindet, und dass darin die Bedeutung des Schwindens der äusseren Kernhülle zu suchen sei. In der That betont namentlich Strasburger, wie wir mehrfach hervorhoben, das Eindringen von Bestandtheilen des Zellleibes in die Kernmasse und leitet von diesen eingedrungenen Bestandtheilen die Spindelfigur ab. Auch Carnoy (47) und Schewiakoff (178) nehmen das Eindringen von Cytoplasma in den Bereich des Kerns und Carnoy umgekehrt von Karyoplasma in den Bereich der Zelle an. Aus den Abbildungen und Beschreibungen fast aller Autoren ist ferner ersichtlich, dass sie die Totalform des Kerns mit dem Schwinden der Membran ebenfalls vergehen lassen und Vielen mag die Meinung vorgeschwebt haben, dass dann der

Kern nur durch die Spindelfigur und die chromatische Figur repräsentirt sei; wenigstens sieht man an den in der üblichen Weise hergestellten Präparaten nichts von dem Kernsaft und den früheren Umrissen des Kerns, und es wurde dem Kernsaft, der doch auch seiner Masse nach einen so wesentlichen Bestandtheil bildet, im Ganzen wenig Beachtung geschenkt.

E. Sattler (177) und mir, die wir im Jahre 1882 die Froschhornhaut unter Anwendung des Lapisstiftes auf Kerntheilungen untersuchten, fiel es auf, dass wir dabei stets nur Kerntheilungsfiguren nach dem früheren Remak'schen Schema erhielten, niemals karyokinetische Figuren, während wir letztere jedoch an anders behandelten Froschhornhäuten leicht darzustellen vermochten. Wir versuchten vergebens in den Theilungsbildern der Silberkerne auch die chromatischen Figuren zu bekommen; es gelang uns nicht. Schon damals äusserten wir uns a. a. O. S. 675 folgendermaassen: „Sucht man die Differenzen der Bilder wie sie die Silberbehandlung und die Kernfärbungsverfahren ergeben, zu erklären, so scheint nur die Annahme zulässig, dass das andere Aussehen der Silberkerne auf Rechnung der achromatischen Substanz Flemming's — heute möchte ich vorziehen präciser zu sagen, des „Kernsaftes“ — zu setzen sei. Diese lässt sich bei den Kerntinctionen nicht deutlich machen, verschwindet wenigstens gegenüber den auffallenden Zeichnungen, wie sie die chromatischen Bestandtheile des Kerns während der Theilung zeigen. Das Silber zeigt stets das Bild des Gesamtkerns mit seiner chromatischen und achromatischen Substanz und man ersieht aus den geschilderten Bildern, dass die achromatische Substanz auch amöboide Bewegungen während der Theilung zeigt, im übrigen aber bei der Theilung sich in einfacherer Weise, nach Art der früher gegebenen Theilungsschemata gerirt. Man muss daher aus den Ergebnissen der Tinctions- und der Silberbilder den Schluss ziehen, dass die mehr flüssige achromatische Kernsubstanz stets um die Kernfäden erhalten bleibt, sich nicht etwa im Zellprotoplasma auflöst, sondern sich mit dem chromatischen Kerngerüste theilt; während dabei aber das Chromatin des Kerns successive die bekannten auffallenden Gestalt- und Lageveränderungen durchmacht, theilt das Achromatin sich in einfacher Weise, indem es immer eine Art Hülle um die Chromatinfiguren bildet.“

Neuerdings hat nun Pfitzner (157) in einer sehr bemerkens-

werthen Arbeit den factischen Beweis dafür erbracht, dass es sich in der That so verhalte. Es gelang ihm gleichzeitig die chromatischen Fadenfiguren und die übrigen Bestandtheile des Kerns — er fasst sie, abgesehen von der Spindel, jetzt unter dem Namen „Kerngrundsubstanz“ zusammen — während der Theilung sichtbar zu machen und er sah nun *pari passu* eine einfache Theilung der Grundsubstanz, in Form einer Durchschnürung, neben den kinetischen Vorgängen an der Fadenfigur ablaufen. Er kommt demnach zu folgenden Schlüssen:

1. Der Kern ist zu jeder Zeit ein vollständig selbständig innerhalb der Zelle gelegenes abgeschlossenes Gebilde.

2. Die Karyokinese ist der Ausdruck eines innerhalb des Zellkernes ablaufenden Vorganges, bei welchem keine morphologischen Bestandtheile des Zelleibes activ eingreifen.

Uebrigens beobachtete Pfitzner, dass die Configuration des Kernsaftes (Kerngrundsubstanz) sich stets eng an die chromatische Figur anschloss, so dass er zu der Annahme gelangt, die Bewegungen des Chromatins seien das Primäre.

Mit dem hier Berichteten stimmen die Angaben von E. Zacharias (209), dass stets die Abgrenzung des Kerns gegen das Zellprotoplasma deutlich sei.

Auch Strasburger (190, 194) hatte sich dahin geäußert, dass zwischen den auseinanderweichenden Hälften der chromatischen Figur stets Substanz sei und bleibe, dass sie sich mit theile und zum Theil zu dem einen, zum Theil zu dem anderen Tochterkerne trete; ausserdem aber nahm er dabei, abweichend von Pfitzner, ein Hineintreten von Bestandtheilen des Zellprotoplasma's zwischen die Fadenbestandtheile des Kerns an. Einer solchen Vermischung der Interflarmasse des Zelleibes mit dem Kernsaft während der Mitose redet neuerdings wieder Tangl in einer aus Flemming's Laboratorium hervorgegangenen Arbeit (196 a) das Wort, indem er sich speciell gegen die Beweiskräftigkeit der nach dem Verfahren von Pfitzner erhaltenen Präparate wendet. In seiner neuesten Mittheilung (191) spricht sich Strasburger in ähnlicher Weise aus und bekräftigt seine eben mitgetheilten früheren Aeusserungen, so dass wieder gewichtige Zweifel gegen die Richtigkeit der von Pfitzner, Sattler und mir vertretenen Ansicht laut geworden sind. Ich möchte indessen die Sache nicht fallen lassen, denn für diese ganze Frage sehr wichtig ist zweifellos der wiederholt gemachte

Befund von acht mitotischen Kerntheilungen bei Protozoen, wobei nach der übereinstimmenden Angabe aller Beobachter (Bütschli (43), R. Hertwig (94), Pfitzner (156), Gruber (82), insbesondere Schewiakoff (178) die Kernmembran während der ganzen Dauer des Vorganges erhalten bleibt, und erst gegen den Schluss desselben sich durchschnürt, während alles übrige im Wesentlichen in derselben Weise, wie bei den gewöhnlich studirten Objecten sich vollzieht. Strasburger (191) meint freilich hierzu, dass dies nur dann möglich sein dürfte, wenn der Kerntheilung, wie bei den genannten Protozoen, keine Zelltheilung folgt. Doch passt diese Bemerkung nicht zu Schewiakoff's Object, bei welchem der Process ganz typisch verläuft und eine reguläre Zelltheilung eintritt. Schewiakoff kommt auch zu dem Schlusse, dass das Nichtsichtbarwerden der Kernmembran nicht zur Annahme berechtige, dass dieselbe zu einer gewissen Zeit während der Karyokinese schwinde; er ist sogar geneigt mit Pfitzner das Gegentheil zu vermuthen, will es jedoch nicht als feste Behauptung hinstellen. Ich, für meinen Theil, lege auf das Bestehenbleiben einer Kernmembran kein Gewicht, wohl aber auf die Erhaltung des Kernumrisses, worunter ich verstehe, dass auch die mehr flüssigen Bestandtheile des Kerns ihre Selbständigkeit gegenüber dem Zelleibe wahren. Vergl. das vorhin gelegentlich der Arbeit Sattlers Bemerkte.

In der ersten Bearbeitung dieses Gegenstandes (s. Deutsche med. Wochenschrift 1886 und „Archiv f. Anatomie und Physiologie“, Physiologische Abtheilung, herausg. v. E. du Bois-Reymond) hatte ich auf Grund der Angaben vom Bestehenbleiben des Kernumrisses bei der Mitose mich folgendermassen geäußert:

„Ich möchte nach eben diesen Befunden jetzt die Schranke zwischen einer „directen“ und „indirecten“ Kerntheilung ganz fallen lassen. Es giebt nur eine Art der Kerntheilung und zwar, wenn wir von den Kernkörperchen absehen, nach dem Remak'schen Schema, wobei der Kern, wie später die Zelle, in einer bestimmten Ebene, der Theilungsebene, in zwei meist gleiche Hälften durchgeschnürt wird. Wir haben nur jetzt, Dank den verbesserten technischen Verfahrungsweisen, kennen gelernt, dass dabei gewisse Bestandtheile des Kerns, die sogenannten Kerngerüste, besondere Umformungen erleiden, sich besonders gruppiren und auf ihre Art in zwei Hälften zerlegen;

alles dieses aber stets innerhalb des Rahmens der sich in alter Weise theilenden Gesamttfigur“.

„Wenn noch vielfach die Rede davon ist, dass man bei Kerntheilungen gewisser Zellen — namentlich die Leucocyten werden genannt — die chromatischen Figuren vermisse, so muss doch betont werden, dass solche Befunde von Tag zu Tag seltener werden. Namentlich ist hier auf die schönen Untersuchungen Flemming's und seiner Schüler (60) zu verweisen, die gerade bei allen lymphoiden Zellen die karyokinetischen Figuren als die Regel erwiesen haben“.

„Sollte es nun auch einzelne chromatinarme Kerne mit schwach entwickelter Gerüstsubstanz geben, bei denen unsere bisherigen Hilfsmittel nicht ausreichen die Umgestaltungen des Gerüstes bei der Theilung nachzuweisen, so kann das keinen Grund abgeben, zwischen einer directen und indirecten Kerntheilung — die Ausdrücke sind obnehin nicht glücklich gewählt — zu unterscheiden. Es würde dies vielmehr nur erweisen, dass die alte von Remak festgestellte einfache Form die Grundform ist, bei der nur Modificationen auftreten in den Fällen, wo die Kerne ein deutliches Gerüst mit chromatischer Substanz enthalten“.

Inzwischen haben sich nun freilich die Befunde von amitotischen Zelltheilungen in bedenklicher Weise gemehrt und kann ich den Satz, den ich am selben Orte einige Seiten später hinstellte: „Man kann fast sagen, dass man nach directen Theilungen suchen muss und dass sicher constatirte Beispiele dafür sehr selten berichtet sind und immer seltener berichtet werden“, füglich nicht mehr wiederholen. Im Uebrigen aber möchte ich aus Gründen, die ich weiter unten angeben werde, an dem eben Citirten festhalten. Vorher mögen Beispiele amitotischer und mitotischer Theilungen gewöhnlicher und abweichender Form angeführt werden.

Flemming (58) und Rabl (165) halten die directe (amitotische) Theilung noch für einen Theil der Leucocyten fest. Mayzel (Hoyer's Festschrift, Taf. II, Fig. 49) vermisste die Mitosen bei der Bildung von Riesenzellen in dem sich regenerirenden Cornealepithel beim Frosch; auch bei Pflanzen, namentlich bei den Characeen, sind von Johow (101) und Anderen dahin lautende Angaben gemacht worden. Directe Kerntheilung fand Frenzel (71) im Darmepithel von Krustern; bei Insecten zeigte sich dasselbe, auffallender Weise zugleich eine indirecte Theilung bei den specifischen Drüsenzellen der Darm-

krypten. — Fraise (70) vermisst bei der Regeneration der verschiedenen Gewebe sehr häufig die Karyokinese und constatirt hier wieder fast überall die einfachen directen Theilungen; er meint sogar, dass die typischen Kerntheilungsfiguren nur da auftreten, wo es zur Bildung eines bestimmten Organs kommt. Die Mitosen vermissten ferner: Overlach (152) im Epithel der cervix uteri, ungeachtet lebhafter Kernvermehrung, dann Nissen (143) in den Epithelzellen der Milchdrüse. — Berggrün (25) fand zahlreiche amitotische Kerntheilungsbilder im Froschlärvenschwanz und in der Frosch-Cornea nach mechanischer Reizung der betreffenden Theile. Carnoy (47) findet directe neben indirecter Theilung in den verschiedensten Geweben der Arthropoden — Theilung eines Infusoriums (*Euplotes harpa* Stn.), ohne das Auftreten von mitotischen Figuren im Kern, beobachtete K. Möbius (139), während wir wiederum von anderen Protozoen — s. die vorhin gegebenen Beispiele — die ächten mitotischen Kerntheilungen kennen.

Besonders merkwürdig sind die namentlich in letzter Zeit zahlreich mitgetheilten Befunde bei der Spermatogenese: A. Bolles Lee (32, 33) fand amitotische Theilungen bei der ersten Generation der Samenbildungszellen, den sogenannten „Spermatogonien“ von La Valette St. George's, während bei den folgenden Generationen regelmässig mitotische Theilungen nachzuweisen waren. Dieselben Verhältnisse zeigte mir Dostojewski an seinen im hiesigen anatomischen Institute angestellten Untersuchungen über die Samenbildung bei den Amphibien. Auch bei La Valette St. George (121, 122), bei Gilson (79), Sabatier (175) u. A. finden wir gleichlautende Angaben. Nur Platner (161) constatirte bei den Pulmonaten sowie bei den Lepidopteren ausschliesslich mitotische Theilungen; allerdings sollen Abweichungen von dem gewöhnlichen Schema vorkommen.

Wie wir diese Verschiedenheiten erklären sollen und wie wir überhaupt das Verhalten der mitotischen zur amitotischen Theilung auffassen sollen, darüber lässt sich etwas Bestimmtes zur Zeit nicht sagen. Es fehlt zwar nicht an Aeusserungen der Autoren in dieser Beziehung. So meinen Pfitzner (155) und E. Zacharias, dass wahrscheinlich die amitotischen Theilungen nur bei solchen Zellen vorkämen, die als allmählich dem Untergange entgegengehend betrachtet werden müssten. Hochinteressant erscheint für die in Rede stehende Frage auch die weiter unten genauer mitzu-

theilende Erfahrung Boveri's (35), dass unter den Furchungskugeln von *Ascaris megalcephala* immer eine beschränkte Anzahl sich vorfinden, welche bei der Theilung stets sehr deutlich die chromatischen Schleifen wahrnehmen lassen, während diese bei der Mehrzahl der Furchungszellen nicht gut sichtbar sind und das Chromatin nur in Gestalt zahlreicher Körnchen auch bei der Theilung zeigen. Boveri spricht die Ansicht aus, dass die Zellen mit den deutlichen Mitosen die Anlagen der späteren Geschlechtszellen seien.

Den Beobachtungen über die directen Theilungen stehen nun sehr zahlreiche Erfahrungen über mitotische Theilungsprocesse gegenüber, die sich von Tag zu Tage mehren.

Für die normalen Karyokinesen liefern die allbekanntesten Werke von Strasburger (190, 191, 193) und Flemming (58—60) die reichste Casuistik. Den hier zahlreich aufgezählten Fällen möchte ich aus der neueren Literatur noch hinzufügen: Die Karyokinesen bei der Vermehrung und Regeneration der glatten Muskelfasern (Pfitzner u. H. Stilling, dies. Arch. 28. Bd. p. 396), Cattani (*Gazzetta degli ospitali* 1885), Paladino (*Riforma medica* 1886), Busachi (*Estratto Giornale della R. Accad. di Medic. di Torino* 1886, Nro. 3 e 4), die Karyokinesen bei den quergestreiften Muskelfasern (Nikolaides, *Archiv für Anat. und Physiologie, Physiol. Abtheilung*, herausgeg. v. E. du Bois Reymond 1883, p. 441) — bei den zahnbildenden Geweben (Canalis, *Anatomischer Anzeiger* 1886, Nr. 7) — bei den Leberzellen (Podwyssotzki in: Ziegler und Nauwerck, *Beiträge zur pathol. Anat. und Physiologie* Bd. I und Canalis: *Internationale Monatssehr. f. Anat. und Histologie* III. Bd. p. 205). Wie im Thierreiche so ist es auch im Pflanzenreiche: fast jede histologische und entwicklungsgeschichtliche Arbeit bringt neue Belege für das Vorkommen der Mitosen.

Auch bei den pathologischen Zellvermehrungen tritt die mitotische Form in den Vordergrund. Namentlich J. Arnold in seiner Arbeit über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen, *Virchow's Archiv* 97. Bd. 1884, gibt schon ein stattliches Verzeichniss der bis dahin erschienenen einschlägigen Abhandlungen; wir finden dies noch ansehnlich vermehrt in einer der jüngsten Arbeiten desselben Verfassers: *Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen* (*Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. 30 S. 205, 1887) und bis zum heutigen Tage fort

gesetzt in der aus J. Arnolds Laboratorium hervorgegangenen Arbeit von Schottländer (181 a). Auch Unna (Neuere Arbeiten über Kern- und Zelltheilung, Monatsschrift für prakt. Dermatologie 1884, III Nr. 1) bespricht das Vorkommen der Karyokinese bei pathologischen Zellbildungsprocessen.

Hier ist der Ort, die eigenthümlichen und in mehrfacher Beziehung abweichenden Formen der Karyokinese zu besprechen, die wir bei den Wanderzellen und bei den sogenannten Riesenzellen des Knochenmarks antreffen. Die Wanderzellen und deren ganze Sippe, die wir einmal zusammenfassend mit dem Namen „lymphoide Zellen“ belegen wollen, schienen lange Zeit der Karyokinese nicht unterthan. Erst den sorgfältigen Untersuchungen Flemming's (l. c.) und seiner Schüler ist es zu danken, dass wir auch diese wichtige und eigenartige Zellengruppe in diesem Punkte als eine den übrigen Zellen sich gleich verhaltende anzusehen haben. Immerhin sind aber grade bei diesen Zellen die direkten Kerntheilungen häufig und eine völlige Einigung unter den Autoren ist noch nicht erzielt, wobei zu beachten ist, dass es augenscheinlich eine Menge verschiedener Arten oder Spielarten von lymphoiden Zellen giebt, die sich bezüglich ihrer Theilungserscheinungen verschieden verhalten mögen. Wir kennen z. B. von lymphoiden Zellen: die Wanderzellen in den Geweben, die farblosen Blutkörper, von denen wieder verschiedene Unterarten unterschieden werden müssen (vgl. die Arbeiten von Ehrlich und dessen Schüler Einhorn, cf. d. Letzteren Dissertation: Ueber das Verhalten der Lymphocyten zu den weissen Blutkörperchen, Berlin 1884), die runden Zellen der Lymphdrüsen und der Milz, die Thymuszellen, wie sie sich postembryonal in diesem anfangs epithelial angelegten Organe entwickeln, die Markzellen. Wie alle diese verschiedenen Zellarten sich zu einander verhalten ist keineswegs völlig klar gestellt. Besonders heben Löwit (127) und J. Arnold (4) hervor, dass die Natur der lymphoiden Zellen, an welchen man die Mitosen beobachtet hat, noch nicht mit wünschenswerther Sicherheit festgestellt sei. Es könne sich z. B. bei den mitotisch sich theilenden, im Blute beobachteten farblosen Zellen nicht um ächte Wanderkörperchen, sondern um Vorstufen rother Blutkörperchen oder losgelöste, in mitotischer Theilung begriffene Endothelzellen gehandelt haben.

Sicher ist, dass an farblosen, im Blute circulirenden Zellen Mitosen beobachtet wurden (J. Arnold (4), Peremeschko, Flemming, Lavdowsky (123), Bizzozero, Kultschitzky — Letzterer bei neugeborenen Hunden (Centralbl. f. d. med. Wissenschaft 1885, 5. Jan. und Archives slaves de Biologie T. IV. fasc. 2 p. 230), ferner an den ähnlich geformten Zellen des Knochenmarkes (Flemming, Werner, Loewit, Denys, Geelmuyden, Cornil und J. Arnold; bei Letzterem sind auch die hier genannten Autoren citirt.) Zweifellos sind auch Mitosen an den Zellen der Lymphdrüsen nachgewiesen worden (Flemming, J. Arnold). Flemming (60) ist, wie Eingangs dieses Abschnittes hervorgehoben wurde, der Ansicht, dass es sich dabei um ächte lymphoide Zellen gehandelt habe, während Baumgarten (16) meint, dass die Mitosen an den fixen, sogenannten Stromazellen der Lymphdrüsen sich abspielten.

J. Arnold kommt in seinen wiederholt angeführten Arbeiten (4) zu dem Schlusse, dass Wanderzellen, farblose Blutzellen, Lymphzellen und die entsprechenden Zellformen des Knochenmarkes, der Milz und der Lymphdrüsen sich nach dem Typus der Mitose vermehren können, dass aber der stringente Beweis dafür noch nicht erbracht sei, jedenfalls sei es zurückzuweisen, dass diese Zellen nur mitotisch sich theilten. Darin stimmt ihm auch Loewit zu.

An derartigen Zellen, an Bindegewebszellen, namentlich aber an Zellen von Neubildungen und an den sogenannten Riesenzellen des Knochenmarkes sind nun allerlei Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten der Karyokinese beobachtet worden. So wurden wiederholt drei- und mehrpolige Figuren (pluripolare) gesehen, z. B. in pathologischen Neubildungen von J. Arnold und Martin (132); auch Rabl (165) beschreibt solche von einem Hämatoblasten aus der Milz von Proteus. Mayzel (134) verfolgte bei einer Axolotl-Larve die mitotische Theilung einer Bindegewebszelle in vier Stücke in vivo. Denys (53) schildert die mehrfachen Mitosen bei Riesenzellen, Cornil (49) bei Sarkomen und Carcinomen. Desgleichen sind dreipolige Kernspindeln bei Pflanzen beobachtet worden. Ungleich grosse Tochtersterne erwähnt Rabl. Insbesondere hat aber J. Arnold aus dem Knochenmarke und der Milz sehr von dem Gewöhnlichen sich unterscheidende Formen geschildert. Arnold möchte auf Grund seiner Befunde eine neue Eintheilung der Kerntheilungsformen aufstellen und zwar unterscheidet er: 1) Segmentirung mit den beiden Unterarten: directe und indirecte Segmen-

tirung, 2) Fragmentirung, ebenfalls eine directe und indirecte. Erfolgt die Theilung des Kerns in der bisher besprochenen Weise, oder wie sie bei der Eifurchung geschieht, d. h. theilt sich der Kern entweder in der Aequatorialebene oder in den Meridianen (Segmentalebenen) und trennen sich dabei die meist vollkommen gleichen Theilstücke in ebenen Flächen, so haben wir die „Segmentirung“. Dieselbe ist eine „indirecte“, wenn sie von karyokinetischen Erscheinungen begleitet ist, anderenfalls eine directe. Bei der „Fragmentirung“ (die Bezeichnung wurde ursprünglich von E. van Beneden für die directe gewöhnliche Theilung verwendet, Strasburger gebraucht sie für „Kernzerfall“) ist die Trennungsfläche der Tochterkerne eine ganz beliebige unregelmässige; es werden Stücke von aussen her in unregelmässigen Trennungscontouren abgeschnürt, oder sondern sich im Inneren ab, hängen noch längere Zeit brückenartig mit dem Mutterkern zusammen. Dabei brauchen die Stücke, in die der Kern zerfällt, nicht immer ungleich gross zu sein, obgleich sie es meistens sind. Auch hierbei kommen karyokinetische Erscheinungen vor (indirecte Fragmentirung) oder sie fehlen (directe Fragmentirung). Wenn karyokinetische Erscheinungen bei der Fragmentirung gefunden werden, so bezieht sich das auf eine Vermehrung der chromatischen Substanz, auf das Auftreten von chromatischen Schleifen und Körnern in grösserer Deutlichkeit und Zahl; bei allem diesem, und darin liegt der Hauptunterschied zwischen directer Fragmentirung und directer Segmentirung, kommt es aber im Falle der Fragmentirung zu keiner äquatorialen Anordnung. Weitere Unterschiede liegen noch in der mehr wechselnden und unregelmässigen Form der Chromosomen, seien dies nun Körner, Fäden oder Bänder. Eine bandartige Gestaltung der Chromosomen fand Arnold häufig in der Milz. Ferner ist die „Aufstellung“ der Chromosomen unregelmässig, oft wird die polare Orientirung vermisst; ob stets die typische Längstheilung eintritt, lässt Arnold unentschieden. Sehr lange erhält sich die Kernmembran und schon in den frühesten Phasen kommen Abschnürungen an den Kernen vor.

Wie man sieht, läuft die Fragmentirung im Wesentlichen wohl auf Sprossungs- oder Knospungsvorgänge hinaus; auch sprechen Arnold's Abbildungen dafür. Dass derartige abweichende Theilungsformen, die an Sprossungs- und Furchungsvorgänge erinnern, namentlich bei pathologischen Neubildungen sehr häufig sind, hat

bereits Virchow wiederholt hervorgehoben, so z. B. 1857 im Archiv für pathologische Anatomie, Bd. XI, S. 89 und besonders in seinem Artikel über Reizung und Reizbarkeit, ebenda Bd. XIV, 1858, allerdings jedoch ohne Kenntniss der karyokinetischen Erscheinungen. Indirecte und directe Fragmentirung ist nun nach J. Arnold die bei den lymphoiden Zellen sowohl, wie bei den Riesenzellen am häufigsten vorkommende Kerntheilungsform. Die Riesenzellen zeigten dies ebenso bei ihrem natürlichen Vorkommen im Knochenmarke, wie bei künstlicher Züchtung nach Einbringen von Hollundermarkstückchen in einen Lymphsack oder in eine seröse Körperhöhle, wie dies (behufs der Züchtung von Riesenzellen) auf meinen Vorschlag zuerst von Bernhard Heidenhain (87) ausgeführt und neuerdings von J. Arnold in sehr vervollkommneter Weise in Anwendung gebracht wurde. Bezüglich der Riesenzellen des Knochenmarkes haben Arnold's Angaben von Denys, Cornil (49) und Fütterer (74) Widerspruch erfahren. Denys (54) vermag die sog. indirecte Fragmentirung Arnold's, d. h. also eine Fragmentirung mit mitotischen Erscheinungen, nicht anzuerkennen. Er findet entweder nur eine „Division directe“ (ohne jede Vermehrung oder Veränderung des Chromatins), oder eine ächte Mitose (indirecte Segmentirung im Sinne Arnold's, wobei der Kern unter Auftreten regulärer V-förmiger Chromatinschleifen, Längstheilung derselben, Tochterkränzen etc. sich in eine mehrfache Anzahl gleichgrosser Tochterkerne mit entsprechender Zellsegmentation theilt. Die von Cornil beschriebenen abweichenden Formen vermag Denys ebenfalls nicht anzuerkennen. Wie Letzterer seine „Division directe“ schildert, so werden wir in allen Stücken an einen Sprossungs-Vorgang erinnert und sehe ich nicht ein, weshalb man diesen ganz bezeichnenden altgewohnten Namen nicht beibehalten will.

Ich habe nunmehr die Frage nach den Beziehungen zwischen der directen und indirecten Kerntheilung wieder aufzunehmen. Gibt es in der That zwei verschiedene Theilungsformen, die keine vermittelnden Uebergänge haben oder gibt es nur eine Grundform der Kerntheilung, die aber, wie fast alle verwickelten organischen Vorgänge unter verschiedenen Bedingungen mannichfach abändert, so dass alle diese verschiedenen Abänderungen nur Glieder einer Reihe darstellen, die alle von einer Grundform und eins vom andern ableitbar sind? Die reguläre einfache amitotische Theilung würde dann

das Anfangsglied, die reguläre vollkommene Mitose das Endglied darstellen.

Ich muss gestehen, dass ich, wie bemerkt, auch nach den Einwänden *Tangl's* und *Strasburger's* mich nicht von dem Gedanken losmachen kann, dass die Kerntheilung ein einheitlicher Vorgang sei mit der einfachen *Remak'schen* amitotischen Theilung als Grundform. Die positiven Präparate von *Pfitzner* und *Sattler* liegen vor, und wenn auch eine Vermischung von Kernsaft und Zellprotoplasma eintritt, so wird dadurch doch sicherlich nicht die Existenz des Kerns allein auf seine chromatischen Bestandtheile beschränkt. Im Gegentheil, wir finden sofort bei dem Wiederaufbau der Tochterkerne die achromatischen Kernbestandtheile mit den chromatischen vereinigt. Dazu kommen die vielerlei Uebergangsformen z. B. bei *Spirogyra*, wo die Kernmembran erst spät, nach Bildung der Spindelfigur schwindet; auch *Flemming* theilt ähnliche Beobachtungen mit, die er gegen die Lehre von der Abstammung der Spindelfäden vom Zellprotoplasma verwerthet, wie wir vorhin anführten. Es gehören dahin ebenfalls die bei verschiedenen Protozoen nachgewiesenen Fälle von Mitosen bei Erhaltung der Kernmembran, wie sie pag. 37 aufgezählt wurden. Auch der *Arnold'schen* Beobachtungen der mitotischen Segmentirung und Fragmentirung muss hier nochmals gedacht werden. *Arnold* selbst (briefl. Mittheilung) erblickt in der mitotischen Fragmentirung Uebergangsformen. Ich möchte die Sache so auffassen, dass wir in der einfachen amitotischen Theilung, die ja nun an vielen Beispielen festgestellt ist, die Grundform zu erblicken haben; sie tritt überall dann auf, wann die Kerne entweder chromatinarm sind, oder wann es auf eine genaue Halbiring des Chromatins nicht ankommt. Soll letzteres erreicht werden, so treffen wir die Mitosen, denn diese sind der geradeste, sicherste und einfachste Weg die exacte Zweitheilung der chromatischen Substanz herbeizuführen; dies wird wohl als das Ziel der Karyokinese betrachtet werden müssen¹⁾. S. über dieses Ziel weiter unten bei der theoretischen Betrachtung der Mitose.

