Ueber

Kerntheilung, Richtungskörperbildung

und

Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni

von

Richard Hertwig.

(Mit 8 Tafeln.)

In mehreren Schriften habe ich die Ansicht vertreten, dass bei manchen Protozoen Formen der Karyokinese vorkommen, welche zwischen den typischen indirecten Kerntheilungen der vielzelligen Pflanzen und Thiere und den directen Kerntheilungen oder Kerndurchschnürungen, wie sie bei den Protozoen die Regel bilden, vermitteln und einen allmählichen Uebergang von den einen zu den anderen herstellen; ich suchte dies durch eine genaue Darstellung der Theilung des Hauptkerns von Spirochona gemmipara (77), der Nebenkerne von Paramaecium aurelia (89. 95) und der Kerne von Actinosphaerium (84. 95) zu beweisen.[1]) Als eine Consequenz dieser Anschauungsweise ergiebt sich, dass man von den einfacheren Verhältnissen der Protozoen ausgehen muss, wenn man die complicirteren Vorgänge der vielzelligen Organismen verstehen will.

Denselben Standpunkt hat neuerdings Schaudinn (95, 96) vertreten, welcher in einer Reihe sehr wichtiger und interessanter Untersuchungen unsere Kenntnisse von der Karyokinese bei Protozoen ganz erheblich erweitert hat. Dagegen haben die meisten Forscher, welche sich mit Kerntheilungsfragen beschäftigt haben, die Protozoen ganz oder doch so gut wie ganz unberücksichtigt gelassen. Viele von ihnen halten offenbar die Kerntheilungen der Protozoen für aberrante Vorgänge, welche aus den besonderen Lebensbedingungen der Protozoen als einzelliger Organismen erklärt werden müssen und daher bei allgemeinen Erörterungen über die Karyokinese nur untergeordnete Bedeutung besitzen. Andere sind in den entgegengesetzten Fehler gefallen; sie suchen durchzuführen, dass die Karyokinesen der Protozoen nach dem uns von den Metazoen bekannten Schema verlaufen. Im Gegensatz zu Bütschli (76. 87) und mir (89) behauptete Maupas (89), dass die Spindelfasern bei den Theilungen der Nebenkerne der Infusorien nicht aus dem Kern, sondern aus dem Protoplasma entständen. Er fand somit die Vorgänge in bester Uebereinstimmung mit dem, was damals allgemein für die vielzelligen Thiere und Pflanzen angenommen wurde. Brauer (94) will bei Actinosphaerium Theilung der Chromosomen einige Zeit, bevor es zur Spindelbildung kommt, beobachtet haben; ferner beschreibt er ächte Centrosomen, womit denn die Uebereinstimmung mit der typischen Karyokinese eine complete sein würde. Auch bei Noctiluca miliaris soll es nach Ishikawa (94) zu einer frühzeitigen Spaltung der Chromosomen und zur Ausbildung von Centrosomen kommen. Nach Analogie mit den Samenzellen von Salamandra werden Archoplasma, Centralspindel und Mantelspindel unterschieden. Centrosoma-artige Polkörperchen und typische fadenförmige, durch Längsspaltung sich vermehrende Chromosomen wurden von Schewiakoff (95) bei Euglypha, letztere von Karawaiew und Borgert (96) bei Radiolarien beschrieben.

[1]) Da das Literaturverzeichniss die Namen der Autoren in alphabetischer Reihenfolge aufführt, beziehen sich die hinter jedem Autor eingeklammerten Zahlen nicht auf diese Reihenfolge, sondern geben das Publicationsjahr der citirten Arbeit.

Im Laufe der letzten Jahre habe ich wiederholt Gelegenheit gehabt, mit den neueren Untersuchungsmethoden die Spindelbildung bei den Actinosphaerien und Paramaecien zu untersuchen, und habe dabei meine früheren Angaben im Wesentlichen bestätigen können, wie ich das an anderer Stelle schon hervorgehoben habe (96). Nun war das von mir verwandte Infusor dasselbe Object, welches Maupas vornehmlich gedient hatte, nämlich Paramaecium caudatum, dagegen war das von mir und Brauer benutzte Versuchsmaterial nicht vollkommen vergleichbar. Brauer hatte an encystirten, ich an freilebenden Actinosphaerien gearbeitet. Es war denkbar, dass die verschiedenen Entwicklungszustände auf die Karyokinese Einfluss haben könnten. Ich ergriff daher, als ich im Herbst 1896 reiches Cystenmaterial von Actinosphaerien erhielt, die Gelegenheit, um meine Untersuchungen auf die Theilungen im Cystenzustand auszudehnen. Dabei wurde ich auf höchst eigenthümliche Reifungs- und Befruchtungsvorgänge aufmerksam, die von den meisten Beobachtern der Encystirung, auch von Brauer, gänzlich übersehen worden waren. Nur Brandt (77) hatte einige der hierher gehörigen Vorgänge wahrgenommen, ohne aber ihre Bedeutung richtig zu beurtheilen.

Die Untersuchung der Cysten machte eine erneute Prüfung des Baues und der Theilung der Kerne bei freilebenden Actinosphaerien nöthig und so erweiterte sich der Plan der Arbeit, über die ich an dieser Stelle berichten möchte.

Ich werde zunächst meine Beobachtungen über den Bau und die Kerntheilung frei lebender Actinosphaerien mittheilen, in einem zweiten Abschnitt über die Encystirungsvorgänge berichten. Zum Schluss werde ich noch in einem allgemeinen Theil die Auffassungen entwickeln, welche sich für die Beurtheilung der Kerntheilung und der Befruchtungsvorgänge bei höheren Thieren ergeben.

I. Abschnitt.

Bau und Theilung der Kerne bei frei lebenden Actinosphaerien.

Die Untersuchung der Kerntheilung bei nicht encystirten Thieren bietet den grossen Vortheil, dass man an vorsichtig gepressten Exemplaren den Vorgang im Leben von Anfang bis zu Ende verfolgen kann; sie stösst auf Schwierigkeiten bei der Materialbeschaffung. Zu Zeiten kann es vorkommen, dass man mehrere Hundert Actinosphaerien durchmustert, ohne ein einziges Exemplar zu finden, bei welchem die Kerne in Theilung wären. Wie ich neuerdings habe feststellen können, ist es möglich sich günstigere Bedingungen zu verschaffen, wenn man Actinosphaerien längere Zeit hungern lässt und dann stark füttert. Zur Fütterung eignen sich ganz besonders Stentoren, welche von den Actinosphaerien begierig gefressen werden. Dann tritt eine rapide Vermehrung der Thiere ein und man kann sicher sein, unter 50 Exemplaren mindestens eines mit zahlreichen Kerntheilungen zu finden.

Was sich am lebenden Thier über Kerntheilung ermitteln lässt, habe ich in meiner früheren Arbeit ausführlich geschildert; ich hatte damals sämmtliche Stadien auch untersucht, nachdem ich sie mit Chrom-Osmiumsäure abgetödtet und mit verschiedenen Carminarten gefärbt hatte. Die Nachprüfung meiner alten Präparate führte zu keinen neuen Resultaten, ebensowenig wie die Anfertigung von neuen Präparaten nach den früher angewandten Methoden. So blieb mir nur übrig nachzusehen, ob es nicht möglich sei an

feinen Schnitten, welche mit den neuen Färbemethoden behandelt worden waren, mehr zu erkennen. In letzter Hinsicht beschränkte ich mich auf das Eisenhaematoxylinverfahren. Zur Vorbehandlung wurden Sublimat, Picrin-Essigsäure und Chrom-Osmiumsäure benutzt. Alle drei Reagentien geben gute Resultate für die Zeit der ruhenden Kerne. Die Spindeln dagegen werden nur durch Chrom-Osmiumsäure gut conservirt, wie ich das früher schon betont habe. Die meisten zur Eisen-Haematoxylinfärbung benutzten Schnitte hatten eine Dicke von 2—5 μ.

Was nun zunächst den Bau des ruhenden Kernes anlangt, so macht derselbe dem Verständniss grosse Schwierigkeiten, selbst wenn man die Untersuchungsmittel der Neuzeit, differenzirende Färbungen und feine Querschnitte, zu Hilfe nimmt. Die Gründe hierzu sind zum Theil darin gegeben, dass es wohl kaum eine Zelle giebt, bei welcher das Aussehen des Kerns ganz abgesehen von den durch Theilung verursachten Umgestaltungen so ausserordentlich verschiedenartig ist wie bei Actinosphaerium, zum Theil sind sie darauf zurückzuführen, dass der Actinosphaeriumkern sich von den Kernen der thierischen und pflanzlichen Gewebe ganz erheblich unterscheidet.

Ich gehe von einer Kernform aus, die verhältnissmässig selten ist, dem Verständniss aber die geringsten Schwierigkeiten bereitet. Der Kern besteht aus einer Kernmembran, einem Kerngerüst und einem einzigen grossen Chromatinkörper. Ob Kernmembran und Kerngerüst als verschiedene Theile unterschieden werden können oder ob erstere nur die verdichtete äusserste Lage des letzteren ist, lasse ich dahingestellt. Bei guter Conservirung stehen beide in continuirlichem Zusammenhang; sehr häufig lässt dann die Kernmembran sich vom Reticulum kaum unterscheiden. Ist die Conservirung minder gut wie z. B. beim Abtödten unter dem Deckglas oder wenn bei Pressung die Kerne aus dem Protoplasma in das umgebende Wasser gerathen, dann schrumpft das Kernreticulum und es wird eine deutliche Membran sichtbar, welche blasenartig den Kerninhalt umhüllt.

Das Kernnetz ist sehr engmaschig, seine einzelnen Bälkchen sehen körnig aus. Namentlich bei Anwendung der Eisenhaematoxylinmethode ist die Körnelung sehr auffällig. Ich möchte aber gleichwohl das Bild nicht durch Annahme feinster Körnchen (Lanthaninkörnchen Heidenhain's) erklären, sondern durch feinste in den Bälkchen wiederkehrende Gerüststructuren, welche auf der Grenze des Nachweisbaren stehen. Das Kernnetz zeigt geringe Färbbarkeit in Carmin und Haematoxylin, entfärbt sich bei der Safraninmethode fast ganz und giebt bei Anwendung von Eisenhaematoxylin die Farbe viel früher ab als die übrigen zu besprechenden Structuren; es enthält sicher kein Chromatin, wie Brauer für ähnliche Kernbilder encystirter Actinosphaerien angiebt. Ich muss an der früher von mir gegebenen Schilderung festhalten, dass alles Chromatin in dem grossen Körper abgelagert ist, den ich früher „Nucleolus" genannt habe.

Der Chromatinkörper hat meist eine ovale oder nierenförmige Gestalt; er kann aber auch in Lappen ausgezogen sein, oder seine Masse ist hufeisenförmig gebogen. Wenn die Enden der Hufeisenschenkel zusammenschliessen, kommt die Form eines Ringes zu Stande. Die Masse färbt sich in den verschiedensten Kernfärbungsmitteln sehr intensiv und macht dann einen durchaus gleichförmigen Eindruck.

Das Aussehen des Kerns wird nun vollkommen verändert, wenn der Chromatinkörper seine Anordnung verändert. Indem die lappige Beschaffenheit eine Steigerung erfährt, kommt es zu gröberen und feineren Verästelungen, welche vom Kerninneren nach der

Peripherie vordringen und an gefärbten Präparaten das Bild einer Rosette erzeugen. Wo Verästelungen aufeinander stossen, anastomosiren sie. Im Innern des Kernes überwiegt daher mehr die netzförmige Anordnung des Chromatins, in der Peripherie mehr die freien Verästelungen. Die Vertheilung des Chromatins erfolgt unzweifelhaft auf den Bälkchen des Kerngerüsts. Daher erklären sich die zackigen Contouren der Chromatinausläufer. Die kleinen Spitzen und Ausläufer, die namentlich an den kolbigen Enden der Rosette auffallen, sind wohl dadurch hervorgerufen, dass das Chromatingerüst in benachbarte Bälkchen des Reticulums vorzudringen strebt.

Es ist nun keineswegs nöthig, dass alle Theile der Rosette unter einander zusammenhängen; wenn dies auch für die Hauptmasse gilt, so giebt es doch oft einzelne Stücke, die sich vom Rest gänzlich isolirt haben.

Wenn der Chromatinkörper sich in Netzen und Verästelungen im Kern ausbreitet, behält seine Substanz nicht mehr das homogene Aussehen. Sie wird körnig oder fleckig, eine Erscheinung, die in zweierlei Weise erklärt werden kann. Entweder wird das Aussehen durch eine feine Gerüststructur hervorgerufen oder dadurch, dass im Chromatinkörper zwei Substanzen aus einander gehalten werden müssen, eine lichtere Grundsubstanz und eine intensiver sich färbende zweite Substanz, in welcher wir das Chromatin im engeren Sinn zu erblicken hätten.

Ich habe schon aus vergleichend histologischen Gesichtspunkten in einer früheren Arbeit (96) die Ansicht entwickelt, dass man im „Nucleolus“ oder wenn man will, dem „Chromatinkörper“ des Actinosphaeriumkerns zwei Substanzen unterscheiden muss: 1. das Chromatin, 2. das Material, welches die ächten chromatinfreien Nucleoli der Gewebszellen bildet, für welches Carnoy (98) und Zacharias (85. 87) den Ausdruck Plastin gebraucht haben. Ich werde im Lauf dieser Darstellung weitere Beweise für meine Ansicht beibringen, so namentlich bei Schilderung der verschiedenen Formen der Karyokinese und bei Schilderung der Art, wie während der Karyokinese des I. Richtungskörpers ächte Plastin-Nucleoli gebildet und wieder umgeformt werden. Auch in den Umformungen des ruhenden Kerns begegnen wir Erscheinungen, welche auf eine solche Zusammensetzung aus zwei Substanzen hinweisen. Ich habe sie jetzt noch zu besprechen.

Oft findet man an Stelle einer Chromatinrosette viele kleine Chromatinstücke, welche bald rundlich sind, bald verästelt. Sie nehmen die Peripherie der Kernblase ein. Im Centrum dagegen liegt eine eigenthümliche Masse, welche bei den verschiedensten Färbungsverfahren sich sowohl von dem Kernreticulum wie von den Chromatinkörpern unterscheidet. Ich will sie das Plastingerüst nennen. (Tafel VIII Fig. 5—7, 9—14.) Am leichtesten fällt es, die Masse deutlich zu machen, wenn man feine Schnitte mit Carmin oder Bordeauxroth vorfärbt, dann mit Eisenhaematoxylin behandelt und stark auszieht. Während die Chromatinbrocken dunkel blauschwarz bleiben, das Kernnetz fast alle Farbe verliert, hat das Plastingerüst einen grauvioletten Ton. Bei Actinosphaerien, die lebend mit Methylgrün-Essigsäure behandelt werden, nimmt das Plastingerüst rasch ein hellgrünes Colorit an, während der Rest des Kerns, selbst der das Chromatin enthaltende Theil merkwürdigerweise sich gar nicht färbt. Ebenso färbt sich das Protoplasma sehr intensiv und zwar in demselben besonders ovale Körperchen, die ich bei meinen vielen Präparaten nur einmal noch intensiv gefärbt fand, bei Schnitten durch Actinosphaerium, die mit Gentianaviolet gefärbt worden waren. Merkwürdigerweise werden die betreffenden Körperchen bei intravitaler

Färbung mit Neutralroth auffallend deutlich, wie v. Przesmicky (97) nachgewiesen hat. Meine Versuche mit Methylgrün-Essigsäure an Actinosphaerium stimmen dem Gesagten zufolge sehr wenig zu der herrschenden Auffassung, dass diese Flüssigkeit ein besonders geeignetes Reagens zum Nachweis des Chromatins im Kern sei.

Bei schwächeren Vergrösserungen sieht der Plastinkörper gleichmässig gekörnelt aus. Mit sehr starken Systemen überzeugt man sich leicht, dass ein sehr engmaschiges Gerüst vorliegt, dessen Bälkchen auffallend breit im Vergleich zur Lichtung der Maschen sind. Gewöhnlich, jedoch nicht immer entsendet die Gerüstmasse an die Chromatinbrocken in der Peripherie breitere oder schmälere Ausläufer. Wenn dieselben in die Brocken continuirlich übergehen, kann man in Zweifel gerathen, ob man ein Recht hat verschiedene Substanzen anzunehmen. Ich erblicke hierin Uebergangsformen zwischen der gleichförmig entwickelten Chromatinrosette und den vertheilten Chromatinbrocken, die durch das Dazwischentreten des Plastingerüstes zu einem Ganzen vereint werden. Da die einzelnen Kernformen durch Umbildung auseinander hervorgehen und sich ineinander zurückverwandeln, müssen derartige Uebergänge nothwendig existiren. Ich werde sie später noch genauer zu schildern haben, wenn ich die Art und Weise bespreche, in welcher die Tochterkerne sich bei der Theilung in die bleibenden Kernformen verwandlen.

Ich bin auf Grund dieser Beobachtungen zu folgender Auffassung vom Bau des Actinosphaeriumkerns gekommen. Die Grundlage desselben wird durch ein achromatisches Gerüst geliefert, das sich in der Peripherie zu einer Grenzlage verdichtet, die durch ungeeignete Conservirung zu einer abhebbaren Membran erstarrt. Im Gerüst liegt suspendirt das Chromatin- und Plastinmaterial, häufig so innig vereinigt, dass eine einheitliche Masse entsteht in Gestalt eines einheitlichen Körpers oder einer mannichfach geformten Rosette. Sammelt sich das Chromatin an bestimmten Stellen zu Körnern oder Klumpen, so wird die Plastin-Grundsubstanz unterscheidbar und zwar gewöhnlich als ein centrales, gegen die chromatinreichen Plastintheile mehr oder minder scharf abgesetztes Gerüst.

Die Bilder, welche ich hier vom Bau des ruhenden Kernes gegeben habe, waren mir bei meiner früheren Untersuchung der Actinosphaerien vor 14 Jahren nicht verborgen geblieben. Da die Untersuchungsmethoden damals noch nicht so vervollkommnet waren wie jetzt, waren aber die Bilder, die ich erhielt, nicht genügend klar. Ich schwankte daher in meinen Deutungen, ob neben dem Chromatin-Nucleolus besondere Körper gegeben seien, wie sie von den Keimflecken vieler Thiere beschrieben worden sind, oder ob es sich nur um eine Verdichtung des achromatischen Kerngerüsts handele. Schliesslich erklärte ich mich für letztere Deutung, die ich auf Grund der oben mitgetheilten Beobachtungen aufgegeben habe.

Ich habe mir nun die Frage vorgelegt, inwieweit es zu erweisen ist, dass die verschiedenen Kernformen durch wechselnde Lebensbedingungen hervorgerufen werden.

Schon früher habe ich erkannt, dass eine Vereinigung des gesammten Plastin- und Chromatin-Materials in einen einzigen Körper durch die Vorbereitung zur Karyokinese veranlasst wird. Ganz Aehnliches wird erreicht, wenn man Actinosphaerien hungern lässt. Bei hungernden Thieren (Fig. 15, 16) sieht man selten den Unterschied zwischen Plastingerüst und Chromatinkörper. Beide vereinigte Substanzen bilden entweder einen rundlichen einheitlichen Körper, oder eine schwach verästelte Figur oder wenige getrennte Körper.

Aehnliche Figuren bezeichnen auch den Anfang der Encystirung, nur mit dem Unterschied, dass ich dann stets das Plastingerüst noch erkennen konnte. So ist zum Beispiel in Figur 13, 14 ein einziger schüsselförmig ausgehöhlter Chromatinkörper vorhanden, in dessen Vertiefung ein deutlich erkennbares Plastingerüst liegt. In anderen Fällen liegen um letzteres herum mehrere grosse Chromatinkörper (Fig. 12). Auf vorgerückteren Stadien der Encystirung schwindet der Unterschied der beiden Kernbestandtheile, indem sie, wie Fig. 14 es schon etwas zeigt, unter einander verschmelzen.

Sehr feine Vertheilung des Chromatins im Kernraum ist für Actinosphaerien, die reichlich gefüttert werden und in voller Assimilation begriffen sind, charakteristisch. Häufig war dann das centrale Plastingerüst differenzirt, in anderen Fällen wiederum nicht, so dass hierauf bei Beurtheilung der Function des Kerns nicht viel Werth zu legen ist. Die feine Vertheilung des Chromatins bei stark assimilirenden Thieren ist eine Erscheinung, die vollkommen zu den herrschenden Auffassungen von der Function des Kerns, speciell des Chromatins passt. Wenn es richtig ist, dass der Kern auf den Verlauf der Lebensfunctionen des Protoplasmas einen Einfluss ausübt und zwar durch Vermittelung des Chromatins, so muss letzteres in stark functionirenden Zellen eine Anordnung gewinnen, welche für Entfaltung seiner Eigenschaften die günstigste ist. Eine derartige Anordnung ist wohl sicher in der feinen Vertheilung gegeben.

Bei stark fressenden, in Folge dessen stark wachsenden und rasch sich vermehrenden Actinosphaerien findet auch eine lebhafte Kerntheilung statt. Daher ist es begreiflich, dass man zwischen Kernen mit fein vertheiltem Chromatin bei manchen Thieren viele Kerne mit compactem Chromatinkörper findet. Das sind dann Kerne, welche sich für die Karyokinese vorbereiten und somit nur scheinbar eine Ausnahme von dem soeben aufgestellten Satz bilden, dass starke Function des Kerns mit einer feinen Vertheilung des Chromatins Hand in Hand geht.