Ehe ich zu dieser Betrachtung übergehe, seien erst noch einige andere abweichende Formen der Karyokinese hervorgehoben und gewisse Besonderheiten zusammengestellt, die sich, ohne zu grosse

1) Vergleiche hierzu auch die wiederholt citirte Arbeit von *Carnoy*, *La cellule*, I, *Arthropodes*, p. 395 — *Rapports entre les deux modes de Division*.

Abschweifung, in den Rahmen der bisherigen Darstellung, nicht gut einreihen liessen. Auch muss der Vorgang der Zell-Theilung vorerst noch gebührende Berücksichtigung finden.

Einen eigenartigen Gang der Mitose bei der Spermatogenese beschreibt Sanfelice (176). Es soll sich eine achromatische Spindel bilden, an deren beiden Polen sich das Chromatin aufhäuft; dann soll letzteres in Form eines kugeligen Körpers von jedem der Pole sich losrennen und frei im Zellenleibe lagern; weiter folge die Theilung der Spindel und die Wiedervereinigung jeder Chromatinkugel mit einer Halbspindel, darauf die Theilung des Zelleibes.

Was die so wichtige Frage nach der Ursache der Bewegung der chromatischen Schleifen vom Aequator zu den Polen (Metakinesis) anlangt, so sei hier hervorgehoben, dass E. van Beneden (23, 24) die Fadenstructuren des Protoplasmas mit der Fibrillenstructur des quergestreiften Muskelgewebes vergleicht. Er hält die achromatischen Fäden der Spindelfigur für contractil, zumal er die kleinen Granula, welche sie enthalten, häufig einander sich nähern und wieder von einander entfernen sah; er ist der Ansicht, dass die Fäden der Spindelfigur in Verbindung stehen mit den Polkörpern einerseits und den chromatischen Fäden andererseits, so dass nun die letzteren durch eine Contraction der Spindelfäden zu den Polen hingezogen würden. Diese Anschauung theilt auch Boveri (34). — E. van Beneden geht überhaupt, wie hier eingeschaltet werden mag, in seinem öfter citirten Werke sehr genau auf die Protoplasma- und Kernstructur ein. Ebenso Platner (161). Mit Rücksicht auf die jetzt wiederum beginnende Bewegung bezüglich der Frage, welches dann die eigentlichen Elementarorganismen seien, ob die Zellen und die Kerne, oder deren kleinste Theile, die von Hanstein (86) zuerst so benannten Mikrosomen (Mikrozymas Béchamp), Granula (Altmann, 2), möchte ich hier ausdrücklich darauf hingewiesen haben.

Nicht wenige Abweichungen von der bislang geschilderten Weise der Karyokinese finden wir bei Carnoy (46—48). Er war wohl der Erste, der die in nicht seltenen Fällen noch in den Tochterkernen eintretende Längstheilung der Fäden bestimmt behauptet hat. E. van Beneden hatte sie freilich schon als sehr wahrscheinlich hingestellt, da er factisch die Zahl der Fäden grösser dort fand, als sie nach einmaliger Längsspaltung hätte sein dürfen. Flemming bestätigt jetzt diese Angaben; aber in der Deutung

weichen Carnoy und Flemming erheblich von einander ab, wie ich alsbald erörtern werde.

Wichtig ist ferner, dass Carnoy bei der Bildung der sogenannten Richtungskörper, s. w. u., stets eine echte „Zellplatte“ im Sinne Strasburger's wahrgenommen hat; es ergibt sich daraus, dass die Bildung der Richtungskörper als eine echte Zelltheilung anzusehen ist. Auch Boveri kommt zu diesem Ergebnisse.

Das Hauptresultat der Carnoy'schen Untersuchungen, welche wohl einen grösseren Leserkreis finden würden, wenn sie in grösserer Kürze in einer mehr verbreiteten Zeitschrift niedergelegt worden wären, liegt nun darin, dass er gegen die Regelmässigkeit des von Flemming (58) aufgestellten sogenannten karyokinetischen Gesetzes Verwahrung einlegt. Die karyokinetischen Vorgänge unterlägen so zahlreichen Abweichungen, dass es bis jetzt nicht möglich sei, eine allgemein gültige Regel zu geben. Jedenfalls sei keine der verschiedenen bei der Karyokinese auftretenden Phasen obligatorisch, jede könne in Wegfall kommen oder abgeändert werden. Carnoy wiederholt auch in seiner neuesten Publication, *La Cellule*, T. III p. 311 den Satz: „Tous les phénomènes caryocynétiques sont variables; aucun d'eux ne paraît essentiel“.

Besonders schwer träfe dies das wichtigste Phänomen der Karyokinese, die Längstheilung und die gleiche Vertheilung der Schwesterfäden auf beide Pole, worin ja die ganze Ratio der Karyokinese zu liegen scheint, denn nur so können wir die gleiche Vertheilung der chromatischen Substanz auf beide Tochterkerne als völlig gesichert ansehen. Möglich wäre sie auch durch eine Quertheilung gleichmässig starker Fäden am Aequator, wenn daraus gleich grosse Theilstücke hervorgingen; aber das ist schwierig durch die Beobachtung festzustellen. Carnoy nimmt nun dies in der That als eine Form der Karyokinese an, z. B. bei *Astacus*, *Forficula* und *Scolopendra* (*La cellule* 1885, T. I, fasc. II, pag. 334). In manchen Fällen ordnen sich nach ihm die chromatischen Segmente, ohne vorherige Längstheilung, in der Axe der Spindelfigur in langen Stäben an (Tonnenform, *couronne à bâtonnets*, Carnoy), dann erfolgt die Quertheilung dieser Stäbe im Aequator und das Zurückweichen der beiden Hälften nach den Tochterpolen. Dies wäre ganz abweichend von allem bisher Angegebenen; es würde sich dabei die chromatische Figur ganz wie die Spindelfigur verhalten.

Nach Carnoy soll ferner eine karyokinetische Verlagerung der Chromatinfäden nach beiden Tochterpolen ohne jede Längs- und äquatoriale Quertheilung vorkommen können, z. B. l. c. Pl. V. Fig. 178 bei Clubiona (Arachniden). Dasselbe nimmt neuerdings Arthur Bolles Lee (163) für die Karyokinesen bei der Spermatogenese der Chaetognathen an. — Von La Valette St. George (briefl. Mitth.) hat bei Forficula keine Längstheilung der äquatorialen Chromatinelemente (Chromosomen) gesehen; vielmehr wiesen seine Bilder — s. Festschrift für A. v. Kölliker, Taf. III, Fig. 35, 36 etc. — auf eine Quertheilung hin. Ebenso äussert sich Prenant. Bei allen derartigen Vorgängen wäre die gleiche Vertheilung unsicher. Wie wir erwähnt haben, fand Carnoy, dass die Längsspaltung, die er an sich keineswegs leugnet, auch erst während des Stadiums der Tochterkernbildung vor sich gehen könne. Ist dies richtig (Askaris megaloccephala, Carnoy), so bekommt damit die Längsspaltung nur einen sehr untergeordneten Werth. Flemming (63) hat gegen diese Herabsetzung der Längsspaltung zu einem variablen Phänomen von untergeordneter Bedeutung neuerdings entschieden Stellung genommen. Er fand bei der Spermatogenese der Salamandrinen abweichende Formen, die Carnoy's Behauptungen auf den ersten Blick Recht zu geben schienen. Nur tritt hier dennoch überall eine Längstheilung der Fäden ein, und zwar schon im Anfange der Karyokinese, im sogenannten Spirem-stadium (s. meine früheren Figuren).

Die beiden Schwesterfäden bleiben zu einem langgestreckten Ellipsoid verbunden, strecken sich und alle diese Ellipsoide, stark gestreckt, ordnen sich nun in der „Tonnenform“ (Couronne à bâtonnets Carnoy) um den Aequator der Spindelfigur. Nur sind das nicht einzelne primäre (E. von Beneden) Stäbe (Fäden, Chromosomen), sondern ellipsoidisch lang gestreckte Ringe, β , von denen jeder aus 2 durch Längstheilung entstandenen, aber an den Enden verbunden gebliebenen Schwesterfäden besteht und schon in einem früheren Stadium gebildet worden ist. Vergl. hierzu auch die Angaben E. von Benedens, S. 17. — Wenn jetzt die Quertheilung am Aequator eintritt, so wird damit an dem Flemming'schen Principe der Karyokinese nichts geändert und es kann auch, unbeschadet dieses Principes, wie E. von Beneden und Flemming zeigen, noch im Dyaster-Stadium die von Carnoy beschriebene Längstheilung folgen, diese ist dann aber nicht die erste, für die Karyokinese so bedeutungsvolle, sondern eine zweite, secundäre, welcher vielleicht

gar keine allgemeine Bedeutung zukommt, da sie offenbar nur bei wenigen Zellarten (Geschlechtszellen) bis jetzt gesehen worden ist (vergl. darüber Weismann, Richtungskörperchen, p. 39 ff.).

Auch bei einer anderen Abweichung, die Flemming als die homöotypische Form (will sagen „eine mehr der gewöhnlichen ähnliche Form — die ebenbeschriebene nennt er die heterotypische“) bezeichnet, könnte es scheinen, als ob Carnoy mit seiner Behauptung, die Längsspaltung könne ganz fehlen, im Rechte wäre. Auch hier tritt indessen die Längsspaltung schon im Spiremstadium ein; die Schwesterfäden trennen sich rasch völlig von einander, werden kurz und dick, so dass sie primären Fäden (Chromosomen) ähnlich sehen und leicht für solche genommen werden können. Auch bildet sich kein regelmässiger Monaster am Aequator, sondern sofort mit der Bildung desselben wandern auch schon einige Fäden nach den Polen hin, die Metakinese fällt also mit ihrem Beginn schon in die Monasterform.

Da nun bei der Tochterkernbildung hier keine Längsspaltung vorkommt, so kann man, falls man die erste Längstheilung im Spiremstadium nicht beachtet hat, wohl der Meinung sein, dass hier eine Karyokinese ohne Längstheilung vorliege.

Flemming ist gewiss im Rechte, wenn er mit der ihm eigenen Ruhe und Objectivität, die alle seine Arbeiten in so vortheilhafter Weise auszeichnet, die Vermuthung hinstellt, Carnoy habe bei seinem abweichenden Befunde die erste Längsspaltung übersehen. Andererseits kann man es Carnoy nicht verargen, wenn er dies nicht ohne Weiteres zugiebt, sich vielmehr mit Entschiedenheit dagegen verwahrt und die Forderung aufstellt, dass man, wenn man ihn widerlegen wolle, dieselben Objecte untersuchen müsse. Ehe dies geschieht, wird der Streit auch nicht entschieden werden. Freilich, darf ich wohl hinzufügen, sind auch geeignete Objecte zu wählen. Es wäre zu wünschen, dass die wissenschaftlichen Versammlungen, speciell die Zusammenkünfte der neugegründeten anatomischen Gesellschaft, noch mehr als bisher dazu benutzt würden, durch die Vorlegung der betreffenden Präparate derartige Differenzen zum Austrage zu bringen.

Ich bemerke Carnoy's Auffassung gegenüber, dass Strasburger in seiner neuesten Arbeit (191), wenigstens für die höheren Pflanzen und Thiere, mit Flemming die Längsspaltung der Muttersegmente (Chromosomen) und die Vertheilung der aus dieser Spaltung

hervorgegangenen Fäden auf beide Tochtersegmente für einen allgemein gültigen Vorgang und für den Höhepunkt der mitotischen Kerntheilung hält (l. c. p. 135).

Platner (161) fand zwar, wie Carnoy, bei Lepidopteren zuweilen ein ganz unregelmässiges Auseinanderweichen der Chromatinkörper, ohne vorherige Bildung einer Aequatorialplatte und ohne Längstheilung; doch will er nicht entscheiden, ob man diesen Vorgang für einen normalen und nicht vielmehr für ein Zeichen von Entartung der betreffenden Zellen halten solle.

Jedenfalls sehen wir, wie die Sachen z. Z. liegen, dass die meisten Autoren in der aequatorialen Flemming'schen Längstheilung noch das wesentlichste Phänomen der Karyokinese erblicken, und, wie ich nach meinen eigenen Befunden sagen zu dürfen glaube, mit Recht.

Abweichende Verhältnisse schildert ferner vor Kurzem Oskar Schultze (183) in Bestätigung früherer Angaben von Bellonci (16b) bei den Furchungszellen vom Axolotl. Hier soll der gewundene Fadenknäuel nicht durch directe Umwandlung der (gestreckten) Fäden des Kerngerüsts entstehen, sondern in der Weise, dass man in der Kernwandung, in welcher bei diesem Objecte ausschliesslich der Fadenknäuel liegt, kleine Chromatinkörnchen (Pfitzner'sche Körnchen O. Schultze) auftreten sieht, die sich später verbinden und in gewundene Reihen ordnen.

Wir haben vorhin erwähnt, dass der Kern so wie die von ihm ausgehende Spindelfigur während des Ablaufs der karyokinetischen Theilung eine Lageveränderung durchmacht. Besonders deutlich ist dies bei der Bildung der Richtungskörperchen, s. w. u. Abschnitt II. Wichtig wird die Betrachtung dieser Dinge vor Allem bei der Untersuchung des Eifurchungsprocesses. Bezüglich der hier in Frage kommenden Kräfte hat Pflüger an einen Einfluss der Schwerkraft gedacht, während O. Hertwig in seiner Schrift: „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen“? Jena, 1884, dies zurückweist und als Grundsatz hinstellt, dass der Kern allemal in der Zelle diejenige Lage einzunehmen bestrebt sei, welche der Mitte seiner Wirkungssphäre entspricht. In einer kugligen rein protoplasmatischen Eizelle wird er demnach z. B. genau im Centrum liegen; bei einem meroblastischen Eie, in welchem das die Wirkungssphäre des Kerns darstellende Protoplasma wie eine Calotte auf dem Nahrungsdotter ruht, wird er in der geometrischen Mitte dieser Calotte liegen und sich bei der Spindelfigur in der Längs-

richtung des Protoplasma's strecken müssen. Da nun die Theilung des Kerns stets senkrecht zur Längsaxe der Kernspindel erfolgt, wird durch die Lagerung des Kerns nach dem Hertwig'schen Gesetz auch die Richtung der Theilungsebene bei der Furchung bestimmt. — Was die eigenthümlichen Lagerungen der Spindelfigur bei der Richtungskörper-Bildung belangt, so hat O. Schultze (182, 183) sie zu erklären versucht; ich verweise hier auf seine interessante Darstellung.

Endlich sei der Wiederherstellung der Kernkörperchen in den Tochterkernen gedacht, sowie der eigentlichen Zelltheilung. Ersteres anlangend, so sah Strasburger (191), dass in den Tochterkernen an den chromatischen Fäden, diesen dicht anliegend, eine Anzahl kleiner Körperchen auftreten, die erst später unter einander zu 1—2 grösseren Nucleolen verschmelzen (*Spirogyra*). Meunier (136), entsprechend seinem vorhin mitgetheilten Befunde, gibt an, dass sich alles Chromatin (Nuclein) der Tochterkerne wieder im Nucleolus vereinige; dieser habe auch eine eigene Membran. — Ich übergehe die sonstigen nur sehr vereinzelt und dürftigen Angaben, welche in der Literatur über die Nucleolen und deren Bildung bei der Karyokinese vorliegen, indem sie noch nicht ausreichen, um eine nur einigermaßen gesicherte Meinung sich bilden zu lassen.

Ich erwähnte vorhin, dass die Zelltheilung in der Phase der Tochterknäuelbildung einzutreten pflege. Was nun das Nähere über die Erscheinungen der Zelltheilung anlangt, so mag hier in der Kürze gesagt sein, dass bei thierischen Zellen, nach Flemming's Schilderung (58) dem Aequator der Spindelfigur entsprechend, zunächst eine Einschnürung im Zellprotoplasma erscheint. Um diese Zeit zeigt sich, wie besonders Rabl (165) hervorhebt, das Protoplasma sehr deutlich in zwei Zonen, eine äussere dunklere und innere lichte getheilt (s. Fig. 12). Die innere Zone umgiebt den Kern bez. die Tochterkerne, ohne scharfe Abgrenzung. Die Einschnürung beginnt meist einseitig und ihr entsprechende gewahrt man eine stärker lichtbrechende Substanz, die während der ganzen folgenden Durchschnürung fortbesteht und sich in Haematoxylin stärker färbt (s. Fig. 12).

Der Theilungsprocess des Zellenleibes muss, wie Rabl bemerkt, verhältnissmässig rasch von Statten gehen, da er mit dem Tochterknäuelstadium beginnt und bereits abgelaufen ist, bevor der Ruhezustand der Tochterkerne eintritt.

Ich hatte schon Gelegenheit bei der Besprechung der Spindelfigur hervorzuheben, dass an deren Fäden im Aequator bei Pflanzen-

zellen besondere knotenförmige Verdickungen auftreten. Dabei soll sich auch die Zahl der Spindelfäden vermehren, und, indem die Verdickungen aneinanderschliessen und sich bis zur Oberfläche der Zelle hin ausbreiten, entsteht das, was Strasburger die „Zellplatte“ nennt, und welche später die „Scheidewand“ zwischen den beiden Tochterzellen darstellt. Da nun, wie schon früher bemerkt, eine derartige Scheidewand bei den thierischen Zellen nicht vorkommt, so finden wir auch keine Zellplattenbildung, höchstens Anklänge derselben, von denen bereits die Rede war. Hierin liegt denn ein Unterschied zwischen dem Ablauf der Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen. Ich wiederhole aber, was S. 47 gesagt wurde, dass, nach Carnoy's Beobachtungen, bei der Bildung der Richtungskörperchen von *Ascaris megalcephala* eine deutliche Zellplatte in Gestalt der beschriebenen Verdickungen auftritt. An Präparaten, welche mir van Gehuchten vorlegte, konnte ich mich davon überzeugen.

Es hat natürlich nicht an Versuchen gefehlt, den auffallenden Erscheinungen der Karyokinese von der theoretischen Seite her beizukommen. Es sind hier vor Allem — abgesehen von den Schriften Bütschli's (43), Fol's (67) und Mark's (131), welche das Problem der Zelltheilung und der hier in Betracht zu ziehenden physikalischen Kräfte auf breiter Grundlage behandeln — die Arbeiten von Roux (174), Pfitzner (153, 154), Carnoy (47) und Platner (161) zu erwähnen. Dass die gegebenen Theorien glückliche seien, wird schwerlich behauptet werden. Es ist immer eine missliche Sache zu theoretisiren, wenn die Thatsachen selbst noch ungenügend bekannt sind. Die neueren Mittheilungen haben gezeigt, dass in der Erforschung des Thatsächlichen noch manches zu leisten war und, da wir über die Entstehung der Kernspindel und der Polstrahlungen, über deren Verbleib, über die Kernmembran, über das Verhalten des Kernsaftes, über die chemische und physikalische Constitution der chromatischen und achromatischen Substanzen noch so gut wie gar nichts wissen, da es noch eine unausgeglichene Controverse zwischen den beiden ersten Autoritäten auf diesem Gebiete, Flemming und Strasburger, ist, in wie weit die Substanzen des Zellenleibes bei der Karyokinese betheiligt sind, da selbst die äquatoriale Längstheilung als typisches Phänomen noch bestritten wird: so sind wir auch jetzt noch nicht in der Lage irgend etwas gut Begründetes über die theoretische Seite der Karyokinese auszusagen.

Indessen möchte ich doch Denen entgegentreten, welche, wie Brass (38, 39), Fraisse (69) und Fol (68) der chromatischen Kernfigur jegliche wesentlichere Bedeutung absprechen wollen. Brass behauptet, dass die chromatische Substanz lediglich Ernährungsmaterial für die übrigen Theile des Kerns und der Zelle sei, welches sich im Kerngerüst aufspeichere, um bei den Lebensprocessen und dem Wachs-
thum der Zelle und des Kerns ihre Verwendung zu finden. Der Sitz der Kräfte, welche die Vorgänge der Kerntheilung beherrschen, sei in den beiden Polen der Kernspindel zu suchen. Dem hellen Plasma des Kerns (Kernsaft) schreibt er die wichtigste active Rolle bei allen Lebenserscheinungen der Zelle und des Kerns, namentlich auch bei der Theilung zu. Die chromatischen Substanzen verhielten sich als passive Massen; sie würden von den beiden Kernpolen her angezogen und folgten den Bewegungen des Kernplasma's. Gewiss war es eine Uebertreibung, in den chromatischen Figuren die Hauptsache bei der Kerntheilung zu suchen, die treibenden Kräfte vorzugsweise in die sie zusammensetzende Substanz zu verlegen. Doch mag man sich auch vor dem Fehler hüten, ihr jegliche active Bedeutung bei der Kerntheilung absprechen zu wollen. Die vorliegenden Thatsachen, auf welche Brass z. B. sich stützt, berechtigen wenigstens hierzu noch nicht. Seine Angabe, dass in hungernden Zellen die chromatischen Kernfiguren fehlen oder unvollkommen auftreten, scheint nicht durchweg richtig, insofern Rabl (165) bei Salamandern, die fünf Monate ohne Nahrung geblieben waren, reichlich chromatische Substanz bei den Theilungsfiguren antraf. Ist es richtig, was Rabl angiebt, dass nämlich ein Grundplan der chromatinhaltigen Fadenfigur auch im völlig ruhenden Kerne bestehen bleibt mit Pol- und Gegenpolseite, so ist es schwer, sie als völlig bedeutungslos hinzustellen und dem Kernsaft allein die active Rolle zuzuschreiben. Vor allen Dingen muss hier aber das merkwürdige Verhalten der chromatischen Elemente bei den Befruchtungsercheinungen herangezogen werden, worauf weiter unten genauer eingegangen werden soll.

Vieles spricht freilich dafür, dass wir in den Polen der Spindel-
figur sowie in den Attractionssphären E. van Beneden's (Richtungssonnen, Kultschitzky) höchst bedeutungsvolle Punkte, sagen wir auch „Centren“, für die Kerntheilungsercheinungen annehmen dürfen, wie fast Alle, die diesen Gegenstand behandelten, anerkannt haben. Ich möchte aber davor warnen, dass wir uns

nun in den Wahn einwiegen, damit sei alles Wesentliche gesagt, und wir vermöchten nun, von diesem Standpunkte aus, sämtliche Erscheinungen theoretisch zusammenzufassen und einheitlich abzuleiten. Die so verschieden ausgefallenen Meinungen der Autoren, welche Alle die in Rede stehenden Pole als bedeutungsvoll anerkennen, zeigen, dass dies zur Zeit noch unmöglich ist. Mit Flemming und Rabl halte auch ich daher den Zeitpunkt noch nicht für gekommen, in welchem wir uns eine erfolgreiche theoretische Behandlung der Karyokinese versprechen dürfen.

Eines, worauf Rabl (165) hinweist, möchte ich jedoch nicht unerwähnt lassen, und ich knüpfe damit an einen bereits früher betonten Umstand an: Wenn es richtig ist, wie Rabl es darstellt, dass bereits im ruhenden Kerne die Hauptfadenstructuren in typischer Form vorhanden sind — vgl. die Fig. 2, 3, 4, 12 — so muss man gestehen, dass der gesammte Formenwechsel der karyokinetischen Figur sich einfach unter dem Probleme einer geforderten genauen gleichmässigen Theilung einer solchen Fadenstructuren begreifen lässt. Man kann sich dann kaum eine einfachere Lösung dieses Problems denken, als die Natur sie in der Karyokinese vollzieht: die unter Auftreten eines Polfeldes und einer Gegenpolseite im ruhenden Kerne typisch angeordneten Hauptfäden ziehen zunächst die in Form von Nebenfäden, Fortsätzen und Nucleolen ausgesendeten Bestandtheile wieder an sich, dann ordnen sie sich in einer sehr regelmässigen Figur — sammeln sich gleichsam — in der Mitte (Theilungsebene) des Kernes (Mutterstern); jeder (Mutter-)Faden (Chromosom), theilt sich der Länge nach in zwei (Tochter-)Fäden, je zwei aus einem Mutterfaden hervorgegangene Tochterfäden rücken einfach auseinander nach den entgegengesetzten Kernpolen, um sich dort in der typischen Grundfigur wieder zur Ruhe zu begeben¹⁾. Vor der Hand können wir nicht mehr hinter dem Formenspiel der karyokinetischen Figur suchen; wenigstens ist es rein hypothetisch, wenn Carnoy l. c. p. 402 ausserdem noch als Ziel der Karyokinese angiebt, dass sie zur

1) Für die Pflanzenzellen stellt Strasburger in seiner neuesten Mittheilung (191) es als ein allgemeines Vorkommniss hin, dass die Chromatinschleifen sich aufbauen aus regelmässig alternirenden dicken tonnenförmigen Chromatinscheiben und dünnen Lininscheiben. Während des Ablaufes der Karyokinese sehe man, wie beim Uebergange aus der ruhenden in die kinetische Knäuelform allmählich die kleinen Chromatinkörner zusammenrücken

Herstellung der Dicentricität der Zelle beitrage, dass sie eine totale Regeneration der Kernbestandtheile ermögliche und dem Zellprotoplasma neue Plastinelemente zuführe. Schwer verständlich bleiben die Polstrahlungen und die Spindelfigur; auf diese wird sich die Aufmerksamkeit der künftigen Forschung insbesondere zu concentriren haben.

Dass die Kernmembran schwindet, scheint wohl begreiflich, wenn wir bedenken, dass solche Hüllen einer Theilung des Gesamtkerns leicht hinderlich sein können. Es ist dies übrigens ein Punkt, der ebenfalls noch weiterer Aufklärung bedarf, zumal wir ja, wie bemerkt, noch nicht einmal recht wissen, wie es mit der Kernmembran steht.

Wir ersehen aus dem zuletzt Besprochenen, dass es mit der theoretischen Verwerthung der karyokinetischen Erscheinungen noch recht dürftig bestellt ist, und dass wir ihnen von dieser Seite her noch keine besondere Bedeutung abzugewinnen vermögen. Dagegen lassen sich dieselben in ausgezeichneter Weise nach einer anderen Richtung hin verwerthen und sind auch bereits hier verwerthet worden: ich meine bei allen auf die Beurtheilung von Wucherungs-, Neubildungs- und Ersatzvorgängen im thierischen und pflanzlichen Organismus auslaufenden Fragen. Wollte man früher entscheiden, welche zelligen Elemente bei derartigen Vorgängen betheilt waren, von welchen Orten und Zellen aus z. B. das normale Wachsthum oder die Regeneration eines Gewebes vor sich ging, so war man fast ausschliesslich auf den Befund eingeschnürter Zellen und Kerne oder zwei- und mehrkerniger Zellen angewiesen. Die Schlüsse aus solchen Befunden waren aber in vielen Fällen zweifelhafter Natur, zumal die Frage aufgeworfen worden war, ob denn überhaupt eine zwei- oder mehrkernige Zelle den Beweis für eine statthabende Zelltheilung abgeben könne? Durch die Karyokinese haben wir für die entscheidende Beurtheilung gerade dieser so ausserordentlich wichtigen Dinge eine gute Grundlage gewonnen, und da die karyokinetischen Erscheinungen so klar und bestimmt auftreten, sind die betreffenden Untersuchungen von dieser Seite her be-

und zu den genannten Scheiben verschmelzen; dabei nimmt die Masse des Chromatins zu, während die des farblosen Bindemittels, des Linin's, abnimmt. Das Umgekehrte findet wiederum bei der Bildung der Tochterkerne statt. Strasburger vermuthet, dass in dieser der Längstheilung der Fäden vorausgehenden regelmässigen Aufspeicherung des Chromatins eine weitere Vorrichtung zur möglichst genauen Halbierung desselben bei der Theilung gegeben sei.

deutend erleichtert und gefördert worden. Die genannten Arbeiten von Flemming (60) und A. Kollmann (110), die Arbeiten von Kölliker (107), Altmann (1), Merk (135), Podwyssotzki (162), Bizzozero und Vassale (29), Rauber (168) u. A., die aus meinem Laboratorium hervorgegangenen Untersuchungen von Koganeï (109), Uskow (198), Simanowsky (187), Beltzow (17) und Biondi (26) zeigen, wie die Karyokinese in dieser Richtung hin fruchtbringend verwerthet werden kann. Namentlich möchte ich an dieser Stelle auf die Untersuchungen über die Herkunft und das Wachsthum der Neoplasmen und der zelligen Entzündungsproducte aufmerksam machen, worüber wir von Homén, Klemensiewicz, Eberth, Mayzel, J. Arnold, Ostry, Unna, Beltzow, Simanowsky u. A. (vgl. die Literaturnachweise bei J. Arnold (4) und Schottländer 181a) bereits Mittheilungen vorfinden.

Ungeachtet der kurzen Zeit, seit der wir über die Karyokinese etwas wissen, haben sich doch schon nach altem deutschen Gelehrtenbrauch — den übrigens auch die übrigen wissenschaftlich arbeitenden Völker nachzuahmen beginnen — eine stattliche Fülle von verschiedenen Benennungen eingebürgert, von denen ich hier die am meisten gebrauchten, so weit sie bisher nicht zur Sprache kamen, noch kurz erklären möchte.

Will man den Gesamtleib einer Zelle bezeichnen (abgesehen vom Kern), so gebraucht man jetzt den Ausdruck: Zelleib, Zellkörper, Zellsubstanz. In dieser werden nun zwei Hauptbestandtheile unterschieden, die von Kupffer seiner Zeit mit den Namen „Protoplasma“ und „Paraplasma“ belegt wurden. Unter dem ersteren versteht er die festeren Massen der Zellsubstanz, deren Anordnung in Fäden, sei es nun mit oder ohne netzförmige Verbindung, man neuerdings — Dank den Untersuchungen von Heitzmann, Frommann (73), Kupffer, Flemming, Leydig (156) u. A. — kennen gelernt hat. Flemming hat dafür die vielfach angenommene Bezeichnung: „Filarmasse“ oder „Mitom“ vorgeschlagen, Hanstein und Strasburger wollen sie als „Cyto-Hyaloplasma“, Leydig als „Substantia opaca“ bezeichnet wissen.

Das Kupffer'sche „Paraplasma“ umfasst die mehr flüssige Substanz des Zelleibes, welche die Räume zwischen den Gerüstfäden des Protoplasma's (Mitoms) ausfüllt. Synonyme sind: „Interfilarmasse“, „Paramitom“ (Flemming), „Substantia hyalina“ (Leydig), „Cytochylema“ (Strasburger). Letzterer unterscheidet aber

beim Cytochylema wieder zwei verschiedene Bestandtheile: das „Plasmochym“, und das „Cytochym“, indem er unter „Plasmochym“ den dickflüssigeren eiweissreichen Bestandtheil des Zelleibes, unter Cytochym dagegen den wässrigen Saft, wie er in den sogenannten Vacuolen von Pflanzenzellen vorkommt, versteht.

Die gebräuchlichen Namen für die Bestandtheile des Kerns haben wir bereits früher anführen müssen. Hier sei nun bezüglich der Nomenclatur Strasburger's noch nachgetragen, dass er das Kerngerüst mit dem Namen „Kernprotoplasma“ oder „Nucleoplasma“ belegt. Es besteht dieses jedoch wieder aus einer hyalinen Grundsubstanz = „Nucleo-Hyaloplasma“ und den darin abgelagerten Balbiani-Pfitzner'schen Chromatinkügelchen, die, wie wir bereits erwähnten, von Strasburger als „Nucleo-Mikrosomen“ bezeichnet werden. Den die Maschenräume des Nucleo-Hyaloplasma's erfüllenden „Kernsaft“ nennt er: „Nucleo-Chyma“. Falls, wie das öfter vorkommt, auch in Gerüstfäden des Cyto-Hyaloplasma's Mikrosomen vorkommen, so werden diese als „Cyto-Mikrosomen“ aufgeführt.

Bezugsnehmend auf den Namen „Mitom“, hat Flemming für die Schleicher'sche Bezeichnung „Karyokynesis“, wie wir schon Eingangs anführten, das Wort: „Karyomitosis“ vorgeschlagen. Unter dem Namen „Kernspindel“ verstehen Flemming und Pfitzner ausschliesslich die achromatische Spindelfigur, Strasburger schliesst sich neuerdings (191) dieser Auffassung an. Die „Kernplatte“ wieder ist für Strasburger die Muttersternform der chromatischen Fäden, s. Fig. 7. Den Namen „Kernplatte“ an Stelle des Flemming'schen „Monaster“ oder „Mutterstern“ wünscht Strasburger mit Rücksicht auf die Verhältnisse der Pflanzen beizubehalten, indem hier häufig keine klare Sternform auftritt, sondern auch in der Mitte des sogenannten Aster noch dichtgestellte Fadenschlingen erscheinen, so dass derselbe, vom Pol aus gesehen, nicht das Bild eines Sterns mit leerer Mitte, sondern das einer Platte, die aus dicht in einer Ebene zusammengelegten Fäden besteht, darbietet. Was unter „Aequatorialplatte“ bzw. „Metakinesis“ zu verstehen sei, wurde bereits angegeben (s. besonders die Anmerkung zu S. 22). Schliesslich sei bemerkt, dass neuerdings Strasburger die Summe der karyokinetischen Erscheinungen, welche bis zu der entscheidenden Längstheilung der Fäden ablaufen, „Prophasen“, den Zustand der Theilung selbst bis zum vollendeten Auseinanderrücken der Tochterfäden „Metaphase“, und den Rest der Erscheinungen bis

zur Herstellung der ruhenden Tochterkerne als „Anaphasen“ bezeichnet. — Für die Sternfiguren des Zelleibes, die sogen. „Polstrahlungen“ könnten wir mit Flemming die Termini: Cytaster (Helioma, Aureola), für die des Kerns, d. i. der Spindelfigur (Kernspindel im Flemming'schen Sinne) den Namen: „Karyaster“ in Anwendung bringen.

Carnoy gebraucht den Namen: Cytodièrese (nach Henne-guy, 92) für Zelltheilung.

Strasburger (191) stellt jetzt — wesentlich im Anschlusse an Flemming — für die höheren Pflanzen folgende Reihe der mitotischen Erscheinungen auf:

I. Prophasen.

- 1) Gerüstwerk des ruhenden Kerns,
- 2) Dichtes Knäuelstadium,
- 3) Lockeres Knäuelstadium,
- 4) Umlagerung zur Kernplatte,
- 5) Kernplatte (Aequatorialplatte — Mutterstern).

II. Metaphase.

- 6) Trennung und Umlagerung der secundären Segmente (Metakinese).

III. Anaphasen.

- 7) Stern (Tochterstern, Doppelstern, Dyaster),
- 8) Lockeres Knäuelstadium (lockerer Tochterknäuel),
- 9) Dichtes Knäuelstadium (dichter Tochterknäuel).
- 10) Gerüstwerk des ruhenden Tochterkerns.

Carnoy gebraucht die Ausdrücke:

- (Spirem) = 1) Scission du boyau, ou du peloton,
 (Aster) = 2) Couronne équatoriale,
 (Metakinese) = 3) Ascension polaire,
 (Dyaster) = 4) Couronnes polaires,
 (Dispirem) = 5) Reconstitution du noyau.

Es wäre nur zu wünschen, dass bei den Eintheilungen der mitotischen Vorgänge in verschiedene Stadien, das wichtigste derselben, die Längstheilung der Segmente, sowie das Auftreten der Kernspindel, einen besonderen Platz erhalte. Man könnte vielleicht, um eine alle Fälle umfassende Eintheilung zu haben, folgende Reihe aufstellen:

- A. $\left\{ \begin{array}{l} \text{I. Ruhender Mutterkern,} \\ \text{II. Mutterknäuel (Spirem),} \\ \text{III. Schleifentheilungs- und Spindelstadium,} \\ \text{IV. Mutterstern (Monaster).} \end{array} \right.$

- B. { V. Metakinese.
C. { VI. Tochtersterne (Dyaster),
 { VII. Tochterknäuel (Dispirem),
 { VIII. Ruhende Tochterkerne.

Ein paar Worte zur Erläuterung dieses Einteilungsvorschlages mögen noch Platz finden:

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass auf den Ruhezustand (I) ein anderer zunächst folgt, der das Chromatin in Form eines deutlichen Knäuefadens angeordnet zeigt. Mit den Worten „Knäuelstadium“ oder „Mutterknäuel“, „Spirem“ ist nichts präjudicirt, ob dabei nur ein Faden, oder ob mehrere Fäden, die zunächst noch unentwirrbar in einander verschlungen erscheinen, vorhanden sind. Mir scheint es unwesentlich von einem lockeren und von einem dichten Knäuel zu sprechen. Dagegen ist es unbestreitbar sehr wesentlich, dass im weiteren Verlaufe der Mitose deutlich getrennte Segmente (Chromosomen) in Stäbchenform oder in Schleifenform auftreten, dass diese eine Längstheilung erfahren und dass in diesem Stadium die Kernspindel figur auftritt. Wir wissen freilich, dass die Längstheilung bald früher, bald später vor sich gehen kann, dass sie sich bis an die Muttersternbildung erstrecken kann; immer aber liegt sie zwischen dem ersten Auftreten eines deutlichen Knäuels und dem vollendeten Mutterstern. Wir wissen ferner, namentlich aus Strasburger's neuester Arbeit, dass wahrscheinlich in den meisten Fällen auch im ruhenden Kern und im Knäuelstadium mehrere Fäden vorhanden sind, vielleicht stets ebensoviele als man später deutlich getrennte Segmente sieht; indessen kann man eben im Knäuelstadium die einzelnen Segmente noch nicht deutlich von einander sondern. Unbestritten ist aber in allen Fällen, dass später zwischen Knäuel- und Muttersternstadium sehr deutlich die einzelnen Segmente (Chromosomen), und zwar meist in Schleifenform, hervortreten, und dass in dieselbe Zeit auch die so wichtige Erscheinung der Kernspindel fällt. Dies sind die Gründe, welche mich bewegen, statt des „lockeren Knäuelstadiums“ und des Stadiums der „Umlagerung zur Kernplatte“ zur Bezeichnung der entsprechenden Abschnitte der Mitose die wichtigsten Vorgänge zu wählen und zu sagen: „Schleifenbildungs-Theilungs- und Spindelstadium“.

Da ein kürzerer Ausdruck wünschbar ist, so kann man auch, wie in der Tabelle, sagen: „Schleifentheilungs- und Spindelstadium“.

Die Worte: „Kernplatte“, „Aequatorialplatte“ passen nicht

gut auf manche Fälle; es wird sich meines Erachtens Flemmings „Mutterstern“ (Monaster) oder auch „Aequatorialstern“ (couronne équatoriale Carnoy) besser empfehlen. Für „Metakinese“, welches in seiner Bedeutung nicht ohne weiteres klar ist, würde man vielleicht besser: „Trennungsstadium“ sagen können. Es passt dies Wort auch für alle Fälle, indem ja, wie z. B. bei Spirogyra, keine besondere Umlagerung und Umgestaltung der Fäden vorzukommen braucht. Man vergleiche bezüglich der Namengebung noch die Mittheilung Flemmings: Zur Orientirung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell- und Kerntheilung, Zoolog. Anzeiger 1886, Nro. 216.

II.

Was die Beziehungen der karyokinetischen Vorgänge zu der Lehre von der Befruchtung und der Vererbung anlangt, so werde ich mich hierbei vorzugsweise auf zwei Arbeiten einlassen, von denen die eine schon wiederholt angeführt wurde: *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire* par Edouard van Bénédén, Gand, Leipzig et Paris 1883, die andere in den jüngsten Tagen erschienen ist: A. Weismann: Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena, 1887. Eduard van Beneden's Werk, welches zu den hervorragendsten Erscheinungen unserer heutigen biologischen Literatur gehört, verfolgt die Sperma- und Eibildung, dann die Befruchtungserscheinungen bei dem grossen Spulwurme der Pferde, *Ascaris megalocéphala*, welcher in der That, nach van Beneden's Ausspruch, bestimmt zu sein scheint, für diese Dinge ein klassisches Object zu werden. Ich übergehe hier die auf die Sperma- und Eibildung bezüglichen Angaben, obgleich sie des Neuen und Wissenswerthen einen reichen Schatz enthalten, um eingehender mich mit den Befruchtungserscheinungen und mit der bedeutsamen Rolle, welche die Karyokinese dabei spielt, zu befassen.

Die Befruchtungserscheinungen anlangend, so war bis dahin bekannt geworden, dass eine „Verschmelzung“ (Copulation) zwischen dem Kopfe des in das Ei eingedrungenen Samenfadens in dem in eigentümlicher Weise reducirten Kerne der reifen Eizelle statthabe.

Es mag hier in Kürze die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse dieses so hoch bedeutsamen Vorganges besprochen werden. Alle Diejenigen, welche, wie z. B. Purkyne (164),

v. Baer (6, 7), Oellacher (150), Götte (80), Reichert (169), Kleinenberg (104), Lovén (128) u. A. vor der Befruchtung das ganze Keimbläschen sammt dem Keimfleck schwinden liessen, mussten natürlich das Wesen des Befruchtungsvorganges in ganz etwas Anderem suchen, als in einer morphologischen Copulation von Samenkörper und Keimbläschen. Es fehlte indessen auch früher nicht an Forschern, welche das Keimbläschen erhalten bleiben liessen. So wird immer als klassisches Beispiel J. Müller (142) bei *Entoconcha mirabilis*, einer Molluskenart, citirt; ihm gesellen sich Leydig (124, 125), Gegenbaur (75, 76) und vor Allen E. van Beneden in seiner grossen Abhandlung über das Ei (*Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. couronné de l'Académie royale des Sc. de Belgique, Bruxelles 1870*). Von den Meisten dieser Beobachter wird jedoch angegeben, dass die persistirenden Keimbläschen vor dem Beginne ihrer Theilung bei der Furchung sich gegen ihren früheren Zustand mehr oder minder verändert zeigen, namentlich lassen Manche den Keimfleck schwinden; wir finden aber auch Angaben (Kölliker (106), Gegenbaur (76), Haeckel (85) und speciell E. van Beneden bei *Distomum cygnoides*), dass Keimbläschen und Keimfleck bis zur Theilung intact erhalten blieben. Fol (*Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux, Mém. de la Société de Physique et d'Histoire naturelle, Genève, T. XXVI. 1878—79*) hat die präliminaren, der Befruchtung voraufgehenden Veränderungen des Keimbläschens am eingehendsten geschildert. — Endlich lassen eine dritte Reihe von Autoren: Derbès (55), v. Baer, Leydig, Bischoff (27, 28), Fol (65), für verschiedene Fälle zwar das Keimbläschen zu Grunde gehen, den Keimfleck indessen bestehen bleiben. Allerdings spricht sich nur Derbès ganz positiv aus, die Uebrigen sehr reservirt; Bischoff gar hat diese seine Vermuthung später ausdrücklich zurückgenommen. O. Hertwig (93) ist der Meinung von Derbès in seiner ersten Abhandlung, wo sich auch eine eingehende literarische Besprechung findet, — s. ferner *ibid.* 1876 Septbr. und 1877 Mai — beigetreten.

Die Autoren der zweiten und dritten Reihe konnten also mit einer Copulation zwischen dem eingedrungenen Samenfaden und dem entweder ganz oder nur rudimentär erhaltenen Kerne rechnen; es waren indessen erst O. Hertwig und E. van Beneden (20), welche 1875 diese wichtige Thatsache erkannten.

Es muss übrigens erwähnt werden, dass das Auftreten zweier Kerne (oder kernähnlicher Gebilde) und eine Copulation derselben unmittelbar nach dem Zutritt der Samenfäden zum Ei und vor der beginnenden Furchung schon von Warneck (201), Bütschli (40) und Auerbach (5) gesehen und behauptet worden war. Warneck's Angaben bei *Lymnaeus* und *Limax* sind etwas unbestimmt gehalten; er sagt, dass vor der Theilung (Furchung) im Eie zwei kernähnliche Körper vorhanden seien, die zu einem einzigen verschmelzen, der dann bei der beginnenden Theilung des Eies eine biscuitförmige Gestalt annehme.

Bütschli (Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden) beschreibt ebenfalls die Bildung zweier Kerne bei einem Fadenwurm (*Rhabditis dolichura*). Dieselben sollen hier an dem einen Eipole dicht nebeneinander entstehen; Bütschli lässt es unentschieden, ob nicht etwa der eine (zweite) sich aus dem anderen (ersten) hervorbilde. Er fand, dass die beiden Kerne sich einander nähern und nach dem Centrum des Dotters sich hinbewegen. Es habe, meint er, den Anschein, als seien die beiden Kerne vollständig verschmolzen, doch glaubt er, dass dies nicht eintrete, sondern dass nur die Uebereinanderlagerung, in der man die Kerne gewöhnlich zu sehen bekomme, diesen Anschein hervorrufe. Unzweifelhaft nimmt also Bütschli in dieser seiner ersten Arbeit über den betreffenden Gegenstand eine Verschmelzung der beiden Kerne nicht an.

Die positive Angabe einer unmittelbar nach der Befruchtung eintretenden Verschmelzung zweier unabhängig von einander entstandenen Kerne zu einem, der sich dann im Eidotter wieder auflöse, gebührt (nach Warneck) unzweifelhaft Auerbach (bei *Ascaris nigrovenosa* und *Strongylus auricularis*). Auerbach, dessen Angaben viel zu wenig Berücksichtigung gefunden haben¹⁾, trug seine Beobachtungen darüber im Jahre 1874 auf der Breslauer Naturforscher-Versammlung vor und veröffentlichte sie in demselben Jahre.

Später erst (1875) hat dann Bütschli (41, 42) auch den Verschmelzungsprocess beobachtet, und zwar bei verschiedenen Nematoden und Schnecken; er erweitert die bisherigen Erfahrungen dahin, dass er auch 3 bis 5 Kerne bei einzelnen Thierarten an der Dotteroberfläche entstehen und im Eicentrum mit einander verschmelzen sah.

1) So hat Auerbach z. B. die Angabe, dass die beiden bei der Kerntheilung auftretenden Sternfiguren durch ein Mittelstück verbunden sind, welches er ebenso wie die Aestern vom Kern ableitet. S. I. c. Heft 2, Taf. IV.

Keiner der bisher aufgezählten Beobachter wies aber nach, dass der eine (oder mehrere) dieser Kerne von den Samenfäden, der andere vom Keimbläschen des Eies abstamme. Des letzteren als Vorläufer wird zwar gedacht, z. B. von Bütschli; von den Zoospermien meint derselbe indessen nur vermuthungsweise, dass ein Theil ihrer Substanz sich an der Bildung der in Rede stehenden Kerne betheiligen könne.

Für diesen fundamentalen Punkt gebührt O. Hertwig (93) das Verdienst eines ersten völlig bestimmten Ausspruches. Auch E. van Beneden (20, 21) hat gleichzeitig und unabhängig von O. Hertwig sich dahin geäußert, aber seine Auffassung spricht nicht für eine morphologische Continuität zwischen Samenfäden und dem einen der copulirenden Kerne.

O. Hertwig beschreibt in seiner ersten Mittheilung den Vorgang der Eireifung und Befruchtung in der Weise, dass das Keimbläschen durch Contractionen des Eiprotoplasmas an die Dotteroberfläche getrieben werde. Seine Membran löse sich auf, der Inhalt zerfalle und werde vom Dotter resorbirt; der Keimfleck schein unverändert erhalten zu bleiben und zum bleibenden Kerne des nunmehr befruchtungsfähigen Eies zu werden. O. Hertwig schliesst sich also hierin an die vorerwähnten Angaben von Derbès etc. an. Er nennt diesen, seiner damaligen Meinung nach, aus dem Keimfleck hervorgegangenen reducirten Kern den „Eikern“, während er dem früheren Kern den alten Namen „Keimbläschen“ gewahrt wissen will.

Den zweiten Kern, den schon Bütschli und Auerbach sahen und dessen Copulation mit dem ersten Kerne sie beschrieben, sieht nun O. Hertwig — und darin besteht sein hervorragendstes Verdienst in dieser Sache — als den Kopf eines eingedrunge- nen Samenfadens an. Er schliesst dies vorzugsweise aus dem Umstande, dass diese Erscheinung eines zweiten von der Eiperipherie her eindringenden kernähnlichen Gebildes regelmässig wenige Minuten nach der Besamung der Eier auftrate, und ferner daraus, dass er in einigen Fällen direkt von diesem Kerne einen feinen Faden abgehen und über die Dotteroberfläche hinausragen sah.

Endlich beobachtete O. Hertwig, dass die beiden Kerne sich zu einander hin bewegten und sich dicht aneinander legten, und an anderen Präparaten sah er dann wieder nur einen Kern, der aber grösser war als die beiden ebenerwähnten. Er schliesst

daraus, dass beide Kerne, der „Eikern“ und der „Spermakern“, wie er den vom Samenfaden abstammenden Theilkern nennt, mit einander verschmelzen. Den aus dieser Verschmelzung hervorgehenden Kern nennt nun O. Hertwig den „Furchungskern“, denn der letztere ist es, welcher sich bei der alsbald nach diesem Vorgange eintretenden Befruchtung und Eifurchung theilt und zum Stammkern für sämtliche Kerne des sich entwickelnden neuen Organismus wird.

Fast gleichzeitig mit der genannten Arbeit O. Hertwig's erschien die erste Untersuchung E. van Beneden's (20) über diesen Gegenstand. — Eine weitere Mittheilung (21) erfolgte im Jahre 1876. Sie (20) war völlig unabhängig von Hertwig unternommen worden und bezieht sich auf die Eier des Kaninchens, während O. Hertwig Seeigel-Eier verwendet hatte. E. van Beneden sieht auch zwei kernähnliche Gebilde auftreten, die er als „pronucleus central s. femelle“ und als „pronucleus périphérique s. mâle“ bezeichnet. Auch er findet eine Conjugation dieser beiden Pronuclei und sieht darin den Befruchtungsact. (Le premier noyau embryonnaire résulte de l'union de ces deux pronuclei, ce premier noyau est le product d'une véritable conjugaison entre un élément mâle (Pronucleus périphérique) et un élément femelle (Pronucleus central).)

Von O. Hertwig weicht E. van Beneden aber in folgenden Punkten ab:

1. Der Eikern (Pronucleus femelle) ist nicht der übriggebliebene Keimfleck.
2. Ueberhaupt bleibt vom ganzen Keimbläschen kein morphologisches Element mehr erhalten.
3. Der Spermakern (Pronucleus mâle) ist nicht der Kopf des Samenfadens.

Es sind vielmehr die beiden Pronuclei morphologisch neue Bildungen, substantziell aber entsteht der Pronucleus femelle aus der Eimasse; in wie weit etwa die Substanz des Keimbläschens dabei betheilt ist, darüber lässt sich van Beneden in seiner ersten Mittheilung nicht aus. Substantziell ist auch der Samenfaden an der Bildung des Pronucleus périphérique (mâle) betheilt. Van Beneden fand nämlich, dass die Köpfe der Spermatozoen sich immer dicht an die Corticalzone des Eies legen, und dass substantzielle Theile der Spermatozoenköpfe in die Corticalschicht der Eizelle hineingelangen. Da nun der Pronucleus périphérique in dieser Corticalschicht entsteht, so ist van Beneden der Meinung:

„que le pronucleus superficiel se forme au moins partiellement au x dépens de la substance spermatique“.

Van Beneden beobachtete ferner, dass beide Kerne, selbst wenn sie sich berühren, noch deutlich von einander verschieden bleiben. Doch nimmt er, wie erwähnt, eine Verschmelzung (Conjugation) beider Kerne an.

Wie wir sehen, weichen die beiden bewährten Forscher in nicht unwesentlichen Punkten von einander ab und lassen auch noch viele wichtige Fragen unentschieden. O. Hertwig kann sich nicht entschliessen, den Keimfleck ganz bestimmt als den späteren Eikern zu bezeichnen, er hat ferner den Act des Eindringens der Spermatozoen in das Ei und deren continuirliche Umwandlung in die Spermakerne nicht direkt beobachtet, ebensowenig gelang es ihm, den Act der Verschmelzung in flagranti wahrzunehmen; hier müssen bei ihm noch Schlüsse die direkte Beobachtung ersetzen. Aehnlich ergeht es van Beneden; auch bei ihm bleibt der nähere Modus der Bildung der beiden Pronuclei noch unklar, auch er hat nicht den Act der Verschmelzung direkt beobachtet, in der Erkenntniss des spermatischen Elements beim Pronucleus mâle bleibt er hinter O. Hertwig zurück; dagegen hat er richtiger gesehen, was den Keimfleck anlangt, denn Hertwig selbst hat bald darauf seine Meinung, dass der Keimfleck zum Eikern werde, wieder aufgegeben.

Nun, es kann nicht Wunder nehmen, dass solche fundamentale Vorgänge wie das Verhalten der männlichen und weiblichen Kern-Elemente bei ihrer Begegnung in der Eizelle nicht auf einmal und in allen Stücken von einem einzigen Beobachter entdeckt und richtig gestellt werden. Ich stehe nicht an, die Angaben der genannten Forscher zu den wichtigsten zu rechnen, mit denen unsere Wissenschaft überhaupt bereichert worden ist. Das zeigt sich in der mächtigen Anregung, welche sie zu zahlreichen, theils speculativen, theils auf Entdeckung neuer Thatsachen und Bestätigung bzw. Widerlegung früherer Behauptungen gerichteten Arbeiten gegeben haben. Man muss es nur anerkennen, dass sich die genannten Beobachter: Bütschli, Auerbach, O. Hertwig und E. van Beneden nicht haben hinreissen lassen weiter in ihren Speculationen zu gehen, als es ihre äusserst sorgfältig und zahlreich angestellten Beobachtungen gestatteten.

Die eben angedeuteten Lücken wurden später durch O. u. R. Hertwig (96) und E. van Beneden (23—24) selbst, sowie durch

R. Hertwig (94, 95), H. Fol (66, 67), Greeff (80 a), Selenka (186), Mark (131), Calberla (45), Kupffer (117—120), Flemming (57, 61), Hensen (88—90), Giard (78), Weismann (203, 204), Nussbaum (146—148), Carnoy (47, 48), Zacharias (210), Boveri (34—36) u. A. zum Theil ausgefüllt — aber, wie es in den Naturwissenschaften geht: neue Beobachtungen, neue That-sachen schaffen neue Probleme, und gerade das in Rede stehende Gebiet eröffnet uns einen so weiten Horizont, dass mehr und mehr Virchow's Wort (Gesammelte Abhandlungen, p. 737): „Die Entstehung und Entwicklung der Eizelle im mütterlichen Körper, die Uebertragung körperlicher und geistiger Eigenthümlichkeiten des Vaters durch den Samen auf dieselbe berühren alle Fragen, welche der Menschengestalt je über des Menschen Sein aufgeworfen hat“, Geltung gewinnt. —

Es kann hier nicht der Ort sein die Ergebnisse aller dieser einzelnen Arbeiten zu besprechen; nur das mag hervorgehoben werden, dass die ersten bestimmten Angaben bezüglich der Continuität des Hertwig'schen Spermakerns mit dem Kopfe des eingedrungenen Samenfadens sowie die Beobachtung des Actes des Eindringens dieses letzteren selbst Fol¹⁾ zukommen. Jedenfalls sind jetzt alle Autoren, wenn wir A. Schneider (181) ausnehmen, darin einig, dass erstens der Spermakern (Pronucleus mâle van Beneden) morphologisch auf den Kopf, bez. den Kernbestandtheil eines Samenkörpers zurückzuführen ist. Namentlich hat gerade

1) Wenn ich hier Fol als denjenigen nenne, der zuerst und zwar bei Echinodermen die morphologische Continuität zwischen dem frisch eingedrungenen Spermatozoon und dem Spermakern Hertwig's zweifellos nachgewiesen hat, so weiss ich sehr wohl, dass von vielen Beobachtern, z. B. Bischoff (Bestätigung etc., Giessen, 1854), Meissner (Z. für wiss. Zool. VI), Weil (Med. Jahrb., herausgegeben von S. Stricker, 1873, Hensen (Zeitschr. f. Anat. u. Entw.-Geschichte I, 1876), E. van Beneden (Bull. l. c. 1875) bei Säugethieren, Newport (London Philos. Transact. T. 144, 1854) bei Fröschen, Calberla (Zeitschrift f. wiss. Zool. 1877, XXX. Bd.) bei Petromyzon, Nelson (London Phil. Transact. 1852), Meissner (Zeitschrift für rat. Med., 1853, und Zeitschr. f. w. Zool. VI, 1855), Leuckart (Die menschlichen Parasiten, Cap. Nematoden) und A. Schneider (Monographie der Nematoden, 1866) bei Nematoden frühere Angaben über das Eindringen der Spermatozoen in das Ei, oder wenigstens durch die Eihaut hindurch, vorliegen — nicht zu vergessen M. Barry's (Lond. Philos. Transact. 1843) allerersten Fundes von Spermatozoen innerhalb der Dotterhaut von Kanin-

E. van Beneden dies bei *Ascaris megalocephala* in überzeugender Weise dargelegt und den Vorgang des Eindringens am genauesten geschildert. Zweitens ist man darüber einig (Hertwig, Fol, Flemming, Selenka, Platner, E. van Beneden), dass bei niederen Thieren ein einziger Samenfaden zur Befruchtung genügt, ja, dass das Eindringen mehrerer die normale Entwicklung hindert oder stört. (Polyspermie, O. Hertwig.)

Besonders interessant sind in dieser Beziehung die neueren experimentellen Untersuchungen von O. und R. Hertwig (96). Abnorme Befruchtung, gefolgt von anomalen Entwicklungserscheinungen, tritt ein bei Bastardirung und bei Polyspermie. Was die Bastardirung anlangt, so fanden die Brüder Hertwig, dass die Samenfäden, wie sie sich ausdrücken, nicht wählerisch sind, sondern die Tendenz haben, in jedes beliebige Ei jeder anderen Thierspecies einzudringen. Wenn ihnen dies nun nicht gelingt, was ja in den weitaus meisten Fällen bei Bastardirungsversuchen der Fall ist, so müssten, meinen O. und R. Hertwig, die Hindernisse im Ei gelegen sein. Ich glaube, dass von den genannten Forschern hier zu sehr die Eizelle betont wird. Meines Erachtens ist auch die verschiedene Form und Grösse der Spermatozoen in Betracht zu ziehen, worauf bereits His (98) und später C. K. Hoffmann (99) aufmerksam gemacht haben. Die Mannichfaltigkeit der Samenfäden nach Form und Grösse ist ja erstaunlich; mir wenigstens ist kein einziger Fall bekannt, dass die Samenfäden anerkannt verschiedener Thierspecies völlig gleichgestaltet wären, und möchte ich darauf hinweisen, dass man mit Vortheil bei der Frage nach der Bestimmung und Feststellung der Species auch die Form der Samenfäden verwerthen könnte.