Schliesslich habe ich noch eine auffallende Kernform zu erwähnen, die mir bei nicht encystirten Actinosphaerien nur ein einziges Mal begegnet ist und zwar unter Verhältnissen, die ihr ein besonderes Interesse verleihen.

Bei meinen Culturversuchen ist es wiederholt vorgekommen, dass Actinosphaerien, welche infolge starker Fütterung mit Stentoren sich in rapider Weise vermehrt hatten, anfingen, keine Nahrung mehr aufzunehmen, obwohl die Bedingungen, unter denen sie cultivirt wurden, keine Veränderungen erfahren hatten und Stentoren zur Nahrung im Ueberfluss vorhanden waren. Einige Culturen gingen ganz zu Grunde, andere erholten sich nach mehreren Tagen wieder; die Actinosphaerien begannen von Neuem zu fressen und sich zu vermehren. In einem solchen Fall habe ich mehrere Exemplare abgetödtet und auf die Structur des Kerns untersucht. Bei denselben war eine Concentration des Chromatins nach den centralen Partien hin eingeleitet. Es ergaben sich verschiedene Grade derselben. Bei Thieren, die noch Nahrungsballen im Körper enthielten, bildete eine fein vertheilte Chromatinrosette noch die Regel; doch war schon das Centrum intensiver in Carmin gefärbt. In manchen Kernen war die Rosette aus wenigen breiten Lappen gebildet.

Bei Actinosphaerien, bei denen die Concentration des Chromatins Fortschritte gemacht hatte, bestand die Rosette aus zwei scharf von einander gesonderten Massen, einem lappigen schwächer gefärbten Theil und einem centralen stark gefärbten Körper, der mit radialen Ausläufern versehen die mannichfaltigen Gestaltverhältnisse einer kleinen Amoebe nachahmte.

Am seltensten waren Kerne, in denen die schwächer gefärbten und die stark gefärbten Bestandtheile der Rosette, ein jeder für sich zu einem einzigen Körper zusammengeflossen waren. Im Kernnetz lag dann ein schwach gefärbter Nucleolus mit einem dunkel gefärbten Körper in seiner Mitte. Letzterer war, wie es mir schien, von ersterem nicht allseitig umgeben, sondern in einer Nische desselben eingelassen.

Ich habe die schon vor längerer Zeit eingelegten Actinosphaerien erst untersucht, als ich meine Tafeln schon abgeschlossen hatte; ich kann daher keine Abbildungen geben. Die Figuren haben grosse Aehnlichkeit mit den Figuren, welche ich von Kernen encystirter, aber in Keimung begriffener Exemplare gegeben habe. (Taf. VIII Fig. 17—25.) Diese Aehnlichkeit ist um so interessanter, als in beiden Fällen die Concentration des Chromatins in Kernen eingetreten war, welche nach Allem, was wir von den Lebensfunctionen des Kerns wissen oder vermuthen können, in einem hohen Grad von Functionsruhe verharrten.

Die **Theilung der Kerne** hatte ich nach Beobachtungen an lebenden Thieren und conservirtem Material früher in folgender Weise beschrieben. Die Kerne differenziren sich polar, indem an zwei gegenüberliegenden Enden Anhäufungen homogenen Protoplasma's auftreten. Zwischen diesen „Plasmakegeln" verkürzt sich der Kerndurchmesser, sodass der Kern eine linsenförmige Gestalt annimmt. Während dieser Veränderungen hat sich der chromatische Nucleolus in feinste Körnchen aufgelöst, welche sich gleichförmig im Kernnetz ausbreiten. An den Polen des Kerns, soweit sie die Protoplasmakegel berühren, treten die Polplatten auf, Anhäufungen achromatischer homogener Kernsubstanz, welche ich den Polkörperchen der Spindel — wie man sie jetzt nennt, den Centrosomen — verglich, und denen ich einen richtenden Einfluss auf die Spindelfasern und den Verlauf der Theilung zuschrieb. Zwischen den Polplatten ordnet sich das Kernnetz zu Spindelfasern um. Auf letzteren sind die feinsten Chromatinkörnchen anfangs gleichförmig vertheilt, später rücken sie von den Polplatten weg und drängen sich im Aequator zusammen. So entsteht die Aequatorialplatte, eine Summe von Stäbchen, die aus zusammengedrängten Chromatinkörnchen bestehen, in der Richtung der Spindelfasern gestellt sind und ihnen in Zahl entsprechen. Indem sich die Stäbchen (Chromosomen) theilen und ihre Theilproducte in der Richtung der Kernpole aus einander weichen, bilden sich die Seitenplatten, welche allmählich bis an die Kernpole heranrücken. Während die Spindelaxe bis zum Stadium der Aequatorialplatte eine Verkürzung erfahren hat, verlängert sie sich mit der Bildung der Seitenplatten. Die tonnenförmige Kernspindel streckt sich immer mehr. Gleichweit von beiden Polen entfernt tritt eine Einschnürung auf, welche den Mutterkern in zwei Tochterkerne zerlegt. Jeder Tochterkern bildet sich aus einer Polplatte, einer Spindelhälfte und einer Seitenplatte, bestehend aus den untereinander verschmelzenden Chromosomen.

Ich bin nun in der Lage, meine frühere Schilderung in einigen nicht unwichtigen Punkten zu ergänzen; ich bespreche dabei getrennt 1. das Verhalten des Chromatins, 2. die Structur der Spindel, 3. den Bau der Protoplasmakegel, 4. die Beschaffenheit der Polplatten.

1. Bei der Umwandlung des chromatischen Nucleolus in die Chromosomen der Aequatorialplatte tritt nicht sofort eine Auflösung seiner Masse in feine Körnchen ein; vielmehr bildet sich zunächst eine einheitliche aus feinen verästelten Fäden bestehende Figur aus. Die Umwandlung beginnt damit, dass der ursprünglich compacte und homogen aussehende

Körper eine Lockerung seines Gefüges erfährt und ein stark gekörneltes Aussehen annimmt (Tafel III Fig. 3). Er wächst in Ausläufer aus, die sich immer feiner verästeln. Lange Zeit bleibt dabei einerseits die Peripherie des Kernes, andererseits die Umgebung des Centrums frei. Da das Chromatin den Bahnen des Kerngerüstes folgt, ist es begreiflich, dass die Fäden vielfach unter einander anastomosiren (Fig. 1 u. 2). In der Peripherie des Kerns überwiegen die frei hervorstehenden dendritischen Ausläufer; in den centralen Partien dagegen findet man zahlreichere Anastomosen.

Der Kern ist auf dem in Rede stehenden Stadium schon durch die polaren Protoplasmakegel ausgezeichnet, aber noch vollkommen kugelig oder doch nur unbedeutend an seinen Polen abgeplattet. Wenn dann später die Kernaxe sich verkürzt, der gesammte Kern Linsengestalt annimmt (Fig. 4 a u. b) und die Polplatten sich entwickeln, zieht sich die Chromatinmasse in der Richtung des Aequators zurück. Dabei lockert sich der Zusammenhang. Ich gewann oft den Eindruck, als ob die Chromatinmasse in grössere und kleinere dendritische Stücke zerlegt worden wäre.

Die Bilder, welche ich hier geschildert habe, bekommt man, wenn man Eisenhaematoxylinpräparate mässig auszieht. Sie fallen etwas anders aus, wenn man länger entfärbt oder von Anfang an andere Färbeverfahren, wie Safranin und Delafield'sches Haematoxylin anwendet. Dann nimmt das verästelte Fadenwerk ein körniges Aussehen an, und man überzeugt sich, dass an ihm zwei Bestandtheile unterscheidbar sind, eine Grundsubstanz, die nur schwach gefärbt ist, sich aber von dem nunmehr ganz farblosen Kerngerüst noch unterscheiden lässt, und feine intensiv gefärbte Körnchen, die besonders deutlich erkennbar sind, wenn sie zu kleinen Körpern verklebt sind. (Taf. VIII Fig. 29 a. b. c.) Nach dem, was ich oben über die Structur des ruhenden Kerns gesagt habe, zweifele ich nicht, dass die zusammenhängenden Fäden aus Plastin bestehen, die Körnchen und Körnergruppen aus dem eigentlichen Chromatin.

Inzwischen hat sich die Spindelfaserung entwickelt und es kommt zur Ausbildung der Aequatorialplatte. (Taf. III Fig. 5. 6, Taf. VIII Fig. 29 a. c.) Das ist ein Process, der ausserordentlich schwer zu verstehen und zu schildern ist, weil er nicht unerheblich von dem, was wir sonst bei thierischen und pflanzlichen Karyokinesen zu sehen bekommen, abweicht. Vor Allem kommt es nicht zu so deutlich individualisirten Chromosomen. Diese sind vielmehr Bildungen, welche bei Actinosphaerium erst gleichsam im Werden begriffen sind. Die Schilderung, welche ich hierüber früher gegeben habe, ist unzureichend, da sie sich nicht auf Querschnittsbilder stützte, und lässt die Vorgänge den uns aus der Histologie der Metazoen bekannten Vorgängen viel ähnlicher erscheinen, als es thatsächlich der Fall ist.

Wenn die Aequatorialplatte angelegt wird, macht sie bei Untersuchung mit schwachen Vergrösserungen den Eindruck einer sehr dünnen, aber gut begrenzten Lage. Dieses Bild wird bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen undeutlich. Die Lage wird dann aufgelöst in eine Menge kleiner Chromatinansammlungen (Taf. III Fig. 5, Taf. VIII Fig. 29 c), die zum Theil noch unregelmässige Anhäufungen staubförmiger Chromatinkörnchen sind, zum Theil sich schon zu kleinen parallel gestellten Stäbchen condensirt haben. Dazu kommt noch weiter das Plastinmaterial, welches die Chromosomen-Anlagen umhüllt. Es bildet Körper, welche man ihrer Gestalt nach mit Amoeben vergleichen kann; sie sind in Ausläufer verlängert, die mit Vorliebe in der Richtung der um diese Zeit beginnenden Spindel-

faserung ausgezogen sind, aber auch in querer Richtung sich erstrecken und hier sich mit den Ausläufern benachbarter Plastinkörper verbinden können.

Aus dem Verhalten Färbungen gegenüber kann man entnehmen, dass auf dem soeben besprochenen Stadium noch nicht alles Chromatin in den Anlagen der Chromosomen concentrirt ist, sondern dass noch Theile im Plastin vertheilt sind. Daher die schon früher von mir beschriebene Erscheinung, dass die anfangs kleinen Chromosomen allmählich grösser werden, ehe sie sich theilen. Dies erklärt sich einmal daraus, dass immer mehr Chromatin den ersten Anlagen zuströmt, ferner aber auch daraus, dass das Plastin in die Aequatorialplatte aufgenommen und zur Vergrösserung der Chromosomen verwandt wird. Da das Plastin eine Neigung zu Verklebungen zeigt, besitzen die herangewachsenen Chromosomen eine sehr unregelmässige Anordnung und Beschaffenheit. Wie Figur 6 Taf. III lehrt, sind dieselben körnige, höckerige Gebilde, bald langgestreckt, bald kurzgedrungen, oft zu zwei oder drei untereinander zu klumpigen Körpern vereint.

Der besprochenen allmählichen Concentration des Chromatins und Plastins zur Aequatorialplatte entspricht das wechselnde Aussehen der Kerne bei Carminfärbung. In den allerersten Anfängen der Karyokinese herrscht eine durch den ganzen Kern verbreitete lichtrosa Färbung. Später ist alle chromatophile Substanz im Aequator des Kerns localisirt, der übrige Theil des Kerns dagegen ist farblos, vorausgesetzt, dass keine Ueberfärbung des Präparats eingetreten ist. Zwischen diesen Anfangs- und Endstadien giebt es alle möglichen Uebergänge.

Brauer, welcher von den Kerntheilungen encystirter Actinosphaerien einen Schluss auf die Kerntheilung nicht encystirter Thiere gemacht hat, vermuthet, dass die Chromosomen schon vorhanden sind, ehe es zur Spindelbildung kommt. Durch meine Untersuchung ist diese Vermuthung widerlegt und für meine frühere Auffassung der sichere Beweis erbracht, dass die Chromosomen in der Aequatorialebene des Kerns durch Vereinigung kleinster Chromatinkörnchen entstehen. Noch weniger ist daran zu denken, dass die Chromosomen sich schon zu einer Zeit theilen, in welcher noch ein gleichförmiges Kernnetz vorhanden ist. Vielmehr theilen sich die Chromosomen in der Aequatorialplatte durch bisquitförmige Einschnürung. Wie ich schon früher es abgebildet habe, können manche von ihnen in die Tochterchromosomen getheilt sein, während andere zunächst nur eine Streckung erfahren haben. Weitere Unregelmässigkeiten werden durch das Verhalten des Plastingerüsts veranlasst: nicht nur dass benachbarte Chromosomen unter einander verklebt werden, es bleiben auch die Tochterchromosomen eines Paares lange Zeit unter einander durch schwach gefärbte Brücken vereinigt. Welch' auffällige Bilder dabei entstehen, lehrt die Figur 29 der Tafel VIII, welche an verschiedenen Beispielen das allmähliche Auseinanderweichen der Seitenplatten erläutert. Selbst in der Figur 29 d sind noch mehrere zusammengehörige Tochterchromosomen durch Plastinfäden unter einander verbunden. Das Plastin nimmt hierbei oft ähnliche reticulirte und amoeboide Figuren an, wie ich sie aus der Zeit der entstehenden Aequatorialplatte geschildert habe. Durch die Bilder werde ich an die Zeichnungen erinnert, welche Boveri (87) und Andere von der Richtungskörperbildung bei Ascaris gegeben haben. Boveri deutet die zwischen zwei Tochterchromosomen ausgespannten Fäden als Linin und versteht hierbei unter dem Ausdruck „Linin" das Stroma für die Chromatinkörnchen; das wäre im wesentlichen dasselbe, was ich als Plastin bezeichnet habe. Der Ausdruck Linin ist aber auch für das achromatische Kerngerüst in Brauch. Mit letzterem sind die Ver-

bindungsfäden von Actinosphaerien nicht identisch, da sie als besondere Theile sich durch das Kernnetz hindurch verfolgen lassen.

Wenn man eine Seitenplatte von der Fläche betrachtet, bekommt man das Bild eines Netzwerks aus Plastin, in dessen Knotenpunkten reichliches Chromatin angehäuft ist. Die Chromatinanhäufungen sind sehr verschieden gross, hie und da breite Massen, welche sicher aus mehreren Chromosomen zusammengeflossen sind. War es schon früher mit der Individualisirung einzelner Chromosomen übel bestellt, so ist das jetzt noch in erhöhtem Maasse der Fall. (Vergl. Taf. VII Fig. 22.)

Das Zusammenfliessen benachbarter Chromosomen wird durch die verbindenden Plastinbrücken begünstigt, ausserdem dadurch, dass beim Auseinanderweichen der Seitenplatten die Breite des Kerns und damit auch die Breite der Seitenplatten rasch abnimmt (Tafel III Fig. 7—9). Auf Längsschnitten bekommt man daher den Eindruck, als ob die Zahl der Chromosomen verringert, ihre Grösse in gleichem Maasse gesteigert würde. Schliesslich vereinigen sich sämmtliche Chromosomen zu einer zusammenhängenden gewölbten Platte. Letztere tritt — ich muss auch hier meine frühere Darstellung gegen Brauer aufrecht erhalten — bis an die um diese Zeit allmählich schwindende Polplatte heran.

Aus den vereinigten Chromosomen entstehen die Tochterkerne durch erneute Lockerung ihres Gefüges. Zunächst haben die Tochterkerne eine nierenförmige Gestalt, in welcher die Einbuchtung der Concavität der gewölbten Seitenplatte entspricht und daher von dem Spindelpol abgewandt ist, später runden sie sich kugelig ab. (Taf. III Fig. 10, 11.) Der Kern besteht zunächst aus einem rasch an Masse zunehmenden, offenbar stark wachsenden Netzwerk, in dem alle Kernbestandtheile noch gleichförmig enthalten sind. Was zuerst sich differenzirt, ist das achromatische Reticulum, dessen Bälkchen an der Oberfläche des Kerns sichtbar werden, wahrscheinlich dadurch dass das Chromatin sich mehr centralwärts zurückzieht. (Taf. VIII Fig. 1—3.) Das Chromatin vertauscht seine reticuläre Anordnung allmählich mit einer zierlichen Rosettenform. Um diese Zeit der Reconstruction der Tochterkerne kann man sehr schön sich ein Bild vom Auftreten des Plastinkörpers machen, wenn man reichliches Material, das zu Ende der Kerntheilung abgetödtet wurde, durchmustert. (Taf. VIII Fig. 4—6.) Im Mittelpunkt des Kerns, wo die Lappen der Chromatinrosette zusammenstossen, tritt ein besonders fein reticulirter Körper auf. Indem derselbe sich vergrössert und seine Färbbarkeit eine geringere wird — wie ich annehme, indem die Chromatinkörnchen von ihm nach der Peripherie wandern — entsteht ein deutlicher chromatinfreier, centraler Körper. Sehr häufig finde ich die Chromatinrosette (Fig. 5) auf einer Seite unterbrochen; das ist die Seite, welche dem zugehörigen zweiten Tochterkern zugewandt ist.

Unter den Hunderten von Kernen, welche ich auf den verschiedensten Stufen der Theilung zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist mir ein Fall vorgekommen, auf den ich hier noch besonders eingehe, weil er eine theoretisch interessante Abweichung vom normalen Verlauf bot. Er repräsentierte das Stadium, auf welchem der Chromatinkörper begann sich zu lockern und die Umwandlung in die Aequatorialplatte vorzubereiten. Der grösste Theil seiner Masse war noch im Centrum in einem körnigen Haufen zusammengedrängt. Von demselben hatten sich aber schon einige Theile in Form fadenförmiger geschlängelter Chromosomen abgelöst, welche zerstreut im Reticulum lagen. Der Fall zeigt, dass die dendritische Figur, welche man gewöhnlich beobachtet, eine Vielheit vereinigter Chromosomen darstellt; er ist

ferner dadurch von Interesse, dass er dieselbe Bildungsweise der Chromosomen zeigt, wie wir sie bei der Primärkaryokinese und der Entstehung des zweiten Richtungskörpers noch zu besprechen haben werden.

2. Besonders günstig erwies sich das Studium der Eisenhaematoxylin-Präparate für die Untersuchung der achromatischen Structuren: der Spindelfasern, der Polplatten und der Plasmakegel. In vortrefflicher Weise kann man verfolgen, wie die Spindelfasern aus dem Kernnetz entstehen. Letzteres wird gleichförmiger und feiner. Seine zu den Kernpolen senkrecht angeordneten Fadenbahnen erfahren eine Verstärkung auf Kosten des übrigen Netzwerks und werden so zu den Spindelfasern. Aber die zur Faserung quer gestellten Fäden schwinden nicht ganz, sondern spannen sich als Brücken zwischen benachbarten Spindelfasern aus. Indem die Knotenpunkte der Maschen immer etwas verdickt sind, gewinnen die Spindelfasern das körnige Aussehen, auf welches ich früher schon aufmerksam gemacht habe und das neuerdings wieder von Brauer betont worden ist. Da die Querverbindungen auf Schnittpräparaten mehr hervortreten als bei Totalansichten des Kerns, ist die Spindelfaserung auf meinen neueren Abbildungen nirgends so deutlich als auf den Abbildungen, welche meiner früheren Veröffentlichung beigegeben sind. Ein weiterer Uebelstand beim Studium von Schnittpräparaten wird dadurch herbeigeführt, dass die Schnitte nicht immer in der Richtung der Spindelaxe geführt sein können und daher sehr häufig die Fasern unter einem grösseren oder kleineren Winkel schneiden, was natürlich die Deutlichkeit der Faserung in hohem Grad beeinträchtigt. Trotz vieler Mühe bin ich daher über das Schicksal der Spindelfaserung nicht ganz ins Klare gekommen. Immerhin kann ich Folgendes sagen.

Die faserige Structur des Spindelkörpers ist am deutlichsten zur Zeit der Bildung der Aequatorialplatte, verwischt sich aber mit dem Auseinanderweichen der Seitenplatten, indem die polare Orientirung der Maschen durch eine gleichförmige Anordnung ersetzt wird. Vorübergehend und zwar zur Zeit, in der die Seitenplatten nach den Polplatten rücken, erfährt die Faserung im Aequator des Kerns eine auffällige Unterbrechung, indem die Maschenanordnung des Kernnetzes besonders locker und unregelmässig wird. So entsteht hier eine Art „Zellplatte", die ich schon in meiner früheren Arbeit beschrieben und abgebildet habe. Sie findet sich auch bei den übrigen Formen der Karyokinese, ist sogar bei denselben viel deutlicher entwickelt. Im vorliegenden Fall hat sie nur kurzen Bestand. Bald zeigt das Verbindungsstück zwischen den beiden aus einander weichenden Seitenplatten wieder eine vollkommen gleichförmige Beschaffenheit, bei der es schwer fällt zu entscheiden, ob man noch von Spindelfaserung reden kann. In manchen Fällen war eine schwache Längsstreifung zu erkennen, in anderen wieder nicht. Der Unterbrechung der Faserung entspricht eine geringfügige äquatoriale Einschnürung des Spindelkörpers, welche sich aber bald wieder ausgleicht und sogar einer bauchigen Erweiterung Platz macht. (Taf. III Fig. 7—9.) Letztere hält lange an bis in die Zeit, in welcher die definitive Durchschnürung des Kerns in zwei Hälften sich vollzieht. Bei dieser endgiltigen Theilung wird der langgestreckte Spindelkörper über eine Seite so stark geknickt, dass die beiden neu entstehenden Tochterkerne dicht bei einander zu liegen kommen. (Fig. 10, 11.) An ihnen kann man eine Zeit lang noch den leicht wahrnehmbaren chromatischen Körper, der aus den Seitenplatten hervorgegangen ist, und einen kleinen Anhang achromatischen Materials, den Rest der Spindel, unterscheiden. Später verschmelzen beide und rücken die Kerne auseinander.

3. Die Polplatten sind beim lebenden Actinosphaerium ausserordentlich deutlich, wenn man die karyokinetischen Kerne durch Quetschen der Thiere der Beobachtung zugängig macht; sie sind dann homogene stark lichtbrechende Platten, gleichmässig scharf gegen die Plasmakegel wie gegen die Spindelfasern abgesetzt. Mit keinem Reagens habe ich bei meinen früheren Untersuchungen die Polplatten mit der ihnen im Leben zukommenden Deutlichkeit conserviren können. Die besten Resultate, wenn auch nicht völlig befriedigende, lieferten Chrom-Osmiumpräparate in Glycerin aufgehellt. In dem Eisenhaematoxylin habe ich jetzt ein Mittel gefunden, um die Polplatten so zu färben, dass man sie auch an Canadabalsampräparaten demonstriren kann; doch muss das Untersuchungsmaterial zuvor in Chrom-Osmiumsäure conservirt gewesen sein. An einigen meiner Präparate waren die Polplatten intensiv schwarz gefärbt, fast so intensiv wie die chromatische Aequatorialplatte; sie waren dann völlig homogen oder doch nur schwach gekörnelt entsprechend den Ansatzpunkten der Spindelfasern. An anderen Präparaten, bei denen die Farbe stärker ausgezogen worden war, konnte man zwei Zonen innerhalb einer Polplatte unterscheiden: eine dunkle an die Plasmakegel grenzende, und eine lichtere, an welcher scharf abgesetzt die Spindelfasern endeten. (Taf. III Fig. 5. 6, Taf. VIII Fig. 29.) Die Abgrenzung gegen das Kernnetz fehlt zur Zeit, wo die Spindel sich bildet und die Polplatten angelegt werden, d. i. zur Zeit in welcher der zur Theilung schreitende Kern Linsengestalt hat. (Fig. 4 a. b.) Dann ist die Polplatte dicker als auf späteren Stadien. Ihre dunkler sich färbende, daher wohl auch dichtere Partie geht allmählich in die lichte Zone über und diese allmählich in das Kernnetz. Die Polplatten sind somit Derivate des Kerns, sie entstehen aus dem Kernnetz, indem dasselbe homogene Beschaffenheit annimmt. Das Gesagte ist eine Bestätigung meiner früheren Angaben über die Entstehung der Polplatten aus dem Kern, zu denen ich kam, indem ich am lebenden Thier verfolgte, wie sich dieselben innerhalb der Kernmembran entwickelten.

Brauer erblickt in den Polplatten der Actinosphaerien die Aequivalente für das „Archoplasma“, wie es sonst bei Karyokinesen vorkommt; er vermuthet ausserdem, dass in ihnen noch besondere Centrosomen eingeschlossen seien. Diese Deutung lässt sich nicht aufrecht erhalten. Was man Archoplasma nennt, ist nichts anderes als Protoplasma, welches unter dem Einfluss des sich theilenden Kerns eine besondere Anordnung angenommen hat. Das trifft für die innerhalb des Kerns entstehenden Polplatten nicht zu. Ebenso kann ich mit Bestimmtheit ausschliessen, dass in den Polplatten noch gesonderte morphologische Elemente, Centrosomen, enthalten sein können. Ich stütze mich hierbei nicht nur auf die negativen Resultate, zu denen die mitgetheilten Beobachtungen geführt haben, sondern vor Allem darauf, dass bei den später zu besprechenden Richtungskörperkaryokinesen ächte Centrosomen gleichzeitig mit Polplatten von mir nachgewiesen worden sind. Die Centrosomen liegen dann entfernt von den Polplatten an den Spitzen der Protoplasmakegel.

Ich selbst habe früher die Vermuthung ausgesprochen, dass die Polplatten der Actinosphaerien bei der Karyokinese nicht encystirter Thiere functionell die Centrosomen vertreten, dass sie einen ähnlichen Einfluss auf die Kerntheilung ausüben wie die Centrosomen. Ich halte an dieser Anschauung auch heute noch fest. Die Spindelfasern sind zu den Polplatten orientirt, wie sonst zu den Centrosomen. Das mikrochemische Verhalten der Polplatten ist dasselbe wie das der Centrosomen. Die Polplatten entstehen aus dem achromatischen Kernnetz, wie ich das in verschiedenen Arbeiten für die Centrosomen

versucht habe wahrscheinlich zu machen und im weiteren Verlauf dieser Arbeit glaube sicher beweisen zu können.

4. Die Protoplasmakegel habe ich früher als vollkommen homogen geschildert. Mit Eisenhaematoxylin behandelt lassen sie eine äusserst zarte netzförmige, körnige Structur erkennen. Eine Zeit lang ist in ihnen eine senkrecht zu den Polplatten orientirte Faserung wahrnehmbar; sie ist am deutlichsten auf dem Stadium der Aequatorialplatte. Die einzelnen Fäserchen liegen in der Verlängerung der Spindelfasern und sind wie letztere unter einander netzartig verbunden. Die gesammte Faserung ist auch hier nur durch eine besondere Anordnung des protoplasmatischen Reticulums bedingt. Rücksichtlich des ersten Auftretens der Plasmakegel habe ich keine neuen Beobachtungen angestellt; ich verweise daher auf früher Gesagtes.

Zur Zeit der Entstehung der Polplatten färben sich die Plasmakegel in ihren basalen Abschnitten intensiver. Man könnte daraus folgern, dass auch vom Protoplasma Material zur Bildung der Polplatten geliefert werde. Man kann aber das Bild auch in entgegengesetztem Sinne deuten und sagen, dass um diese Zeit Material aus dem Kern in das Protoplasma, zunächst in die Plasmakegel übertritt. Letztere Annahme gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass in der That um die betreffende Zeit der Kern an Volumen verliert. Im ruhenden Zustand ist er eine Kugel, deren Durchmesser ca. 15 μ misst. Während seiner linsenförmigen Abplattung nimmt der Durchmesser im Aequator nicht zu, die dazu senkrechte Polaxe dagegen erheblich ab; sie misst nur 12—13 μ. Die gesammte Masse des Kerns muss somit kleiner geworden sein. Weiterhin scheint der Kern keine erhebliche Volumsveränderung mehr zu erfahren. Zur Zeit der Aequatorialplatte hat sich zwar die Polaxe abermals verkürzt, aber der Kern ist auch in gleichem Maass breiter geworden. Während des Auseinanderweichens der Seitenplatten streckt sich der Kern, er wird aber dabei immer schmäler.

Die Streckung des Kerns ist von keiner Verlängerung der Plasmakegel begleitet; vielmehr bleibt die Distanz der beiden Polspitzen auf allen Stadien der Kerntheilung die gleiche, wenn wir von der Zeit absehen, in welcher die Plasmakegel neu gebildet werden. Der Abstand der Polplatten von der Kegelspitze wird demgemäss immer kleiner, je mehr die Theilung sich ihrem Ende nähert. Dies wird dadurch ermöglicht, dass die Masse der Plasmakegel zum Theil nach dem Aequator des Kerns abfliesst, zum Theil sich in die Umgebung vertheilt. Zum Schluss der Theilung ist kein homogenes Plasma im Umkreis der Tochterkerne mehr vorhanden.

II. Abschnitt.

Ueber die Kerntheilungen und Befruchtungsvorgänge encystirter Actinosphaerien.

Als ich im Herbst 1896 bei meinen Untersuchungen über die Karyokinese encystirter Actinosphaerien auf die Reifungs- und Befruchtungsprocesse, welche die Encystirung begleiten, aufmerksam wurde, machte ich zugleich die Wahrnehmung, dass die Veränderungen, welche encystirte Actinosphaerien erfahren, durch die Untersuchungen früherer Autoren auch in ihrem äusseren Verlauf nicht genügend aufgeklärt waren. Es galt also zunächst diesen äusseren Verlauf festzustellen und zwar konnte Klarheit hier nur gewonnen werden, wenn man die Encystirung an einem und demselben lebenden Object von Anfang bis zu Ende verfolgte.

Um hierbei Erfolg zu haben, ist es durchaus nöthig frisches Material zu verwenden. Ein grosser Zeitverlust erwuchs mir daraus, dass ich zunächst mit Thieren arbeitete, welche schon längere Zeit von mir in Zuchtgläsern cultivirt worden waren. Es war im Winter und die Beschaffung frischen Materials durch das Gefrieren der Gewässer zum mindesten sehr erschwert. Die längere Zeit in Gläsern gehaltenen Thiere entwickelten sich pathologisch. Sie encystirten sich zwar; aber die Bildung der Tochtercysten („Primärcysten") verschleppte sich oder unterblieb ganz. Oder wenn auch am Anfang der Process normal verlief, so traten doch später (mit der Entwicklung der Secundärcysten) Unregelmässigkeiten auf. Schliesslich starben alle Cysten ab. Erst nachdem ich mir neues Material verschafft hatte, konnte ich im Januar 1897 mehrere durchaus normale Entwicklungsreihen verfolgen. Nachdem ich auf Grund meiner Untersuchungen im Winter 1896/97 meine vorläufigen Mittheilungen veröffentlicht hatte, habe ich den verflossenen Winter benutzt, um an neuem umfangreicherem Material meine früheren Erfahrungen zu controliren und zu erweitern.

Um an einem Exemplar den gesammten Entwicklungsgang äusserlich verfolgen zu können, cultivirte ich Actinosphaerien in Crystallisirschalen bei niedrigem Wasserstand, so dass eine Untersuchung mit Zeiss A, Comp. Oc. 8 möglich war und ich das Object genau mit Prisma zeichnen konnte. In dieser Weise ist die eine zusammenhängende Entwicklungsreihe gebende Figur 1 Tafel I entstanden. Jede zur Beobachtung gewählte Cyste wurde markirt durch einen auf der Unterseite der Schale angebrachten Tupfen Oelfarbe; sie wurde in den 3 Tagen, die vom Beginn der Encystirung bis zum Abschluss der Befruchtung verlaufen, mindestens zu 4 verschiedenen Tageszeiten genau untersucht.

Ausser dem lebenden Material habe ich viele Hunderte von Cysten nach Reagentienbehandlung untersucht. Zum Abtödten benutzte ich Picrin-Essigsäure, Chrom-Osmium-Essigsäure und Sublimat, zur Färbung hauptsächlich Borax-Carmin. Um die wichtigsten Vorgänge zu verfolgen, ist es nicht nothwendig die Cysten zu schneiden. Wenn man sie in schwach gepresstem Zustand abtödtet und die Carminfärbung mit Salzsäure-Alkohol stark differenzirt, kann man mit Glycerin oder Nelkenöl die Cysten genügend aufhellen, um von den Grundzügen der Karyokinesen ganz gute Bilder zu bekommen. Die feineren Vorgänge lassen sich jedoch nur an Schnittpräparaten verfolgen. Hierbei erwies sich die Heidenhain'sche Eisen-Haematoxylin-Methode besonders mit der Vorfärbung in Bordeaux-Roth als ein ganz unentbehrliches Hilfsmittel. Sehr hübsche Bilder erhält man mit Haemalaun; dagegen gab ich die Färbung mit Safranin-Gentiana-Violet-Orange nach einigen missglückten Versuchen auf.

Ich schildere zunächst den Verlauf der Encystirung in kurzen Zügen.

Das Actinosphaerium setzt sich fest, umgiebt sich mit einer Gallertschicht und liefert so eine ansehnliche Cyste, welche wir die Muttercyste nennen wollen. Der Inhalt der Muttercyste wird in Theilstücke von wechselnder Zahl, die „Primärcysten", abgefurcht. Vom Beginn der Encystirung bis zum Ende der Abfurchung verlaufen ungefähr 30—35 Stunden, wobei etwa 6—8 Stunden auf den sehr langsam sich abspielenden Furchungsprocess entfallen.

Die Primärcysten theilen sich nur ein einziges Mal; eine jede liefert somit ein Paar von Cysten, die Secundärcysten. Man kann die Zeit, welche von der völligen Trennung der Primärcysten bis zur völligen Trennung der Secundärcysten verläuft, auf 18—24 Stunden schätzen.

12 Stunden lang liegen die Secundärcysten, ohne ihr Lageverhältniss zu einander zu verändern, nebeneinander. In diese Zeit fällt die Bildung zweier Richtungskörper, also die Reife der Cysten. Dann vereinigen sich die Cysten eines Paares wieder mit einander und verschmelzen zu Körpern, für die ich früher den Namen Conjugationscysten eingeführt hatte. Ich werde im Folgenden die Namengebung F. E. Schulze's beibehalten und sie Keimkugeln nennen. Sie liegen wochenlang, ehe aus ihnen junge Actinosphaerien auskriechen.

Von allen Forschern, welche sich mit der Encystirung der Actinosphaerien beschäftigt haben, ist nur Brandt (77) aufmerksam geworden, dass die aus Abfurchung eines Thiers entstandenen Primärcysten sich einmal theilen und dass ihre Theilproducte wieder unter einander verschmelzen. Greeff (73) hat beobachtet, dass Cysten mit einander verschmelzen; da er aber die Theilung der Primärcysten übersehen hatte, lässt er die Gebilde, die ich Primärcysten nenne, sich unter einander vereinigen. Brauer leugnet die von Greeff und Brandt beschriebenen Verschmelzungsprocesse, dagegen beschreibt er Theilungen der Cysten und Karyokinesen ihrer Kerne. Gewöhnlich sollen sich die Cysten erster Ordnung (meine Primärcysten) in Cysten zweiter Ordnung (meine Secundärcysten) theilen und diese zu Keimkugeln werden. Doch käme es auch vor, dass die Cysten zweiter Ordnung sich noch einmal in Cysten dritter Ordnung theilen, ehe Keimkugeln gebildet würden. Wenn in den Cysten dritter Ordnung ausnahmsweise eine Kernspindel angelegt werde, erfolge keine Theilung. Bei solchen Kerntheilungen, die ohne Theilung des Cystenkörpers verlaufen, sollen die Tochterkerne wieder mit einander verschmelzen. Endlich giebt Brauer noch an, dass unter Umständen die Primärcysten direct die Keimkugeln liefern können. Directer Uebergang der Primärcysten in Keimkugeln wurde von F. E. Schulze (74) und Schneider (71) behauptet.

Nach meinen Beobachtungen über den äusseren Verlauf der Encystirung würde man 5 verschiedene Perioden in derselben zu unterscheiden haben.

1. Vom Beginn der Encystirung bis zur Bildung der Primärcysten.
2. Theilung der Primärcysten in die Secundärcysten.
3. Reifung der Secundärcysten.
4. Verschmelzung der Secundärcysten und Bildung der Keimkugeln.
5. Keimung der Keimkugeln.

Es empfiehlt sich aber, die zweite und dritte Periode nicht von einander zu trennen. Die Trennung der Secundärcysten kommt viel später zum Abschluss als die zugehörige Karyokinese, sie entspricht somit nicht den inneren, für uns viel wichtigeren Vorgängen und verliert daher an Bedeutung. Auch beginnen noch vor der Trennung der Secundärcysten sehr interessante Processe, welche erst später zum Abschluss kommen (Bildung der Centrosomen und erste Richtungskaryokinese).

I. Periode.

Encystirung des Mutterthiers und Bildung der Primärcysten.

Wie schon durch frühere Arbeiten festgestellt worden ist, kündigt sich der Beginn der Encystirung dadurch an, dass die Actinosphaerien sich am Boden der Zuchtgläser oder im Schlamm an Fremdkörpern festsetzen. Sie stossen etwa vorhandene Nahrungsballen aus und ziehen die Pseudopodien ein, deren Axenfäden resorbirt werden. Letzteres kann man

auf Schnitten leicht feststellen. Die Axenfäden färben sich nämlich in Eisenhaematoxylin intensiv schwarz. Hat man frei lebende Actinosphaerien abgetödtet, in Paraffin eingebettet, geschnitten und nach Heidenhain's Methode gefärbt, so fallen die Axenfäden auf den ersten Blick als tiefschwarze Fäden auf, die man sowohl in der Rindensubstanz des Körpers als auch in der Axe der Pseudopodien in ganzer Länge verfolgen kann, ohne dass an irgend einer Stelle die Schärfe der Abgrenzung gegen die Umgebung verwischt wäre. Bei der ersten Durchmusterung der Präparate gewinnt man den Eindruck, als seien die einzelnen Axenfäden von verschiedener Dicke. Genauere Prüfung ergiebt, dass die stärkeren Fäden nur Bündel von feineren sind. Man überzeugt sich davon am besten an Querschnitten, welche zufällig senkrecht zum Verlauf der Axenfäden geführt sind. Man sieht dann 2—6 Fäden je nach der Stärke des Axenfadens um ein lichtes Centrum angeordnet. Ist ein Axenfaden der Länge nach vom Schnitt getroffen worden, so sieht er feinlängsfaserig aus. Von derartigen Axenfäden gewahrt man nun an Schnitten, welche durch encystirte Thiere geführt wurden, niemals eine Spur.

In der ersten Zeit der Encystirung ist die Oberfläche des Actinosphaerium häufig in Zipfel, die in feine Spitzen auslaufen, ausgezogen. Sie sehen wie Pseudopodien aus, unterscheiden sich aber, wie Brandt richtig angiebt, durch den Mangel der Axenfäden von den ächten Pseudopodien der Heliozoen. Später schwinden sie, wenn auch noch lange Zeit eine amoeboide Beweglichkeit des gesammten Körpers fortbesteht.

Weitere schon von allen früheren Untersuchern richtig angegebene Merkmale der Encystirung sind folgende: 1. Ausscheidung einer dicken, concentrisch geschichteten, weichen und klebrigen Gallerthülle, deren bald ovale, bald kugelige Gestalt von der Form des Protoplasmakörpers bestimmt wird, deren Dicke so beträchtlich ist, dass der Durchmesser der ganzen Cyste etwa doppelt so gross ist, wie der des umschlossenen Plasmakörpers. 2. Rückbildung der Vacuolen, womit der Unterschied von Rinden- und Marksubstanz schwindet, der Körper des Thiers an Volumen verliert und zugleich trüber wird. Innerhalb der ersten 12 Stunden sind die Rindenvacuolen, wenn auch mit abnehmender Deutlichkeit als eine lichtere die Marksubstanz umgebende Schicht noch zu erkennen. Später sind nur einige wenige unregelmässig vertheilte Flüssigkeitsansammlungen vorhanden, welche bis in die Zeiten der Richtungskörperbildung und Conjugation erhalten bleiben. Sehr auffallend ist in der zweiten Hälfte des ersten Tags eine auch von Brauer beobachtete grosse centrale Vacuole. Sie scheint in gleichem Maass, als die Rindenvacuolen schwinden, sich zu bilden. Gewöhnlich geht sie noch verloren, ehe die Abfurchung in die Primärcysten beginnt. In manchen Fällen scheint sie aber, wie Brauer angiebt, den Furchungsprocess zu erleichtern, indem die Furchen nach ihr hin durchschneiden. Nöthig ist sie für den Vorgang nicht. Denn auch bei Thieren ohne centrale Vacuolen gelangt die Furchung zum normalen Abschluss.

In Folge der Rückbildung der Vacuolen nimmt das Actinosphaerium eine compactere Beschaffenheit an. Auf dieselbe ist jedenfalls zum Theil die weissliche Färbung zurückzuführen, an welcher die in Encystirung begriffenen Actinosphaerien sehr leicht zu erkennen sind; zum anderen Theil ist die Färbung durch eine Veränderung in dem Protoplasma selbst zu erklären. In demselben entwickeln sich rundliche schon von F. E. Schulze beobachtete Körner, die bis dahin fehlten; sie werden von Brauer, der sie zuerst genauer untersucht hat, als ovale platte Scheiben geschildert, deren Längsränder von zwei „mondsichelförmigen,

in Osmiumsäure sich stark bräunenden, in Farbstoffen sich stark färbenden Stücken eingenommen werden". Untersucht man die betreffenden Körperchen im frischen Zustand an gequetschten jungen Cysten, so bekommt man ein ganz anderes Bild. Die Körper sind rundlich oder oval, vollkommen homogen bis auf ein kleines Korn, welches etwas excentrisch und einer der Längsseiten genähert liegt. Dazwischen finden sich am Anfang des Encystirungsprocesses noch sehr feine Körner; sie schwinden allmählich, bis schliesslich nur die ovalen Körper vorhanden sind. Ich halte es für wahrscheinlich, dass letztere aus ersteren hervorgehen. (Tafel II Fig. 12 a u. b.)