Bei der regelrechten Befruchtung innerhalb derselben Species liegen nach O. und R. Hertwig die Gründe, dass normaler Weise nur ein Samenkörper eindringt, einmal in der raschen Bildung einer Art Dotterhaut, wohl veranlasst durch den Reiz des ersten eingedrungenen Spermatozoons (Echinodermen, Fol, Hertwig); es müssen aber auch, da nicht überall eine der-

chen — aber Barry, eben so wenig wie später Keber (Untersuchungen über die Porosität der Körper, Königsberg, 1854) und Bischoff (Bestätigung des von Dr. Newport bei den Batrachiern und Dr. Barry bei den Kaninchen behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei, Giessen, 1854) sahen den Act des Eindringens, noch gelang es den übrigen, zeitlich vor Fol zu nennenden Forschern, über das Schicksal der eingedrungenen Spermatozoen in's Klare zu kommen und die morphologische Continuität des Hertwig'schen Spermakerns mit dem Kopfe, bzw. Kernelemente des Samenkörpers zur Evidenz zu bringen. Fol gebührt auch, wie hier nebenbei bemerkt werden mag, die Entdeckung des von ihm sogenannten „cône d'attraction“ (Empfängnisshügel O. Hertwig), d. h. eines kleinen konischen Vorsprungs, den das Eiprotoplasma dem eindringenden Zoosperm entgegenstreckt

artige bei der Befruchtung sich bildende Hautschieht vorhanden ist, noch andere abweisende Kräfte des Eiprotoplasmas vorhanden sein. Lässt man auf die Eizellen vor der Befruchtung störende oder schwächende Agentien einwirken, wie Chloral, kühlt man die Eier ab oder erwärmt sie über das Normale, chloroformirt man dieselben, so dringen meist mehrere Spermatozoen ein. Bei allen überfruchteten Eiern gestaltet sich, wenn es überhaupt zu einer nachfolgenden Entwicklung kommt, diese letztere anomal. Von Fol ist die Hypothese ausgesprochen worden, dass die Mehrfachbildungen mit der Polyspermie im Zusammenhange stehen möchten. Hier würde sich vielleicht zur Prüfung, die O. Hertwig (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte p. 34) dringend empfiehlt, der von Kleinenberg (105) untersuchte *Lumbricus trapezoides* empfehlen, bei welchem Wurme aus jeder Eizelle sich regelmässig zwei Embryonen entwickeln. Es erscheint übrigens noch verfrüht derartige Hypothesen für weitere Kreise der Thierwelt aufzustellen, denn für mehrere Wirbelthierarten (Batrachier, Neunauge, Forelle) ist es nach den höchst beachtenswerthen und genauen Untersuchungen von Kupffer (117—120) sicher anzunehmen, dass eine physiologische Polyspermie besteht, d. h. dass mehrere Zoospermien in das Ei eindringen, und ihre Substanz mit der des Eies sich mischt. Beim Neunauge z. B. fand Kupffer (117) den Vorgang folgendermassen: Es dringt zuerst ein Spermatozoon mit Kopf und Schwanz in den Dotter ein. In der Nähe dieses bevorzugten Spermatozoons bohren sich noch mehrere andere durch die Eihülle hindurch, treten aber nicht weiter in den Dotter ein, sondern ihre Köpfe quellen zu hyalin erscheinenden tropfenförmigen Gebilden auf, die an der inneren Fläche der Eihaut, zwischen dieser und dem Dotter, zu finden sind. Nunmehr erhebt sich vom Eiprotoplasma aus ein zapfenförmiger Fortsatz (= einem *cône d'attraction*, Fol, s. S. 67 Anm.), gleitet an der inneren Eihautfläche entlang und nimmt dabei die eben erwähnten hyalinen Spermotropfen in sich auf, welche dann in der Substanz des Zapfens sich auflösen. Allerdings, das hebt Kupffer ausdrücklich hervor, entstehen auch in allen diesen Fällen nur zwei Vorkerne die sich zum neuen Kern des befruchteten Eies conjugiren. Auch E. van Beneden sah bei Kaninchen, selbst wenn mehrere Spermatozoen mit der Dotterperipherie verschmolzen waren, stets nur einen männlichen Vorkern, sich bilden, der dann mit dem zweiten, dem weiblichen Vorkern zum „Furchungskern“ verschmilzt. Dieser „Furchungskern“ im Sinne Hertwig's könnte freilich sehr wohl, wie ich meine, Bestandtheile von „mehreren“ Spermatozoen enthalten, aber auch nur von „einem“. Man kennt die Vorgänge bei der Vorkernbildung der Wirbelthiere noch nicht genau. Jedenfalls wird aber durch das Eindringen mehrerer Spermatozoen bei den Wirbelthieren die Entwicklung nicht gestört. Auch bei Wirbellosen haben Selenka (l. c.) und Schneider (l. c.) überfruchtete Eier normal sich entwickeln gesehen.

Ueber einen dritten wichtigen Punkt indessen, über die Verschmelzung, ist man auch heute noch nicht in's Reine gekommen. Es bietet freilich diese „Conjugation“, „Verschmelzung“

der beiden „Kerne“, „Vorkerne“ oder „Pronuclei“, wie wir sie nun nennen mögen, auch nicht geringe Schwierigkeiten dar.

Offenbar haben die ersten Beobachter, Warneck und Auerbach, welche eine Verschmelzung annahmen, sich die Verhältnisse hierbei am meisten dem Sinne des Wortes „verschmelzen“ entsprechend gedacht. Wenigstens lässt Auerbach die verschmolzenen Kerne sich im Protoplasma der Zelle lösen (Karyolysis). Eine solche Vorstellung war auch die natürliche, so lange man von den karyokinetischen Vorgängen nichts wusste und die bei allen Kerntheilungen sich zeigenden Fadenstructuren nicht kannte. Wie verhalten sich nun diese bei der fraglichen Verschmelzung?

Ich habe vorhin (I.) erwähnt, dass bei jedem Kerne, ausser der leicht tingirbaren sogenannten chromatischen Substanz (Chromatin, Flemming), von den Autoren noch die Kernmembran und das sogenannte „Achromatin“, welches im Wesentlichen dem „Kernsaft“ entspricht, unterschieden werden müssen. Ich erwähnte ferner, dass Balbiani und Pfitzner die Zusammensetzung der chromatischen Fäden aus kleinen, nahezu gleich grossen Stückchen, den sogenannten „Mikrosomen“, dargethan haben, und dass bei der Kerntheilung noch zwei weitere Bildungen, die „Polkörperchen“ und eine zweite, in Spindelform angeordnete Fadenfigur, die sogenannte „Kernspindel“, „Spindelfigur“ nebst den „Attractions-sphären“ auftreten. Die Fäden der Spindelfigur unterscheiden sich von den chromatischen Fäden durch ihre geringere Färbefähigkeit, ihre Feinheit und durch ihre charakteristische Anordnung.

Wenn wir nun heutzutage von einer „Verschmelzung“, „Copulation“, „Conjugation“ — oder wie immer wir es nennen wollen — der Kerne sprechen, so darf verlangt werden, dass man das Verhalten der einzelnen hier aufgezählten Bestandtheile des Kernes prüfe, wenn anders wir uns eine klare Vorstellung von dem Vorgange machen wollen. Mit anderen Worten: wir müssen zu ergründen suchen, wie sich bei dem Verschmelzungsacte die chromatischen Fäden, der Kernsaft, die achromatischen Spindelfäden etc. zueinander verhalten, und müssen dabei auch den Mikrosomen Rechnung tragen. Boveri in einer neueren Mittheilung (34) spricht sich in gleichem Sinne aus. Für den Spermakern würde sich die Frage insofern vereinfachen, als Flemming (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII, S. 233 ff.) bei Salamandra nachgewiesen hat, dass nur das Chromatin zum Kopfe des Samenfadens wird. Indessen bedarf diese Angelegenheit offenbar noch weiterer Untersuchungen.

Bevor ich auf das, was man von dem Verschmelzungsacte weiss, genauer eingehe, ist es nun erforderlich, noch eines anderen Actes zu gedenken, der mit dem Befruchtungsvorgange in einer innigen Beziehung zu stehen scheint, ich meine die Bildung der sogenannten „Richtungskörperchen“.

Man versteht unter „Richtungskörperchen“, „Globes polaires“ (Robin) kleine rundliche Gebilde, welche von den völlig ausgebildeten Eizellen meist schon vor der Befruchtung und (in vielen Fällen sicherlich) unabhängig von dem Eintritte der Samenfäden in das Ei, ausgestossen werden. Diese Richtungskörperchen sind von bedeutend geringeren Dimensionen, als die betreffenden Eizellen selbst (s. Figur 14).

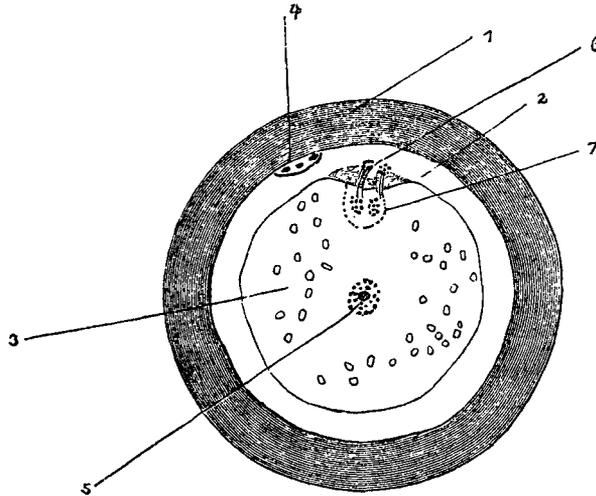


Fig. 14.

Ei von *Ascaris megalocephala* in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers begriffen. (Nach E. van Beneden.)

1) Couche périvitelline externe. 2) Liquor perivitellinus (hier bildet sich später die couche périv. interne). 3) Eidotter (vitellus). 4) Erstes, bereits ausgestossenes Richtungskörperchen mit dunklen Chromatinkörpern. 5) Der Spermakern (pronucleus mâle) aus dem eingedrungenen Zoosperm entstanden. 6) Das in der Ausstossung begriffene zweite Richtungskörperchen; dasselbe zeigt zwei dunkle körnige (Mikrosomen) Chromatinhäufungen und steht durch feine Fäden mit dem Rest des Keimbläschens, dem 7) Eikern (pron. femelle), der auch 2 Chromatinkörper hat, in Verbindung.

Es hat einer langen Reihe von Forschungen bedurft (ich nenne besonders Fr. Müller (141), Robin (173), Bütschli (40—43), Lovén (128), Flemming (63 a), Bellonci (16 a, 16 b), Fol (66, 67), O. Hertwig (93), Hensen (88—90), Oellacher (150), Calberla (45), Kupffer (117—120), Oskar Schultze (182) und E. van Beneden (23),

bis wir über den Vorgang der Bildung der Richtungskörper in's Reine gekommen sind, und noch immer sind nicht alle Punkte aufgeklärt. Ueber ihre physiologische Bedeutung bestehen noch sehr erhebliche Differenzen, und auf diese werde ich später genauer einzugehen haben. Den Namen „Richtungskörperchen“ (eigentlich: „Richtungsblasen“) gab ihnen Fr. Müller deshalb, weil ihre Austrittsstelle zu dem Punkte, wo später die erste Furchung des Eies einzuschneiden beginnt, in Beziehung steht. Wir wissen jetzt, dass diese Körperchen zum Untergange bestimmt sind und dass sie auch nicht durch den Befruchtungsact selbst zum Ausstossen kommen, denn, wie u. A. Hensen nachwies, treten sie bei den Säugethier-Eiern bereits vor dem Eindringen der Zoospermien in das Ei aus, während sich die Eier noch in den Graaf'schen Follikeln befinden. Das Ausstossen der Richtungskörperchen ist also ein Act, der zur vollendeten Ausbildung der Eizelle gehört, einerlei, ob dieselbe dann später befruchtet wird, oder nicht. Ob aber in allen Fällen keine Beziehungen zwischen Eintritt der Spermatozoen und dem Ausstossen der Richtungskörper bestehen, steht noch dahin, denn für die Neunaugen haben Kupffer und Böhm (31) gezeigt, dass ein Körperchen vor, das zweite aber immer erst nach dem Zoosperm-Eintritte ausgestossen wird. Bei *Ascaris megaloccephala* treten beide erst nach dem Eindringen des Spermatozoon aus (E. van Beneden).

Vor Fr. Müller haben schon K. E. v. Baer und dann Dumortier, P. J. van Beneden und Kölliker bei Mollusken die Richtungskörper genannt (vgl. die Citate in dem unter Nro. 131 angeführten Werke von Mark)¹⁾. Dumortier und P. J. van Beneden sahen bei *Limnaeus* und *Limax* zwei Körperchen aus dem Eie austreten, Kölliker bei *Doris* drei, die Dreizahl finden auch Trinchese, Blochmann und Platner (160) bei Mollusken; von den beiden ursprünglich gelieferten Körperchen zerfällt nämlich das eine wieder in zwei. v. Baer hielt den von ihm bei *Anodonta* gesehenen kleinen Körper, der aus dem Dotter, einem kleinen Hügel gleich, unter der Dotterhaut hervorragte, für das gesammte Keimbläschen; Dumortier und P. J. van Beneden sahen ihre Körperchen für Abkömmlinge der Keimbläschen an. Bei Säugethiereiern haben Barry und Bischoff die Körperchen zuerst gesehen, ohne jedoch über ihre Bedeutung in's Klare zu kommen; Bischoff

1) Robin (l. c.) und Platner (d. Arch. 27. Bd.) citiren Carus, der 1828, Bulletin de Férussac, Paris, T. XIV, p. 132 „Sur la rotation de l'embryon dans l'oeuf des mollusques gastéropodes“ die Richtungskörper entdeckt haben soll, Platner lässt es aber zweifelhaft, ob die Entdeckung mit Recht ihm gebührt. Ich konnte mir die betreffende Abhandlung z. Z. nicht verschaffen.

neigt am meisten zu der Deutung Lovén's, der sie für den ausgetretenen Keimfleck hielt. Weitere Abbildungen von Säugethieren (*Vespertilio murinus* und *Lepus cuniculus*) gab dann 1870 E. van Beneden in seinem vorhin angeführten grossen Werke (18). Die Figuren (Taf. XII) zeigen in den bläschenförmigen Körperchen kleine kernähnliche Gebilde. E. van Beneden bezeichnet sie mit dem ihnen von Robin gegebenen Namen „Vésicules s. globules polaires“. Rathke (167), welcher bereits zur selben Zeit, wie Fr. Müller und am selben Orte auf die Richtungskörper zu sprechen kommt, streitet ihnen jede besondere Bedeutung ab, sie seien Tropfen von Dottersubstanz, welche etwa durch Contractionen aus dieser letzteren herausgetrieben wären. Oellacher glaubte beim Hühnerei und Forellenei sich überzeugt zu haben, dass der ganze Kern (Keimbläschen) ausgestossen werde, und dass dieser ausgestossene Kern das Richtungskörperchen darstelle. Schon Purkinje (164), v. Baer (wie erwähnt), Wagner (200), Bischoff (27, 28), Coste (50—52) und Allen Thomson (197) hatten darauf hingewiesen, dass bei völlig entwickelten Eiern das Keimbläschen an die Oberfläche rücke und verschwinde; wie es aber zum Schwinden komme, klärten sie nicht auf. Manche Forscher, wie u. A. van Bambeke (11), haben die Meinung geäussert, dass die Substanz des Keimbläschens im Ei-protoplasma sich vorübergehend fein vertheile (repandre), um sich später unter dem Einflusse der Befruchtung wieder zu einem neuen Kerne zu sammeln. Auerbach (wie erwähnt) dachte an eine wirkliche Lösung der Kernsubstanz. E. van Beneden kommt in seinem genannten Werke über die Eibildung (18), s. besonders p. 239 ff., zu dem Schlusse, dass mit dem Umstande des Unsichtbarwerdens des Keimbläschens noch nicht erwiesen sei, dass es wirklich verschwinde, im Dotter sich auflöse. Es seien wahrscheinlich Veränderungen des Dotters, welche dieses Unsichtbarwerden zur Folge hätten — aber, meint er, es könnten auch ebensogut Veränderungen an Keimbläschen selbst diesen optischen Effect herbeiführen. Wie recht er damit hatte, sollte bald die Folge lehren. Weder an eine Vertheilung, noch Auflösung, noch Ausstossung glaubt A. Brandt (37); er führt vielmehr das scheinbare Schwinden des Keimbläschens auf lebhaft amöboide Bewegungen zurück, welche vor der Befruchtung vom Keimbläschen und Keimfleck ausgeführt würden. Aehnlich äussert sich Schneider (181). Die neueren Untersuchungen von Bütschli, dann Fol, Flemming, Hertwig, zuletzt und besonders ausführlich von E. van Beneden und Oskar Schultze zeigen indessen, dass bei der Bildung der Richtungskörper doch ein Theil des Keimbläschens ausgestossen wird, um eben die Richtungskörperchen zu bilden, und dass bei diesem Prozesse derartige Veränderungen an dem Keimbläschen auftreten, dass dadurch sehr wohl das zeitweilige Unsichtbarwerden erklärt werden kann. O. Hertwig liess Anfangs, wie erwähnt, den grössten Theil des Keimbläschens schwinden und den Keimfleck als neuen Eikern bestehen bleiben, änderte aber später seine Meinung in der ange deuteten Weise. Bütschli zeigte zuerst den Zusammenhang zwischen dem Schwinden des Keimbläschens und dem Auftreten der Richtungskörper, sowie

die Bildung von Spindelfiguren bei der Entstehung der letzteren, so dass damit die jetzt fast allgemein angenommene Auffassung, als sei die Ausstossung der Richtungskörperchen morphologisch als eine karyokinetische Theilung der Eizelle mit sehr ungleich grossen Theilungsproducten anzusehen, ihre erste sichere Begründung erhielt. Diese Ansicht hat dann Carnoy durch die Angabe einer Zellplattenbildung bei dem in Rede stehenden Prozesse unterstützt (s. S. 47 u. 52) — Vgl. über die Geschichte der Richtungskörperchen auch die angezogenen Abhandlungen von Platner und Robin.

Die genauesten Schilderungen des ganzen Vorganges geben O. Hertwig (l. c.) und Fol (l. c.) bei Würmern und Echinodermen, Schneider (l. c.), Nussbaum (l. c.), E. van Beneden (l. c.) bei *Ascaris megalcephala*, Carnoy (l. c.), Zacharias (l. c.) und neuerdings Boveri (36) bei demselben Objecte. Für die Wirbelthiere hat Oskar Schultze (182) bei Amphibien eine eingehende Untersuchung angestellt. Ich theile die Resultate dieser letzteren in Kürze mit, um wenigstens an einem Beispiele den Vorgang zur genaueren Kenntniss zu bringen.

Es werden bei den Amphibien zwei Richtungskörperchen ausgestossen, bei *Rana* das eine vor, das andere nach der Besamung (vgl. die Angaben von Kupffer bei *Petromyzon* s. vorh.). Bei *Rana* sind die beiden Körperchen schon mit der Lupe als kleine weisse Fleckchen oder Körnchen in der als *fovea germinativa* bekannten Vertiefung des Eies zu erkennen. O. Schultze stellte fest, dass sich schon vor der Befruchtung (conform den früheren Angaben von Götte, Oellacher, E. van Beneden, v. Bambeke u. A.) der bei weitem grösste Theil des Keimbläschens, sammt Keimfleck und Membran, im Eidotter „vertheilt“ — dieses dürfte nach der Schilderung des Autors wohl das richtigste Wort sein — damit schwinden allerdings eine grosse Menge der Chromatinbestandtheile, indem sie anfangs in grössere und kleinere Partikel zerfallen und schliesslich unsichtbar werden. Wenn man hier den Ausdruck, „es lösen sich diese Theile im Kernsaft oder im Protoplasma auf“, anwenden will, so dürfte dagegen wohl kaum etwas einzuwenden sein. Da der grösste Theil des „Festen“ des Keimbläschens somit flüssig wird und sich im Eidotter vertheilt, der ja auch zum Theil flüssig ist, so darf man, wie ich meine, wohl sagen, dass der grösste Theil der Kernsubstanz mit der Dottersubstanz sich mische. Alle die älteren Angaben, die

vorhin erwähnt wurden und von „Vertheilung des Keimbläschens im Ei, Auflösung desselben“ sprechen, sind daher bestätigt worden, und scheint mir dies, wie auch O. Schultze hervorhebt, mit Recht ein sehr wichtiger Punkt.

Es wird aber nicht das ganze Keimbläschen in dieser Weise morphologisch zu Grunde gebracht und mit dem Dotter gemischt, ein kleiner Theil erhält sich auch morphologisch und besteht dann, nach Schwund des übrigen, aus einer achromatischen Spindelfigur, mit chromatischen Fäden oder rundlichen Körnern, die zur Spindel gelagert sind, wie bei der karyokinetischen Theilung im Stadium des sog. Muttersterns (Flemming).

Nunmehr tritt eine einfache karyokinetische Theilung dieser Spindel (Richtungsspindel, Bütschli) ein; der eine Theilkern verbleibt in der Eizelle, der andere wird, und zwar mit einem kleinen Theile des Eidotters, als erstes Richtungskörperchen ausgestossen. Dann wandelt sich der im Ei zurückgebliebene Kern abermals in eine Richtungsspindel um (man könnte also von einer primären und secundären Richtungsspindel sprechen), und es wird in derselben Weise das zweite Richtungskörperchen ausgestossen. Zur Veranschaulichung des Vorganges möge man den beigegebenen Holzschnitt (Fig. 14) vergleichen; derselbe bezieht sich zwar nicht auf *Rana*, sondern auf *Ascaris megaloccephala*, kann aber doch zu der voranstehenden Beschreibung verwerthet werden.

Man sieht, dass der ganze Vorgang als karyokinetische Theilung der gesammten Eizelle mit sehr ungleichen Theilproducten — wenigstens was die Zellsubstanz betrifft (s. Flemming Biol. Centralblatt III, Bd. pag. 641) — in der That aufzufassen ist (Hertwig, Fol, Schneider, Nussbaum u. A.), und es haben diese Untersuchungen O. Schultze's gezeigt, dass in allem Wesentlichen der Vorgang bei den Wirbelthieren übereinstimmt mit dem, was wir durch Bütschli, Fol, O. Hertwig, E. van Beneden u. A. von den Wirbellosen kennen gelernt hatten.

Genauere Angaben über die Bildung der Richtungskörper bei Wirbelthieren liegen sonst nicht vor, obgleich dieselben schon von vielen Beobachtern (vgl. einzelnes vorhin erwähnte und die Zusammenstellung bei Oskar Schultze) bei allen Wirbelthierklassen, mit Ausnahme der Vögel und Reptilien, gesehen worden

sind¹⁾. Nur haben Flemming (63 a) und Bellonci (16 a) (bei Säugethier-Eiern), C. K. Hoffmann (bei Knochenfischen) und Böhm (l. c.) bei Petromyzon schon die Richtungsspindeln aufgefunden.

Ueber die Bildung der Richtungskörperchen bei *Ascaris* stellte E. van Beneden (23) eine Reihe neuer und wichtiger Thatsachen fest. Ich rechne hierher: den sicheren Nachweis der Hervorbildung der Spindelfäden aus einem Theile der Kernsubstanz und aus der Kernmembran, die Zusammensetzung der chromatischen Figur aus zwei Gruppen von je vier Chromatinkügelchen, das Hervorgehen dieser 8 Kügelchen aus dem Keimfleck (*Corps germinatif* van Beneden), die Ausstossung von 4 Chromatinkügelchen zur Bildung des ersten Richtungskörpers, die Bildung einer zweiten Richtungsspindel wiederum mit 2 Gruppen chromatischer Kügelchen, die sich wieder so theilen, dass die Hälfte der Kügelchen jeder Gruppe in das zweite Richtungskörperchen, die andere Hälfte in den im Ei zurückbleibenden weiblichen Pronucleus (Eikern, O. Hertwig) übergeht.

In einem wichtigen Punkte nun gibt uns E. van Beneden hier abweichende Ansichten, indem er meint, dass bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens ganze Kernfäden oder Schleifen ausgestossen würden. Auch Carnoy (l. c.) hat diese Ansicht vertreten. Dies ist aber nach Nussbaum's (147, 148), Zacharias' (210), Boveri's (36) und Kultschitzky's (115, 116) Untersuchungen nicht haltbar; es werden immer nur nach vorheriger Spaltung der Segmente oder Chromosomen wie bei einer gewöhnlichen mitotischen Theilung je die Hälfte der secundären Fäden (also Halbfäden) zur Bildung der Richtungskörperchen verwendet. Neuerdings hat van Gehuchten (77) sich wieder für die Angaben Carnoy's ausgesprochen, die, wenn sie auch in anderen Punkten abweichen, doch in dem wesentlichsten, d. h. in der Ausstossung ganzer Chromosomen, mit E. van Beneden's Darstellung übereinstimmen. Carnoy und van Gehuchten dehnen dies auf beide Richtungskörperchen aus. Wären diese Angaben

1) In der von O. Schultze und auch in der von Weismann und Ischikawa (204 a) gegebenen Zusammenstellung fehlen die Selachier. Ich bemerke deshalb, dass Kastschenko in der mir während der Correctur dieses Bogens zugegangenen Nummer des „Anatomischen Anzeigers“ (Nr 16, 1. Juli 1888) die Richtungskörperchen bei verschiedenen Selachier-Spezies beschreibt und zwar meist 2, einmal 1 und einmal 3 an der Zahl.

richtig, so würde in der That die Bildung der Richtungskörperchen nicht mit einer gewöhnlichen Mitose verglichen werden können, wenigstens nicht für Diejenigen, welche in der Spaltung der primären Chromatinelemente (Chromosomen) vor dem Stadium der Metakinese eine wesentliche Phase der mitotischen Theilung erblicken; so hat denn auch E. van Beneden die Sache angesehen. Für Carnoy würde das Fehlen der Spaltung freilich kein Hinderniss sein, da er ja, wie wir angeführt haben, die Flemming'sche Längstheilung nicht als typisch anerkennt. van Gehuchten stützt sich hauptsächlich darauf, dass schon in den jüngsten Eiern von *Ascaris*, sobald der Fadenknäuel sich in Segmente zu theilen beginnt, sofort acht Segmente entstehen, von denen nun 6 nach und nach ausgestossen werden und die bekannten 2 zurückbleiben.

Ich hatte vor Kurzem Gelegenheit die Präparate van Gehuchtens zu sehen; sie zeigten deutlich, wie van Gehuchten es beschrieben und abgebildet hat, dass vor der Ausstossung des ersten Richtungskörpers acht völlig getrennte kurze, leicht gebogene Stäbchen vorhanden sind; vier von diesen Stäbchen werden ausgestossen für das erste Körperchen, zwei für das folgende. Schon in ganz jungen Eiern von *Ascaris* waren diese 8 Stäbchen zu sehen. Ich bin vor der Hand ausser Stande, die Unterschiede, welche zwischen den Präparaten von Kultschitzky, die ich gleichfalls kenne und denen van Gehuchtens bestehen, aufzuklären; allerdings haben Beide mit verschiedenen Verfahren gearbeitet.

E. van Beneden lässt es zweifelhaft, ob auch von dem Ei-protoplasma irgend etwas zu den Richtungskörperchen hinzutrete, Fol, Hertwig und O. Schultze, wie wir gesehen haben, nehmen dies an. Kommt kein Protoplasma hinzu, so können wir den ganzen Process nur einer mitotischen Kerntheilung, nicht aber einer Zelltheilung vergleichen.

Schliesslich sei noch besonders darauf aufmerksam gemacht, dass mit einer Ausnahme, auf die wir nachher zurückkommen werden, überall mindestens zwei Richtungskörper ausgestossen werden¹⁾.

1) Als geschichtliche Notiz möge hier noch Platz finden, dass Bütschli anfangs der Meinung war, es werde die ganze von ihm gefundene und benannte Richtungsspindel ausgestossen. Erst Hertwig und Fol deckten den wahren Sachverhalt, insbesondere bei den Echinodermen, deren Richtungskörper E. van Beneden nachgewiesen hatte, auf.

Halten wir nun die fundamentale Thatsache fest, dass das, was nach Ausstossung der Richtungskörperchen vom Keimbläschen und Keimfleck morphologisch übrig bleibt, der weibliche Pronucleus oder der Eikern Hertwig's ist, welcher zur Verschmelzung mit dem Spermakern bestimmt ist. Es zeigt sich also, dass aus dem ursprünglichen Keimbläschen erhebliche Theile entfernt werden müssen, bevor dasselbe copulationsfähig wird. Am klarsten geht dies wiederum aus den Angaben E. van Beneden's hervor.

Letzterer fand nämlich, wie bemerkt, dass die Ausstossung der Richtungskörperchen bei *Ascaris* ausnahmslos erst dann stattfindet, wann das betreffende Zoosperm schon in den Eidotter eingedrungen ist. Letzteres schiebt sich, obgleich es in unmittelbarer Nähe des Keimbläschens liegt, doch nicht eher zur Vereinigung mit diesem an, als bis die Richtungskörperchen beide ausgestossen sind. Es erscheint also die Bildung dieser letzteren als ein nothwendiges Glied in der Kette der gesammten Befruchtungsvorgänge. Wir werden später sehen, wie man die Bedeutung der Richtungskörperchen aufgefasst hat; kehren wir jetzt erst zur Frage nach den intimeren Vorgängen bei der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkerns zurück.

Die früheren Bearbeiter dieser Frage, mit Ausnahme Fleming's, kommen, wie bemerkt, über den einfachen Begriff der „Verschmelzung“ nicht hinaus, und es wird bei ihnen den einzelnen Bestandtheilen der zu verschmelzenden Kerne keine weitere Rechnung getragen. (So die älteren Angaben O. Hertwig's, Fol's u. A.) Fleming (57) unterscheidet schon genauer zwischen den verschiedenen Substanzen der copulirenden Kerne und beschreibt eingehend den Copulationsvorgang. Ihm zu Folge würde wesentlich das Chromatin des männlichen Vorkerns in den weiblichen Vorkern übergeführt und damit dessen Chromatinvorrath vermehrt. Er hat auch sein Augenmerk auf die helle Substanz gerichtet, welche in Form eines Hofes das Chromatin des männlichen Vorkerns umgiebt und sich auch noch im Augenblicke der Copulation nachweisen lässt; doch gelang es ihm nicht über deren Verbleib in's Reine zu kommen.

Schneider (181), welcher nach H. Munk (143) zuerst den Pferdespulwurm wieder für embryologische Untersuchungen verwendet und empfohlen hat, gelangt für diesen und andere Geschöpfe gar zu dem Ergebnisse, dass überhaupt keine Verschmelzung zwischen einem vom Spermatozoon abzuleitenden männlichen Vorkerne und

einem weiblichen Vorkerne stattfindet, sondern dass das Spermatozoon im Eidotter „wie eine Wolke“ zerflüsse. Er kommt damit wieder auf den älteren Stand der Dinge zurück.

Eberth und Nussbaum unternahmen dann eine Prüfung der Schneider'schen Angaben an Echinodermen und Würmern.

Von Eberth (56) liegt, so viel ich weiss, bis jetzt nur eine kurze Mittheilung vor, die zwar den Verschmelzungsprocess, Schneider gegenüber, wiederum feststellt, uns über das Wesen desselben jedoch nichts Neues giebt. Eberth sah bei Echiniden und einem Spatangus, dass beim Aufeinandertreffen von Eikern und Spermakern die feine Scheidewand zwischen ihnen schwindet, und dass dann beide „verschmelzen“. Hiermit habe sich „eine Mischung des Chromatins und des Achromatins“ der beiden Kerne vollzogen. Der Eikern habe einen Zuwachs von Chromatin und wahrscheinlich auch von Prochromatin (siehe über das letztere Abschnitt I) erhalten, denn man sehe im Furchungskern eine viel grössere Masse von Chromatin-Körnern und -Fäden.

Nussbaum brachte seine erste Mittheilung (149) im August 1883. Er constatirte die Ausstossung zweier Richtungskörperchen und die Umbildung des darnach verbliebenen Restes des Keimbläschens in ein Gebilde von der Form eines ruhenden Kerns, desgleichen die Umbildung des eingedrungenen Samenfadens in einen zweiten Kern der sogenannten „ruhenden Form“. Er stellte nun mit Bestimmtheit wiederum die „Verschmelzung“ dieser beiden Kerngebilde fest, kam aber über die feineren Vorgänge bei dem Verschmelzungsacte ebenfalls nicht weiter als die ersten Entdecker desselben; nur muss erwähnt werden, dass er beim „Furchungskern“, d. h. bei dem aus der Verschmelzung hervorgegangenen Kerne, bereits die Fadenfigur sah. Neben der Verschmelzung der Kerngebilde legt aber Nussbaum, und das sei ausdrücklich hervorgehoben, eben so viel Gewicht auf die Verschmelzung der protoplasmatischen Antheile von Eizelle und Samenkörper. Er sagt darüber in seiner vorläufigen Mittheilung: „Demgemäss ist auch bei *Ascaris megalocephala* die Befruchtung: die Conjugation zweier Zellen, deren Protoplasma mit allen aus ihm hervorgegangenen Bildungen sich vermischt, deren Kerne nach Ausstossung der Richtungskörper sich vereinigen und den Kern des befruchteten Eies darstellen.“ Aehn-

lich fasst er seine Meinung in seinen vorhin citirten beiden nachfolgenden Abhandlungen (147, 148).

Zu einer noch weiter gehenden äusserst wichtigen Folgerung gelangte indessen Nussbaum (149) bei *Leptodera nigrovenosa* (Schneider). Hier sollen sich die beiden Pronuclei, der männliche und der weibliche, bei ihrer Vereinigung in die Längsaxe des Eies einstellen und so der Länge nach mit einander verschmelzen. Die erste Furchung tritt nun aber senkrecht zur Längsaxe des Eies und also auch senkrecht zur Verschmelzungsfläche der beiden Pronuclei ein; es folgt daraus, dass jeder Kern der beiden ersten Furchungskugeln je eine Hälfte des Spermakerns und des weiblichen Kerns enthalten muss. Auf die Wichtigkeit dieser Beobachtung für die Frage nach der Vererbung weist Nussbaum ausdrücklich hin. Alle Zellen unseres Körpers stammen von den beiden ersten Furchungskugeln ab; es liegt ausserordentlich nahe anzunehmen, dass bei der weiteren Theilung der ersten Furchungszellen auch deren Abkömmlinge jede gleich viel weibliche und männliche Kernbestandtheile erhalten, wenn wir auch bei den weiteren Furchungsvorgängen die Vertheilung der beiderlei Kernbestandtheile nicht mehr zu verfolgen im Stande sind.

Viel eingehender und genauer nun, als alle seine Vorgänger, unterrichtet uns E. van Beneden (Recherches sur la fécondation etc. (23) über den Vorgang der befruchtenden Kerncopulation. Die seit 1881 begonnenen¹⁾ Untersuchungen E. van Beneden's über *Ascaris megalocephala* und den Befruchtungsvorgang sind zweifellos gleichzeitig und unabhängig mit den genannten Arbeiten von Nussbaum und den letzten von Schneider unternommen worden. Des Letzteren vollständiges Werk (Breslau 1883) ist indessen die erste Publikation. Nussbaum's vorläufige Mittheilung datirt vom 5. August 1883. E. van Beneden veröffentlichte 1883 seine erste Mittheilung über den Sexualapparat von *Ascaris megalocephala* in den Archives de Biologie Vol. IV; Nussbaum's erste ausführliche Abhandlung erschien im Archiv für mikroskopische Anatomie, Februar 1884, van Beneden's vollständiges Werk im April 1884.

Vorerst stellt E. van Beneden klar, dass das „Eindringen“

1) Nach einer brieflichen Mittheilung E. van Beneden's.

eines Spermatozoons in das Ei, „la pénétration“, noch nicht den Befruchtungsact darstelle. Dieser selbst vollziehe sich erst durch die vollständige Ausbildung der beiden Vorkerne. Mit der Fertigstellung der Vorkerne sei die Befruchtung gegeben.

E. v a n B e n e d e n unterscheidet demgemäss die „Fécondation“, deren kurze Definition wir später geben wollen, von der „Copulation des produits sexuelles“, unter der er das Eindringen eines Spermatozoons in das Ei begreift (p. 128 ff.).

Die eigenthümlich gebauten Spermatozoen von *Ascaris megalocephala* bestehen im Wesentlichen aus einem protoplasmatischen Antheile, der an einem Ende von einer Membran umgeben ist, einem eigenthümlichen glänzenden Körper, und aus einem chromatophilen kernähnlichen Elemente, welches von einer hellen Substanz in Gestalt eines Hofes umsäumt ist. Sie sind im allgemeinen, sobald sie reif geworden sind, kegelförmig. Das dickere Ende ist das vordere, welches auch zuerst in das Ei eindringt und den chromatophilen Körper nebst dessen Hof enthält; der sogenannte glänzende Körper sitzt im Schwanzende des Zoosperms.

V a n B e n e d e n behauptet nun, dass am *Ascaris*-Ei das Eindringen des Samenfadens stets an einer ganz bestimmten Stelle stattfinde. Es sei diese gekennzeichnet durch eine radiärstreifige scheibenförmige Verdickung des Eiprotoplasmas (*Disque polaire*)¹⁾. Die Mitte dieses Discus zeige eine rundliche Oeffnung, durch welche das bewegliche unveränderte Eiprotoplasma in Gestalt eines Pfropfes bis an die Oberfläche des Discus vorrage (*Bouchon d'imprégnation*). An dieser Stelle habe auch die Eimembran, die sonst den Discus mitbedeckt, eine entsprechende Unterbrechung. Das vordere protoplasmatische, nicht von der Membran umhüllte Ende des eindringenden Zoosperms setze sich nun durch diese, eine Mikropyle darstellende Oeffnung fest an den *Bouchon d'imprégnation* an, verbinde sich mit dem letzteren und werde nun durch dessen Retraction in das Innere des Eies hineingezogen. Dabei verschmelze dann die Membran des Samenkörpers, während dessen hinteres zugespitztes Ende durch die Mikropyle hindurchgeht, mit der Eimembran, ziehe sich vom Samenkörper ab und es werde so die Mikropyle verschlossen und eine Barrière gegen das weitere

1) Dem *Disque polaire* vergleichbare Bildungen wies später K u p f f e r beim Forellen-Eie nach, hier aber in der Mehrzahl (120).

Eindringen von Samenfäden gebildet. In 6 Fällen unter vielen tausenden sah E. v a n B e n e d e n zwei Samenkörper eingetreten; wahrscheinlich waren diese bei der Fixation am Bouchon l'imprégnation mit einander verklebt gewesen. Mehr als zwei wurden niemals im Ei gefunden. Die Mikropyle entspricht stets einem der Endpunkte der organischen Axe des Eies.

Ich will hier gleich einschalten, dass O. Z a c h a r i a s in Hirschberg (210), welcher im vorigen Jahre die Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris megalcephala* auf's Neue untersuchte, keine solche bestimmte Mikropyle, weder bei *Ascaris megalcephala* noch bei *Ascaris suilla* finden konnte. Er lässt deshalb die Spermatozoen an beliebigen Stellen eindringen und schreibt ihnen die Fähigkeit zu, dass sie die Dotterhaut aufzulösen im Stande seien. So äusserte sich auch schon früher C a r n o y (48) und v a n G e h u c h t e n (77) bestätigt dies. Es ist in diesem Falle sehr schwer zu erklären, warum dann der Regel nach, wie Z a c h a r i a s bestätigt, immer nur ein Zoosperm seinen Weg in das Ei-Innere findet.

Von dem Augenblicke der Fixation des Samenkörpers am Bouchon d'imprégnation an zeigt derselbe sich stärker lichtbrechend und wird, auch in seinem protoplasmatischen Theile, in auffallender Weise stärker tinctionsfähig. Es ist dies, wie v a n B e n e d e n hervorhebt, ein vortreffliches Mittel, die eindringenden von den bloss angeklebten Samenkörpern zu unterscheiden.

Ich will nun, um die Darstellung der am männlichen Elemente sich vollziehenden Veränderungen nicht zu unterbrechen, diese bis zum sogenannten Copulationsacte schildern, bemerke aber wiederholentlich, dass das eingedrungene Spermatozoon so lange keine bemerkenswerthen Veränderungen zeigt, als nicht die beiden Richtungskörperchen vom Keimbläschen abgestossen sind.

Das Protoplasma des Zoosperms und der glänzende Körper (der Verbleib der Membran wurde bereits angedeutet) trennen sich von dem chromatophilen Körper und dessen hellem Hofe ab und vermischen sich mit dem Eiprotoplasma; mitunter fand v a n B e n e d e n auch Reste des glänzenden Körpers in der sogenannten „perivitellinen Flüssigkeit“, die sich ebenfalls während dieser Vorgänge aus dem Ei abscheidet (vgl. Fig. 14). Das Protoplasma löst sich erst später ab und umgibt noch in Form einer Calotte eine Zeitlang den pronucleus masculinus während dessen Bildung. Was nun aus diesen vom Zoosperm abgestossenen Theilen wird,

ob dieselben einfach als Auswürflinge zu betrachten sind, die vom Ei assimilirt werden (van Beneden gebraucht den Ausdruck „Digestion“) oder ob ihre Mischung mit dem Eiprotoplasma auch ein für die Befruchtung nothwendiger Act ist, das lässt sich zur Zeit nicht entscheiden. Ich komme später noch auf diesen Punkt zurück.

Die vom Zoosperm übrig gebliebenen Theile, das Chromatinkörperchen und die dasselbe umgebende helle Substanz, die van Beneden auch als eine Kernsubstanz ansieht, wandeln sich dann in den männlichen Vorkern um. Das Chromatinkörperchen zeigt sich dabei oft aus zwei distincten Portionen zusammengesetzt. Die Art der Umwandlung wird von E. van Beneden sehr genau beschrieben. Im Wesentlichen sieht man dabei das Chromatinkörperchen zunächst in ein feines Netzgerüst, in welchem später ein einziger verschlungener Faden auftritt, sich umwandeln; der Faden besteht aus einer achromatischen Grundsubstanz und varicös in dieser aufgereihten Chromatinkörnchen; auch bildet sich eine ebenfalls aus kleinen achromatischen Granulis bestehende Hülle um das Ganze. Von dem Hauptfaden aus gehen aber innerhalb der Hülle noch feine zarte Fäden an verschiedenen Stellen ab, die unter sich ein feines Netzwerk bilden. Dies alles ist ausgefüllt mit einer hellen flüssigen Substanz. Da die Masse des sich ausbildenden Pronucleus stetig zunimmt, so muss angenommen werden, dass sie aus dem umgebenden Eiprotoplasma Theile sich assimilirt.

Genau in derselben Weise, wie der Pronucleus masculinus aus dem Kernantheile des Zoosperms, bildet sich nun auch, nach Abstossung der Richtungskörperchen, aus dem Kernreste des Eies der Pronucleus femininus. Dieser Kernrest enthält nach der Abstossung beider Richtungskörperchen nur noch ein Viertel der ursprünglichen chromatischen Substanz des Keimbläschens. Aber auch hier tritt ein, was beim männlichen Pronucleus gesagt wurde, die Substanz des weiblichen Pronucleus wächst während seiner Ausbildung, wahrscheinlich auf Kosten des umgebenden Eiprotoplasmas. E. van Beneden sagt in dieser Beziehung ausdrücklich, *Recherches etc.* l. c. p. 287: „Le but de l'élimination qui se fait dans les globules polaires ne peut donc être de diminuer la quantité de substance chromatique du nucléole de l'oeuf; cette expulsion ne peut être conçue que comme une épuration.“

Eine sehr bemerkenswerthe Thatsache ist die vollständige Gleich-

heit der beiden Pronuclei. Schon E. van Beneden betont dieselbe. Kultschitzky, l. c. gelang es in dieser Beziehung noch einige interessante neue Einzelheiten aufzudecken. So fand er jeden Pronucleus mit einem Kernkörperchen ausgerüstet. In einer Anzahl von Fällen finden sich in jedem Pronucleus zwei Kernkörperchen, selten drei, allemal aber ist die Zahl der Kernkörperchen in den beiden Pronucleis dieselbe.

Die vollständige Gleichheit von Spermakern und Eikern ist von Strasburger (191) auch für manche Phanerogamen nachgewiesen worden. Im Gegensatze dazu fand Platner (160) bei *Arion empiricorum* eine auffallende Ungleichheit.

Aber nicht allein der Kern der Eizelle stösst Elemente ab, sondern auch von dem Protoplasma des Eies sondern sich zur selben Zeit, wann die Richtungskörper austreten, Massen ab, welche in zwei peripheren Schichten um den Rest des Eies abgelagert werden und wie zwei Hüllen um diesen Rest erscheinen (*couches perivitellines*, s. Fig. 14); dieselben nehmen an den weiteren Entwicklungsvorgängen keinen Antheil. E. van Beneden weist darauf hin, dass auch bei anderen Eiern die Absonderung einer ähnlichen Substanz, des *Liquor perivitellinus*, constatirt ist, und vergleicht mit diesem die *Couches perivitellines* des *Ascaris*-Eies.

Wann nun beide Pronuclei aus dem Zoospermreste und dem Keimbläschenreste gebildet worden sind, dann soll nach der Darstellung der Meisten der eigentliche Befruchtungssact, die Verschmelzung der beiden Pronuclei zum Furchungskern vor sich gehen. In der Darstellung dieser sogenannten „Verschmelzung“ weicht aber E. van Beneden völlig von allen übrigen Autoren ab. Ihm zufolge gestaltet sich dieser wichtige Act folgendermaassen: Der varicöse Chromatinfaden beider Pronuclei, die sich inzwischen dicht aneinander gelegt haben, ohne zu verschmelzen, theilt sich (quer) in zwei gleich lange Stücke, die jedes eine ungefähr U-förmige Schlinge bilden. Vor dieser Quertheilung treten an dem varikösen Chromatinfaden noch einige Veränderungen seiner Gestalt und Grösse auf; auch lagert er sich von der Oberfläche, welche er im Beginn einnimmt, mehr in das Centrum der Pronuclei. Wir haben alsdann vier solcher Schlingen (Chromosomen), zwei männliche und zwei weibliche. Dann spaltet sich jede Schlinge der Länge nach in zwei Schwesterfäden, von denen jeder bis in die kleinsten Einzelheiten das getreue Spiegelbild seines Partners ist. Vorher schon

tritt, wie bei der karyokinetischen Theilung jeder gewöhnlichen Zelle, eine Spindelfigur auf, zusammengesetzt aus Fäden, die nach zwei entgegengesetzten Polen (den sphères attractives) zusammenlaufen. Dabei schwinden die Umrissse der bis jetzt noch völlig getrennten beiden Pronuclei. In der Mitte zwischen beiden Polen der Spindelfigur, also am Aequator derselben, liegen die nunmehr (durch die genannte Längsspaltung) auf die Zahl 8 gebrachten chromatischen Fäden, vier männliche und vier weibliche. An den beiden Polen der Spindel zeigt sich das glänzende Polkörperchen und die Polstrahlung. Jetzt rücken die beiden aus je einem primären Faden entstandenen Schwesterfäden auseinander nach den Polen der Spindelfigur hin und zwar so, dass der eine Faden zum Pole a, der andere zum Pole b wandert und auf diese Weise dann zwei männliche Fäden und zwei weibliche zum Pole a, und ebenso zwei männliche und zwei weibliche Fäden zum Pole b gelangen. Dort entsteht aus diesen Fäden wieder die chromatische Substanz je eines Tochterkerns, es folgt zwischen den beiden Tochterkernen die Theilung der Eizelle und damit sind die beiden ersten Furchungskugeln gegeben, deren jede nun gleich viel männliche und gleich viel weibliche Kernelemente enthält. Ich will hier, da es in kurzer Darstellung nicht gut möglich ist, zumal ohne Abbildungen, sich leicht verständlich zu machen, auf die weiteren Angaben E. van Beneden's bezüglich des Verhaltens der chromatischen Schlingen bei der Reconstruirung der Tochterkerne nicht näher eingehen. Nur sei bemerkt, dass von den vier secundären Schlingen, aus denen jeder Tochterkern sich aufbaut — nennen wir sie mit van Beneden: a, b, c und d, — je zwei sich im ruhenden Tochterkern vereinigen, somit zwei Gruppen a b und c d entstehen, dass diese beiden Gruppen aber unabhängig von einander bleiben. Theilt sich nun der Tochterkern aufs neue bei der zweiten Furchung in vier Schlingen — seien es m, n, p, q — so geschieht dies nicht in der Weise, dass etwa die früheren Schlingen a, b, c, d wieder hergestellt würden, dass also $m \text{ etwa} = a$, $n = b$ u. s. f. wäre, sondern so, dass $m = \frac{1}{2} ab$, $n = \frac{1}{2} ab$, $p = \frac{1}{2} cd$, $q = \frac{1}{2} cd$ wird.

Man kann nun nicht durch die Beobachtung entscheiden, ob die Gruppe ab die beiden männlichen Schlingen, cd die beiden weiblichen enthält, oder ob in jeder Gruppe eine männliche mit einer weiblichen Schlinge vereinigt ist, dass also a und c die männ-

lichen, b und d die weiblichen wären. Freilich, meint van Beneden, sei das erstere (a b = männliche, c d = weibliche Schlingen) das wahrscheinlichere, da ja in der befruchteten Eizelle mit getrennten männlichen und weiblichen Pronucleis die Sache so wäre, und man nicht gut annehmen könne, dass die Tochterzellen sich in diesem Punkte anders verhielten wie die Mutterzelle.

Wie wir sehen, handelt es sich nach dieser Darstellung durchaus nicht mehr um einen Verschmelzungsprozess, sicherlich nicht der chromatischen Substanz. Diese wird nur an die beiden, bei der ersten Furchung zu bildenden Tochterkerne gleichmässig vertheilt. Es ist daher auch schwer den Augenblick der eigentlichen Befruchtung nach dieser Darstellung zu fixiren. E. van Beneden verlegt ihn, s. darüber noch w. u., in den Moment, wann die beiden Pronuclei fertig werden. In seine Definition der Befruchtung legt er aber noch etwas Weiteres hinein. Da die Samenzelle nach Abstossung eines Theiles ihrer Elemente etwas anderes ist als vorher, so nennt sie van Beneden nicht mehr Zelle, sondern: „männlicher Gonocyt“, ebenso bezeichnet er die Eizelle nach Abstossung der Richtungskörperchen und der Couches perivitellines als „weiblicher Gonocyt“. Führen wir diese Namen ein, so kann man die Befruchtung mit E. van Beneden definiren als: den Ersatz gewisser, dem weiblichen Gonocytten verloren gegangener Theile durch Theile des männlichen Gonocytten (remplacement par certains éléments dérivés du gonocyte mâle des parties éliminées par l'oeuf lors de la formation des globules polaires et des couches périvitellines, s. l. c. 23, p. 312 und p. 402).

E. van Beneden findet also, wenn auch in anderer Weise, bei *Ascaris megalocephala* denselben wichtigen Vorgang, wie ihn Nussbaum von *Leptodera nigrovenosa* annimmt, d. h. die gleichmässige Vertheilung männlicher und weiblicher Kernelemente auf die beiden ersten Tochterkerne. Hat van Beneden mit seinen Schilderungen Recht, dann würden wir damit einen tiefen Einblick in die Bedeutung der karyokinetischen Erscheinungen gewinnen. Ich habe schon vorhin (I) gegen die absprechenden Meinungen von Fol, Brass und Fraisse, die den Figuren der chromatischen Fäden nur eine untergeordnete Bedeutung vindiciren wollen, meine Bedenken hervorgehoben. Angesichts des von van Bene-

den Vorgebrachten muss man den Erscheinungen und Veränderungen der chromatophilen Substanz die höchste Bedeutung zuschreiben. Van Beneden zieht auch ebenso wie Nussbaum den Schluss, dass diese Vorgänge für die Vererbungsthatsachen ausserordentlich wichtig seien, denn man dürfe annehmen, dass derselbe Vorgang, wie bei der ersten Zelltheilung, sich auch bei allen folgenden vollziehe, dass bei jeder Theilung nämlich die männlichen von den weiblichen chromatophilen Elementen getrennt blieben und sich gleichmässig auf die Tochterzellen vertheilten. Daraus folge dann unmittelbar, dass jede Zelle unseres Körpers männliche und weibliche Elemente enthielte und somit hermaphroditischer Natur sei. Damit würde auch die Meinung von Hensen stimmen, welche bekanntlich (s. Physiologie der Zeugung) dahin geht, dass die Urform der Zeugung die geschlechtliche und nicht die ungeschlechtliche sei.

E. van Beneden geht aber weiter und stellt auch eine sehr ansprechende Hypothese über die Bedeutung der Richtungskörper auf. Ist die Eizelle als hermaphroditischer Körper, wie alle Zellen, mit männlichen Elementen versehen, so muss sie dieselben vor der Befruchtung austossen, um eine neue weibliche Zelle zu werden. In den Richtungskörperchen nun erblickt E. van Beneden die ausgestossenen männlichen Elemente der Ei-Zelle. — Ist diese Anschauung richtig, dann müssen aber auch bei der Bildung der Samenfäden Richtungskörperchen, welche hier die weiblichen Elemente repräsentiren würden, ausgestossen werden. E. van Beneden und Julin (22) haben dies in der That bei *Ascaris megaloccephala* nachgewiesen. Sie betrachten die von ihnen sogenannten „*corpuscules résiduels*“, die bei der Theilung der samenbildenden Zellen abfallen, als die Richtungskörper der Samenfäden. Ich selbst habe früher (s. Renson, *Spermatogénèse*, Arch. de Biologie 1879) die Meinung geäussert, als ob die sog. Nebenkern, die bei der Bildung der Spermatozoen erscheinen, als Aequivalente der Richtungskörper aufzufassen seien. Ich sehe, dass Weismann (Zahl der Richtungskörper l. c. p. 62) derselben Ansicht ist; er möchte indessen den Nebenkern als „ersten Richtungskörper“ auffassen.

Es konnte nicht fehlen, dass eine so bedeutende und unsere bisherigen Vorstellungen vielfach umwälzende Arbeit wie die besprochene, zu Nach-Untersuchungen und Widerspruch herausforderte. Vieles, was E. van Beneden gewonnen hat, kann als ge-

sichertes Eigenthum der Wissenschaft angesehen werden. Die einschneidendste Behauptung indessen, dass es sich bei der Befruchtung nicht um eine *Verschmelzung*, sondern um eine *Vertheilung* der achromatischen Kernsubstanz handle, sowie die daran geknüpften Folgerungen von dem Hermaphroditismus der Zellen und der Bedeutung der Richtungskörperchen, ist lebhaft bekämpft worden. Wenden wir uns zunächst zu den Angaben, welche die von E. van Beneden vorgebrachten Thatsachen bestätigen, so sei zunächst die in Gemeinschaft mit A. Neyt veröffentlichte neuere Arbeit E. van Beneden's (24) selbst hervorgehoben. Für eine verschwindend kleine Anzahl von Fällen wird hier allerdings zugestanden (p. 28), dass eine „fusion“ der beiden pronuclei stattfinde; es wird jedoch mit Recht hervorgehoben, dass dieser Vorgang völlig bedeutungslos sei angesichts der Thatsache, dass man sie nur ganz ausnahmsweise beobachten könne. („Les deux éléments (pronuclei) représentent ensemble un noyau complet, et il est absolument indifferent qu'ils s'accolent et se fondent ou non l'un avec l'autre puisque, chez l'Ascaris, cette fusion n'a pas lieu dans l'immense majorité des oeufs.“.) Weiterhin, p. 36, hebt E. van Beneden ganz richtig die Schwierigkeiten hervor, welche in denjenigen Fällen vorliegen, wo beide Pronuclei dicht aneinander gelagert sind; hier kann es unmöglich sein, zu entscheiden, ob das Chromatin beider Pronuclei irgendwie zusammengeflossen, vereinigt worden ist, oder nicht; es ist natürlich dann aber auch nicht zulässig in solchen Fällen eine stattgehabte wirkliche Verschmelzung zu behaupten. Allen diesen unbestimmt bleibenden Fällen steht immer die grosse Mehrzahl derer gegenüber, in welchen man ganz bestimmt zu keiner Zeit von einer Verschmelzung reden kann.

Boveri (34) spricht sich bezüglich der Verschmelzung ganz im Sinne von E. van Beneden aus; ebenso Kultschitzky (115, 116), dessen Präparate mir vorgelegen haben und dem ich darin völlig zustimmen kann. Wir vermochten nicht einen einzigen Fall von Verschmelzung festzustellen.

Besonders werthvoll erscheint mir, dass auch an einem andern Objekte, bei *Arion empiricorum*, die Angaben van Beneden's in allem Wesentlichen bestätigt werden konnten. Ich lasse deshalb den Inhalt der betreffenden Arbeit von Platner (160), so

weit er sich auf die hier in Rede stehenden Vorgänge bezieht, auszüglich folgen:

Bei Arion findet das Eindringen der lang fadenförmigen Samenkörper an keiner bestimmten Stelle statt. Der Eikern (pronucleus femininus) bleibt an der Austrittsstelle der Richtungskörper (Richtungspol) liegen. Während der Samenfaden sich dem Eikern nähert, entsteht ein heller Hof um die chromatische Substanz des Kopfes; letztere, so wie der Schwanzfaden nehmen an Färbefähigkeit zu, der Faden aber nur, soweit er im Ei liegt, nicht auch das etwa aussen noch vorragende Ende.

Niemals dringen mehrere Samenkörper gleichzeitig ein; gelangt ein solcher später noch in das Ei, nachdem bereits ein Faden vom Ei Besitz genommen hat, so geht der spätere, ohne dass man weitere besondere Veränderungen an ihm wahrnimmt, zu Grunde.

Falls das Spermatozoon eindringt, bevor die Richtungskörper ausgestossen sind, bildet sich aus dem Kopfe ein grosser Spermakern, im anderen Falle nur ein kleiner. Diese Beobachtung O. Hertwig's hier bestätigend, nimmt Platner zur Erklärung derselben mit Hertwig an, dass im ersteren Falle der sich bildende Spermakern noch von dem während der Richtungskörperbildung im Eiprotoplasma sich auflösenden Kernsaft Theile aufnehmen könne.

Der Keimbläschenrest (Eikern) erleidet folgende Umwandlungen: Es treten in ihm eine Anzahl keimfleckähnlicher Körper von unregelmässig eckiger Form auf, die anfangs sich durchweg gleich färben. Ihre Form wird später kugelig und lässt dann jede Kugel drei Stücke erkennen, ein mittleres blasses, welches keinen Farbstoff annimmt, und zwei demselben polar anhängende stark sich färbende Chromatinkügelchen. Jede solche blasser Kugel mit ihren zwei Chromatinkügelchen nennt Platner ein „Karyosoma“.

Es bilden sich nun zwei Astern am Eikern und geht dessen Membran verloren. Um diese Zeit dringt der umgewandelte Spermatozooenkopf, um den ebenfalls ein Aster sichtbar wird, in den membranlosen Eikern ein und verliert dabei seinen Aster. Man könne jetzt, meint Platner, das im Ei vorhandene Kerngebilde, in welchem nunmehr männliche und weibliche Elemente zusammenliegen, als „Furchungskern“ bezeichnen.

Die blassen Bestandtheile der (weiblichen) Karyosomen wandeln sich nun zu den achromatischen Fäden einer Kernspindel um,

während die Chromatinkügelchen sich im Aequator der Kernspindel ansammeln. Gleichzeitig entstehen durch Theilung des hellen Hofes sammt der chromatischen Substanz des Spermakerns z w e i männliche Karyosomen, welche aber vorerst die Veränderungen der weiblichen Karyosomen nicht mitmachen. Alle nachweislich aus dem Protoplasma und dem Nebenkern der Samenbildungszellen (Spermatiden, v. L a V a l e t t e S t. G e o r g e) hervorgegangenen Theile: Faden und ein kleines blasses an der Grenze zwischen Kopf und Faden befindliches Körperchen, werden abgestossen und nach und nach im Protoplasma der Eizelle aufgelöst; also entstehen die beiden männlichen Karyosomen nur aus dem Kernantheile des Samenkörpers.