An conservirten Präparaten kann man die Körperchen besonders mit Haemalaun oder mit Delafield'schem Haematoxylin deutlich machen. (Fig. 12 c u. d.) In Eisenalaunhaematoxylin bleiben sie gewöhnlich farblos, schwärzen sich aber auch dann, wenn die Objecte zuvor mit Flemming'scher Lösung conservirt waren. Letztere allein genügt ebenfalls, um durch dunklere Färbung die Körperchen hervorzuheben. Die Körperchen ändern im Lauf der Encystirung ihre Structur. In Secundärcysten und jungen Conjugationscysten sind sie meist oval mit gleichförmiger Rindenschicht und hellem Inneren. Doch kann auch schon um diese Zeit die Rindenschicht ungleich entwickelt und stellenweis unterbrochen sein, so dass sie auf dem optischen Querschnitt wie ein hakenförmig gekrümmter Stab aussieht. Bei Cysten, die nicht mehr weit von der Keimung entfernt sind, haben die Körner endlich das von Brauer beschriebene Ansehen gewonnen. Es sind lang gestreckte Scheiben, deren Ränder von zwei wie Stäbchen aussehenden Verdichtungen eingenommen werden. (Fig. 12 c.) Man wird wohl nicht fehl gehen, wenn man die Körper mit den Dotterplättchen der Eier vergleicht; ich werde sie daher im Folgenden auch Dotterplättchen nennen.

Ein drittes Merkmal der Encystirung ist die ganz ausserordentliche Verringerung der Kernzahl. Die Zahl der Kerne, welche freilebende Actinosphaerien besitzen, ist äusserst variabel und hängt von der Grösse der Thiere ab. Besonders grosse Exemplare können 3—500 Kerne besitzen; ich taxirte dieselben, indem ich Thiere vor der Conservirung quetschte und die stark gefärbten Kerne in einem Quadranten zählte. Andererseits giebt es Individuen, welche nur 20, 30, 40 Kerne besitzen, ohne dass man sie junge d. h. kürzlich erst aus Cysten ausgeschlüpfte Exemplare nennen könnte. Im Fortgang des Encystirungsprocesses findet man aus einem und demselben Actinosphaerium hervorgegangen und eingeschlossen in eine gemeinsame Gallerte cca. 5—12 Primärcysten, seltener weniger oder mehr. Doch kommt es vor, dass besonders kleine Individuen nur 1 Primärcyste, besonders grosse etwa 20, nach Brandt sogar 35 (?) Primärcysten liefern. Die Primärcysten enthalten zur Zeit, in welcher sie sich bilden, nur je einen Kern, niemals wie Schneider angiebt, kein anderer Forscher aber hat bestätigen können, einen Kernhaufen, aus dessen Verschmelzung der einfache Kern entstehen würde. Es muss somit in den Anfangsstadien der Encystirung eine ganz enorme Reduction der Kernzahl eintreten, mindestens auf $^1/_{20}$ der ursprünglichen Kernzahl.

Um zu erläutern, wie sich das Massenverhältniss von Kernsubstanz und Protoplasma zu Ungunsten der ersteren verändert, habe ich auf Tafel I drei Figuren gegeben. Die eine (3 c) stellt eine Primärcyste mit einem Kern dar, die beiden anderen (a und b) Theile von Muttercysten, welche dem Umfang einer Primärcyste entsprechen, und zwar a von einem frisch encystirten Thier, b von einem Thier, welches schon viele Stunden encystirt war. Bei einem Vergleich der Figuren muss man beachten, dass das Protoplasma der Primär-

cyste viel dichter ist, als das stärker vacuolisirte der beiden anderen Figuren, daher viel mehr Masse repräsentirt.

Die Art, in welcher die Reduction der Kernzahl zu Stande kommt, ist durch die bisherigen Untersuchungen nicht aufgeklärt. Schulze lässt es unentschieden, ob die Verringerung der Kernzahl durch eine theilweise Auflösung oder durch Verschmelzung der Kerne herbeigeführt werde. Brauer erklärt sich für letztere Annahme und sucht sogar die Verschmelzungslehre durch Beobachtung fester zu begründen. Es seien die Kerne der Primärcysten, wie Brandt durch Messung festgestellt habe, viel grösser als die anfänglich vorhandenen Kerne. Ausserdem giebt Brauer als Beweis Querschnittsbilder, auf denen zwei Kerne so dicht bei einander gelagert sind, dass sie sich gegenseitig abplatten, während andere wieder zur Hälfte mit einander verschmolzen sind.

Um die vorliegende Frage zu entscheiden, habe ich dreierlei Methoden angewandt. 1. Ich habe wie Brauer Querschnitte angefertigt. Die Methode hat den Nachtheil, dass man eine Menge Schnitte durchmustern muss, um von den Kernverhältnissen auch nur eines Thieres eine richtige Vorstellung zu bekommen. 2. Ich habe ganze Thiere gepresst, im gepressten Zustand abgetödtet, gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt. Diesem Verfahren könnte man den Einwand machen, dass verschmelzende und halb verschmolzene Kerne auseinandergerissen werden können. 3. Ich habe ganze Thiere ohne Pressung abgetödtet, gefärbt, nach Nelkenöl übertragen und durch kurze Schläge auf das Deckgläschen zertrümmert und so der Beobachtung zugängig gemacht. Trotzdem ich nun in der geschilderten Weise mehr als hundert Thiere auf den verschiedensten Stadien der Encystirung untersucht habe, habe ich doch niemals Beweise für eine Kernverschmelzung aufgefunden. Es ist richtig, dass man auf frühen Encystirungsstadien, auf denen noch Hunderte von Kernen vorhanden sind, einige derselben einander dicht genähert sieht. Das ist aber nur die natürliche Folge der Verkleinerung des gesammten Thierkörpers. Wenn der Körper eines Actinosphaeriums auf die Hälfte, vielleicht sogar auf noch weniger seines ursprünglichen Volumens schrumpft, so müssen nothwendigerweise die ohnehin einander nahe liegenden Kerne vielfach bis zur Berührung genähert werden. So können Kernreihen entstehen, manchmal von 4—5 Stück. Dagegen sieht man nichts mehr von der in Rede stehenden Kernannäherung auf vorgerückteren Stadien, wenn die Menge der Kerne sich etwa auf $^1/_2$ oder $^1/_3$ der ursprünglichen Zahl verringert hat.

Was nun Brauer's auf die Grössenunterschiede begründete Argumente anlangt, so sind sie ebenfalls nicht haltbar. Man müsste annehmen, dass die Grössenzunahme proportional der zunehmenden Verschmelzung erfolgen würde. Was müssten schliesslich für enorme Kerne zu Stande kommen, wenn 20—30 Kerne in einem einzigen Kern vereinigt wären! Und nicht nur eine Grössenzunahme müsste eintreten, sondern auch eine enorme Zunahme des Chromatins. Es müsste ein riesiger chromatischer Nucleolus sich bilden, wenn derselbe aus 20 verschmolzenen Nucleoli entstanden wäre. Von alledem ist auch nicht die Spur zu sehen.

Es ist überhaupt nicht statthaft, aus den Grössenunterschieden von Kernen Rückschlüsse auf abgelaufene Verschmelzungsprocesse zu ziehen; man müsste denn zuvor durch genaue Beobachtung ausgeschlossen haben, dass eine Vergrösserung der Kerne durch Wachsthum oder durch Imbibition mit Flüssigkeit stattgefunden hat. Welche enorme Vergrösserung Kerne durch Flüssigkeitsaufnahme erfahren können, lehrt der Spermakern im Innern

von Eiern, welche vor oder während der Richtungskörperbildung befruchtet worden sind. Ich habe mich daher entschlossen, die Frage genauer zu untersuchen und bin zu folgenden Resultaten gelangt.

Die Kerne gewöhnlicher gut gefütterter Actinosphaerien sind bis zu 15 μ gross; man findet natürlich stets auch wesentlich kleinere; das sind Kerne, welche aus einer kurz zuvor abgelaufenen Theilung hervorgegangen sind. Andererseits habe ich bei hungernden Thieren auch grössere Kerne gefunden, bis zu 20 μ. Doch ist als normales Maass 15 μ anzunehmen. Diese Grösse besitzt der Kern zumeist, wenn alles Chromatin in einen grossen Nucleous vereint ist und die Theilung vorbereitet wird.

Actinosphaerien, die sich behufs Encystirung festsetzen, zeigen noch die besprochenen Normal-Maasse. Sehr bald jedoch macht sich eine Grössenabnahme bemerkbar. Schon zur Zeit, in welcher das Protoplasma von Vacuolen ganz durchsetzt ist, messen die Kerne nur noch 13 μ. Cysten mit centraler Vacuole ergeben Grössen von 11—12 μ. Ueber dieses Maass geht die Grössenabnahme nicht hinaus; sie ist auch nicht durch Abnahme geformter Substanz, sondern durch Schrumpfung d. h. durch Abgabe von Flüssigkeit herbeigeführt. Daher ist das Kernreticulum viel dichter und engmaschiger, so dass es fast wie homogen erscheint. Das Chromatin bildet einen 6—7 μ grossen Nucleolus oder eine aus wenigen Ballen bestehende Rosette.

In diese Zeit fällt die Abnahme der Zahl der Kerne, welche demnach nicht im Geringsten mit einer Grössenzunahme combinirt ist. Erst wenn nur mehr etwa doppelt so viel Kerne vorhanden sind, als später Primärcysten entstehen, werden die Kerne wieder grösser; sie besitzen Durchmesser von 16 μ, noch später von 16—19 μ, schliesslich wenn die Kernreduction beendet ist, sind die Kerne 22 μ grosse Blasen. An geeignetem Material habe ich mich sogar überzeugt, dass die hauptsächlichste Grössenzunahme der Kerne in eine Zeit fällt, in welcher die Kernreduction schon beendet ist, in welcher daher eine Vergrösserung durch Verschmelzung mehrerer Kerne vollkommen ausgeschlossen ist. Auch ist das Kernwachsthum nach Art der sich vergrössernden Spermakerne hauptsächlich durch Flüssigkeitsaufnahme bedingt. Man erkennt das sofort daran, dass das Kernnetz eine viel lockerere Beschaffenheit angenommen hat. Die Kerne sehen daher wie Flüssigkeitsansammlungen aus. Wenn man lebende Cysten zur Zeit, wo die Bildung der Primärcysten vorbereitet wird, quetscht und durchsichtig macht, kann man ohne Anwendung von Reagentien die Kerne von Vacuolen kaum unterscheiden. Es ist nur möglich, wenn man die äusserst zarten Nucleoli findet. Dagegen fehlt der durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen bedingte matte Glanz, mit Hilfe dessen man bei oberflächlicher Einstellung die Kerne nicht encystirter, gequetschter Actinosphaerien leicht ausfindig macht.

Um die besprochene Grössenzunahme der Kerne durch Imbibition zu erläutern, habe ich auf Tafel II Fig. 10 drei Kerne abgebildet und zwar mit Prisma bei gleicher Vergrösserung. Der erste Kern (Fig. 10 a) stammt von einem Thier, bei dem die letzte Kernreduction im Gang war, der zweite (Fig. 10 b) von einer in Abfurchung begriffenen Muttercyste mit definitiver Kernzahl, der dritte (Fig. 10 c) von einer Primärcyste. Alle drei Kerne sind demselben Präparat entnommen und stammen von Exemplaren auf verschiedenen Entwicklungsstufen, aber aus dem gleichen Zuchtglas, die gleichzeitig in Picrin-Essigsäure abgetödtet, eingebettet, geschnitten und gefärbt worden waren. Diese Cautelen sind einzuhalten, wenn man richtige Vorstellungen von der relativen Grösse der Kerne bekommen will. Ich fand

nämlich erhebliche Differenzen in den Kerngrössen auf correspondirenden Stadien, wenn die Actinosphaerien aus verschiedenen Zuchten stammten und in verschiedener Weise conservirt worden waren.

Die besprochenen drei Kerne zeigen nun in schöner Weise, wie die Vergrösserung des Kerns durch eine Lockerung des achromatischen Netzes herbeigeführt wird. Ebenso kann man lange Zeit über eine Zunahme des Chromatins durch directe Beobachtung ausschliessen. Man findet häufig nur einen einzigen Chromatinkörper im Kern. Derselbe misst vor und nach der Kernreduction 7 μ. Häufig ist freilich eine solche quantitative Bestimmung des Chromatingehalts nicht möglich, sei es dass viele kleine Chromatinkörper vorhanden sind, sei es dass das Chromatin im Kernnetz fein vertheilt ist. Ob diese feine Vertheilung des Chromatins ein nothwendiges Durchgangsstadium in der Entwicklung der Primärcystenkerne ist, lasse ich dahingestellt.

Ich möchte nun nicht missverstanden werden, als ob ich die Grössenzunahme der Primärkerne ausschliesslich durch Flüssigkeitsaufnahme erklärt wissen wollte. Vielmehr gebe auch ich eine wenn auch beschränkte Zunahme an specifischer Kernsubstanz zu. Ich glaube sogar dieselbe annehmen zu müssen, wenn ich die Spindeln frei lebender Thiere (Tafel III Fig. 1—11) und die Kernspindeln encystirter Thiere (Fig. 12—18) unter einander vergleiche. Sämmtliche Figuren der Tafel IV sind mit Prisma bei gleicher Vergrösserung gezeichnet. Ein Blick auf die Tafel lehrt, dass die Kerntheilungsfiguren der ersten zwei Reihen erheblich kleiner sind als die der zwei letzten Reihen, was nur aus verschiedenem Substanzreichthum zu erklären ist. Nach meiner Ansicht fällt aber die Substanzzunahme der Kerne in die Zeit der Primärcysten, in die Vorbereitungszeit zur Karyokinese; sie ist dadurch begünstigt, dass in der Zeit vorher viel Kernmaterial dem Protoplasma beigemischt worden ist.

Brauer bildet die Kerne encystirter Actinosphaerien in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen, sowie die Kerne der Primärcysten vollkommen gleichförmig ab: als Blasen mit einem Kerngerüst von constanter Maschenweite und vielen ab und zu in Strängen verbundenen Chromatinstücken, so wie etwa die Kerne bei nicht encystirten, in voller Lebensthätigkeit befindlichen Actinosphaerien aussehen.

Seine Schilderung steht mit diesen Abbildungen wenig in Harmonie. Die ruhenden Kerne sollen „ohne Ausnahme“ folgenden Bau besitzen: „ausser der stets deutlichen Membran liessen sich unterscheiden ein Chromatingerüst, Nucleolen und Kernsaft, also dieselben Bestandtheile, welche man in Kernen der Metazoen findet.“ „Das Gerüst war ein engmaschiges Netzwerk, welches den ganzen Kernraum durchzog; es bestand aus einer wenig färbbaren Grundmasse, dem Linin, in welche überall feine sich färbende Körnchen, die Chromatinkörner eingelagert waren.“ Ich habe Brauer's Darstellung hier wörtlich wiedergegeben; wie sie zu Stande gekommen ist, ist mir vollkommen unverständlich, besonders was in ihr bezüglich der Nucleolen enthalten ist. Aechte Nucleolen, wie wir sie aus der Histologie der Metazoen kennen, kommen auf späteren Stadien des Encystirungsprocesses, in den Kernen der Secundärcysten vor; sie sind aber gerade hier von Brauer übersehen worden. Was Brauer Nucleolen nennt, sind offenbar Chromatinbrocken, wobei abermals unklar bleibt, dass er dieselben so fein vertheilt zeichnet.

Nachdem ich oben gezeigt habe, dass die Kernreduction nicht durch Verschmelzung stattfindet, habe ich nun die Art, in welcher sie zu Stande kommt, zu beschreiben. Es fällt nicht schwer dieselbe festzustellen und den Nachweis zu führen, dass auf allen Stadien

der Encystirung bis zur Genese der Primärcysten eine grosse Menge von Kernen aufgelöst wird.

Hand in Hand mit den Schrumpfungsvorgängen der Kerne geht eine grosse Verletzlichkeit derselben bei Behandlung mit Reagentien. Das Gerüst hat eine Neigung sich von der Kernmembran zurückzuziehen, offenbar weil der Contact mit der Kernmembran und die Beziehung zum umgebenden Protoplasma weniger innig geworden sind. Namentlich erhält man daher geschrumpfte Kerne, wenn man Cysten unter dem Deckglas behandelt, während diese Erscheinung bei nicht encystirten Thieren nicht eintritt. Bei manchen Kernen hat die Lockerung des Zusammenhalts besonders hohe Grade erreicht. (Taf. II Fig. 11.) Die Kernmembran liegt als ein schlaffer Sack im Protoplasma, innerhalb derselben die Kernmasse als ein compacter Körper, in welchem die Nucleoli bei Färbung nicht mehr so deutlich wie sonst abgegrenzt sind. Es handelt sich hier nicht mehr um Bilder, welche durch ungenügende Conservirung hervorgerufen wurden. Denn sie finden sich auch dann, wenn durch rasche Abtödtung die übrigen Kerne nicht geschrumpft sind. Die Schrumpfung muss daher schon bei Lebzeiten des Actinosphaerium eingetreten sein. In anderen Fällen ist die Abgrenzung chromatischer und achromatischer Bestandtheile ganz geschwunden; die Kernmasse ist ein homogener, sich gleichförmig färbender Körper geworden. Durch eine ganze Reihe von Uebergängen kann man verfolgen, wie die Kernmasse immer geringer wird und an Färbbarkeit verliert. Schliesslich findet man nur geschrumpfte Bläschen mit einem centralen Korn. Ich habe einmal solche Kernreste in grösserer Menge in der oberflächlichsten Plasmaschicht der Cyste gesehen.

Die Kernauflösung ist ein ganz allmählich ablaufender Process. Man findet daher Kerne in Rückbildung zu allen Zeiten der Encystirung, aber nie in grosser Menge. So erklärt es sich auch, warum die Periode vom Beginn der Encystirung bis zur Bildung der Primärcysten so ausserordentlich viel Zeit in Anspruch nimmt, fast so viel Zeit als alle später zu besprechenden Vorgänge zusammengenommen.

Lange Zeit war ich der Ansicht, es möchten die dem Untergang geweihten Kerne nach aussen ausgestossen werden. Auch Brauer hat an diese Möglichkeit gedacht, ist aber von diesem Gedanken zurückgekommen, weil er die ausgestossenen Kerne, welche in der Gallerte zurückgehalten werden müssten, nicht auffinden konnte. Ich gebe ihm hierin vollkommen Recht. Ich fand hie und da ausgestossene Kerne; dieselben waren noch nach Tagen in der Gallerte zu sehen. Würden viele Kerne ausgestossen, so müsste man bei der Widerstandsfähigkeit der Gebilde die Gallerte von Kernen ganz durchsetzt finden. So kann man nur annehmen, dass die wenigen von mir gemachten Befunde abnormer Natur sind. Wenn man Actinosphaerien etwas gewaltsam loslöst und auf den Objectträger überträgt, treten auch sonst leicht Kerne aus. Zur Zeit der Encystirung werden aber die Kerne, wie ich mich bei der Conservirung habe überzeugen können, leicht aus ihrem natürlichen Zusammenhang gelöst; sie sind auf diesem Stadium besonders empfindlich.

Die geschilderten Vorgänge bieten eine weitgehende Analogie zu den Vorgängen bei der Conjugation der Infusorien. Während der Conjugation wird der Hauptkern der Infusorien aufgelöst; die Nebenkerne dagegen bilden Richtungskörper und werden, nachdem sie hierdurch ihre Reife erreicht haben, zu Befruchtungsprocessen verwandt. Bei den Infusorien kann man somit zweierlei Kerne unterscheiden: Geschlechtskerne, die Nebenkerne, und bei den Befruchtungsvorgängen nicht betheiligte Kerne, die

Hauptkerne, von denen man Ursache hat anzunehmen, dass sie auf die gewöhnlichen Lebensvorgänge der Zelle einen Einfluss ausüben. Die Kerne, welche bei Actinosphaerium zum Schluss der Kernreduction zurückbleiben, lassen sich den Nebenkernen der Infusorien vergleichen. Wie wir später sehen werden, bilden sie Richtungskörper und werden zur Befruchtung verwandt; sie sind in dieser Hinsicht als Geschlechtskerne zu bezeichnen. Die zu Grunde gehenden Kerne gleichen dagegen den Hauptkernen. Ich habe mir daher die Frage vorgelegt, ob nicht auch bei den Actinosphaerien zwischen den beiderlei Kernen anatomisch nachweisbare Unterschiede vorhanden sein möchten, wie solche Unterschiede bei den Infusorien so ausserordentlich deutlich zu erkennen sind. Es könnten ja die Unterschiede geringfügig sein und bisher in Folge dessen sich der Beobachtung entzogen haben, vielleicht auch nur unter besonderen Lebensbedingungen erkennbar werden. Ich habe viele Actinosphaerien bei beginnender Encystirung, hungernde und stark gefütterte, daher in energischer Lebensthätigkeit begriffene Thiere in grosser Zahl auf das Genaueste untersucht, bin aber zu negativen Resultaten gekommen. Ich nehme daher an, dass alle Kerne eines Actinosphaerium in der That unter einander gleich sind und nie zur Zeit der Encystirung verschiedenartig werden. Was bei den Actinosphaerien nur zur Zeit der Encystirung eintritt, Differenzirung von Geschlechtskernen, die erhalten bleiben, und gewöhnlich functionirenden Kernen, die bei mangelnder Function zu Grunde gehen, ist bei den Infusorien zu einer dauernden Einrichtung geworden. In dieser Hinsicht werfen die Encystirungsvorgänge von Actinosphaerium Licht auf die Organisation der Infusorien. Hierin ist auch der Grund gegeben, warum ich keine Zeit und Mühe gescheut habe, um festzustellen, dass die Reduction der Kernzahl nicht durch Verschmelzung, sondern durch partielle Resorption zu Stande kommt.