Die blasse Substanz der männlichen Karyosomen wird nun wahrscheinlich auch zu achromatischen Spindelfäden, während die Chromatinkügelchen sich theilen, so dass wir 8 Kügelchen erhalten, von denen wieder je 2 zu einem Doppelkügelchen verbunden sind. Diese 8 oder (wenn man die Doppelkügelchen rechnet) 4 männlichen chromatischen Elemente gesellen sich den weiblichen Chromatinkügelchen zu und es ordnen sich dann alle vorhandenen Chromatinkügelchen zu einer Aequatorialplatte (Mutterstern) an, indem je vier Kügelchen eine Gruppe bilden. Solcher Gruppen sind — genaue Zählungen waren nicht möglich — 16—20 in der Aequatorialplatte vorhanden. Eine Verschmelzung männlicher und weiblicher Chromatinkügelchen findet dabei nicht statt; Plattner sagt hierüber p. 67 wörtlich: „Auch bei Arion gerathen zwar die aus dem Kopf des Spermatosoms hervorgegangenen beiden Karyosomen anscheinend in die Höhlung des Eikerns, aber zu einer Verschmelzung mit den Bestandtheilen desselben kommt es nicht, vielmehr betheiligen sich männliche und weibliche Kerntheile gesondert an dem Aufbau der Furchungsspindel.“

Jede Vierer-Gruppe verschmilzt nun zu einer grösseren Chromatinkugel (Chromosoma m.). Diese Chromosomen strecken sich sammt der Spindelfigur in die Länge und werden so zu kurzen Stäbchen umgeformt; dann folgt die typische F l e m m i n g'sche Längstheilung der Chromosomen zu je zwei Halbstäbchen, die nun wie bei einer regelrechten Mitose zu beiden Polen auseinanderweichen, um in das Chromatin der beiden ersten Furchungskugeln einzugehen. — Bezüglich der Verschmelzungsfrage stimmen, wie man sieht, die Beobachtungen P l a t n e r's bei Arion sehr gut

mit denen van Beneden's bei *Ascaris* überein; nur ist die auffallende Abweichung hervorzuheben, dass die Masse des männlichen und weiblichen Chromatins so ungleich ist, während bei *Ascaris*, wie ausdrücklich bemerkt wurde, eine völlige Gleichheit besteht.

Carnoy (l. l. c. c.) steht so zu sagen in der Mitte zwischen den Anhängern und Gegnern E. van Beneden's.

In seinen beiden Abhandlungen: „La vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris mégalocéphale*“ und „La vésicule germinative et les globules polaires chez quelques nématodes“, s. die von ihm herausgegebene Zeitschrift: *La cellule*, T. II et III, 1886, kommt er zu dem Ergebnisse, dass in manchen Fällen eine Verschmelzung, also ein wirklicher Furchungskern im Sinne O. Hertwig's zu Stande komme, in manchen jedoch nicht, und dass in diesen Fällen die Furchung beginne, ehe eine Conjugation der Pronuclei stattgefunden habe. Wäre dem so, so würde auch die Verschmelzung keine besondere Bedeutung haben.

Dem gegenüberhalten Nussbaum (148) und O. Zacharias (210) an dem regelmässigen Eintritte einer Verschmelzung fest. Zacharias, welcher gerade den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalocéphala* nach E. van Beneden und Carnoy am eingehendsten verfolgt hat, meint, dass van Beneden das Verschmelzungsstadium übersehen habe. Es kämen bei der genannten Species zwei Fälle vor. Im ersten Falle blieben nach Ausstossung der beiden Richtungskörper von der chromatophilen Substanz des Keimbläschens zwei Chromatinkügelchen übrig, ebensolche zwei Kügelchen zeige der eingedrungene Samenkörper und wird darin van Beneden's Angabe bestätigt. Es treten aber nun je ein männliches und je ein weibliches Kügelchen, nach Bildung einer Membran um dieselben, zu einem kernähnlichen Gebilde zusammen. Dieses zerfalle in eine grosse Menge von Mikrosomen, die sich mit einander derartig vermengen und in einen Fadenknäuel zusammenlegen, dass es unmöglich sei, darin die männlichen und weiblichen Elemente auseinander zu halten. Offenbar sind diese beiden so umgestalteten kernähnlichen Gebilde die beiden Pronuclei E. van Beneden's. Wenn es nunmehr im weiteren Ablaufe der Erscheinungen zur ersten Furchung komme, so trete keine weitere Verschmelzung der chromatischen Fadenknäuel dieser beiden Pronuclei mehr ein. Die Kernmembran um jeden chromatischen Knäuel schwinde, jeder

Knäuel zerfalle in zwei V-förmige Fadenschlingen, jede dieser Schlingen spalte sich durch Längstheilung in zwei Schwesterfäden, die nun vorhandenen 8 Schlingen oder Schleifen ordneten sich zu einem Mutterstern um die inzwischen aufgetretene Spindelfigur, je vier der Schleifen gingen als Bestandtheile je eines der beiden Tochterkerne zu dem einen und dem anderen Pole der Spindelfigur und es folge nun die Zelltheilung. Den Ablauf der Erscheinungen schildert also, wie man sieht, Zacharias, wie van Beneden; nur soll der Letztere übersehen haben, dass in jedem seiner Pronuclei die Verschmelzung zwischen den männlichen und weiblichen Chromatinelementen bereits stattgefunden hatte, als sie ihre Umbildung zu den Fadenstructuren begannen.

Im zweiten Falle läuft der Befruchtungsvorgang nach Zacharias in folgender Weise ab: Entweder werden alle vier chromatischen Befruchtungsgranula (die 2 männlichen und die 2 weiblichen) zusammen in eine gemeinsame Kernmembran eingeschlossen, oder die zwei männlichen für sich und die zwei weiblichen für sich. Sind alle vier zusammen in eine Membran eingeschlossen, dann erfolgt der Zerfall in Mikrosomen und eine Vermengung derselben nebst Ausbildung der Fadenstructur, der vier Schleifen, deren Längstheilung u. s. w., wie eben angegeben. Zacharias betrachtet nun die Vermengung der Mikrosomen, so dass man die männlichen und weiblichen Elemente nicht mehr auseinander halten könne, als den Verschmelzungsact. Werden die zwei männlichen Granula und die zwei weiblichen separat eingeschlossen, dann liegt die Sache so, wie sie van Beneden als ausnahmslose Regel geschildert hat, und muss nun der weitere Ablauf der Dinge die Probe auf das Exempel geben. Zacharias fand nun, dass zwar in der That, wie E. van Beneden angegeben hat, jeder der beiden jetzt geschlechtlich differenzirten Pronuclei sich in der geschilderten Weise fadig ausbilden kann, dann aber tritt nicht, wie es van Beneden schilderte, nur ein einfacher Austausch der Fäden ein, wobei sich die stets wohl unterscheidbaren männlichen von den weiblichen getrennt hielten, sondern beide Pronuclei verschmelzen noch vor der Ausbildung der deutlichen Fadenschlingen, im einfachen Mikrosomenstadium, so dass es bei den weiter ablaufenden Processen nicht mehr möglich ist, die männlichen und weiblichen Elemente auseinander zu halten. — Van Gehuchten hält auch an der Verschmelzung der

männlichen und weiblichen Kernelemente fest, doch glaubt er die erste der von Zacharias beschriebenen Modalitäten nicht zu lassen zu können.

O. und R. Hertwig (96) kommen ebenfalls zu dem Schlusse, dass der Eikern und der Spermakern sich ganz „durchdringen“ müssen, ein einfacher Austausch getrennt bleibender Chromatinfäden im Sinne von Beneden's entspreche nicht den von ihnen beobachteten Verhältnissen. Sie fanden dabei, dass, wenn ein Spermatozoon in ein kernloses, aber noch lebendes Bruchstück des Eiplasmas eindringt, das erstere sich in eine Fadenspindel umwandeln kann. Auch wenn das Zoosperm und der Eikern nicht zur Vereinigung kommen, erlangen sie die Fähigkeit, sich karyokinetisch zu differenciren, sobald sie nur im Eiplasma liegen. O. und R. Hertwig schliessen daraus, dass die Plasmasubstanz der Eizelle, sowie die Substanz der Spermatozoon mit eigenartigen Kräften ausgerüstet sein müssen, die aufeinander wirken, wenn beide Theile in Berührung kommen.

Auch Kölliker (108) theilt verschiedene Bedenken mit, die namentlich darin wurzeln, dass einzelne der Abbildungen E. von Beneden's selbst für eine Verschmelzung sprächen, und dass die Aufrechterhaltung der Trennung von männlicher und weiblicher Kernsubstanz in den auf die ersten folgenden Tochterzellen doch thatsächlich noch nicht nachgewiesen sei.

Eine Verschmelzung lehren uns ferner die wichtigen Beobachtungen A. Schneider's (180). Bei der Conjugation von *Anoplophrya circulans* (Infusorium) erscheinen die beiden Kerne als zwei quer gelegte parallele Stränge, die von der Mitte des einen Individuums zu der des andern ziehen. Nach der Conjugation enthält jedes der beiden Individuen zwei halbe Kerne, d. h. eine Hälfte seines früheren eigenen Kerns und eine Hälfte des Kerns seines Partners. Die beiden Kernhälften sollen nun völlig zu einem neuen Kerne verschmelzen. Eigenthümlich sind die Angaben Schneider's über die Nucleolen, deren jedes der copulirenden Thiere 4 besitzen soll; ob diese auch ausgetauscht werden, liess sich nicht entscheiden, dagegen verschwanden 3 Nucleolen nach der Copulation, nur einer blieb erhalten. — Handelt es sich hier vielleicht um Richtungskörperchen?

Ich muss hervorheben, dass die Anhänger einer „Verschmelzung“ uns bisher noch keine klare Vorstellung von dem, was darunter zu verstehen sei, gegeben haben. Auch der von den Brüdern

Hertwig gebrauchte Ausdruck „Durchdringung“ trägt nicht dazu bei, die Sache zu lichten. Bei allen Beobachtern finden wir erwähnt, dass die chromatophilen männlichen und weiblichen Elemente in „Mikrosomen“ im *Balbani-Pfitzner'schen* Sinne zerfallen. Diejenigen, welche eine „Verschmelzung“ annehmen, können höchstens aussagen, dass eine „Vermengung“ der Mikrosomen untereinander stattfindet, derart, dass es unmöglich sei, die weiblichen von den männlichen bei den Vorgängen zu unterscheiden. In der That kommen wir von den *van Beneden'schen* männlichen und weiblichen Fadenschleifen zu den männlichen und weiblichen Mikrosomen, und wir werden die Frage nach den intimeren Vorgängen der Befruchtung und nach dem Hermaphroditismus der Zellen, wie gesagt, erst dann lösen können, wenn es uns gelingt, durch irgend ein Reagens die männlichen von den weiblichen Mikrosomen zu unterscheiden.

Sehr beachtenswerth sind in dieser Beziehung die neuesten Angaben von *Böhm* (31) aus dem *Kupffer'schen* Laboratorium in München. Ihm zufolge zerfallen bei den Neunaugen der männliche und weibliche Vorkern, die sich nach dem Eindringen der Spermatozoen bilden, in Stücke (*Spermatomeriten-Karyomeriten*). Diese Stücke bilden zunächst zwei noch getrennte Gruppen, wenn auch eng aneinanderliegend, und man kann beiderlei Meriten, die männlichen und die weiblichen, eine Zeit lang mikrochemisch bequem unterscheiden. Jeder Merit besteht aus einer chromatinarmen Hülle und einem darinliegenden chromatinreichen Kern, dem „Mikrosom“. Der definitive Furchungskern — ich citire textuell — entsteht dadurch, dass die Hüllen (Körper) der Karyo- und Spermatomeriten zu einer gleichartigen Masse verschmelzen, in welche die Mikrosomen, die man nun nicht mehr ihrer Abkunft nach auseinanderhalten kann, zu liegen kommen. Aus den Mikrosomen baut sich der chromatische Antheil der karyokinetischen Figur auf. Wir haben hier eine klare Beobachtung von einer Verschmelzung der achromatischen Bestandtheile, aber an den männlichen und weiblichen Mikrosomen ist die Untersuchungstechnik bis jetzt noch gescheitert!

Ganz neue Gesichtspunkte eröffnet eine Arbeit von *Weismann* und *Ischikawa* (204 a), welche mir erst während des Druckes dieser Zeilen zuzuging. Sie fanden, dass bei *Moina* paradoxa der eingedrungene Samenfaden erst mit einer der 4 Furchungszellen, die aus dem zweiten Furchungsacte hervorgehen,

verschmilzt und nicht mit der ganzen noch ungefurchten Eizelle. Bei Sida erfolgt die Copulation auch erst nach der Furchung, aber schon im 2. Zellen-Stadium, bei Daphnia pulex dagegen erst im 8. Zellenstadium. In der ganz kurzen vorläufigen Mittheilung (Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. IV, Heft. 1, 1888) ist nicht näher angegeben, wie die Verschmelzung erfolge, ob nur die Kerngebilde, oder ob auch die zelligen Antheile conjugiren. Verff. vermuthen, dass die aus der Copulation hervorgegangenen Zellen zu Geschlechtszellen werden.

Insofern als es sich bei den Copulationsvorgängen in augenfälliger Weise um Kerngebilde handelt, liegt der Gedanke nahe, das vererbende Princip in den Kernen zu suchen. In der That haben sich Viele nach dem Bekanntwerden der Hertwig-van Beneden'schen Copulationsbeobachtungen rasch entschlossen die Kerne als alleinige Träger der Vererbungssubstrate anzusehen. Hier ist vor Allem O. Hertwig (93) als Begründer dieser Auffassung, dann Kölliker (108) und neuestens Weigert (202) in seinem vortrefflichen Artikel: „Neuere Vererbungstheorien“ zu nennen. Insbesondere hat Kölliker eingehend die Gründe für und wider erörtert, welche bei der Lehre von den Kernen als Vererbungsträgern ins Gewicht fallen. Ich erkenne voll und ganz an, dass für die Kerne schwerwiegende Gründe in Menge vorgebracht werden können, verweise auch auf die Wichtigkeit, welche die Kerne für die Formgestaltung und Regeneration der niederen Organismen haben¹⁾, muss aber dennoch zu bedenken geben, dass ein entscheidender Beweis noch nicht geliefert ist. Dieser wäre erst dann geliefert, wenn wir für eine Spermatozoenart absolut sicher wüssten, dass in ihre Constitution kein Theil des Protoplasmas der betreffenden Bildungszelle übergeht, oder dass, falls auch Protoplasma überginge, dieses nicht mit in den Befruchtungsvorgang einbezogen würde.

Wir sind aber weder mit der Spermatogenese noch mit der Analyse der Befruchtungerscheinungen, selbst wenn ich die schönen Untersuchungen Strasburger's über die Befruchtung der Phanero-

1) Um nur eins zu citiren, nenne ich die schönen Untersuchungen A. Gruber's an Stentor coeruleus (83). Blieb in einem, wenn auch nur sehr kleinen abgeschnittenen Stücke dieses Thieres ein Fragment des Kerns erhalten, so wuchs dies Stück wieder zum vollkommenen normal gestalteten Thiere aus, welches ohne einen Kernantheil nicht der Fall war. Zu gleichem Resultate gelangte Nussbaum (147) bei Gastrostyla vorax, einer Oxytrichine.

gamen, Jena, 1884, mit heranziehe, schon so weit, um das Eine, wie das Andere mit völliger Sicherheit aussagen zu können. Vgl. auch darüber *Flemming's* Aeusserungen (61) und *Pringsheim's* Angaben, Sitzungsber. der K. Preuss. Akd. der Wissenschaften zu Berlin, 1882. 8. Juni.

Nussbaum (l. l. c. c.) fasst die Befruchtung wesentlich noch als eine *Conjugation* von Zellen auf. Ich glaube wenigstens nicht, dass man *Nussbaum* als entschiedenen Verfechter der reinen Kernbefruchtung citiren kann, wie es *Kölliker* thut (*Zeitschr. f. w. Zool.* 42. Bd., p. 516). *E. van Beneden* spricht sich, während er es früher noch etwas zweifelhaft liess, in seiner jüngsten Mittheilung ganz entschieden dahin aus, dass der protoplasmatische Antheil des Spermatozoon bei *Ascaris meg.* keinen Antheil an der Befruchtung habe. („Il résulte avec une absolue certitude de l'étude du développement de l'*Ascaris*, que le corps protoplasmique du Spermatozoïde dégénère et n'intervient pas dans l'édification du corps protoplasmique de la première cellule embryonnaire, que le noyau du zoosperme est le seul élément paternel fourni à l'oeuf fécondé.“) Wenn es aber in der That sich so verhält, wie *E. van Beneden* schildert (s. vorhin), dass der protoplasmatische Antheil des Zoosperms sich im Protoplasma der Eizelle spurlos auflöst, so gesellt sich doch männliches Protoplasma, wenn nicht formell, so doch materiell dem weiblichen Protoplasma hinzu. Sollte dies ganz bedeutungslos sein? Anders läge die Sache, wenn beim Eintritt des Spermatozoon in das Ei der protoplasmatische Bestandtheil des ersteren etwa abgestreift würde und gar nicht mit in das Ei hineingelange. — Auch bei *Platner* finden wir, wie vorhin mitgetheilt, die Angabe, dass die protoplasmatischen Antheile der Spermatozoen mit in das Ei hineingelangen; sie verhalten sich dort conform den von *E. van Beneden* bei *Ascaris* gemachten Angaben, d. h. sie trennen sich völlig von den Kernelementen des Zoosperms los und lösen sich im Eiprotoplasma auf; eine materielle Verschmelzung des beiderseitigen Protoplasma findet also auch hier statt.

J. Frenzel stützt sich, indem er auch dem Protoplasma einen Antheil bei der Befruchtung vindiciren möchte, auf das Vorkommen kernloser niederer Individuen, als welche er besonders die Bacterien ansieht. Ich muss indessen bekennen, dass mir hier *Weigert* mit den Gründen, die er gegen *Frenzel* in dieser Beziehung anführt, völlig im Recht zu sein scheint.

Aber die ganze Frage erhält ein anderes Gesicht, wenn wir die neuesten Bestrebungen, einen anderen Elementarorganismus als die Zelle zu finden, mit in Rechnung ziehen. Dass Zellen und Kerne nicht mehr den Anspruch auf die Benennung „Elementarorganismen“ machen können, das dürfte wohl ausser Zweifel sein. Ich will hier nicht untersuchen, ob B é c h a m p - E s t o r und A l t m a n n mit den von ihnen beschriebenen „Granulis“ im Rechte sind, und ob wir hierin die ächten Elementarorganismen zu suchen haben. Ich will nur auf die ausserordentliche Wichtigkeit hinweisen, welche die von H a n s t e i n (86) zuerst so benannten, von B a l b i a n i und P f i t z n e r in den chromatischen Fäden nachgewiesenen „Mikrosomen“ (s. Thl. 1) für die Karyokinese erlangt haben. Gerade das van Beneden'sche Werk bietet eine Fülle von Belegen dafür. Wenn es nun richtig ist, was auch van Beneden wiederholt hervorhebt, dass die Granula der Kerne mit den Granulis des Protoplasma durch Fäden vereinigt sind, wenn von anderen Beobachtern, wie u. A. L e y d i g (126) und S t r i c k e r (196), auf das Entschiedenste die Continuität zwischen Kern- und Zellplasma-Bestandtheilen hervorgehoben wird, wo bleibt da die Möglichkeit mit dem uns jetzt zu Gebote stehenden Wissen schon solche wichtigen Fragen, wie die nach dem Träger der vererbenden Eigenschaften, entscheiden zu können? Ich erkenne die Berechtigung der darüber aufgestellten Hypothesen gern an, denn gute Hypothesen fördern die Sache; aber wir wollen uns den Schwierigkeiten nicht verschliessen, die immer noch bestehen bleiben und uns die weitere Aussicht, die wir erstreben müssen, damit nicht versperren.

Am meisten Widerspruch hat die Lehre von dem H e r m a p h r o d i t i s m u s der Zellen und der Bedeutung der Richtungskörper als ausgestossene männliche oder weibliche Elemente erfahren. So viel ich weiss, ist diese Lehre zuerst von Ch. S e d g w i c k M i n o t aufgestellt worden. Sie wurde später von B a l f o u r (10) acceptirt.

M i n o t (138) stellt folgende Betrachtung an: Das Ei stösst zu einer gewissen Zeit seiner Existenz die Richtungskörper unter besonderen Erscheinungen (Amphiasterbildungen) ab. In ähnlicher Weise wie die Richtungskörper werden von einer Mutterzelle aus die Samenfäden (resp. deren Bildungszellen) abgestossen und die Mutterzelle, der Eizelle vergleichbar, bleibt zurück; auch hierbei treten Amphiasterbildungen auf. Also bei beiderlei Geschlechtszellen

(Gonoblasten, Minot) dieselben auffallenden Erscheinungen des Auftretens von zweierlei zelligen Elementen unter sehr deutlichen karyokinetischen Processen!

Da nun, sagt Minot, in dem einen Falle die grössere zurückbleibende Zelle, das Ei, weiblich ist, so schliessen wir, dass auch der zurückbleibende Rest der Samenmutterzelle weiblich sei; da ferner die abgestossenen Samenbildungszellen männlich sind, so schliessen wir auf die männliche Natur der Richtungskörperchen. Minot parallelisirt also die Richtungskörper des Eies mit den Spermatozoen und differirt darin mit E. van Beneden, der als Richtungskörper bei der Samenbildung eigenartige Gebilde, die früher erwähnten corps résiduels, angesprochen hat. Zu dem Schlusse vom Hermaphroditismus der Zellen gelangt Minot nun weiter durch die einfache Ueberlegung, dass wir seit Martin Barry bei der Befruchtung die Vereinigung von Ei und Spermatozoon kennen, also die befruchtete Eizelle zweigeschlechtlich sein muss. Von dieser stammen durch Theilung alle übrigen Zellen ab, ergo sind auch diese hermaphroditisch. Die Minot'sche Auffassung ist sicher von Interesse und logisch consequent, doch entbehrt sie zwingender thatsächlicher Grundlagen; sie wird eben aus dem Vorkommen der Richtungskörper einfach erschlossen und für diese sind doch noch eine Reihe anderer Deutungen zulässig. Sind aber E. van Beneden's Beobachtungen richtig gedeutet, dann ist für die doppelgeschlechtliche Natur der beiden ersten Furchungszellen eine feste Unterlage gegeben und damit ein bedeutender Schritt weiter gewonnen. E. van Beneden muss dann zweifellos als der thatsächliche Begründer der Lehre vom Zellenhermaphroditismus gelten¹⁾.

Minot schon sagt sich mit Recht, dass man auf Grund der Lehre von der Bisexualität der Zellen und der Bedeutung der Richtungskörperchen als ausgestossener Samenfaden-Aequivalente annehmen müsse, dass bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern keine Richtungskörperchen zu finden sein

1) Bezüglich des Zellenhermaphroditismus wolle man ferner Sabatier (175) vergleichen. Nach ihm repräsentirt das Keimbläschen das weibliche Element der Eizelle; als männliches sind die Follikelepithelzellen anzusehen, welche nach Sabatier vom Ei abgestossen werden. Die Spermatozoen der von ihm untersuchten Decapoden entstehen in grossen Zellen, den Protospermatoblasten und sind den Epithelzellen der Graaf'schen Bläschen homolog.

dürften. Denn das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei erhält keinen Samenkörper, da es sich ja ohne Befruchtung entwickelt, hat daher sicherlich nicht nöthig, sein männliches Zwitterelement auszustossen. In der That waren auch bis dahin keine Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern gefunden worden.

An dieser Stelle erhielt nun neuerdings durch Weismann und Blochmann die Lehre vom Zellenhermaphroditismus und von der Bedeutung der Richtungskörper als ausgestossener männlicher Elemente den ersten und, man muss sagen, sehr harten Stoss. Weismann und Ischikawa (203, 204) fanden, dass bei verschiedenen parthenogenetisch sich entwickelnden Krebsen, z. B. *Polypemus*, *Oculus*, *Moina paradoxa*, *Daphnia longispina* u. A. sich Richtungskörperchen bilden, und zwar, was als ein sehr merkwürdiges Factum angesehen werden muss, stets nur ein einziges, während, wie wir für die übrigen Geschöpfe hervorgehoben haben, bei diesen stets zwei (selten drei) entstehen. Sehr beachtenswerth sind in dieser Beziehung noch die Erfahrungen von Blochmann (*Biol. Centralbl.* 1887 u. Nro. 30), der feststellte, dass bei den Blattläusen deren parthenogenetisch sich entwickelnde Eier nur ein, die durch Befruchtung sich entwickelnden aber zwei Richtungskörper liefern.

Weismann, dem wir schon eine ganze Reihe ausgezeichneter, äusserst anregender Schriften über allgemein biologische Probleme, namentlich der Artenbildung, der Befruchtung, der Vererbung verdanken¹⁾, hat nun auch nicht gezögert, mit einer anderen Auffassung der Richtungskörper hervorzutreten (Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena, Fischer, 1887).

Ich muss, um die hochinteressante Weismann'sche Deutung der Richtungskörperchen leicht verständlich wiedergeben zu können, ein wenig zurückgreifen auf das unten citirte frühere Werk unseres Autors: „Die Continuität des Keimplasmas u. w.“

Nach Weismann, mit dessen Ansicht in ihrem wesentlichen Grundzuge die Nägeli'sche Lehre (144) vom „Idioplasm“ über-

1) Ueber die Dauer des Lebens, Jena, 1882. — Ueber die Vererbung, Ibid. 1883. — Ueber Leben und Tod, eine biologische Untersuchung, Ibid. 1884. — Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, Ibid. 1885. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie, Ibid. 1886.

einstimmt, müssen als Grundlage aller organischen Zellen — und damit aller organischen Wesen — zwei verschiedene Arten von lebendiger Substanz (Plasma) angenommen werden, die den Zellenleib und den Kern im Wesentlichen zusammensetzen. Die eine Substanz ist die zeugende, formende, dirigirende, vererbende, das sogenannte „Kernplasma“ (entsprechend im Wesentlichen dem Nägeli'schen „Idioplasma“), die andere (Ernährungsplasma) die geformte, ernährende, assimilirende, mechanisch etc. wirksame. Die erstere, das Kernplasma, müssen wir nach den neueren vorhin mitgetheilten Erfahrungen im Kern suchen, die andere wesentlich im Zellenleibe. Weismann denkt sich, dass das Kernplasma gleichsam das ganze Werden der Zellen leite, ihre Theilung, ihre Ausbildung zu einer bestimmten Form veranlasse, während das „Ernährungsplasma“ wesentlich die Aufnahme von neuem Material zur Unterhaltung und zum Wachstum der Zellen zu besorgen habe und zu gleicher Zeit als Muskelplasma, Nervenplasma etc., zu mechanischen und anderen Verrichtungen da sei. Das Kernplasma muss als formgebendes, wesentlich belebendes Element in jeder Zelle zu finden sein. Besonders reichlich ist es in der Eizelle vorhanden, wie dies natürlich ist. Bei der successiven Theilung der Eizelle nun geht es selbstverständlich zu einem gewissen Antheile, indem es durch die Thätigkeit des zweiten, ernährenden Bestandtheiles, des Ernährungsplasmas, stetig wächst, schliesslich in jede Körperzelle über. Weismann denkt sich aber ferner, hiermit an einen zuerst von Nussbaum (146) formulirten Gedanken anknüpfend, dass auch das Kernplasma zwei Modificationen zeige. Die eine als die Urform des Kernplasmas sei nur geschlechtlicher Natur, stehe nur der Zeugung vor; sie finde sich auch nur in den Geschlechtszellen; die zweite gehe aus dieser ersten Art hervor und sei es, welche später die Theilung, das Wachstum und die Formgebung der einzelnen Körperzellen, aber auch der Geschlechtszellen (d. i. Ei und Samenzellen) übernehme; sie habe histogene Eigenschaften, die Urform des Kernplasmas dagegen geschlechtliche, diese letztere sei auch Trägerin der Vererbungserscheinungen.

Haben nun die Ei- und Samenzellen beide Arten des Kernplasmas, die histogene und die sexuelle, so fragt es sich, ob es zweckmässig sei, dass sie auch in dem Augenblicke, wo sie sich zur Befruchtung anschicken, noch diese beiden Arten behalten?

Weismann glaubt diese Frage verneinen zu sollen. Es könne den Befruchtungs- und Entwicklungserscheinungen nur förderlich sein, wenn dann nur die ursprüngliche geschlechtliche Form des Kernplasmas („Keimplasma“ nennt es Weismann im Gegensatze zu dem „histogenen Kernplasma“) vorhanden wäre. Und so werde dann das histogene Plasma der Eizelle als erstes Richtungskörperchen ausgestossen. Dies sei nun begreiflicher Weise auch der Fall bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, und daher müssten wir auch bei ihnen mindestens ein Richtungskörperchen antreffen.

Was nun das zweite Richtungskörperchen betrifft, so kommt Weismann zu folgenden Schlüssen: Wenn bei den geschlechtlich sich entwickelnden Eiern das Sperma zur Eizelle kommt, so bringt es natürlich sein Keimplasma zur Eizelle hinzu. Nennen wir das weibliche Keimplasma, welches in der Eizelle einer einmal angenommenen ersten Generation steckt, a , das hinzukommende männliche = a_1 , so hat die befruchtete Eizelle ein Keimplasma von der Zusammensetzung $a + a_1$. In dieser Zusammensetzung geht das Keimplasma nun in die Geschlechtszellen (Eier und Samenzellen) der Kinder über, die in der nachfolgenden (zweiten) Generation sich entwickeln. Dasselbe würde für eine Spermazelle dieser selben Generation folgen, die, wenn von anderen Eltern stammend, wie wir einmal annehmen wollen, etwa der Plasmaformel $b + b_1$ entspräche. Kommt nun ein Ei mit $a + a_1$ -Plasma zur Befruchtung mit einem Sperma $b + b_1$, so wird also ein Keimplasma der dritten Generation die Zusammensetzung haben: $a + a_1 + b + b_1$. Nehmen wir noch die vierte Generation in der zu einem Eie mit dem Keimplasma von dem Werthe $a + a_1 + b + b_1$ ein Spermatozoon derselben Stufe in der Zusammensetzung seines Keimplasmas, sagen wir einmal von der Formel: $c + c_1 + d + d_1$, käme, so würden die aus dieser Befruchtung hervorgehenden Eizellen und Samenfäden schon ein Keimplasma von der Zusammensetzung: $a + a_1 + b + b_1 + c + c_1 + d + d_1$ haben müssen. Und so ergibt sich leicht, dass, wenn wir auch nur das biblische Alter des Menschengeschlechts gelten lassen wollen, die Ei- und Samenzellen unserer heutigen Menschen eine ansehnliche, geradezu unübersehbare Complication in der Zusammensetzung ihres Keimplasmas haben müssten. Nun kommt aber noch eine andere Erwägung hinzu: In jedem Kern von einer bestimmten Grösse kann offenbar nur eine bestimmte Menge Keimplasma

vorhanden sein. Wenn also das Keimplasma der Mutter der allerersten Generation = a war, das des Vaters = a_1 , wenn demnach das Keimplasma des Kindes die Constitutionsformel $a + a_1$ hat, so müssen wir bezüglich der Menge des letzteren aber sagen, dass es die Formel $\frac{a}{2} + \frac{a_1}{2} = \frac{a + a_1}{2}$ habe, denn sonst würden ja die Generationszellen der betreffenden Kinder doppelt so viel Keimplasma führen, als die ihrer Eltern. In gleicher Weise müssen wir, wenn wir den Massenverhältnissen Rechnung tragen wollen, dem Keimplasma der Geschlechtszellen in der dritten Generation die Formel geben: $\frac{a + a_1 + b + b_1}{4}$. Und so muss mit jeder

weiteren Generation eine weitere Halbierung des überkommenden „Ahnenplasmas“, wie Weismann das von den Vorfahren vererbte Keimplasma nennt, eintreten, d. h. die Masse jedes einzelnen der verschiedenen Ahnenplasmen muss in geometrischer Progression abnehmen. Wenn wir wiederum nur das biblische Alter des Menschengeschlechts zu Grunde legen (5000 Jahre rund) und auf je 100 Jahre 3 Generationen rechnen, so würde der Mengenwerth, welcher von irgend einem Ahnenplasma, z. B. a , in einer heutigen Generation noch vorhanden sein könnte, ausgedrückt werden müssen durch die Formel $\sqrt[150]{a}$, eine Menge, deren Kleinheit gar nicht mehr vorstellbar ist.

Wenn wir auch annehmen, die Ahnenplasmen beständen aus noch so kleinen „Einheiten“, d. h. Körperchen, die nicht mehr theilbar sind, ohne ihre Natur als Vererbungssubstanz zu verlieren, so wären wir sicher schon an dieser Theilungsgrenze angelangt, mit anderen Worten: Die Geschlechtszellen jeder heute lebenden Art von Thieren oder Pflanzen enthalten schon so viel verschiedene Ahnenplasmen, als sie überhaupt aufnehmen können. Wie kann also nun heute noch eine Zeugung mit Vererbung stattfinden, da sich ja, wenn wir die Einheiten nicht mehr reduciren können, jetzt bei jeder Befruchtung die Masse des Keimplasma verdoppeln muss, dies aber wieder nicht annehmbar ist, da ja jeder Kern nur eine bestimmte Menge Keimplasma enthalten kann?

Hier liegt nun nach Weismann's Hypothese die Abhülfe in der Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens. Dadurch wird jedesmal so viel „Ahnenplasma“ eliminirt, als durch die Befruchtung hinzukommt, und wird hiermit das nothwendige Correctiv

gesetzt. Aber es wird zugleich etwas Anderes damit erreicht und erklärt: Das aus einer beliebigen Eizelle eliminierte Ahnenplasma ist nicht immer gleich dem aus einer anderen Eizelle derselben Mutter eliminierten, braucht es wenigstens nicht zu sein. Setzen wir also: bei einer Mutter sei die Formel des Keimplasmas: $a + a_1 + b + b_1 + c + c_1 + d + d_1 + e + e_1 + f + f_1$, es hätten also alle von ihr erzeugten Eier in sich ein Keimplasma dieser Constitution. Es würden bei ihr drei Eier befruchtet, resp. von ihr drei Kinder geboren, und zwar durch ein Sperma, dessen Keimplasmaformel wäre $o + o_1 + p + p_1 + q + q_1$ (es braucht ja nicht gleicher Generation zu sein, wie das der Eier, kann also eine weniger complicirte Zusammensetzung haben). Es könnte dann aus dem ersten Ei ein zweites Richtungskörperchen ausgestossen werden etwa von der Formel: $a + b + c + d + e + f$, bei dem zweiten von der Formel: $a_1 + b_1 + c_1 + d_1 + e_1 + f_1$, bei dem dritten von der Formel: $a + a_1 + c + c_1 + d + d_1$. Dann würden nach der Befruchtung die 3 Eier ein Keimplasma haben zwar gleicher Dignität nach dem Grade der Zusammensetzung:

Eizelle I: $a_1 + b_1 + c_1 + d_1 + e_1 + f_1 + o + o_1 + p + p_1 + q + q_1$,

Eizelle II: $a + b + c + d + e + f + o + o_1 + p + p_1 + q + q_1$,

Eizelle III: $b + b_1 + e + e_1 + f + f_1 + o + o_1 + p + p_1 + q + q_1$, aber, wie man sieht, nicht gleicher Art der Zusammensetzung.

Weismann zieht nun den Schluss, dass sich hiermit vielleicht die individuellen Verschiedenheiten erklären möchten, welche die Kinder eines und desselben Elternpaares erfahrungsgemäss zeigen. Auch an das Verhalten der Zwillinge erinnert er. Es giebt bekanntlich Zwillinge, die sich zum Verwechseln ähneln. Für diese müsste die Entstehung aus einem Ei als wahrscheinlich angenommen werden, während andere Zwillinge, die sich nicht ähneln, wahrscheinlich zwei n gleichzeitig befruchteten Eiern ihr Dasein verdanken.

Der Gedanke Weismann's ist ausserordentlich anregend und gestattet wohl noch mancherlei Anwendungen. Eins soll nochmals hervorgehoben werden: er erklärt, warum bei den parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, denn diese besitzen ja kein Ahnenplasma, und dies ist es ja, welches durch das zweite Richtungskörperchen entfernt wird.

Weismann und vor ihm schon Strasburger und

Hensen (90) haben noch auf eine Schwierigkeit aufmerksam gemacht, die sich der Lehre Minot's, Balfour's und E. van Beneden's als eine unüberwindliche entgegenstellt. Es ist das die einfache Thatsache, von der es Wunder nehmen muss, dass die betreffenden Autoren sie sich nicht entgegengehalten haben, der Vererbung männlicher Ahneneigenschaften durch die Mutter; wie oft z. B. zeigen Kinder Erbstücke ihres Grossvaters mütterlicher Seits! Das wäre nach Minot-Balfour-v. Beneden nicht möglich, denn ihnen zufolge hätte ja die Mutter aus ihren Eizellen alle männlichen Bestandtheile, die ihr von ihrem Vater her überkommen waren, in den Richtungskörperchen ausstossen müssen. Die Vertreter des ursprünglichen Bisexualismus der Eizelle müssten sonst annehmen, dass jedesmal ein kleiner Rest zurückbleibe; dann aber hätte es ja keinen Sinn überhaupt etwas zu eliminiren. Auch findet bei ihrer Theorie das zweite Richtungskörperchen keine befriedigende Erklärung.

Um bezüglich der Richtungskörperchen möglichst vollständig zu sein, will ich noch der älteren Theorien gedenken, welche über ihre Bedeutung aufgestellt worden sind. In der ersten Zeit war man geneigt sie einfach als Excretstoffe zu betrachten, die das Ei abwerfe, um sich vor der Befruchtung möglichst zu reinigen. So früher unter Anderen z. B. O. Hertwig (l. c.), Andere wieder, wie v. Jhering (100) und Kölliker (108) sahen darin ein Mittel, um die Ungleichheiten in der Grösse zwischen Keimbläschen und Spermakopf zu beseitigen.

Whitman (206), dem Flemming (61) sich anschloss, hielt den Process für ein phylogenetisches Ueberbleibsel einer bei unseren Vorfahren früher allgemein vorhanden gewesenen parthenogenetischen Fortpflanzung durch einfache Theilung der Eizellen.

Bütschli's (43) Ansicht, welche neuerdings auch von O. Hertwig in seinem trefflichen Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte als die ihm zusagendste angenommen worden ist, beruht auf Folgendem: Seit langem steht der Satz fest, dass ihrer Entwicklung nach eine Samenanterzelle (Ursamenzelle) völlig gleichwerthig ist einer Ur-Eizelle. Wenn wir auch mit Pflüger (158) annehmen, dass die Ureier sich noch theilen könnten und erst die Producte wiederholter Theilungen die definitiven Eier darstellten, was noch nicht für alle Fälle sicher ist, so ist doch die Zahl der Theilungen einer Ur-Eizelle gering im Verhältnisse zu der Zahl der Theilun-

gen, welche eine Ursamenzelle eingeht, bis die Endproducte schliesslich die Samenfäden werden. Bütschli meint nun in der Ausstossung der Richtungskörper Seitens der Eizelle noch einen Anklang an das Verhalten der gleichwerthigen Ursamenzelle finden zu sollen.

Es wird indessen diese Meinung Bütschli's hinfällig, wenn feststeht, dass auch die Samenbildungszellen Richtungskörper austossen. Dies ist ein Postulat sowohl, wenn wir die Bisexualität der Zellen nach der Fassung E. van Beneden's (nicht nach der Minot's) annehmen, als auch für Weismann's Lehre. Ich habe nun vorhin bereits angegeben, dass E. van Beneden bei *Ascaris megalocephala* Thatsachen beschrieben hat, die sich am einfachsten als eine Ausstossung von Richtungskörperchen bei der Samenfadenbildung deuten lassen.

So haben denn diese anfänglich kaum beachteten Körperchen sich als vielleicht sehr wichtige Dinge herausgestellt, mögen wir nun die Ansicht van Beneden's theilen oder uns zu der von Weismann bekennen. Die Schwierigkeiten, welche sich E. van Beneden's Deutung entgegenstellen, habe ich erwähnt. Ob die Hypothese Weismann's bei weiteren Forschungsergebnissen sich stichhaltig erweisen wird, bleibt abzuwarten. Es mag hier indessen angefügt werden, dass die Annahme zweier Modificationen des Kernplasma's, d. h. eines „Keimplasma's“ und eines „histogenen Kernplasma's“ durch sehr interessante Untersuchungen A. Grubers über den Conjugationsvorgang bei *Paramaecium aurelia* (81) eine wesentliche Unterstützung erhalten hat. Man unterscheidet bei diesen Thieren den Hauptkern und den Nebenkern; nur der letztere betheiligt sich bei der Conjugation. Bei und nach der Conjugation gehen aus dem Nebenkern acht junge Kerne hervor, der Hauptkern zerfällt in zahlreiche kleine Stücke. Vier der jungen Nebenkernabkömmlinge vereinen sich wieder zu dem neuen Nebenkern, die vier andern nehmen die Trümmer des alten Hauptkerns auf und bilden dann durch Verschmelzung den neuen Hauptkern. Die Annahme Gruber's, dass der Nebenkern das Keimplasma, der Hauptkern im Wesentlichen das histogene Kernplasma enthalte, erscheint wohl berechtigt.

Hier ist auch die neuerdings veröffentlichte hochwichtige Beobachtung Boveri's (35) anzuführen, dass bei der fortschreitenden Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala* sich alsbald eine

Verschiedenheit in der Structur der Kerne herausstellt. Schon die beiden ersten Furchungskugeln unterscheiden sich, sobald sie sich zur weiteren Theilung vorbereiten. Die eine Kugel (A) zeigt wieder deutlich die besprochenen vier Chromatinschleifen, die andere (B) nur undeutlich und später lässt sie ihr Chromatin nur in Gestalt von zahlreichen isolirten Körnchen wahrnehmen. Die von der Kugel B in allen Generationen abstammenden Furchungszellen zeigen bei der Theilung nun immer dieses Verhalten, während aus der Kugel A wieder zwei Kugeln mit je vier Schleifen hervorgehen, A_1 u. B_1 . — B_1 verhält sich nun weiterhin wie B, A_1 wie A. Boveri sieht hierin mit Recht eine starke Stütze der Nussbaum-Weismann'schen Lehre von der Besonderheit der Geschlechtszellen, indem er die immer nur in der Einzahl bis höchstens Zweizahl vorhandenen Zellen mit deutlichen Schleifen als die Urformen der „Geschlechtszellen“ ansieht.

Vergegenwärtigen wir uns zum Schlusse noch den Gewinn, den wir für die Lehre von der Befruchtung aus den neu erbrachten Thatsachen schöpfen können, so wird der Fortschritt am besten ersichtlich, wenn wir in aller Kürze die verschiedenen sogenannten Befruchtungstheorien, welche im Laufe der Zeit geäußert worden sind, überblicken.

Immer hat man unter „Befruchtung“ denjenigen Einfluss des männlichen Zeugungsstoffes verstanden, der das weibliche Zeugungssubstrat, die Eizelle, völlig entwicklungsfähig macht. So gefasst, gilt diese Erklärung auch für die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, denn wir erfahren, dass in einer aufeinanderfolgenden Reihe parthenogenetischer Entwicklungen von Zeit zu Zeit einmal ein männlicher Zeugungsstoff eingreifen muss. Es reicht hier offenbar eine einmalige Befruchtung für eine ganze Reihe von Generationen aus.

Wir wissen, dass noch Spallanzani (188) die Lehre von dem befruchtenden Einflusse der „aura seminalis“ zu widerlegen hatte und seit seinen berühmten Untersuchungen stand es fest, dass, um eine Befruchtung zu erzielen, eine unmittelbare materielle Berührung zwischen den weiblichen und männlichen Zeugungsstoffen nothwendig war.

Ein bedeutender Fortschritt wurde nun 1843 mit Martin Barry's berühmter Entdeckung (14) gegeben, dass die Samenfäden ins Innere des Eies eindringen. So war es ersichtlich, dass der be-

fruchtende Einfluss an das Zoosperm geknüpft war; vollends evident wurde dies indessen erst durch die im Vorigen eingehender erörterten Untersuchungen von O. Hertwig, E. van Beneden, Fol, Selenka u. A., dass ein einziges Zoosperm genügt, um die Befruchtung perfect werden zu lassen, ja, dass sogar mehrere eindringende Spermatozoen vom Uebel seien.

Die Wirkung des Spermatozoon auf die Eizelle war allerdings auch nach der Erkenntniss des Eindringens nicht klar geworden; die Einen nahmen eine an sich unverständliche „dynamische“, die Andern eine „chemische“ Einwirkung an, welche ja aber auch wieder an sich nicht näher zu bestimmen war. Die Erfahrung, dass das eingedrungene Spermatozoon zu einem Kerngebilde werde, welches in innige Beziehungen zum Kern der Eizelle zu treten habe, damit die Befruchtung sich vollziehe, bildet den letzten tatsächlichen Fortschritt in unsern Kenntnissen auf diesem Gebiete.

Im Vorigen sind die diesbezüglichen Forschungen eingehend gewürdigt worden und wir haben gesehen, dass dieser Fortschritt sich wesentlich an die Namen O. Hertwig und E. van Beneden knüpft. Beide haben freilich die genannten Beziehungen zum Ei-Kern verschieden dargestellt und demgemäss das Wesen der Befruchtung, so weit wir dasselbe nach den bis heute vorliegenden Thatsachen überhaupt erfassen können, verschieden erklärt. Die Meinung O. Hertwig's können wir als die „Verschmelzungstheorie“, die van Beneden's als die „nucleare Ersatztheorie“ bezeichnen. In der That erblicken O. Hertwig und seine Anhänger in der „materiellen Verschmelzung“ des männlichen und weiblichen Kerngebildes zu einem einzigen Kern, der dann der Kern der befruchteten, nunmehr völlig entwicklungsfähigen Eizelle wird, den wesentlichen Act der Befruchtung.

E. van Beneden legt auf die Verschmelzung kein Gewicht, da er thatsächlich bei *Ascaris megaloccephala* nachweisen konnte, dass in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei diesem Thiere keine Verschmelzung stattfindet. Er gibt ausdrücklich an, dass die Befruchtung perfect sei mit dem Augenblicke, wann aus dem Reste des Keimbläschens und aus dem Kernbestandtheile des eingedrungenen Samenfadens je ein neuer Kern (Pronucleus) entstanden sei. Eine Verschmelzung dieser beiden Kerngebilde sei unnöthig, da sie thatsächlich in so sehr vielen Fällen bei *Ascaris* nicht stattfindet. E. van Beneden hat offenbar völlig Recht die

Verschmelzung als etwas nicht wesentliches zu erklären, wenn sie thatsächlich auch nur bei einem einzigen Geschöpfe nicht vorkommt.

E. v a n B e n e d e n geht aber in der theoretischen Erörterung der Befruchtung noch weiter, indem er die Bildung der Richtungskörperchen mit heranzieht. Mit der Bildung der Richtungskörperchen verliert der ursprüngliche Kern der Eizelle einen Theil seiner Substanz; einen ähnlichen Verlust erleiden die Kerne der Samenbildungszellen, so dass der Kernantheil des fertigen Zoosperms ebenfalls gegenüber dem Kerne der ursprünglichen Samenbildungszelle reducirt ist. Die beiden in der Eizelle zusammen treffenden Kerngebilde sind deshalb, nach E. v a n B e n e d e n, nicht ganz vollkommene Kerne — und darin liegt wohl auch der Grund, wenn ich recht verstanden habe, warum E. v a n B e n e d e n diese Kerngebilde nicht als „nuclei“, sondern als „pronuclei“ bezeichnet hat, — man vergleiche auch, was w. u. über die Zahl der chromatischen Schleifen noch mitgetheilt ist. Indem beide pronuclei der Eizelle einverleibt werden, ergänzen sie einander zu einem ganzen Kern, ohne dass es nöthig ist, dass sie materiell verschmelzen. Beide können vielmehr getrennt in die die erste Furchung begleitende Karyokinese eintreten. So gelangt denn E. v a n B e n e d e n noch zu einer näheren Erklärung der Befruchtung in den von uns vorhin mitgetheilten Worten: „remplacement par certains éléments dérivés du gonocyte mâle des parties éliminées par l'oeuf lors de la formation des globules polaires et des couches périvitellines.“ Ich glaube deshalb die Auffassung E. v a n B e n e d e n's als die „nucleare Ersatztheorie“ bezeichnen zu sollen.

Eine dritte Meinung, die wir kurz als die „reine Nucleartheorie“ benennen können, hat jüngst K u l t s c h i t z k y (115, 116) ausgesprochen. Sie ruht, wie hier ausdrücklich hervorgehoben sein soll, auf den Ergebnissen E. v a n B e n e d e n's, die K u l t s c h i t z k y in allen wesentlichen Dingen zu bestätigen vermochte. K u l t s c h i t z k y adoptirt die Ansicht E. v a n B e n e d e n's, dass die Befruchtung in dem Augenblicke perfect sei, in welchem beide Pronuclei fertig geworden sind. Dem Sinne des Wortes „Befruchtung“, mit dem immer das verstanden wurde, was der männliche Zeugungsstoff an der Eizelle auszuüben hat, entsprechend, zieht es K u l t s c h i t z k y vor zu sagen, die Befruchtung sei mit dem Momente gegeben, wann der „männliche“ Pronucleus fertig gestellt ist.

Die nähere Definition E. van Beneden's, das „remplacement“, schliesst Kultschitzky bei seiner Auffassung des Befruchtungsactes aus. Hierauf komme es nicht an. Die Bedeutung der Richtungskörperchenbildung lässt er ganz bei Seite, wenn es sich um eine Bestimmung dessen handelt, was man „Befruchtung“ zu nennen habe. So glaube ich den Unterschied, der zwischen E. van Beneden's und Kultschitzky's Definitionen besteht, richtig wiedergegeben zu haben. Zweifellos ist in dem E. van Beneden'schen Satze: „die Befruchtung sei vollzogen mit dem Augenblicke der Fertigstellung der beiden Pronuclei“ die Grundlage der Kultschitzky'schen Auffassung des Befruchtungsactes gegeben; nur hat hier der Letztere Halt gemacht, während E. van Beneden noch weiter geht.

Die Erwägungen, welche Kultschitzky bestimmten, bei dem genannten Punkte stehen zu bleiben und nicht noch ein weiteres Element in die Lehre von dem Wesen der Befruchtung aufzunehmen, sind in Kürze folgende: Zunächst gelang es Kultschitzky, wie wir erwähnten, zu zeigen, dass beide Pronuclei bei *Ascaris* regelmässig ein Kernkörperchen ausbilden, womit dargethan wird, dass die Pronuclei morphologisch völlig entwickelte ruhende Kerne sind und man den Namen „Pronuclei“ nicht so verstehen darf, dass ihnen zur Constitution eines Kernes etwas fehle, denn auf ein Mehr oder Weniger von chromatischer oder achromatischer Substanz kommt es ja dabei nicht an. Dann wissen wir, dass der Kern das hauptbestimmende Element für das Leben der Zelle ist und dass er, wenn vielleicht auch nicht der alleinige, so doch der Hauptträger der zu vererbenden Eigenschaften ist. Ist also ein männlicher Kern in die Eizelle eingeführt und wird er zum integrierenden Bestandtheile derselben, so ist damit der männliche Einfluss auf die Eizelle und deren Abkömmling, den Embryo, gesichert; darin, also in der Herstellung und Sicherung dieses Einflusses, liegt nach Kultschitzky das Wesen der Befruchtung; wir hätten dazu eine Verschmelzung nicht nöthig und der „Ersatz“, von dem E. van Beneden spricht, sei zwar thatsächlich vorhanden, könne aber für die Definition der Befruchtung entbehrt werden.

Was die Ersatzlehre E. van Beneden's anlangt, so will ich hier gebührend hervorheben, dass E. van Beneden und A. Neyt in ihrer neuesten Arbeit (24) besonders darauf aufmerksam machen, dass bei den übrigen Körperzellen von *Ascaris* meg. bei

jeder Zelltheilung vier primäre chromatische Elemente (Chromosomen, Schleifen) auftreten, die sich vor der Metakinese durch Längsspaltung auf acht (secundäre) erhöhen, so dass wiederum jedem Tochterkerne vier Schleifen, die für diesen dann wieder die primären Schleifen (Chromosomen) bedeuten, mitgegeben werden. Wie wir gesehen haben, behält aber der pronucleus femininus bei *Ascaris meg.* nur zwei chromatische Schleifen, die für ihn, Angesichts der bevorstehenden weiteren Theilungsvorgänge, den Rang primärer chromatischer Elemente (Chromosomen) haben. Er liefert auch nur diese zwei Schleifen zur ersten Furchung. Genau auf zwei reducirt ist auch die Zahl der Schleifen beim männlichen Vorkern. So ergänzt denn letzterer in der That den weiblichen, da beide zusammen wieder vier Chromosomen haben, zu einem „Ganzkern“, während beide, einzeln genommen, mit Rücksicht auf die Schleifenanzahl, gegenüber den Körperzellen von *Ascaris* nur „Halbkern“ darstellen.

Die drei besprochenen Theorien haben selbstverständlich nur dann Anspruch auf eventuelle volle Geltung, wenn wir in der That das Protoplasma bei dem Befruchtungsacte gänzlich vernachlässigen dürfen (s. Seite 93 u. 94).

Da wir in dem Befruchtungsvorgange einen Process vor uns haben, der den Thieren und Pflanzen gemeinsam ist und in seinem Wesen bei beiden organischen Reichen sicherlich dasselbe bedeutet, so müssen die Forschungen der Botaniker gleicher Weise berücksichtigt werden. Ich lasse hier zum Schlusse daher noch die Ansicht *S t r a s b u r g e r's* folgen, der auf diesem Gebiete wohl die meisten Untersuchungen unter den Botanikern aufzuweisen hat.

In seinem umfassenden Werke (193) gibt *S t r a s b u r g e r* an, dass bei den höheren Pflanzen eine *V e r s c h m e l z u n g* stattfindet. „Spermakern und Eikern legen sich aneinander, die Kernwandungen werden an der Contactstelle aufgelöst und die beiden Kernhöhlen vereinigen sich zu einer einzigen. Man kann feststellen, dass mit diesem Vorgange eine Vermischung des Kernsaftes beider Kernhöhlen verbunden ist, und meist sieht man auch die Nucleolen beider Kerne mit einander verschmelzen“. Gegenüber dieser Aeusserung möchte ich die neuerdings (191) von demselben Autor stark betonte Thatsache, dass in den ruhenden Kernen die Fäden nicht verschmelzen, sondern stets in der Zahl der bei der Theilung aufgetretenen Segmente erhalten bleiben, nicht unerwähnt lassen. Es

spricht dies, wie mir scheint, sehr für E. van Beneden's Meinung, dass eine Verschmelzung nicht erforderlich sei.

Strasburger glaubt nun, dass sich die verschiedenen Auffassungen des Befruchtungsvorganges unter einen Gesichtspunkt bringen liessen, wenn man festhalte, dass die Vereinigung der Kerne, je nach den Objecten, in verschiedenen Entwicklungsstadien erfolge. So finde bei *Ascaris megalcephala* die Vereinigung erst in einem vorgertickten Stadium der Mitose statt, wann die Furchungsspindel sich bilde, bei den Echinodermen dagegen (*Strongylocentrotus*, den die Brüder Hertwig untersuchten) und bei den Pflanzen schon im Ruhezustande. Je nach dem Stadium müssten natürlich auch die äussern Merkmale der Vereinigung verschieden sein. Eine Vereinigung der beiden Kerne zu einer Theilungsfigur trete aber allemal, auch bei *Ascaris* ein. — Strasburger sagt dann, pag. 230 l. c. wörtlich: „Den Befruchtungsvorgang möchte auch ich in die Vereinigung der Fäden vom Spermakern und Eikern verlegen, doch die Weiterentwicklung des Keimkerns von der Vermischung des Products beider Kerne abhängig machen. Aus letzterem Umstande erklärt sich ungezwungen die Copulation der Kernhöhlen, welche ja fast an allen Objecten in der auffälligsten Weise sich vollzieht. — Das Wesen des Kerns liegt ausserdem in den Kernfäden begründet, so dass es bei der Vereinigung von Kernfäden doch stets auf eine Copulation der Kerne hinauskommt, auch wo die beiden Kerne bei ihrer Vereinigung nicht mehr von einer Kernwandung umgeben sind. Daher dürfte es wohl auch in Zukunft bei der Definition bleiben, dass das Wesen der Befruchtung auf der Copulation von Spermakern und Eikern beruht.“

Es ist unmöglich hier alles das anzuführen, was Strasburger sonst noch zu Gunsten seiner Auffassung vorbringt, ich muss da auf seine so wichtigen vielfach citirten Abhandlungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen und „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche“ (193, 191), verweisen. Ich kann mich indessen von der Stichhaltigkeit seiner Argumentation nicht überzeugen. Er sagt selbst, dass das Wesen des Kerns in den Kernfäden begründet sei, und diese Kernfäden vereinigen sich eben bei *Ascaris megalcephala* nicht. Sie kommen zwar vorübergehend in eine Theilungsfigur zusammenzuliegen; aber diese Theilungsfigur beweist eben, dass dann nicht mehr eine einfach befruchtete, sondern eine schon auf dem Wege der Theilung be-

findliche Eizelle vorliegt, in der bereits die beiden Theilungspole sich markirt haben. Wir müssen aber den Befruchtungsact doch vor die beginnende Furchung verlegen. Ich glaube daher mich bezüglich der Verschmelzungsfrage der Auffassung E. van Beneden's und Kultschitzky's anschliessen zu sollen.

Litteratur.

- 1) Altmann, R., „Ueber embryonales Wachsthum“, Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Leipzig, 6. April 1881.
- 2) Altmann, „Studien über die Zelle“ I. Leipzig, 1886.
- 3) Arnold, J., a) „Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes“, Virchows Arch. f. pathol. Anat., 1883. Bd. 93. — b) „Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weissen Blutkörperchen“, Ebend. 1884, Bd. 97. — c) „Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen“, Ebend. Bd. 98.
- 4) Arnold, Jul., a) „Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen“. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXX. p. 205 ff. 1887. b) „Weitere Mittheilungen über Kern- und Zelltheilungen in der Milz; zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der von der typischen Mitose abweichenden Kerntheilungsvorgänge“. Ebend. 31. Bd., S. 541, 1888.
- 5) Auerbach, L., „Organologische Studien“. Breslau, 1874.
- 6) v. Baer, K. E., „Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Thiere“. Froriepe's „Neue Notizen“, Bd. 39, S. 38.
- 7) v. Baer, K. E., „Untersuchungen über die Entwicklungsgesch. der Fische“, 1835. — „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere“, Bd. II. Königsberg i. Pr., 1837.
- 8) Balbiani, E. G., „Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire“. Compt. rend. 30. Octob. 1876.
- 9) Balbiani, E. G., „Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus“. Zoolog. Anzeiger 1881, N. N. 99 u. 100.
- 10) Balfour, „Handbuch der vergleichenden Embryologie“, übersetzt von van Vetter, Jena 1880—81.
- 11) van Bambeke, Ch., „Premières effets de la fécondation“. Compt. rend. l'Acad. Sc. de Paris T. LXXIV, Nro. 16, 1872.
- 12) van Bambeke, Ch., „Des deformations artificielles du noyau“, Arch. de Biologie T. VIII, p. 349, 1887.
- 13) Barry, M., „On the first changes consequent on fecondation in the Mammiferous ovum“. Report Brit. Assoc. for the advanc. of Sc. 10 Meeting 1840 (1841).
- 14) Barry, M., „Spermatozoa observed within the the Mammiferous ovum“, London, Philosoph. Transact. 1843, p. 33.

15) Baum, H., „Zur Lehre von der Structur und der Physiologie der Leberzellen“, Bericht über das Veterinärwesen im Königreich Sachsen f. d. Jahr 1884. (Mittheilungen aus dem physiol. und histol. Laboratorium von Prof. Dr. Ellenberger.)

16) Baumgarten, „Zur Lehre von der sogen. Organisation des Thrombus“, Virchows Arch. f. pathol. Anat. Bd. 78, 1879.