Zum Schluss möchte ich noch darauf hinweisen, dass bei Metazoen ganz ähnliche Erscheinungen vorkommen, wie wir sie hier von Protozoen kennen gelernt haben. Bei den meisten Metazoen werden frühzeitig die Sexualzellen differenzirt, wie bei den Infusorien die Sexualkerne; bei anderen werden dagegen gewöhnliche functionirende Zellen (somatische Zellen Weismann's) zu Geschlechtszellen zeitweilig ausgebildet, wie ich es hier für die Kerne von Actinosphaerium bewiesen habe.

Ich fahre in der Darstellung der Encystirungsvorgänge fort. Nachdem die der Grösse des Actinosphaerium entsprechende Zahl der Kerne durch Resorption des Ueberschusses erreicht ist, beginnt die Theilung in die Primärcysten. Nach Greeff und F. E. Schulze soll dieselbe allmählich vor sich gehen, indem der Körper in 2, dann in 4 u. s. w. Stücke zerfällt; Cienkowski (65), Brandt und Brauer dagegen schildern einen simultanen Zerfall in so viel Theilstücke als Kerne vorhanden sind, wobei es natürlich vorkommen kann, dass an einigen Stellen der Abschnürungsprocess etwas langsamer verläuft als an anderen. Letztere Darstellungsweise kann ich allein bestätigen. Wahrscheinlich handelte es sich bei den Thieren, welche sich allmählich theilten, um Exemplare, welche eine Schädigung erfahren hatten. Besonders kann ich der sehr genauen Darstellung Brauer's über die Art, wie die Abfurchung vor sich geht, beipflichten; dieselbe macht eine ausführlichere Schilderung des Vorgangs meinerseits überflüssig. Ebenso kann ich bestätigen, was Brauer über die Structur und das erste Auftreten der Kieselhüllen sagt. Letztere bestehen aus zahlreichen kleinen unregelmässig gestalteten Stückchen, welche in dem encystirten Actinosphaerium schon zu einer Zeit entstehen, in welcher die Theilung in die Primärcysten noch nicht eingetreten ist; sie sind bei ihrer ersten Bildung im Protoplasma zerstreut,

sammeln sich aber mehr und mehr in den äusseren Schichten, die dadurch ein lichteres Aussehen gewinnen. (Taf. I Fig. 1 a.)

Die gleiche Anordnung besteht auch in den Primärcysten fort. Dieselben sind noch nicht von einer vom Protoplasma abgelösten Kieselcyste umgeben. (Fig. 1 b.) Sie bestehen aus einer trüberen centralen Masse, aus welcher der einfache bläschenförmige Kern durchschimmert, und einer lichteren Rindenschicht. Letztere ist nicht ausschliesslich aus Kieselstückchen gebildet, sondern ist Protoplasma, welches dicht von Kieselstückchen durchsetzt ist, weshalb denn auch Mark- und Rindenschicht allmählich in einander übergehen. Hierin unterscheiden sich die Primärcysten ganz erheblich von den ihnen in Grösse und jedesmaliger Zahl vollkommen entsprechenden, den Schluss der Encystirung bezeichnenden Befruchtungscysten oder Keimkugeln. Auch sonst unterscheiden sich die Primärcysten von den Keimkugeln (Fig. 1 f), dass sie nicht so regelmässig wie diese abgerundet und scharf contourirt sind. Alle früheren Autoren haben diese sehr wichtigen, allerdings nicht sehr auffälligen Unterschiede der Primärcysten und Keimkugeln übersehen oder mindestens nicht genügend gewürdigt, weil ihnen die Vorgänge der Reifung und Befruchtung, welche in die Zeit zwischen Bildung der Primärcyste und Genese der Keimkugeln fallen, verborgen geblieben sind. Ich werde letztere im Zusammenhang darstellen und erst im Anschluss hieran die Resultate der früheren Arbeiten kritisch besprechen.

II. Periode.

Theilung der Primärcysten in die Secundärcysten und Reifung der letzteren.

Die Primärcysten, wie sie aus der Abfurchung des encystirten Actinosphaerium hervorgehen, sind Körper von annähernd kugeliger Gestalt, trübkörnigem Protoplasma, mit dicker durch die eingelagerten Kieselstückchen aufgehellter Rinde und einem bläschenförmigen centralen Kern. Der Kern beginnt sehr bald undeutlich zu werden (Stadium der Karyokinese) und es tauchen 2 lichte Stellen auf, die sich immer deutlicher als 2 Tochterkerne zu erkennen geben. Dabei ändert die Cyste ihre Gestalt; sie wird in die Länge gestreckt (Fig. 1 c). Die lichte Rindenzone verbreitert sich anfänglich an den beiden Polen, dann zwischen denselben im Aequator des unregelmässig eiförmigen Körpers; sie schneidet nunmehr die trübe Markmasse durch und wird selbst durch eine von aussen eindringende Furche durchschnürt. Das Endresultat ist ein Paar Secundärcysten, die nach vollzogener Theilung sich dicht aneinander pressen, so dass sie sich an der Berührungsstelle abplatten und das Ansehen der 2 ersten Furchungszellen eines äqualen Eies annehmen. (Fig. 1 d.) Die lange Dauer des Stadiums der Primärcysten ist nun nicht durch die Karyokinese bedingt, welche vielfach schon während der Abfurchung des Actinosphaerium angebahnt wird und offenbar sehr rasch abläuft, da man sie ausserordentlich selten zur Beobachtung bekommt. Die lange Dauer hängt vielmehr damit zusammen, dass die Theilung des Protoplasmakörpers von der Karyokinese selbst völlig unabhängig ist und im Zusammenhang mit langsam verlaufenden Umgestaltungen und Lageveränderungen der Tochterkerne erfolgt. Die bei ihrer Entstehung nicht weit von einander liegenden Kerne rücken langsam aus einander, bis an die Pole der Primärcysten. (Taf. I Fig. 2.) In diese Zeit fällt die Veränderung der Rindenschicht, welche, anfänglich an den Polen verdickt, nunmehr im Aequator ansehnlicher wird (c); ferner fällt in diese Zeit das Auftreten der Theilfurche.

Während die Kerne aus ihrer oberflächlichen Lage wieder in die Tiefe zurückgleiten, wird die Theilung der Primärcyste in die zwei Tochtercysten beendet (e—g).

Wir müssen jetzt die wichtigen Kernveränderungen in dem besprochenen Zeitraum ausführlich beschreiben und zwar zunächst die Primärkaryokinese. Ich verstehe unter dieser Bezeichnung die Kerntheilung, welche die Theilung der Primärkugeln in die Secundärcysten vorbereitet.

Wir haben den Kern der frisch gebildeten Primärcyste als ein Bläschen mit lockerem Reticulum kennen gelernt, in dem das Chromatin zu einem oder mehreren grösseren Körpern zusammengeballt ist. In seinem Umkreis sammelt sich eine Schicht homogenen, in Carmin sich stark färbenden Protoplasmas, das Material, aus dem später die Polkegel hervorgehen. Ehe aber die polare Vertheilung stattfindet, scheinen amoeboide Bewegungen vorzukommen, wie ich sie früher von der Karyokinese der nicht encystirten Thiere geschildert habe. Ich fand auf Schnitten den Kern ab und zu von zungenförmigen Plasmafortsätzen umgeben; in einem Fall zählte ich 4 derselben. Auf diesen Stadien muss Kernmaterial an das Protoplasma abgegeben werden. Denn der Kern verliert nicht unerheblich an Inhalt. Auch findet man in den an den Kern anschliessenden basalen Theilen der Protoplasmazungen zahlreiche Körnchen, welche sich in Eisenhaematoxylin stark färben.

Während sich die Polkegel formiren, kommt es zur Umbildung der Chromatinkörper zu den Chromosomen der Aequatorialplatte. Bei meiner vorläufigen Mittheilung hatte ich angegeben, dass die Primärkaryokinese hierbei im Wesentlichen ebenso verlaufe wie die Theilung bei nicht encystirten Thieren. Mir stand damals ein geringes Beobachtungsmaterial zu Gebote, weil gerade die betreffenden Zustände sich seltener als alle anderen Stadien der Beobachtung bieten, wenn man nicht planmässig das Cystenmaterial einlegt. Inzwischen habe ich meine Aufmerksamkeit den Vorgängen bei der Primärtheilung besonders gewidmet und mir die wichtigsten Stadien sämmtlich in genügenden Präparaten verschafft. Dabei hat sich herausgestellt, dass die Genese der Chromosomen ihre Besonderheiten erkennen lässt.

Noch ehe es zur Bildung der Aequatorialplatte kommt, sind Chromosomen vorhanden; sie finden sich im Kerngerüst zerstreut als Fäden, die durch ihre geschlängelte, oft s-förmig gekrümmte Form an die Chromosomen höherer Thiere erinnern. In ihnen liegen die Chromatinkörnchen perlschnurartig hinter einander gereiht. Dieselben sind offenbar durch eine von dem Kerngerüst unterschiedene Substanz zusammengehalten, welche nur das Plastin des Nucleolus sein kann, wie aus ihrer Entwicklung hervorgeht. Die Chromosomen wachsen nämlich aus den nucleolusartigen Körpern des ruhenden Kerns einzeln hervor, nachdem diese eine Auflockerung ihrer Substanz erfahren haben. (Taf. III Fig. 12.) Um die Art, wie dies geschieht, genauer zu erläutern, habe ich zwei Chromatinkörper in Auflösung bei sehr starker Vergrösserung (Zeiss Apochr. 1,5 mm Comp.-Ocul. 12) mit Prisma gezeichnet. (Taf. VII Fig. 18 a. b.) Man sieht an den Figuren, dass die Lockerung des Chromatins am auffälligsten ist in den oberflächlichsten Schichten, welche aus Haufen feinster Körnchen bestehen. Die Körnerhaufen ragen stellenweis wie amoeboide Fortsätze hervor oder sind ganz oder unvollkommen vom Rest des Körpers abgeschnürt; sie sind die Anlagen der Chromosomen. Letztere können aber auch direct als Körnerreihen aus dem Chromatinbrocken hervorwachsen, wobei sie letzterem mit einem Ende eingepflanzt sind.

Noch lehrreicher werden die Bilder, wenn die meisten Chromosomen schon gebildet sind und die letzten Nachzügler sich anzulegen beginnen. (Fig. 18 c.) Dieser Process ver-

schleppt sich bis in die Zeit, in welcher schon die Umgruppirung der Chromosomen zur Aequatorialplatte eingeleitet ist. (Fig. 19.) Der Rest der Nucleoli besteht um diese Zeit vorwiegend aus der sich schwach färbenden Masse, welche ich Plastin genannt habe, und nur aus spärlichen Chromatinkörnchen, die in Gruppen, den Anlagen von Chromosomen, angeordnet sind. Offenbar ist ein Ueberschuss von Plastin vorhanden, der nicht mit eingeht in die Bildung der Chromosomen. Ihn finden wir inmitten der Aequatorialplatte wieder (Taf. III Fig. 13. 14; Taf. VII Fig. 20), wo er allmählich aufgebraucht wird. Wie dies geschieht, habe ich bei der Primärkaryokinese nicht näher verfolgt. Sicherlich dient er zum Verkleben der Chromosomen, wie ich es bei der Karyokinese des ersten und zweiten Richtungskörpers noch auseinandersetzen werde.

Am Schluss der Chromosomenbildung entstehen dendritische Figuren (Fig. 20), welche an die Theilungsvorgänge freier Actinosphaerien erinnern. Dadurch verlieren die Unterschiede zwischen beiden Formen der Theilung an Schärfe, wie wir Aehnliches schon bei der Karyokinese frei lebender Actinosphaerien feststellen konnten.

Das beschriebene Stadium bietet in mancher Hinsicht günstige Verhältnisse, um die Chromosomen zu zählen. Die einzelnen Fäden lassen sich intensiv färben; sie sind in einem weiten Kernraum zerstreut. Nachtheile sind ihre grosse Zahl und der Umstand, dass die letzten erst gebildet werden, wenn die übrigen schon zusammengedrängt sind. Eine genaue Bestimmung ist daher unmöglich; eine auf mehrfachen Zählungen basirende Schätzung führt zu Zahlen 130—150.

Wenn die Chromosomen in die Aequatorialplatte gelangen, liegen sie anfänglich wirr durch einander geknäult. Untersucht man besonders feine Schnitte genauer, so findet man viele der gewundenen Fäden unter einander durch Plastinbrücken verbunden. Später stellen sich die Chromosomen in die Richtung der Spindelfasern ein und verkürzen sich zu Stäbchen oder unregelmässigen Körpern. (Taf. III Fig. 15.) Damit wird dasselbe Bild erzielt, welches ich schon früher für die Theilung im freien Zustand geschildert habe. Genauere Untersuchungen würden sicherlich auch hier unregelmässige Verklebungen der Chromosomen durch Plastin ergeben. Leider habe ich für das Stadium der Aequatorialplatte und die unmittelbar anschliessenden Stadien nur ein sehr beschränktes Material zu meiner Verfügung gehabt. Was ich gesehen habe, lässt erkennen, dass zwischen Primärkaryokinese und der Karyokinese frei lebender Thiere von jetzt ab grosse Uebereinstimmung herrscht, wie aus den Figuren 16—20 ersichtlich ist. An letzteren kann man verfolgen, wie nach Spaltung der Chromosomen die Seitenplatten auseinanderweichen, bis sie die Polplatten erreichen. Im Aequator der Spindel tritt eine Einschnürung ein und bildet sich eine Unterbrechung oder richtiger eine Auflockerung des Spindelgerüstes aus. Beide Erscheinungen sind auffälliger und von längerer Dauer als bei freilebenden Thieren, bilden sich aber ebenfalls wieder zurück. Der Spindelkörper ist lange Zeit über in der früher geschilderten Weise bauchig aufgetrieben, ehe er endgiltig durchschnürt wird. Indem die Chromosomen innerhalb der Seitenplatten verschmelzen, entstehen die bläschenförmigen Anlagen der Tochterkerne.

In den letzten Stadien der Primärkaryokinese treten abermals Unterschiede zur Kerntheilung freilebender Thiere auf, welche ich jetzt noch besprechen muss. Sie beziehen sich auf das Verhalten der Protoplasmakegel und die Bildungsweise der Tochterkerne.

Wie ich es schon bei der gewöhnlichen Kerntheilung der Actinosphaerien auseinandergesetzt habe, bleiben auch hier die Abstände der Spitzen der Plasmakegel sich während

der gesammten Karyokinese gleich, obwohl der Kern selbst sich in die Länge streckt. Es müssen somit die Polplatten sich immer mehr den Spitzen der Plasmakegel nähern, wenn sie auch dieselben nicht erreichen. Nun kommt es aber nicht zur Vertheilung des Materials der Plasmakegel in die Umgebung, vielmehr erhält sich die Masse derselben ungemindert an den Polenden. Die Folge ist, dass die Plasmakegel unter dem Druck des heranwachsenden Kerns zusammengepresst werden und sich zunächst zu kissen- oder pelottenartigen Formen ausbreiten. Später umfliessen sie die Tochterkerne, in deren Umkreis sich dauernd homogenes Protoplasma erhält, bis es zur Vorbereitung einer neuen Karyokinese kommt.

Die Besonderheiten in dem Verhalten der Plasmakegel müssen mit den Bedingungen des Cystenlebens zusammenhängen. Denn sie kehren auch bei den Richtungskaryokinesen wieder. Ich habe in meine Schilderung der Verhältnisse zugleich auch eine Erklärung eingeflochten und die Formveränderungen der Plasmakegel als Druckerscheinungen gedeutet, hervorgerufen durch den Druck des heranwachsenden Kerns. Solche Druckerscheinungen können nur eintreten, wenn die Umgebung Widerstand leistet. Das ist der Fall bei dem dichteren von Kieselkörperchen durchsetzten und von einer Cystenhülle umgebenen Protoplasma der Primärcysten, dagegen nicht bei dem lockeren schaumigen und nachgiebigen Parenchym nicht encystirter Actinosphaerien.

Die aus der Primärkaryokinese resultirenden Tochterkerne bleiben dauernd durch einen weiten Zwischenraum getrennt; sie besitzen lange Zeit eine linsenförmige Gestalt, indem ihr in der früheren Kernaxe gelegener Durchmesser beim Wachsthum zurückbleibt. (Taf. III Fig. 21.) Sie sind umgeben von homogenem Protoplasma, Resten der Polkegel, welches besonders im Aequator des Kerns eine strahlige Anordnung bewahrt. Sie erreichen eine ansehnliche Grösse und runden sich kugelig ab, ehe die Primärcyste in die beiden Secundärcysten abgefurcht wird. Zugleich bilden sich in und an ihnen zwei Structuren, welche wir an den gewöhnlichen Actinosphaerienkernen vermissen, ächte chromatinfreie Nucleolen und Centrosomen.

Die Entstehung der Nucleolen — ich will sie Plastin-Nucleolen nennen im Gegensatz zu den bisher besprochenen chromatinhaltigen Körpern — beginnt sehr früh im heranwachsenden Kern. Wie bei allen Theilungen, die innerhalb der Cyste vor sich gehen, sammelt sich das Chromatin nicht zu der uns von freilebenden Actinosphaerien her bekannten Rosette, welche zugleich auch sämmtliches Plastin enthält. Vielmehr bleibt das Material, aus dem sich dort die Rosette aufzubauen pflegt, im Kernnetz vertheilt, hie und da zu grösseren Brocken zusammenfliessend. Nach einiger Zeit beginnt von diesen Brocken das Chromatin auf das Kerngerüst abzuströmen, so dass schliesslich der grösste Theil desselben, mit Chromatin beladen, den Charakter chromatischer Fädchen annimmt, während andere Theile des Gerüsts chromatinfrei bleiben. Im Inneren der Chromatinbrocken treten kleine Bläschen auf, die Anlagen der Plastinnucleoli. (Taf. VII Fig. 5.) Wenn die Vertheilung des Chromatins auf das Kerngerüst beendet ist, liegen im Inneren desselben zahlreiche bläschenförmige Nucleoli; sie sind ein im Aussehen sehr variabeles Element im Kern. Es können zahlreiche kleine Nucleoli im Kernraum vertheilt sein, es können mehrere zu Gruppen unter einander verkleben, es können endlich einige wenige grössere vorhanden sein, offenbar aus Verschmelzung kleinerer entstanden. Im Bau stimmen jedoch alle Formen überein. Es sind Bläschen mit dünner in Carmin und Haematoxylin schwach färbbarer Wand,

die aber durch die Eisenhaematoxylinmethode tief schwarz tingirt werden kann; sie gleichen in dieser Hinsicht vollkommen den Nucleolen im Eikern reifer Eier. Wie diese besitzen sie einen sich nicht färbenden wahrscheinlich flüssigen Inhalt. An manchen Nucleolen kann die Wandschicht zu einem Höckerchen verdickt sein. Ich vermuthe, dass in diesen Fällen Spuren von Chromatin an den Nucleolen haften geblieben sind. Einige Präparate machen es mir sogar wahrscheinlich, dass ausnahmsweise der Chromatingehalt der Nucleolen ein sehr bedeutender sein kann. Dann ist ihre Bläschennatur wenig ausgeprägt und der Unterschied zu kleinen Chromatinbrocken verwischt.

Die Entwicklungsweise der Nucleoli zeigt, dass ihr Material ursprünglich in den Chromatinbrocken enthalten war; dasselbe verhält sich somit ebenso zum Chromatin, wie die homogenen Fäden und Platten, die während der bisher besprochenen Theilungsarten bei der Entstehung der Chromosomen sichtbar werden. Trotz des verschiedenen Aussehens kann man daher den Satz vertheidigen, dass beiderlei Substanzen dasselbe Element im Kern repräsentiren, das Plastin, ein Satz, der durch das spätere Schicksal der Plastin-Nucleolen sicher bewiesen wird.

Schwieriger ist es die Entstehung der Centrosomen zu verfolgen. Ich bin über diesen Process, auf dessen ausführliche Darstellung ich nunmehr übergehe, nur mit Hilfe der Eisenhaematoxylinmethode zur Klarheit gekommen.

Die Bildung der Centrosomen kündigt sich durch das Auftreten von Protoplasmastrahlung an. Das früher allseitig um den Kern ausgegossene homogene Protoplasma sammelt sich an einem Pol. Seine Maschen nehmen eine nach einem bestimmten Punkt centrirte, radiäre Anordnung an. Um diese Zeit fand ich den durch die Plasmastrahlung ausgezeichneten Kernpol häufig schwach vertieft, was dem gesammten Kern Nierengestalt verleiht. (Taf. IV Fig. 1.) Später gleicht sich die Vertiefung, von der ich es dahingestellt lasse, ob sie ein nothwendiges Entwicklungsstadium darstellt, wieder aus. Das homogene Plasma breitet sich wieder mehr um den Kern aus, so dass es die eine Seite desselben auf Querschnitten sichelförmig umgiebt. (Fig. 2.)