16 a) Bellonci, G., „Intorno al modo di genesi die un globulo polare nell' ovulo ovarico di alcuni mammiferi“ — „Intorno ad un principio di segmentazione e ad alcuni fenomeni degenerativi degli ovuli ovarici del topo e della cavia“. Memorie della R. Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna T. VI, 1885, p. 363.

16 b) Bellonci, G., „Intorno alla cariocinesi nella segmentazione dell' ovo di Axolotl“. Atti della R. Accad. dei Lincei. Ser. III, Vol. 19, 1885.

17) Beltzow, A., „Untersuchungen über die Entwicklung und Regeneration der Sehnen“. Arch. f. mikrosk. Anat. 22. Bd. S. 714.

18) E. van Beneden, „Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf“. Mémoire couronné de l'Académie royale des Sciences de Belgique, Bruxelles, 1870. 4.

19) E. van Beneden, „Recherches sur les Dicyémides“, Bullet. Acad. royale de Belgique, 1876.

20) E. van Beneden, „La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin“. Communication préliminaire; Bull. de l'Acad. royale de Belgique 2me Sér. T. XL, Nro. 12, 1875.

21) E. van Beneden, „Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire“. Ibid. T. XLI, Janvier, 1876.

22) E. van Beneden et Julin: „La Spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale“. Bull. Ac. r. Belg. Sér. III, T. 7, 1884.

23) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire“, Gand, Leipzig et Paris, 1883 — v. a. Archives de Biologie, 1884.

24) E. van Beneden et A. Neyt, „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale“. Bulletins de l'Acad. royale de Belgique, 3me Série, T. XIV, Nro. 8, 1887.

25) Berggrün, „Ein Beitrag zur Lehre von der Kernvermehrung“, Medic. Jahrbücher, herausg. von der Gesellsch. der Aerzte in Wien, 1887.

26) Biondi, D., „Die Entwicklung der Spermatozoiden“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25, S. 594.

27) Bischoff, Th., „Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies“. Braunschweig, 1842. 4. Fr. Vieweg.

28) Bischoff, Th., „Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies“. Braunschweig, 1845. 4. Fr. Vieweg.

29) Bizzozero u. Vassale, „Ueber die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren“. Virchows Arch. f. pathol. Anat., 1887. Bd. 110, p. 155.

30) Blochmann, „Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern“. *Morph. Jahrbuch* Bd. 12. S. 544.

31) Böhm, „Ueber die Befruchtung des Neunaugen-Eies“. *Sitzgsb. d. math.-phys. Klasse d. K. Bayr. Akad. d. Wissensch. zu München*, 1887. Febr.

32) Bolles Lee, A., „La spermatogénèse chez les Chétognathes“. *La Cellule*, T. IV, 1887. p. 107.

33) Bolles Lee, A., „La spermatogénèse chez les Némertiens“, *Recueil zool. Suisse*, T. IV. Nro. 3, 1887. p. 409.

34) Boveri, Th., „Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*“. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphol. u. Physiol.*, München, 1887. S. 71.

35) Boveri, Th., „Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megaloccephala*“. *Anatom. Anzeiger*, 1887. Nro. 22. S. 688.

36) Boveri, Th., „Zellenstudien“, Hft. I, „Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megaloccephala* und *Ascaris lumbricoides*“. *Jenaische Zeitschrift für Med. und Naturwissensch.* 21. Band, 1887.

37) Brandt, A., „Bemerkungen über die Eifurchung und die Betheiligung des Keimbläschens an derselben“. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 28, S. 587, 1877.

38) Brass, A., „Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle“. *Zool. Anzeiger*, 1883. S. 681, Nro. 156.

39) Brass, A., „Biologische Studien“, Halle, 1883.

40) Bütschli, O., „Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden“, *Nova Acta Acad. Caes. Leopold.* Bd. XXXVI, 1873.

41) Bütschli, „Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungs-Vorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken“. *Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie* 1875, XXV. Bd. p. 201.

42) Bütschli, O., „Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung“. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.* Bd. XXV. S. 426, 1875.

43) Bütschli, „Studien über die ersten Entwicklungs-Vorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien“. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforsch. Gesellschaft*, Bd. X, 1876. S. 213 ff.

44) Bütschli, O., „Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der *Noctiluca*“, *Morphol. Jahrbuch* X, p. 529, 1885.

45) Calberla, E., „Der Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri*“. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 30. S. 436. 1878.

46) Carnoy, „La cellule“, *Recueil de Cytologie et d'histologie générale*, publié par J. B. Carnoy, G. Gilson et J. Denys, T. I—IV (so weit erschienen), Louvain, Gand et Lierre, 1884—1888.

47) Carnoy, J. B., „La Cytodiérèse chez les arthropodes“. *La Cellule*, T. I, S. 191, 1884. — „La Cytodiérèse de l'oëuf: La vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris mégalocéphale*“. *Ibid.* T. II, S. 1.

48) Carnoy, J. B., „La cytodierèse de l'oeuf chez quelques Nématodes“. La Cellule, T. III. 1886. — „Conférence à la société belge de Microscopie: Les Globules polaires de l'Ascaris clavata — Normalité des figures cinétiques — Variations des cinèses; Terminologie concernant la division. — Réponse à Flemming“. La Cellule, T. III. 1887.

49) Cornil, „Sur un procédé de division indirecte des cellules par trois dans les tumeurs“. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. T. CIII. 1887, v. a. Archives de Physiologie 1886, Nro. 7, und 1887. XIX, p. 46.

50) Coste, P., „Note sur les développements primitifs. Formation de l'oeuf. Vésicule ovigène et germinative“. Compt. r. Ac. Sc. Paris, T. 42, 1856. S. 1024.

51) Coste, P., „Rech. sur la génération des mammifères“, Paris, 1834.

52) Coste, P., a) „Études ovologiques pour servir à l'histoire de l'oeuf dans l'ovaire.“ Ann. franc. et étrang. d'Anatomie. T. 2. 1838. — b) „Recherches microscopiques sur le contenu de la vésicule du germe envisagé dans toutes les classes de la série animale“. Compt. r. Acad. de Paris, 1841, T. 12. p. 722. L'Institut, Vol. 9, 1841, Nro. 384, p. 151. — c) „Histoire générale et particulière du développement des corps organisés“. 3 Voll., Paris, 1848—1850, Masson.

53) Denys, J., „La cytodierèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moëlle des os“. La Cellule, T. II, S. 245. 1886.

54) Denys, J., „Quelques remarques sur la division des cellules géantes de la moëlle des os d'après les travaux de Arnold, Werner, Löwit et Cornil“, Anatom. Anzeiger, 1. März 1888.

55) Derbès, „Observations sur le mécanisme et les phénomènes qui accompagnent la formation de l'embryon chez l'oursin comestible“. Ann. des Sc. natur., Zool., T. VIII, 1847, S. 83.

56) Eberth, C. J., „Die Befruchtung des thierischen Eies nach Untersuchungen am Echinidenei“. Fortschritte der Medicin Nro. 14. 1884.

57) Flemming, W., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. „Ueber den Befruchtungsvorgang“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20. S. 1. 1881.

58) Flemming, W., „Zellsubstanz, Kern u. Zelltheilung“, Leipz. 1882.

59) Flemming, W., „Zur Kenntniss der Regeneration der Epidermis beim Säugethier“, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, 1884, S. 141.

60) Flemming, W., „Studien über die Regeneration der Gewebe“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1884. S. 50 u. 338.

61) Flemming, W., „Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Theilung der thierischen Eizelle“. Biologisches Centralbl. III. Bd. Nro. 21. 1884. S. 641.

61 a) Flemming, W., „Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel“. Arch. f. Anat. und Physiol. (His - Braune - Du Bois - Reymond) Anat. Abth. 1885, S. 223.

62) Flemming, W., „Zur Orientirung über die Bezeichnung der

verschiedenen Formen von Zell- und Kerntheilung. Zool. Anzeiger, 1886, Nro. 216.

63) Flemming, W., „Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle“, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, S. 389, 1887.

64) Fol, H., „Die erste Entwicklung des Geryoniden-Eies“. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissenschaften, 1873, Bd. VII.

65) Fol, H., „Sur le développement des Pteropodes“. Arch. de Zoologie par Lacaze-Duthiers, 1875. T. IV.

66) Fol, H., „Sur les phénomènes intimes de la fécondation“, Compt. rend. de l'Acad. de Paris, T. 84, 1877. — Ebend. S. 357. — Ebend. S. 659. — Ebend. T. 85, S. 233 und 625.

67) Fol, H., „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux“. Mémoires de la Soc. de physique et d'hist. natur. de Genève, 1879. T. XXVI.

68) Fol, H., „Actualités histogéniques“. Revue médicale de la Suisse romande, IV. année. Nro. 2, 15. Févr. 1884.

69) Fraisse, „Brass und die Epithelregeneration“. Zool. Anzeiger, 1883. Nro. 156, S. 683.

70) Fraisse, „Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien“. Kassel u. Berlin, 1885.

71) Frenzel, J., „Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration“, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 25, 1885, S. 137. — „Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration“. Ebend. Bd. 26, 1886, S. 229.

72) Frenzel, J., „Das Idioplasma und die Kernsubstanz. Ein kritischer Beitrag zur Frage nach dem Vererbungsstoff“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886, S. 73.

73) Frommann, C., „Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen“. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. XVII, p. 1—346, 1884.

74) Fütterer, „Ueber karyokinetische Vorgänge in einem Riesenzellensarkom (Epulis)“. Sitzungsber. der physikal.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1887, S. 63.

75) Gegenbaur, K., „Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren)“. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. V, 1854, S. 285 (speciell S. 331 ff.).

76) Gegenbaur, K., „Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte dieser Thiere“. Leipzig, 1855, 4., W. Engelmann. (S. 66 und 180.)

77) van Gehuchten, „Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala“. Anatom. Anzeiger, 1887, Nro. 25.

78) Giard, A., „Notes sur les premiers phénomènes du développement de l'Oursin“. Compt. rend. de l'Acad. des Scienc. de Paris, 1877, T. 84, S. 720. — Ibid. T. 85, S. 408.

- 79) Gilson, „Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes“. „La Cellule“, T. I, S. 1, 1884. T. II, S. 83, 1886. T. IV, S. 1, 1887.
- 80) G ö t t e, A., „Entwicklungsgeschichte der Unke“. Leipz., Voss, 1879.
- 80 a) Greeff, R., „Ueber den Bau u. die Entwicklung der Echinodermen“, V. Mittheil., Sitzungsab. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg, 1876, Nro. 5 — Ebend. VI. Mitth., 1879, Nr. 4.
- 81) Gr u b e r, A., „Ueber die Bedeutung der Conjugation bei den Infusorien“. Berichte d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. II, Heft I, S. 31; Heft II, S. 7; Heft III, S. 98.
- 82) Gr u b e r, A., „Der Theilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*“. Ztschr. f. wiss. Zoologie, 35. Bd. 1881, S. 431. — „Die Theilung der monothalamen Rhizopoden“. Ebd. 36. Bd. 1882, S. 104. — „Untersuchungen über einige Protozoen“. Ebd. 38. Bd. 1883, S. 45. — „Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen“. Ebd. 40. Bd. 1884, S. 121. — „Studien über Amöben“. Ebd. 41. Bd. 1885, S. 186.
- 83) Gr u b e r, A., „Ueber künstliche Theilung bei Infusorien“. Biolog. Centralbl. IV. Bd. S. 717, Nro. 23. — Ebd. V. Bd. Nro. 5.
- 84) Gu i g n a r d, „Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire“. Ann. des Sciences nat. T. XVII. 6. Sér., 1884.
- 85) H a e c k e l, E., „Zur Entwicklungsgesch. der Siphonophoren“, 1869.
- 86) H a n s t e i n, J., „Das Protoplasma“. Heidelberg, 1880.
- 87) H e i d e n h a i n, B., „Ueber die Verfettung fremder Körper in der Bauchhöhle“, Dissert. inaug., Breslau 1872.
- 88) H e n s e n, V., „Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens“. Zeitschr. f. Anat. und Entw.-Gesch. von H i s u. B r a u n e, I. Bd., 1876, S. 213.
- 89) H e n s e n, V., „Physiologie der Zeugung“. S. H e r m a n n's Physiologie, Bd. VI, 1881.
- 90) H e n s e n, V., „Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis“. Landwirtschaftl. Jahrb., herausgeg. von Dr. H. Thiel, 1885, S. 746.
- 91) H e n n e g u y, L. O., „Division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés“. Compt. rend. Ac. Sc. Paris, 1882, S. 142 u. S. 538.
- 92) H e n n e g u y, L. O., „Note sur la division cellulaire ou cytodièrese“. Assoc. franc. pour l'avancem. des Sciences. Congrès de La Rochelle, 1882, 30. août.
- 93) H e r t w i g, O., a) „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“. Erste Abhandl. Morphol. Jahrbuch, Bd. I, 1875, S. 347. (Auch selbständig als Habilitationsschrift erschienen.) — b) Zweite Abhandlung, ebend. B. III, S. 1, 1876. — c) Dritte Abhandlung. („Weitere Beiträge etc.“) Ebend. S. 271, 1877.
- 94) H e r t w i g, R., „Ueber den Bau und die Entwicklung der *Spirochona gemmipara*“. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XI, 1877.
- 95) H e r t w i g, R., „Ueber die Kerntheilung bei *Aktinosphaerium Eichhorni*“. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1884, Bd. XVII, S. 500.

- 96) Hertwig, O. u. R., „Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies“. Jena, 1887.
- 97) Heuser, E., „Beobachtungen über Zellkernteilung“. Botanisches Centralblatt, 1884, Nro. 1—5.
- 98) His, W., „Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen“. Leipzig, 1873. 4. Vogel.
- 99) Hoffmann, C. K., Zur „Ontogenie der Knochenfische“, Naturkundige Verhandlungen der Koninkl. Akad. van Wetenschappen. Amsterdam, Deel XXI.
- 100) v. Ihering, „Befruchtung und Furchung des thierischen Eies“. Vorträge für Thierärzte, herausg. von Pflug. Ser. I, Hft. 4, 1878.
- 101) Johow, Fr., „Die Zellkerne von *Chara foetida*“, Botan. Ztg., 1881, Nro. 45, 46.
- 102) Klein, E., „Ueber Theilung farbloser Blutkörperchen“. Centralbl. f. d. med. Wissenschaften, Berlin, 1870. Nro. 2, S. 17.
- 103) Klein, E., „Observations on cells and nuclei“. Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. 18, N. Ser. July 1878. — Vol. 19. p. 125. — „Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur des Zellkerns“, Centralbl. f. die med. Wissenschaft, Berlin, 1879. Nro. 17.
- 104) Kleinenberg, N., „Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung“. Leipzig, 1872. 4. Engelmann.
- 105) Kleinenberg, N., „Sullo sviluppo del *Lumbricus trapezoides*“, Napoli 1878.
- 106) Kölliker, A., „Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina beschrieben“. Leipzig, 1853, Fol. W. Engelmann.
- 107) Kölliker, A. v., „Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens“, Festschrift zur Jubelfeier der Univers. Würzburg. Leipzig, 1882, p. 1. (S. bes. Seite 37/38.)
- 108) Kölliker, A. v., „Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung“. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1886.
- 109) Koganëi, J., „Untersuchungen über die Histiogenese der Retina“. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. S. 335.
- 110) Kollmann, A., „Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen in seiner Entwicklung und Gliederung“, Hamburg u. Leipzig, L. Voss, 1883.
- 111) Kossel, A., „Ueber einen peptonartigen Bestandtheil des Zellkerns“, Zeitschr. für physiol. Chemie, 1884. Bd. VIII, 1884.
- 112) Kossel, A., „Beiträge zur Chemie des Zellkerns“, Zeitschr. f. physiolog. Chemie, Bd. 7, 1883. — Ibid. Bd. X, p. 248. 1886. „Weitere Beiträge zur Chemie des Zellkerns“. —
- 113) Kossel, A., „Ueber eine neue Base aus dem Thierkörper“. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. 1885. XVIII, p. 91.
- 114) Kowalevsky, A., „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden“, Mémoires de l'Acad. impér. des Sciences de St. Petersbourg, 1871, VII Sér. T. XVI. Nro. 12. (S. 13, Taf. IV, Fig. 24.)

- 115) Kultschitzky, „Die Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris megalcephala*“. Arch. f. mikrosk. Anat. 31. Band, 1888, S. 567.
- 116) Kultschitzky, „Ergebnisse einer Untersuchung über Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris megalcephala*“. Sitzungsber. der K. Preuss. Acad. d. Wissensch., 1888, II, 19 Jan.
- 117) Kupffer, C., u. Benecke, B., „Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen“, Königsberg, Pr., 4. 1878.
- 118) Kupffer, C., „Laichen und Entwicklung des Ostseehäring“. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere. Berlin, 1878.
- 119) Kupffer, C., „Die Bethheiligung des Dotters am Befruchtungsacte“. Sitzgsb. der math.-phys. Klasse d. Königl. Bayr. Akad. d. Wissensch. zu München, 1882, Hft. VI.
- 120) Kupffer, C., „Die Befruchtung des Forellen-Eies“. Bayrische Fischerei-Zeitung, 1886.
- 121) v. La Valette St. George, „Spermatologische Beiträge II“, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 27, 1886.
- 122) v. La Valette St. George, „Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*“, Fest-Schrift A. v. Kölliker gewidmet, Leipzig, 1887, S. 49.
- 123) Lavidowsky, „Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes“. Arch. f. pathol. Anat., etc. herausg. v. R. Virchow, Bd. 96, S. 60, 1884.
- 124) Leydig, Fr., „Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*“. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I, S. 125. 1852.
- 125) Leydig, Fr., „Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere“. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, VI. Bd., S. 28, 102, 203. —
- 126) Leydig, Fr., „Zelle und Gewebe“. Bonn, 1885, 8. Strauss.
- 127) Löwit, „Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkörperchen“. Wiener akad. Sitzungsber. 92. Bd. Abth. III. 1885.
- 128) Lovén, „Ueber die Entwicklung der kopflosen Mollusken“, Arch. f. Anat. und Physiologie, 1848. S. 531.
- 129) Lukjanow, S. M., „Beiträge zur Morphologie der Zelle“. Archiv für Anat. und Physiol., Physiologische Abtheil., 1887, S. 66.
- 130) Lukjanow, S. M., „Beiträge zur Morphologie der Zelle II: Ueber die Kerne der platten Muskelzellen bei *Salamandra maculata*“. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX. 1887, S. 545.
- 131) Mark, „Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*“. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge Mass. U. St. A. Vol. VI, Nro. 12. 1881.
- 132) Martin, „Zur Kenntniss der indirecten Kerntheilung“, Virchows Arch. f. pathol. Anat., Bd. 86, 1881.
- 133) Mayzel, W., „Ueber eigenthümliche Vorgänge bei der Theilung der Kerne in Epithelzellen“, Centralbltt. f. die medic. Wissensch., Berlin, 1875, Nro. 50. — „Beiträge zur Lehre von dem Theilungsvorgange des Zellkerns“.

Ebend. 1877. Nro. 11 und Nro. 44. — „Ueber die Vorgänge bei der Segmentation des Eies von Würmern (Nematoden) und Schnecken“, *Zool. Anzeiger*, 1879, S. 280.

134) Mayzel, W., „O Karyjomitose“, Festschrift zu Ehren Hoyer's, Warschau, 1884, S. 531.

135) Merk, L., „Ueber die Anordnung der Kerntheilungsfiguren im Centralnervensystem und der Retina bei Natterembryonen“, *Sitzgsb. der Wiener Akademie*, III. Abth. October, 1885.

136) Meunier, A., „Le nucléole des Spirogyra“, *La Cellule*, T. III. p. 333. 1887.

137) Miescher, F., „Die Spermatozoen einiger Wirbelthier“, *Verhandl. der naturf. Gesellsch. in Basel*, Bd. VI. Hft. 1. 1874.

138) Minot, Ch. Sedgwick, „Theorie der Gonoblasten“, *Biolog. Centralbl.* II. Bd. Nro. 12. S. auch: *Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.* XIX, 1877. S. 165 und *American naturalist*, Febr. 1880, S. 96.

139) Möbius, K., *Sitzungsber. der Gesellschaft naturforsch. Freunde*, Berlin, 1887, Nro. 6. S. 102.

140) v. Mohl, H., „Vermischte Schriften botanischen Inhaltes“, Tübingen, 1845. (Beobachtung, 1835 angestellt an *Conferva glomerata*. Citat nach H. Sachs, *Lehrbuch der Botanik*. 2te Aufl. Leipzig, 1870. S. 17. Anm.)

141) Müller, Friedrich: „Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schnecken-“, *Wiegmanns Arch. f. Naturgeschichte*. 14ter Jahrg., 1848. S. 1.

142) Müller, Joh., „Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holo-trurien“, *Arch. f. Anat. und Physiol. von Joh. Müller*, 1852. S. 1. (speciell S. 19)

143) Munk, H., „Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden“, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 9. 1858, S. 365.

144) Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, München u. Leipzig, 1884.

145) Nissen, „Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung“, *Arch. f. mikr. Anat.* 26. Bd. S. 337. 1886.

146) Nussbaum, M., „Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich“, *Arch. f. mikr. Anat.* 18. Bd. S. 1.

147) Nussbaum, M., „Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie I“, *Arch. f. mikr. Anat.* 26. Bd. S. 485 (speciell S. 525 ff.).

148) Nussbaum, M., „Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung“, *Arch. f. mikr. Anat.* 23. Bd. S. 155.

149) Nussbaum, M., „Askaris und Leptodera“, *Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde in Bonn*. 5. August, 1883.

150) Oellacher, J., „Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiere“, *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. VIII, S. 1, 1872.

151) Ogata, Masanori, „Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion“, *Archiv f. Anatomie und Physiologie. Physiologische Abtheilung*, 1883.

152) Overlach, „Die pseudomenstruierende Mucosa uteri nach acuter Phosphorvergiftung“, *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 25, S. 191.

153) Pfitzner, W., „Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns“. *Morphol. Jahrb.* Bd. VII, 1881, S. 289.

154) Pfitzner, W., „Beiträge zur Lehre vom Baue des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen“. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 22, 1883, S. 616.

155) Pfitzner, W., „Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns“, *Virchow's Arch. f. pathol. Anatomie*, Bd. 103, 1886, S. 275.

156) Pfitzner, W., „Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen“. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. XI, 1886, S. 454.

157) Pfitzner, W., „Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns“. *Morphol. Jahrbuch*, B. XI, 1886, S. 54.

158) Pflüger, Ed., „Die Eierstöcke der Säugethiere u. des Menschen“. Leipzig, 1863. 4.

159) Platner, G., „Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung“. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 28, S. 7.

160) Platner, G., „Ueber die Befruchtung bei *Arion empiricorum*“. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 27, 1886, S. 32.

161) Platner, G., „Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung“. *Internation. Monatsschrift für Anat. u. Histologie*, III. Bd., 1886, S. 341.

162) Podwysotzki, „Ueber die Regeneration der Leber, der Niere, der Speichel- und Meibom'schen Drüsen unter pathol. Bedingungen“. *Fort-schritte der Medicin*, Bd. III, 1885, S. 630.

163) Prenant, A., „Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie“. *La Cellule*, T. III, p. 413, 1886. — „Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés“. *Ibid.* T. IV, p. 137, 1887. — „Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles“. *Ibid.* p. 183.

164) Purkyňe, J. E., „Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem“. *Vratislaviae*, 1825.

165) Rabl, K., „Ueber Zelltheilung“. *Morph. Jahrbuch* Bd. X., p. 214, 1885.

166) Ranvier, L., „Recherches sur les éléments du Sang“, *Travaux du Laboratoire d'histologie*. Année 1875, p. 1.

167) Rathke, H., „Zur Kenntniss d. Furchungsprocesses im Schneckeneie“. *Archiv f. Naturgesch. (Wiegmann's Arch.)* 14. Jahrg., 1848, 1. Bd. S. 157.

168) Rauber, „Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbelthiere“. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 26.

169) Reichert, K. B., „Der Furchungsprocess und die sog. Neubildung um Inhaltsportionen“. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1846, S. 201 ff.

170) Reinke, J. und Rodewald, H., „Studien über das Protoplasma. I. Das Protoplasma von *Aethalium septicum*.“ (Untersuchungen aus dem botanischen Laboratorium der Univers. Göttingen, 1881.)

171) Remak, R., „Ueber die Entstehung der Blutkörperchen“. *Medic. Zeitung*, herausgeg. von dem Verein für Heilkunde in Preussen, 1841, S. 127.

- 172) Retzius, G., „Studien über die Zelltheilung“, Biologische Untersuchungen, I. Stockholm u. Leipzig, 1881, S. 109 ff.
- 173) Robin, Ch., „Mémoire sur les globules polaires de l'ovule“. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux, par Brown-Séguard. T. V. Paris, 1862, S. 149.
- 174) Roux, „Ueber die Bedeutung d. Kerntheilungsfiguren“. Leipz., 1883.
- 175) Sabatier, „Sur la spermatogénèse des Crustacés décapodes“, Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, 1885, T. 100.
- 176) Sanfelice, „Intorno alla cariocinesi delle cellule germinali dei testicolo“. Bollett. d. Soc. di Naturalisti di Napoli, Ser. I, Vol. I, Anno I, fasc. 1, 1887.
- 177) Sattler, E., „Die Verwendung des Lapisstiftes z. Untersuchung der Epithelien“, Arch. f. mikr. Anat. 1882, Bd. XXI, S. 672.
- 178) Schewiakoff, Wl., „Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata“. Morphol. Jahrbuch 1887, XIII. Bd. 2. Heft, S. 193.
- 179) Schleicher, W., Centralbl. f. die med. Wissensch. Berlin, 1878, S. 418 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI, 1879, S. 248, „Die Knorpelzelltheilung. Ein Beitrag zur Lehre der Theilung von Gewebezellen“.
- 180) Schneider, A., „Sur l'Anoplophyra circulans“. Compt. rend. Ac. Sc. Paris, T. 100, Nro. 25, S. 1552.
- 181) Schneider, A., Das Ei und seine Befruchtung, Breslau, 1883.
- 181 a) Schottländer, I., „Ueber Kern- u. Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut“. Arch. f. mikrosk. Anat., 31. B., S. 426, 1888.
- 182) Schultze, Oskar, „Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies I.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd., 1887. S. 77.
- 183) Schultze, Oskar, „Ueber die Karyokinese in den ersten Zellon (Furchungskugeln) des Axolotl“. Sitzungsber. der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg. 1887. S. 2. — „Ueber Lageveränderungen des Kerns in des Zelle“, Ebd. S. 4.
- 184) Schulze, Fr. Eilhard, „Rhizopodenstudien, V.“ Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI, p. 583 (592) 1875.
- 185) Schwarz, Frank, „Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas“, Breslau, 1887.
- 186) Selenka, E., „Zoologische Studien I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung“, Leipzig, 1878, 4.
- 187) Simanowsky, N., „Ueber die Regeneration des Epithels der wahren Stimmbänder“. Arch. f. mikr. Anat. 22. Bd. S. 710.
- 188) Spallanzani, L., „Versuche über die Erzeugung der Pflanzen und Thiere“. (Uebersetzung, Leipzig, 1786.)
- 189) Stolnikow, „Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung“, Arch. f. Anat. und Physiol., Physiol. Abtheilung, 1887, S. 1.
- 190) Strasburger, Ed., „Zellbildung und Zelltheilung“, 3. Aufl. 1880.
- 191) Strasburger, Ed., Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena, 1888.
- 192) Strasburger, E., „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne

und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung“, Arch. f. mikr. Anat., 1882, Bd. 21. S. 476.

193) Strasburger, Ed., „Neue Untersuchungen üb. d. Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung“, 1884.

194) Strasburger, Ed., „Die Controversen der indirecten Kerntheilung“. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXIII, 1884, p. 246.

195) Stricker, S., „Ueber Zelltheilung in entzündeten Geweben“. Studien aus dem Institute für experimentelle Pathologie zu Wien. I, 1870.

196) Stricker, S., „Beobachtungen über die Entstehung des Zellkerns“. Wiener akad. Sitzgsber. III. Abth. 1877.

196 a) Tangl, F., „Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Theilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30., S. 529, 1887.

197) Allen Thomson, Artikel: „Ovum“ in Todd's Cyclopaedia.

198) Uskow, N., „Zur Bedeutung der Karyokinese“, Arch. f. mikr. Anat. 21. Bd. S. 291.

199) Virchow, R., „Cellularpathologie“, Arch. f. patholog. Anat. herausg. von R. Virchow, Bd. VIII, pag. 23. 1855.

200) Wagner, R., „Prodromus. histor. generationis“, Lipsiae, 1836, Fol.

201) Warneck, „Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gasteropoden“, Bullet. de la Société impér. des Naturalistes de Moscou, T. XXIII, 1850.

202) Weigert, K., „Neuere Vererbungstheorieen“. Schmidt's Jahrbücher der gesammten Medicin, Bd. 215, S. 89, 1887.

203) Weismann, A. und Ischikawa, C., „Ueber die Bildung der Richtungskörperchen bei thierischen Eiern“. I. Ber. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. III. Bd. 1887, Hft. 1.

204) Weismann, A., „Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern“. Zool. Anzeiger, 1886, S. 223.

204 a) Weismann, A. u. Ischikawa, C., „Ueber partielle Befruchtung“. Berichte der Naturf.-Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. IV, Heft 1, 1888.

205) Went, „Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung“. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. 1887, S. 254.

206) Whitmann, „The embryology of Clepsine“. Quart. Journ. of microsc. Science, 1878.

207) Wiesner, „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut“. Sitzgsb. der Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. XCIII, S. 29, 1886.

208) Zacharias, E., „Ueber den Nucleolus“. Botanische Zeitung, 1885, Nro. 17—19.

209) Zacharias, E., „Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns“. Botan. Zeitg., 39. Jahrg. Nro. 11. S. 169 u. 827, 1881. — S. 611, 1882.

210) Zacharias, O., „Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalocephala*“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX, S. 111, 1887.