Während sich die Plasmastrahlung ausbildet, entwickelt der Kern selbst eine ausgesprochene Heteropolie, d. h. eine durch Verschiedenheit der Structur hervorgerufene Ungleichartigkeit seiner beiden Enden. Nach dem Strahlungspol, den ich kurzweg den Hauptpol nennen will, convergiren die angrenzenden Fäden des Kernnetzes; sie erfahren eine Verstärkung und werden besonders dadurch scharf und deutlich contourirt, dass sie alles Chromatin auf sich vereinigen. Die zwischen den convergirenden Fäden ausgespannten Querbrücken dagegen werden undeutlicher und sind durch grosse Zwischenräume von einander getrennt. Der chromatinhaltige Theil des Kernnetzes erstreckt sich über den Aequator des Kernes hinaus; er geht nach dem entgegengesetzten Pol, dem „Gegenpol", in einen chromatinfreien Theil über, welcher zugleich eine ganz andere Structur besitzt. Die Maschen sind unregelmässig, ohne bestimmte Orientirung, die sie begrenzenden Fäden körnig, undeutlich begrenzt, bald dicker, bald dünner, auf gefärbten Präparaten viel lichter. Vor allem aber ist das Kernnetz vielfach unterbrochen, so dass frei in den Kernsaft vorragende Verästelungen entstehen. Die Möglichkeit, dass die freien Enden Kunstproducte seien, dadurch hervorgerufen, dass das Fadenwerk in Folge ungenügender Conservirung stellenweise zerrissen sei, halte ich für ausgeschlossen. Denn bei allen Conservirungsverfahren ergab sich dasselbe Bild und stets nur auf den äusserst auffälligen Stadien, von denen hier die Rede ist.

Es genügt die Anwendung schwacher Vergrösserungen, um die besprochene Heteropolie des Kernes zu erkennen. Der Umkreis des Gegenpols ist viel lichter, als der alles Chromatin enthaltende übrige Theil des Kernes. In der lichteren Partie finden sich die Nucleoli.

Die Heteropolie der Kerne gestattet es, genauer ihre Lagebeziehung zur Cyste festzustellen. Denn die Cysten haben um diese Zeit ihre anfangs annähernd kugelige Gestalt aufgegeben und sind oval geworden, wodurch eine bestimmte zur späteren Theilungsebene senkrechte Längsaxe markirt ist. Man muss zu diesem Zweck Cysten mit Boraxcarmin färben, stark mit Salzsäure-Alkohol ausziehen, mit Nelkenöl aufhellen und im Ganzen untersuchen. Schnittpräparate sind weniger gut zu brauchen, da bei ihnen es allzu sehr vom Zufall abhängt, ob die Schnittrichtung mit der Cystenlängsaxe zusammenfällt. Dabei stellte es sich heraus, dass die erste Zeit über die Hauptpole der beiden Tochterkerne von einander abgewandt in der Cystenlängsaxe liegen. Diese gegenseitige Lage behalten sie bei, wenn sie nach den Cystenenden wandern und die Theilfurche einschnürt. Nach beendeter Theilung, wenn die Kerne sich wieder in die Tiefe zurückbegeben, hört jede bestimmte Lagerung auf. Die Kerne können sich unabhängig von einander drehen; daher denn auch später die Axen der Richtungsspindeln jeden beliebigen Winkel mit einander bilden können.

Ob eine bestimmte Lagebeziehung der Hauptpole der Tochterkerne zu den Spindelpolen der Primärkaryokinese gegeben ist, kann ich noch nicht behaupten. Aus meiner Darstellung möchte man annehmen, dass beiderlei Pole identisch sind. Indessen habe ich auf frühen Stadien der nierenförmigen Tochterkerne gesehen, dass diese ihre Hauptpole einander zuwandten, was dafür sprechen würde, dass die Spindelpole der Primärkaryokinese sich in die Gegenpole der Tochterkerne umwandeln und dass erst später eine Drehung der Kerne um 180° sich vollzieht. Meine Beobachtungen über diese Frage sind nicht umfassend genug.

Auf den folgenden Stadien (Fig. 3—16) fällt die enorme Zunahme des homogenen Plasma oder, wenn man den noch immer viel angewandten Ausdruck benutzen will, des Archoplasma auf. Dasselbe nimmt nicht nur am Hauptpol zu, sondern breitet sich weiter nach dem Gegenpol zu aus, nach demselben allmählich schwächer werdend. So entsteht ein gegen das gewöhnliche Protoplasma ziemlich scharf abgesetzter Hof, eine Attractionssphäre in dem Sinn, wie Ziegler neuerdings den Namen zu gebrauchen vorgeschlagen hat. Die Zunahme des Archoplasma hängt mit der Entwicklung und Metamorphose des Centrosoma zusammen, welche ich ausführlich besprechen werde, weil Actinosphaerium ein geeignetes Object ist, um den genetischen Zusammenhang des Centrosoma mit dem Kern zu beweisen. Günstige Beobachtungsbedingungen zum Erkennen des Centrosoma bietet das Object allerdings nicht. Dafür ist das Centrosoma zu wenig compact und zu zart, das Protoplasma zu trüb und zu dicht. Auch ist es störend, dass das Centrosoma auf den verschiedenen Phasen der Karyokinese ganz erheblich sein Aussehen verändert. Ich bin bemüht gewesen durch Verarbeitung eines umfassenden Materials — ich habe Hunderte von Cysten auf den betreffenden Stadien geschnitten — die Schwierigkeiten zu bewältigen, so dass ich mich bei meiner Schilderung auf zahlreiche gut geglückte Präparate stützen kann. Viele Präparate gaben freilich auch hier, wie das bei Anwendung der Eisenhaematoxylin-Methode leicht eintritt, negative Resultate.

Die Bildung der Centrosomen wird eingeleitet, wenn die Kerne die oberflächliche Lage eingenommen oder nahezu erreicht haben und die Theilfurche einzuschneiden beginnt. Die

Enden der Kernfäden, welche den Hauptpol bezeichnen, sind um diese Zeit verdickt, ragen sehr häufig über die Kerngrenzen in das umgebende körnchenfreie Protoplasma der Polstrahlung hinaus und hängen mit ihm auf das engste zusammen. An den übrigen Stellen der Oberfläche dagegen ist der Zusammenhang von Kern und Protoplasma gelockert. Ich schliesse das daraus, dass in dieser Periode der Cystenentwicklung das Kernnetz sehr häufig trotz guter Conservirung vom umgebenden Protoplasma zurückgezogen ist mit Ausnahme der Polgegend.

Um die Bildung des Centrosoma zu erläutern, gebe ich eine grössere Anzahl von Bildern. Dieselben sind sehr mannigfaltig, was ich mir in zweierlei Weise erkläre. Einmal nehme ich an, dass um diese Zeit der Kern einen grossen Grad von Beweglichkeit besitzt, so dass ein und derselbe Kern in kurzer Aufeinanderfolge ein wechselndes Aussehen bieten würde, wenn man ihn während des Lebens beobachten könnte. Zweitens ist es aber auch sehr gut denkbar, dass zwischen den einzelnen Kernen geringfügige Unterschiede vorhanden sind. Verschiedenes Aussehen der Kerne kann endlich auch durch verschiedene Schnittrichtung bedingt sein.

Die die Bildung des Centrosoma einleitende Verdickung der Fadenenden am Hauptpol des Kernes ist in einigen Fällen auf eine kleine Stelle beschränkt und erzeugt ein wie ein intranucleäres Centrosoma hervorleuchtendes Korn (Fig. 5, Taf. VI Fig. 16 a, c.), in anderen Fällen ist sie weiter ausgedehnt, so dass eine Art Polplatte entsteht. (Fig. 9.) Die in das Protoplasma eindringenden Fortsätze sind kurze Spitzen und Zacken (Fig. 5), oder ein deutliches Korn ist weiter vorgeschoben und hängt nur durch dünne Fäden noch mit dem Kernreticulum zusammen. (Fig. 6.) In allen Fällen ist auffallend, dass der Zusammenhang des Kernnetzes mit der verdickten Partie, der Anlage des Centrosoma, gelockert ist.

Wie sehr das Aussehen des mit der Centrosomabildung betrauten Kernpols bei Cysten derselben Colonie variirt, lehren die Figuren 16 a—d der Tafel VI, welche sämmtlich aus derselben Schnittserie stammen. Um eine grosse Genauigkeit der Zeichnung zu ermöglichen, habe ich die stärkste mir zur Verfügung stehende Vergrösserung Apochromat 1.5 mit Compensationsocular 12 benutzt.

An den besprochenen Entwicklungszustand schliesst sich ein zweiter zeitlich und morphologisch aufs engste an. Man findet ihn an Cysten, bei denen die Theilfurche ebenfalls noch nicht durchgeschnürt ist, oft sogar innerhalb Colonien, bei denen die meisten Cysten noch in der ersten Anlage des Centrosoma begriffen sind.

Das Centrosoma besitzt auf dem in Rede stehenden Stadium einen auffallend spongiösen Bau, wie ihn in der Neuzeit v. Erlanger für die Centrosomen sehr verschiedener Zellarten beschrieben hat. v. Erlanger deutet die Bilder im Sinn der Bütschli'schen Wabentheorie. Eine solche Deutung scheint mir bei Actinosphaerium ganz ausgeschlossen, weil der Körper nicht durch eine einheitliche Contour abgeschlossen ist, sondern mit freien, verästelten Enden in die Umgebung übergreift. Nach meiner Ansicht kann das Bild nur durch die Annahme erklärt werden, dass ein aus Fäden gebildetes Gerüst vorliegt. Was ich oben über die Unterbrechungen des Kernnetzes im Gegenpolfeld gesagt habe, spricht in gleicher Weiss gegen die Wabentheorie.

Das spongiöse Centrosoma (Taf. IV Fig. 7. 8) sitzt dem Kernpol breit auf oder ist mit ihm durch einzelne Kernfäden verbunden. Seine Gestalt hängt von der Beschaffenheit des Kernpoles ab; ist dieser etwas zugespitzt, so hat das Centrosoma eine ungefähr kugelige Gestalt;

dagegen ist es langgestreckt, wenn der Kernpol in die Länge gezogen und quer abgestutzt ist. In meiner vorläufigen Mittheilung hatte ich die Vermuthung ausgesprochen, dass vielleicht die langgestreckte Beschaffenheit des Centrosoma die Theilung vorbereite. Inzwischen habe ich mich überzeugt, dass diese Vermuthung nicht zutrifft, dass der Kern vielmehr eine ganze Reihe von durchgreifenden Veränderungen erfahren muss, ehe 2 Centrosomen und damit die Pole der Theilungsspindel gebildet werden.

Wenn die Trennung der Secundärcysten vollzogen ist, findet man das Centrosoma in einiger Entfernung vom Kern mitten in der Protoplasmastrahlung. Während sein Nachweis zuvor mit grossen Schwierigkeiten verknüpft war, da die feinen Fäden seines Reticulums sich nur wenig im Colorit vom homogenen Plasma der Umgebung unterscheiden, ist es jetzt ausserordentlich deutlich. Ich habe es nicht nur mit der Eisenhaematoxylin-Methode, sondern sogar an Chrom-Osmiumpräparaten mit Borax-Carminfärbung nachweisen können. Es färbt sich, als ob es aus chromatischer Masse bestände. Diese Färbbarkeit mit Carmin hatte etwas Ueberraschendes für mich, sie verliert aber an Merkwürdigkeit, wenn man bedenkt, dass es der chromatinhaltige Theil des Kernnetzes ist, welcher das Centrosoma liefert. Auch sind in der Neuzeit anderweitige Fälle bekannt geworden, in denen das Centrosoma durch auffallende Färbbarkeit ausgezeichnet ist. Hermann (98) und Andere haben bei der Entwicklung der Spermatozoen einen chromatoiden Körper beschrieben, der im weiteren Verlauf der Untersuchung sich als das zum Mittelstück des Samenfadens werdende Centrosoma herausgestellt hat.

Die Loslösung des Centrosoma vom Kern erfolgt durch ein homogenes Plasma, welches sich dazwischen schiebt. Ich habe Präparate, auf denen die Ablösung zum grössten Theil erfolgt ist und nur noch ein dünnes Fädchen die Verbindung herstellt. Figur 10 und 10 a z. B. stellen zwei aufeinanderfolgende Schnitte derselben Cyste dar; auf dem ersten scheint das Centrosoma durch eine homogene Schicht vollkommen vom Kern getrennt und erst der nächste Schnitt lässt das dünne Verbindungsfädchen erkennen. Auch auf Stadien, auf denen die Trennung eine vollkommene geworden ist, ist oft noch der zwischen Kern und Centrosoma eingeschobene Theil des Protoplasma durch besondere Färbung ausgezeichnet und erinnert dann an die Polkegel, wie sie während der Karyokinese so ausserordentlich auffallen. (Fig. 12.)

Merkwürdigerweise tritt das Centrosoma, nachdem es eine Zeit lang vom Kern getrennt war, an den Kern zurück; ja es machte mir sogar den Eindruck, als ob es von Neuem sich mit ihm verbände. Damit entstehen Bilder, welche an die Figuren erinnern, die ich von der Genese des Centrosoma gegeben habe. Dass wir es aber hier mit einer neuen Entwicklungsphase zu thun haben, geht aus folgenden Verhältnissen hervor: 1. Die Secundärcysten sind von einander schon getrennt, was während der Entstehung der Centrosomen nicht der Fall ist. 2. Auch beginnen sich die Anlagen von Chromosomen bemerkbar zu machen, worauf ich später noch zurückkomme, wenn ich die Entstehung der Chromosomen im Zusammenhang schildere. 3. Die Strahlung ist viel stärker geworden und bildet nicht nur am Hauptpol ein dickes Protoplasmalager, sondern umgreift auch den grössten Theil der Kernperipherie. 4. Die Rückkehr der Centrosomen zum Kern leitet eine Umbildung ein, welche zu einer ganz ausserordentlichen Massenreduction führt.

Die Anfänge der Reduction der Centrosomen werden durch die Figuren 15 und 16 erläutert. Das Centrosom liegt wie eine Pelotte dem Kern an und ist nicht mehr so deutlich

wie früher. In seinem Inneren machen sich Verdichtungen bemerkbar, welche manchmal wie an einander gereihte Körnchen aussehen. Gewöhnlich aber — offenbar handelt es sich hierbei um vorgerücktere Stadien — hat die Verdichtung die Form eines Stäbchens oder von zwei kleinen mit einander verbundenen Körperchen angenommen. (Fig. 16. 17. 18.)

Auf anderen hier sich anschliessenden Präparaten sind unmittelbar am Kern nur noch zwei kleine mit einander verbundene Körperchen oder ein einziges Korn zu sehen. (Fig. 19. 20.) In einiger Entfernung können noch Reste des spongiösen Gerüsts liegen oder auch diese sind geschwunden. (Fig. 17.) Ich schliesse daher aus meinen Präparaten, dass die Reduction im Umfang des Centrosoma nicht ausschliesslich durch eine Verdichtung seiner Masse herbeigeführt wird, sondern auch durch Resorption, welcher ein Theil des spongiösen Gerüsts anheimfällt. Zu demselben Schluss wird man geführt, wenn man die ausserordentliche Grösse des spongiösen Centrosoma mit der Kleinheit des reducirten Centrosoma vergleicht. Die Verdichtung der Substanz genügt nicht, um diesen Unterschied zu erklären.

Um die Mannichfaltigkeit der Bilder, welche auf dem betreffenden Stadium sich dem Beobachter darbieten, zu erläutern, gebe ich noch Abbildungen, welche von einer und derselben Colonie gewonnen wurden. Dieselbe war in Flemming'scher Lösung conservirt und in Boraxcarmin gefärbt worden. Die 5 μ dicken Schnitte waren erst mit Haemalaun, dann später noch einmal zur Controle mit Eisenhaematoxylin behandelt worden. Beide Behandlungsweisen lieferten dieselben Bilder.

In Figur 1 Tafel VII hatte das Centrosoma noch ein deutliches spongiöses Gefüge; in Figur 4 war dagegen nur ein bisquitförmiges kleines Körperchen vorhanden. Die Figuren 2 und 3 vermitteln zwischen diesen beiden Extremen; sie zeigen, wie vom Centrosoma immer mehr abgebröckelt wird. Die Bilder sind ferner von Interesse, weil sie in besonderer Deutlichkeit die Structur des Protoplasma's erkennen lassen. Ehe ich aber auf dieselbe eingehe, muss ich Einiges über die Einwirkung der verschiedenen von mir angewandten Reagentien vorausschicken.

Wer die Figuren 1—4 auf Tafel VII mit den Figuren der Tafel IV vergleicht, dem wird das ganz verschiedene Aussehen des das „Archoplasma" umgebenden Protoplasma auffallen. Das hängt damit zusammen, dass bei Cysten, welche in Sublimat und Picrinessigsäure abgetödtet worden sind, die Dotterkörnchen bei Anwendung der Eisenhaematoxylinfärbung farblos bleiben und nur die gewöhnlichen Protoplasmakörnchen sich schwärzen, während bei Vorbehandlung mit Chrom-Osmiumsäure bei gleicher Färbung die Dotterkörnchen intensiv dunkeln. Die Tafel IV bezieht sich ausschliesslich auf Präparate der ersten Kategorie. Dieselben zeigen sehr deutlich die reticuläre Structur des gewöhnlichen Protoplasma, welche durch die Dotterkörnchen auf Chrom-Osmiumpräparaten fast ganz verdeckt ist. Archoplasma und gewöhnliches Protoplasma sind in beiden Präparate-Serien scharf gegeneinander abgesetzt, weil im Bereich des Archoplasma die Dotterkörnchen und die Plasmakörnchen fehlen.

Während die reticuläre Structur bei Chrom-Osmiumpräparaten aus den erwähnten Gründen im Bereich des gewöhnlichen Protoplasma nicht gut zu erkennen ist, ist sie sehr deutlich im Bereich des Archoplasma. Die Maschen desselben sind ungemein fein. So lange sie unter dem Einfluss des Centrosoma stehen, sind alle Maschen radial zu demselben angeordnet; sie werden demgemäss im Umkreis des Centrosoma enger und dichter, was

zwar ein günstiges Moment ist, um die Aufmerksamkeit auf das Centrosoma zu lenken, dagegen es erschwert, das ebenfalls reticulirte Körperchen als ein gegen seine Umgebung scharf abgesetztes Gebilde zu erkennen. Wenn nun die Reduction des Centrosoma beginnt, schwindet auch allmählich sein Einfluss auf die Anordnung des Archoplasma. Auf Figur 4, welche einen Kern mit reducirtem Centrosoma darstellt, sind die Maschen daher gleich gross und gleichförmig angeordnet und das Bild der Strahlung geschwunden. Damit beginnt die Rückbildung des Archoplasma. Die Körnelung des Protoplasma dringt gegen den Kern vor und ist schliesslich von der Kernoberfläche nur durch einen schmalen Saum getrennt.

Die Darstellung, welche ich hier vom Bau des Archoplasma und von der Art, wie es entsteht und sich wieder rückbildet, gegeben habe, stimmt vollkommen mit dem, was ich früher vom Seeigelei geschildert habe, überein. Auch hier bestätigt es sich von Neuem, dass das Archoplasma keine besondere Substanz im Zellkörper ist, sondern ein Theil des gewöhnlichen Protoplasma, welcher unter besonderen auf dasselbe ausgeübten Einwirkungen — unter dem Einfluss des Kerns und des Centrosomas — eine besondere Modification und Anordnung erfahren hat und dieselbe wieder aufgiebt, sowie die betreffenden Einwirkungen aufhören. Ich stehe somit ganz auf Seiten der Anschauungen, welche von Bütschli (92), Wilson (95) und neuerdings besonders von v. Erlanger (97) durchgeführt worden sind, wenn ich auch in der Interpretation der reticulirten Structur von Bütschli und v. Erlanger abweiche. Mit meinen Beobachtungen ist dagegen gänzlich unvereinbar die Lehre Heidenhain's von dem im Zellkörper vorhandenen System centrirter Radien, besonders in der extremen Form, welche die Lehre in der Neuzeit durch v. Kostanecki (97) erfahren hat. Wenn v. Kostanecki angiebt, dass im Laufe der Eitheilung die Radien constant bleiben, sich aber verschieben und dabei ihre Angriffspunkte an der Oberfläche der Eizelle verändern, so giebt er hiebei seinen Beobachtungen eine Interpretation, welche nicht im geringsten zwingende Nothwendigkeit, nicht einmal grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Dazu kommt, dass die Beobachtungen nichts weniger als gesichert sind. Während v. Kostanecki überall radiale Fäden findet, haben an denselben oder doch ähnlichen Objecten Bütschli, Wilson, v. Erlanger und ich netzförmige Structuren beobachtet, die nur zeitweilig eine radiale Anordnung gewinnen.

Gegen die Lehre von den centrirten Radien hat sich auch Ziegler ausgesprochen und zahlreiche Beobachtungen an lebenden Eizellen sowie interessante Experimente gegen sie geltend gemacht. Ich kann mich Ziegler's Ausführungen nach dieser Richtung vollkommen anschliessen. Ueberhaupt wird wohl jeder, welcher viel lebendes Zellmaterial zu untersuchen hat und die grosse Verschiebbarkeit der Theilchen in lebenden Zellen, vor Allem das regellose Wandern des Kerns in vielen beweglichen Zellen (Amoeben) kennt, genöthigt sein, gegen die Heidenhain'sche Lehre Stellung zu nehmen.

Ich kehre zur Schilderung meiner Beobachtungen an Actinosphaerien zurück. In der Zeit, in welcher das Centrosoma reducirt wird und die Attractionssphäre schwindet, verliert der Kern seine Heteropolie und gewinnt immer mehr eine gleichförmige Beschaffenheit seiner Structur. Die Maschen am Hauptpol verkürzen sich, das Gerüst am Gegenpol verliert seine Unterbrechungen und ergänzt sich zu einem zusammenhängenden Maschenwerk. Die Färbungsunterschiede gleichen sich aus. Schliesslich ist der Kern ein ovales Bläschen mit gleichförmigem Reticulum, rings umgeben von einer dünnen Schicht homo-

genen Protoplasma's. Wer nicht Schritt für Schritt die Umgestaltungen der Secundärcysten verfolgt hat, würde geneigt sein die Kernform unmittelbar an die ovalen Kernblasen anzuschliessen, welche aus der Primärkaryokinese hervorgegangen sind. Nur an drei Merkmalen lassen sich erstere leicht von letzteren unterscheiden. Der Kern sieht wie geschrumpft aus, seine Oberfläche ist gefaltet, als ob die Kernmembran unter Austritt von Flüssigkeit etwas zusammengefallen wäre. Es sind ächte Nucleoli vorhanden und die Anlagen von Chromosomen werden sichtbar. Dazu kommt die Anwesenheit von Centrosomen. Letztere sind aber, da die Strahlung fehlt oder kaum angedeutet ist, äusserst schwierig zu finden.

Die grosse Schwierigkeit Centrosomen nachzuweisen, wenn sie auf geringe Grösse reducirt und die Attractionssphären geschwunden sind, ist Ursache gewesen, dass ich über eine nicht unwichtige Frage nicht zum Abschluss gekommen bin. Auf späteren Stadien der Theilung sind an jedem Kern zwei Centrosomen vorhanden, für jeden Spindelpol eines. Dieselben sind zweifellos Abkömmlinge des einen Centrosoma, dessen Entstehungsweise ich soeben geschildert habe. Die schwierig zu entscheidende Frage ist nun, auf welchem Stadium vollzieht sich die Theilung des Centrosoma? zur Zeit, in welcher die Reduction vor sich geht? oder später, wenn dieselbe beendet ist?

Mit Sicherheit kann ich behaupten, dass die grossen reticulirten Centrosomen als solche sich nicht theilen. Wohl aber ist die Möglichkeit gegeben, dass die kleinen Körperchen, die durch Verdichtung in ihnen entstehen und die sich in die reducirten Centrosomen umwandeln, entweder gleich in Zweizahl gebildet werden oder wenn einheitlich gebildet noch innerhalb des Muttercentrosoma und der um diese Zeit noch vorhandenen Attractionssphäre getheilt werden. Für letztere Annahme könnte man Bilder anführen, wie sie in den Figuren 16. 17. 18 Taf. IV, 3 u. 4 Taf. VII dargestellt sind, auf denen man stäbchenförmig gestreckte und bisquit- oder hantelförmige Centrosomen erblickt. Indessen bisquitförmige Centrosomen sind kein sicherer Beweis für Theilung. Ich fand sie unter Verhältnissen, unter denen jeder Gedanke an Theilung ausgeschlossen war, z. B. beim Beginn der II. Richtungskaryokinese an einem Kernpol, während am anderen Pol schon ein zweites Centrosom vorhanden war. Auch sprechen manche Bilder dafür, dass die Theilung des Centrosoms später eintritt und in die Zeit fällt, in der die Plasmastrahlung schon vollkommen geschwunden ist. So habe ich trotz sorgfältiger Durchmusterung der ganzen Schnittserie bei den auf Tafel IV Fig. 19. 20 und Tafel V Fig. 1 dargestellten Kernen immer nur ein Centrosom finden können und so auch in vielen anderen Fällen. Das Centrosom war entweder einheitlich oder bisquitförmig eingeschnürt. Indessen sind auch diese Befunde nicht beweisend, da kleine Körperchen, wie auf dem betreffenden Stadium die Centrosomen sind, leicht übersehen werden können, wenn sie durch keine Strahlung deutlich gemacht werden. Man muss mit der Möglichkeit rechnen, dass in den betreffenden Fällen ein zweites Centrosom schon vorhanden, aber nicht beobachtet worden war. Es muss als ein besonders günstiger Zufall angesehen werden, wenn man beide Centrosomen, wie es bei dem in Fig. 2 Tafel V abgebildeten Kern der Fall ist, gleichzeitig nachweist. Actinosphaerium ist für die Entscheidung solcher Fragen kein geeignetes Object; einmal macht es Schwierigkeiten sich die richtigen Stadien zur Untersuchung zu verschaffen; zweitens ist das Protoplasma sehr trübkörnig und muss das Centrosoma verdecken, wenn die körnchenfreie Lage der Attractionssphäre geschwunden ist. Möglicherweise ist übrigens die aufgeworfene Frage gar nicht von grösserer Bedeutung; denn es ist denkbar, dass die Verdoppelung der Centrosomen

überhaupt nicht so sehr an einen bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung gebunden ist; ferner wäre es möglich, dass getrennte Centrosomenanlagen sich einander nähern können, um nach einiger Zeit von Neuem aus einander zu weichen.

Waren bisher die Centrosomen, auch da wo zwei an entgegengesetzten Kernenden lagerten, dicht der Kernmembran angefügt, so rücken sie jetzt von ihnen ab und es bilden sich zwischen ihnen und der Kernoberfläche die Polkegel aus, welche wir schon bei den beiden früher besprochenen Formen der Karyokinese kennen gelernt haben. Dabei ist ein Polkegel stets in der Entwicklung voraus; er ist in Fig. 5 Tafel V schon vorhanden, wo sein Partner noch fehlt; in Figur 6 ist er eine ansehnliche Protoplasmazunge, während am anderen Pol nur weniges homogenes, dazu noch in zwei Lappen gesondertes Plasma vorhanden ist. Letzteres Bild habe ich wiederholt bekommen (Fig. 4); ich beziehe es auf amoeboide Bewegungen des polaren Plasma, wie ich sie bei der Primärkaryokinese und der Kerntheilung nicht encystirter Actinosphaerien ebenfalls beschrieben habe.

Das Centrosoma des in der Entwicklung vorausgehenden Pols ist relativ leicht nachzuweisen. Es liegt am spitzen Ende des Polkegels und ist Ausgangspunkt einer schwachen Strahlung, die sich bald in das umgebende körnchenreiche Plasma verliert. Am entgegengesetzten Ende habe ich gewöhnlich das Centrosoma trotz aller Mühe nicht auffinden können. In dem einen Fall, in welchem meine Bemühungen von Erfolg begleitet waren, lag es in der Einbuchtung zwischen den zwei den Polkegel vertretenden Lappen homogenen Protoplasmas und war als ein stäbchenförmiges Körperchen kaum zu erkennen. Strahlung war an ihm nicht vorhanden.

Erst wenn beide Polkegel gleichmässig ausgebildet sind, lassen sich an ihren Enden auch die Centrosomen mit gleichmässiger Deutlichkeit erkennen. Beide sind zugleich Ausgangspunkte von schwachen Strahlungen, welche von der Spitze der Polkegel in das umgebende körnchenreiche Protoplasma hinein sich eine kurze Strecke verfolgen lassen. In den Asteren, welche das Centrosoma von seiner Umgebung trennen, haben wir Einrichtungen vor uns, die bei den beiden bisher besprochenen Arten der Karyokinese nicht beschrieben worden sind. Wie ich auf Grund vieler Controlprüfungen behaupten kann, fehlen sie hier; sie sind dagegen bei der Karyokinese des zweiten Richtungskörpers vorhanden. Da letztere ebenfalls durch Anwesenheit von Centrosomen ausgezeichnet ist, kann man sagen, dass die Strahlungen mit der Existenz von Centrosomen in Zusammenhang zu bringen sind.

Die frisch angelegten Polkegel sind zunächst etwas nach einer Seite geneigt (Fig. 7), später richten sie sich auf, so dass dann der Kern mit seinen Polkegeln, mag man ihn von einer Seite betrachten, von welcher man will, ein symmetrisches Bild liefert. Um diese Zeit beginnt die Bildung der Kernspindel, deren Genese ich aber erst erörtern will, wenn wir die Entwicklung der um diese Zeit schon vorhandenen Chromosomen nachgetragen haben.

Ich gehe von dem Stadium des heteropolen Kerns aus, bei welchem das Chromatin in Form feinster Körnchen auf den nach dem Hauptpol convergirenden Kernfäden gleichmässig vertheilt ist. Die Anlage der Chromosomen aus dieser diffusen Vertheilung heraus fällt in die Zeit, in welcher das Centrosoma die Reduction seiner Substanzmasse und seine Theilung in zwei Tochtercentrosomen erfährt; ihre definitive Vollendung zieht sich aber bis in das Stadium hinaus, auf dem die Polkegel nebst den zwei Tochtercentrosomen ihre endgiltige Anordnung genau einander gegenüber gewonnen haben.

In den polar orientirten Kernfäden treten etwas grössere Chromatinkörnchen auf, offenbar aus Verschmelzung kleinster Elemente entstanden. Diese Anlagen der Chromosomen werden deutlicher, wenn das Kernnetz seine polare Orientirung verloren hat und den Kernraum mehr oder minder gleichförmig ausfüllt. Das Chromatin des Kerns localisirt sich dann immer mehr in den peripheren Partien, so dass namentlich der an die Kernmembran angrenzende Theil des Netzes bei Carminfärbung diffus rosa erscheint. In ihm treten hie und da deutlicher gefärbte Stellen auf, so dass die Kernoberfläche wie gefleckt erscheint. Das sind die Stellen, an denen die Chromosomenanlagen sich befinden und sich allmählich vergrössern, wie Crystalle, die aus einer Mutterlauge aufschiessen. Am besten sieht man das an Eisenhaematoxylinpräparaten, welche stark ausgezogen wurden, so dass nur das Chromatin die Farbe zurückbehalten hat. An den Knotenpunkten des Kerngerüstes liegen Anhäufungen von Chromatinkörnchen (Taf. VII Fig. 6), welche in die Gerüstbälkchen eine Strecke weit hineinragen, ein Bild das nur eine Deutung lässt, dass nämlich die Chromatinkörnchen von den Gerüstbälkchen nach den Knotenpunkten zur Bildung der Chromosomen zusammenströmen. So resultirt eine sternförmige Beschaffenheit der Chromosomen, die sich andeutungsweise noch erkennen lässt, wenn sie schon ein dichteres Gefüge angenommen haben. Die sehr genau bei sehr starken Vergrösserungen gezeichneten, verschiedenen Kernen entnommenen Chromosomengruppen der Figur 6 zeigen vorwiegend Formen, die in vier Ecken, manchmal sogar in vier Arme ausgezogen sind. Sie könnten leicht als Vierergruppen angesehen werden, eine Deutung, die jedoch durch ihre Entwicklungsweise vollkommen widerlegt werden würde. Sind die Arme stark verkürzt, so entsteht das Bild bisquitförmiger Körper, welches Brauer irrthümlich für ein Zeichen frühzeitiger Spaltung der Chromosomen gehalten hat. (Fig. 8—12.) Seltener sind fünf- und sechseckige Figuren oder Figuren, die in drei armartige Fortsätze ausgezogen sind. Endlich findet man auch fadenförmige Chromosomen wie bei der Primärkaryokinese; sie sind ebenfalls selten und scheinen manchmal ganz zu fehlen. Dass die Bedingungen zu ihrer Bildung in einem Gerüst mit diffus verbreitetem Chromatin ungünstige sind, ist einleuchtend. Vorübergehend hatte ich die irrige Ansicht, dass die fadenförmigen Chromosomen Entwicklungszustände der gedrungenen Chromosomen bilden und dass die letzteren aus ihnen, sei es durch Verkürzung sei es durch Knickung der Fäden und Verkleben der Enden, abzuleiten seien. Wie irrig eine solche Deutung sein würde, geht daraus hervor, dass die fadenförmigen Chromosomen auf frühen Entwicklungsstadien fehlen, dass sie ferner ebenso wie die gedrungenen Chromosomen in die Bildung der Aequatorialplatte übernommen werden.

Wie aus der Entwicklungsweise sich mit Nothwendigkeit ergiebt, müssen die Chromosomen vorwiegend eine oberflächliche Lagerung einnehmen. Ich habe dies Verhältniss manchmal so typisch entwickelt gefunden, dass sämmtliche Chromosomen dicht unter der Kernmembran lagerten; sie bereiten auf diesem Stadium der Zählung geringere Schwierigkeiten als auf anderen Stadien oder bei anderen Arten der Karyokinese. Die enorme Zahl ist Ursache, dass ich zu keinen ganz sicheren Resultaten gelangt bin. Meine Zählungen schwanken zwischen 120—150. Es wäre das dieselbe Zahl wie bei der Primärkaryokinese.

Während der Bildung der Chromosomen bleiben die Nucleoli (Plastin-Nucleoli) vollkommen unverändert. Im weiteren Verlauf treten drei Erscheinungen auf, die im engsten Zusammenhang stehen: 1. die Bildung der Spindel, 2. die Umgruppirung der Chromosomen zur Aequatorialplatte, 3. die Umformung der Nucleoli.

Während der Spindelbildung wird der Kern auf's Neue ausgesprochen heteropol, indem das eine Spindelende sich viel früher differenzirt als das andere. So findet man in der Figur 8 Taf. V an einem Ende schon eine deutliche Polplatte, während sie am anderen Ende noch vollkommen fehlt. Das Polplattenende ist glatt begrenzt, das andere dagegen ist convex gewölbt oder es sieht wie geschrumpft aus; die Kernmembran ist faltig, der Kern zu einem in den Polkegel vordringenden Fortsatz ausgezogen. Mag Manches in dem Bild vielleicht auch durch Reagentienwirkung zu erklären sein, so ist das Bild immerhin durch eine eigenthümliche Beschaffenheit des Kerns bedingt. Denn auf dem correspondirenden Stadium ist es auch bei der 2. Richtungskaryokinese zu beobachten, es findet sich bei ganz verschiedener Reagentienbehandlung, fehlt dagegen bei der Karyokinese der Primärcysten und der frei lebenden Actinosphaerien mit gleicher Regelmässigkeit.

Ich hätte gerne festgestellt, ob gesetzmässige Beziehungen zwischen dem in der Entwicklung voraneilenden Pol und dem Hauptpol der früheren Stadien vorhanden sind. Die Frage ist schwierig zu entscheiden, da in die Zwischenzeit ein Stadium fällt, auf welchem der Kern seine Polarität vollkommen eingebüsst hat. Auch das Lageverhältniss des Kerns zur umgebenden Secundärcyste giebt keinen Aufschluss, da dasselbe in keiner Weise bestimmt ist, vielmehr die Hauptaxe des Kerns und später der Spindel in jeden beliebigen Durchmesser der Cyste eingestellt sein kann. Nach Analogie mit der zweiten Richtungskörperbildung nehme ich an, dass der Pol, welcher aus dem Ende der Primärspindel hervorgeht, später den Hauptpol liefert und schliesslich auch den Pol, an dem die Spindelbildung beginnt. Dagegen kann ich mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten, dass der betreffende Pol später die Richtungskörper liefert. Ich werde ihn daher den Richtungskörperpol nennen.

Die Entwicklung der Spindelfasern aus dem Kerngerüst erfolgt in ähnlicher Weise, wie ich es schon früher geschildert habe, indem die Maschen feiner und gleichförmiger werden und sich regelmässig anordnen, so dass durchgehende Längszüge, die Spindelfasern, entstehen, welche leiterartig durch Querbrücken unter einander verbunden sind. Der Process der Umwandlung ist besonders schön zu verfolgen, weil er an einem Kernende, dem Richtungskörperpol beginnt und ganz allmählich sich nach dem entgegengesetzten Pol ausbreitet. (Taf. V Fig. 8—10, Taf. VII Fig. 9—12.) In Fig. 9 und 10 Tafel VII ist nur ein schmaler an die Kernmembran unmittelbar angrenzender Saum faserig umgewandelt; es ist die bei allen Richtungskörpertheilungen auffallend mächtig entwickelte, daher zu genauerem Studium hier besonders geeignete Polplatte des Richtungspols; sie schliesst an die Kernmembran mit einer dunkler sich färbenden Schicht, welche durch Vereinigung der Spindelfaserenden entstanden ist, und besteht selbst aus ungemein feinen und regelmässig parallel zu einander angeordneten Fäden. So lange der übrige Kern noch das gewöhnliche Gerüst besitzt, ist die Polplatte gegen dasselbe besonders deutlich abgegrenzt. Denn das Gerüst ist stark körnig und färbt sich dunkel, namentlich bei Anwendung von Eisenhaematoxylin; die Polplatte dagegen sieht fast homogen aus und erscheint viel lichter.

Die Abgrenzung der Polplatte gegen den übrigen Theil der Spindel erhält sich aber auch später bis in die Zeit, in welcher die Seitenplatten das Kernende erreichen, nur kommt sie, da sich inzwischen die Faserung auf den ganzen Kern ausgedehnt hat, anderweitig zum Ausdruck. Es sind nämlich die Spindelfasern an der Grenze etwas verdickt, soweit ich es erkennen kann dadurch, dass die Querbrücken stärker ausgebildet sind. Der Richtungspol

der Spindel giebt daher folgendes Bild; zuerst eine homogene dunkle Endschicht, dann eine ziemlich breite lichte Zone aus äusserst feinen Spindelfasern gebildet, dann genau parallel dem Polende eine Zone, in welcher die Spindelfasern verdickt sind, und an diese schliesst sich der übrige Spindelkörper. Erst wenn die Seitenplatten den Kernpolen sich nähern, rücken die Faserverdickungen bis an die Kernmembran heran. (Taf. V Fig. 12.)

Merkwürdigerweise wird die Polplatte am anderen Ende nicht nur wesentlich später angelegt, sondern auch in einer anderen Beschaffenheit. Zwar bildet sich relativ früh durch Verdichtung des Kernnetzes ein homogener Saum, aber die Modification der angrenzenden Partie der Spindelfasern ist erst zu erkennen, wenn die Aequatorialplatte sich spaltet. Dann erkennt man die Besonderheit, dass die verdickten Stellen in den Fasern nicht durch eine lichte Partie von der Kernmembran getrennt sind, sondern sie selbst erreichen. (Fig. 10. 12.)

Für das Auftreten der beschriebenen Structurunterschiede beider Kernpole weiss ich keine Erklärung. Immerhin muss ihnen irgend eine besondere Bedeutung zukommen. Denn sonst wäre es unverständlich, dass die gleichen Differenzen der Pole und in ganz gleicher Weise auch bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers vorkommen, während sie bei den übrigen Theilungen fehlen. (Taf. VI Fig. 8—11.)

Ehe noch die Anlage der Spindelfasern beginnt, verlassen die Chromosomen ihre oberflächliche Lage unter der Kernmembran und sammeln sich in den inneren Partien des Kerns. Von hier aus werden sie in gleichem Maasse, als die Differenzirung der Spindelfasern vom Richtungskörperpol aus nach dem anderen Ende fortschreitet, nach dem entgegengesetzten Kernende verdrängt. Schliesslich findet man an letzterem sämmtliche Chromosomen in dichtem Haufen vereint. Damit wird ein Zustand des Kerns geschaffen, der im Princip mit dem „Fächerkern“ übereinstimmt, wie ich ihn vom Seeigelei beschrieben habe, bei welchem die Spindelfasern sämmtlich von einem Punkt ausstrahlen, während die Chromosomen an den freien divergirenden Enden angebracht sind. Später wandern die Chromosomen nach dem Aequator des Kerns zurück, stellen sich einander parallel und erzeugen die Aequatorialplatte.

Während ihrer Wanderungen erfahren die Chromosomen Veränderungen ihrer Grösse und Gestalt. Die oberflächlich gelagerten Chromosomen sind relativ ansehnlich und ungefähr gleich lang, breit und dick; sie sehen aus, als wären sie aus rundlichen Körnern zusammengeklebt. Oftmals geben sie ganz den Anblick der sogenannten Viererkugeln, ein Bild, welches jedoch keine Bedeutung hat und nur zufällig zu Stande kommt, wenn gerade vier Körner (Pfitzner'sche Körner) in einer Ebene liegen. Es kommen dazwischen auch 3 und 5eckige Figuren vor. Allmählich verdichten sich die Chromosomen und werden demgemäss kleiner und intensiver färbbar. Wenn sie die Aequatorialplatte formiren, nehmen sie wieder an Grösse zu, wie ich unten zeigen werde, durch Substanzaufnahme; sie strecken sich und erhalten die Gestalt von Stäbchen oder richtiger gesagt von gedrungenen Spindeln. Denn die den Kernpolen zugewandten Enden der Chromosomen sind etwas spitz ausgezogen.

Vergleicht man die Aequatorialplatte der Richtungskörper-Karyokinese mit den Bildern, welche man bei den schon besprochenen Theilungen erhält, so fällt auf, wie schön die Chromosomen individualisirt und von einander getrennt sind. Am meisten fällt diese Deutlichkeit der Bilder auf, wenn man eine Aequatorialplatte von einem der Kernpole aus, also in flächenhafter Ansicht betrachtet; sie erhält sich noch lange Zeit über während der folgenden Entwicklungsvorgänge.

Die Spaltung der Aequatorialplatte erfolgt durch Einschnürung der Chromosomen in der Gegend ihres grössten Durchmessers. (Taf. V Fig. 10.) Jedes Chromosom zerfällt in zwei zunächst rübenförmige Körper, die mit ihren breiten Enden an einander grenzen. Wenn die Tochterchromosomen zur Bildung der Seitenplatten auseinanderrücken, bleiben sie noch eine Zeit lang durch Fäden einer schwach färbbaren Substanz unter einander verbunden. (Fig. 11.) Sind auch diese durchschnürt, so nimmt jedes Chromosom eine rundliche Gestalt an und gleicht nunmehr vollkommen wieder dem Mutterchromosom. (Fig. 12.) Sogar die vier- und fünfeckigen Figuren kehren wieder. Eine Seitenplatte wiederholt daher vollkommen das Bild der Aequatorialplatte mit der einzigen Ausnahme, dass ihre Elemente sehr viel kleiner sind. In dieser Uebereinstimmung erblicke ich einen weiteren Beweis, dass die vierkörnigen Chromosomen der Aequatorialplatte nicht als Viererkugeln gedeutet werden dürfen. Wäre es der Fall, so müssten sie bei der Spaltung in zwei aus je zwei Körnern bestehende Elemente zerfallen.

Die Seitenplatten behalten den geschilderten Bau eine Zeit lang bei, während sie auseinanderwandern. Erst wenn sie sich den Polen der Spindel nähern, beginnen die Chromosomen sich unter einander zu verbinden. Sind die Pole erreicht, so unterscheiden sie sich in Nichts von den Seitenplatten bei anderen Arten der Theilung. Um nun die Verschmelzung zu verstehen, müssen wir das Schicksal der Nucleoli nachtragen. Wir kommen damit zu einem der interessantesten Punkte der Richtungskaryokinese.

Bekanntlich erhalten sich die Nucleoli der thierischen und pflanzlichen Zellen bis in die Zeit der Bildung der Aequatorialplatte; um diese Zeit schwinden sie, ohne dass man genaues wüsste, was aus ihnen würde. Nach einigen Autoren sollen sie in das Protoplasma ausgestossen werden, nach anderen sollen sie sich lösen, nach dritten zur Fertigstellung der Chromosomen verwandt werden, nach vierten die Centrosomen, nach einer fünften Ansicht das active Protoplasma, das Kinoplasma, liefern.

Die Gunst des Beobachtungsobjects erlaubt bei Actinosphaerium die Umformung der Nucleoli Schritt für Schritt zu verfolgen. In manchen Fällen wird die Umformung dadurch eingeleitet, dass die Nucleoli sich an einem Pol sammeln und zusammenballen. Doch ist dies nicht nöthig und können die Nucleoli ein jeder für sich, der eine früher der andere später sich verändern. Sie liefern auffällig gestaltete körnige Fäden oder Körnerhaufen, die bei der Färbung nach Heidenhain sich fast ebenso intensiv schwärzen wie die Chromosomen, und dadurch bei starker Extraction des Farbstoffs sich deutlich von dem hell werdenden Kernnetz unterscheiden. Bei Karminfärbung sind sie leicht rosa, dagegen nicht so intensiv roth wie die Chromosomen. Ich will sie die Plastinfäden oder Nucleolarfäden nennen; ihre Form ist ungemein mannichfaltig. Sie können sich wie das Kerngerüst (wahrscheinlich folgen sie der Anordnung desselben) verästeln und anastomosiren. Oder sie sind gerade gestreckt, oder gewunden. Sehr auffällige Formen entstehen, indem ein leicht gebogenes oder geknicktes Fädchen an seinen Enden anschwillt, ein Bild, welches an 2 Kirschen erinnert, deren Stiele dicht nebeneinander entspringen.

Die Art, in welcher die Nucleoli zu Nucleolarfäden werden, scheint verschieden zu sein. Die Figur 9 Taf. VII spricht dafür, dass sie direct in Fäden auswachsen können. Gewöhnlich aber fand ich folgende Stadien der Umbildung. Die Nucleoli verlieren ihre scharfe Contour und ihr bläschenförmiges Aussehen (Fig. 7. 8. 10); sie werden gleichförmig

körnig und unregelmässig geformt und erzeugen dieselben amoeboiden Körper, welche wir schon bei Gelegenheit der freien Karyokinese aus dem Plastinmaterial sich haben entwickeln sehen.

Was nun das Schicksal der Nucleolarfäden anlangt, so halte ich es für sicher, dass sie zum Theil jetzt schon in die Chromosomen einbezogen werden, und die oben besprochene Grössenzunahme derselben zur Zeit der Aequatorialplatte verursachen. Man findet die Fäden vorwiegend in der Nachbarschaft der Chromosomen und nur selten in entfernteren Partien des Kernes. Die Aequatorialplatte wird von ihnen geradezu umrankt; ja sie drängen sich sogar zwischen ihre Elemente ein. (Taf. VII Fig. 21.) Sehr häufig hängen Nucleolarfäden und Chromosomen innig mit einander zusammen.

Mit der Vollendung der Aequatorialplatte scheint die Masse der Nucleolarfäden eine Abnahme zu erfahren. Bestimmter kann man sich über diesen Punkt nicht ausdrücken; denn da in der Zahl und Grösse der Nucleoli die Kerne sich verschieden verhalten, ist auch die Masse der Nucleolarfäden sehr verschieden. Keinenfalls aber wird auf dem Stadium der Aequatorialplatte alles Nucleolarmaterial verbraucht. Denn man findet es in Form von Fäden und kleinen Klumpen auch in den Seitenplatten vor. Erst wenn diese den Kernpolen sich nähern, verliert die Nucleolarsubstanz ihre Selbständigkeit. Man kann sehen, wie sie mit den Chromosomen verschmilzt und wie diese dabei ihre scharfe bis dahin bewahrte Begrenzung verlieren. So kommt die früher beschriebene netzförmige Anordnung der Seitenplatten zu Stande.

Wenn die Seitenplatten aus einander rücken, bildet sich im Aequator der Spindel eine Unterbrechung der Faserung aus, wie ich sie schon von der Karyokinese nicht encystirter Thiere geschildert habe, nur sehr viel deutlicher. Es ist ein grobmaschiges, stark körniges Kerngerüst aus den Spindelfasern hervorgegangen, welches nach Art der Zellplatte den Spindelkörper in zwei Abschnitte sondert und ein besonderes Aussehen auch bewahrt, wenn die Faserung im übrigen Kern rückgebildet wird. Die Abgrenzung der beiden Kernabschnitte wird dadurch deutlicher, dass auch die Kernmembran ringförmig eingeschnürt wird.

Beiderlei Erscheinungen gehen wieder zurück. Die Einschnürung macht einer bauchigen Erweiterung des mittleren Abschnitts des Spindelkörpers Platz, die Beschaffenheit des achromatischen Gerüsts wird im Bereich zwischen beiden Seitenplatten eine gleichförmige. (Fig. 14.) Dafür treten zwei neue Einschnürungen unweit der Kernpole auf. Sie fehlen bei den früher besprochenen Theilungsarten nicht ganz, sind aber bei ihnen nur schwach angedeutet; sie grenzen die die Seitenplatten enthaltenden Kernenden von dem bauchig aufgetriebenen Mittelstück ab. Besonders tief schien mir die Einschnürung an dem Abschnitt zu sein, welcher im späteren Verlauf den Richtungskörper bildet. (Fig. 14—16.) Wer die Theilungen der Nebenkerne der Infusorien kennt, dem wird die grosse Aehnlichkeit auffallen, die auf den betreffenden Stadien zwischen beiden Objecten besteht. In beiden Fällen besteht der Kern aus 3 Abschnitten, einem bauchig erweiterten Mittelstück und zwei durch Einschnürungen abgesetzten, alles Chromatin enthaltenden Endstücken.

In dem Verbindungsstück der beiden Kernenden tritt von Neuem eine faserige Beschaffenheit auf, vergleichbar den Verbindungsfasern, welche von der Karyokinese vielzelliger Thiere bekannt sind. Dort werden sie gewöhnlich von den Spindelfasern scharf unterschieden, als ob sie von ganz anderem Material gebildet würden. Bei Actinosphaerium

kann, da dauernd die Kernmembran erhalten bleibt, kein Zweifel sein, dass die Verbindungsfasern ebenso wie die Spindelfasern aus dem Kerngerüst entstehen.

Das erneute Auftreten von Faserung fällt zeitlich zusammen und steht wohl auch ursächlich im Zusammenhang mit dem ansehnlichen Längenwachsthum des Kerns, dessen Enden die Centrosomen erreichen würden, wenn nicht auch diese ein wenig weiter auseinandergewichen wären. Die Zahl der Verbindungsfasern ist gering; sie verlaufen locker geschlängelt von Pol zu Pol. Wenn es nun zur Durchschnürung der Verbindungsfasern und damit zum letzten Act der Kerntheilung kommt, scheint mir die Trennungsstelle dem einen Kerne, nämlich dem der zum Richtungskörper wird, erheblich näher zu liegen als dem anderen. (Fig. 16.) Auch ist die Stelle durch eine Knickung der Kernaxe bezeichnet. Ein weiteres Charakteristicum des zum Richtungskörper bestimmten Kernes scheint mir darin zu liegen, dass seine Anlage entsprechend der oben erwähnten halsartigen Einschnürung von den Verbindungsfasern abgetrennt wird. Leider habe ich zu wenig Präparate dieses Stadiums, als dass ich mich bestimmt darüber äussern könnte, in wie weit die letzt erwähnten Erscheinungen ein constantes Vorkommniss sind.

Ich muss nun noch Einiges über die Protoplasmakegel und die Centrosomen nachtragen. Letztere nehmen zwar an Grösse zu, verlieren aber gleichwohl an Deutlichkeit der Abgrenzung, weil sie sich von Neuem in ein spongiöses Gerüst umwandeln. Ihre Formen sind sehr wechselnd, ohne dass jedoch besondere Beziehungen dieser Formen zu den verschiedenen Stadien der Kerntheilung nachweisbar gewesen wären. Mehrfach habe ich gesehen, dass an einem Pol das Centrosoma kugelig abgerundet, am anderen zu einem Stäbchen in die Länge gestreckt ist. Deutlich sind die Centrosomen nur zu erkennen, wenn die Strahlung gut entwickelt ist und eine genügende Trennung vom umgebenden körnigen Plasma bewirkt. Ist das nicht der Fall, so rücken die in Eisenhaematoxylin sich stark schwärzenden Protoplasmakörnchen so dicht an das Ende des Polkegels heran, dass das Centrosoma ganz verdeckt ist.

Die Polkegel bestehen aus einem homogenen Protoplasma von feinmaschigem Netzgefüge, wie ich es oben schon geschildert habe. Vermöge der Anordnung der Maschen entsteht das Bild einer undeutlichen Streifung, die in der Richtung von den Polplatten zu den Centrosomen verläuft. Wenn die Spindelfaserung beginnt, wird auch die Streifung im Polkegel auffälliger. Von den Polplatten aus entstehen auch im Plasma der Polkegel Fasern, welche, so weit ich erkennen konnte, in der Verlängerung der Spindelfasern liegen. Dass sie in der That in engstem Zusammenhang mit denselben gebildet werden, lehrt Fig. 8 Taf. V, auf welcher die Polkegelfasern entsprechend dem Verhalten der Spindelfasern am Richtungskörperpol schon vorhanden sind, während sie am anderen Pol noch fehlen. Später sind sie beiderseits gleichmässig vorhanden.

Die innige Beziehung der Polfaserung und Spindelfaserung geht auch aus der Fig. 9 Tafel VII hervor. Das durch sie dargestellte Präparat entstammt einem sehr feinen Schnitt, aus dem der Kern herausgebrochen war. Man sieht an ihm, wie genau die Fasern des Polkegels den Fasern der in Entwicklung begriffenen Kernspindel entsprechen. Aehnliche Bilder habe ich mehrfach bekommen.

Für das spätere Schicksal der Polkegel sind folgende Grössenverhältnisse wichtig. Sowie einmal die Polkegel entwickelt und an ihren Enden die Centrosomen angebracht sind, wächst der Abstand der beiden letzteren lange Zeit gar nicht; wohl aber streckt sich der

Kern und weichen die beiden Polplatten aus einander. Die letzteren nähern sich den Centrosomen, so dass die Polkegel erheblich verkürzt werden müssen etwa auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge. Sie verbreitern sich daher unter Krümmung ihrer Längsfasern. (Fig. 12—14.) Später werden sie homogen und breiten sich allmählich um die Polplatten und polar verlagerten Seitenplatten aus, während diese sich successive in die ruhenden Tochterkerne umwandeln. (Fig. 15—17.)

Bei dieser Umwandlung macht sich bald ein immer klarer hervortretender Unterschied beider Tochterkerne bemerkbar. Beide werden zwar Bläschen, indem die Chromosomen sich unter einander zu einem Kernnetz vereinen. Während aber der eine Kern durch Flüssigkeitsaufnahme rasch wächst und den Kern für die Bildung einer zweiten Richtungsspindel liefert, beginnt der andere im Gegensatz zu ihm durch Flüssigkeitsabgabe zu schrumpfen. Er wird zu einem homogenen, stark färbbaren Körper, dem Richtungskörper. Auch das von den Polkegeln stammende homogene Plasma zeigt bald erhebliche Unterschiede. Ehe noch die Verbindungsfasern ganz durchschnürt sind, hat es sich um jede der beiden um diese Zeit nierenförmigen Kernanlagen allseitig ausgebreitet und eine zur Kernoberfläche regelmässig radiale Anordnung angenommen. Im Umkreis des entstehenden Richtungskörpers verblasst sehr bald die Strahlung und damit auch die deutliche Abgrenzung des homogenen gegen das angrenzende körnige Protoplasma. Letzteres dringt gegen den Richtungskörper vor, welcher so in das körnige Plasma zu liegen kommt, bald aber ins Innere einer ihn vom Plasma trennenden Vacuole. Der Richtungskörper wird allmählich in die Rindenschicht der Cyste gedrängt, zwischen die hier befindlichen Kieselstückchen, schliesslich sogar nach aussen von denselben, wo er sich zwischen Kieselcyste und Gallerthülle flächenhaft ausbreitet und unansehnlich wird und schliesslich zu Grunde geht. Aus dem frühzeitigen Schwinden der Strahlung kann man wohl auf eine Resorption des Centrosoma schliessen, ein Process, der wegen der Kleinheit des Objects sich der Beobachtung entzieht.

Mit dem Schicksal des erhalten bleibenden Kerns haben wir uns ausführlicher zu beschäftigen. Wenn derselbe durch Flüssigkeitsaufnahme wächst, sondert sich seine Substanz in ein Kerngerüst und in Chromatinbrocken, welche in grösserer Zahl, besonders in den Maschen des Kerngerüsts liegen. Letztere fliessen bald zu einigen wenigen grösseren Körpern zusammen, die sich ganz erheblich von den Nucleoli bei der Bildung des ersten Richtungskörpers unterscheiden; sie sind nicht bläschenförmig sondern massiv, und färben sich in Farbstoffen wie das Chromatin. (Taf. VI Fig. 1—3.)

An einem Ende des Kerns, demjenigen welches vom Richtungskörper abgewandt ist, ist eine intensive Protoplasmastrahlung und im Centrum derselben eine dunkle, nicht immer deutlich abgegrenzte Masse, in der ich das Centrosoma erblicke. Ich kann mich bestimmt dahin aussprechen, dass es von dem Centrosoma der vorangegangenen Theilung stammt. Letzteres war während der ersten Richtungskörperkaryokinese vom Kernpol durch den Protoplasmakegel getrennt. Durch die Masse desselben müsste es somit nach dem Kern zugewandert sein, während jene sich um den Kern ausbreitete. Dieses Durchwandern erläutert die Figur 15 auf Tafel V und Figur 1 auf Tafel VI. Auf der ersteren liegt das Centrosoma noch ausserhalb des Polkegels, umgeben von einer deutlichen Strahlung; es schickt aber einen Fortsatz in den Kegel hinein. In der Figur 1 auf Tafel VI ist der Unterschied zwischen Polkegel und Strahlung geschwunden; das gesammte homogene Protoplasma

ist nach dem dicht dem Kern angelagerten Centrosoma orientirt. Vom Centrosoma geht ein Fortsatz nach der Gegend der früheren Lagerung aus, wie ich annehme, den Weg bezeichnend, auf dem die Verschiebung vor sich gegangen ist. Aehnliche Bilder habe ich mehrfach erhalten.

Mit der Bildung eines bläschenförmigen Kerns inmitten der Secundärcyste ist der Ausgangspunkt für eine neue Kerntheilung gegeben, welche im Endresultat zur Abschnürung eines zweiten Richtungskörpers führt.

Wie bei den einleitenden Vorgängen zur Bildung des ersten Richtungskörpers, so lassen sich auch für den zweiten Richtungskörper zwei interessante Vorgänge nachweisen: 1. Das Centrosoma erfährt, bevor es sich theilt, eine erhebliche Reduction seiner Masse. In Figur 2 Tafel VI ist es nur noch als ein dünnes Stäbchen zu erkennen, neben dem bei einem zweiten ähnlichen Präparat noch ein offenbar der Resorption entgegengehender Rest des alten Centrosoma zu erkennen war. 2. Die Strahlung nimmt an Intensität ab, wenn sie auch niemals so weit schwindet wie bei der ersten Richtungstheilung.

Die geringe Ausbildung der Strahlung ist auch für die folgenden Stadien charakteristisch, für das Stadium der Theilung, die ich selbst allerdings niemals habe beobachten können, und für die erste Zeit, in welcher zwei Centrosomen vorhanden sind. Letztere Entwicklungsphase habe ich mehrmals studiren können; sie ist in Figur 3 abgebildet, welche zwei aufeinanderfolgende Schnitte zur Darstellung bringt. Die zwei Centrosomen sind ungleich entwickelt, das eine sehr deutlich und gross liegt schon inmitten einer kleinen Attractionssphäre, das andere, viel undeutlicher begrenzt, ist von einer ganz schwachen Strahlung umgeben. Ein Unterschied beider Centrosomen ist auch auf der Figur 6 noch zu erkennen, er ist sicherlich auf dem in Figur 5 dargestellten Präparat vorhanden gewesen. Denn wenn ich auch auf demselben das zweite Centrosom nicht habe finden können, so deutet doch auf ungleiche Entwicklung der Centrosomen die Beschaffenheit der Polkegel, insofern nur der eine fertiggestellt, der andere erst in Entwicklung begriffen war. Die Figur 6 zeigt das erste Auftreten der Polkegel, welche die Centrosomen sammt ihrer Strahlung vom Kern abdrängen.

Wie nun die Figuren 5 und 6 an ähnliche Bilder bei der ersten Richtungskörperbildung erinnern (Taf. V Fig. 3—7), so herrscht auch im weiteren Verlauf eine weitgehende Uebereinstimmung. Ich kann mir daher eine ausführliche Schilderung ersparen und auf die Figuren 7—13 verweisen, indem ich als besondere Merkmale der Uebereinstimmung hervorhebe: 1. Heteropolie der Kerne, 2. Entwicklung der Spindelfasern aus dem Kernnetz, 3. Umbildung des am Hauptpol entstehenden Kerns zum Richtungskörper, 4. Anwesenheit von Centrosomen.

Immerhin hat aber die zweite Richtungskörperbildung auch ihre beachtenswerthen Eigenthümlichkeiten.

Wenigstens in den Anfängen der Theilung sind die Centrosomen sehr viel deutlicher, womit es zusammenhängt, dass die ersten Präparate, bei denen ich Centrosomen fand, in den Entwicklungsgang des zweiten Richtungskörpers gehörten. Die Centrosomen sind grösser, zugleich compacter und daher leichter zu färben. Die beiden Centrosomen, welche ich mit Hilfe starker Vergrösserung (homog. Immers. 1,5 mm Comp.-Ocul. 12) und mit grösster Genauigkeit auf Tafel VIII Fig. 27 a u. b dargestellt habe, sind dem Cyclus der zweiten Richtungstheilung entnommen. Man kann an ihnen deutlich den netzförmigen Bau erkennen.

Der Umstand, dass die Bälkchen des Gerüsts über die Oberfläche des Körpers mit freien Enden hervorragen, scheint mir ein sicherer Beweis zu sein, dass im Gerüst kein Wabenwerk vorliegt. Wäre eine wabige Structur gegeben, so müssten die Waben allseitig nach aussen abgeschlossen sein, während für die Annahme eines Gerüsts ein glattrandiger Abschluss nicht nöthig ist.

Die Deutlichkeit der Centrosomen während der Anfangsstadien der Theilung möchte ich daraus erklären, dass sie aus der Zeit der ersten Richtungskörperbildung übernommen worden sind und nicht wie bei dieser erst neu haben gebildet werden müssen, dass sie somit Gebilde von längerem Bestand und festerer Consolidirung sind.

Für die Endstadien der Theilung bin ich, wie ein Blick auf die Figuren 8—14 lehrt, mit dem Nachweis der Centrosomen weniger glücklich gewesen. Das ist jedoch vielleicht Zufall, zumal ich für diese Entwicklungsstadien lange nicht das reiche Material wie für die übrigen Perioden der Encystirung untersucht habe. Vielleicht spricht hier aber auch der Umstand mit, dass mit der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Centrosomen schwinden. Es könnte ihre rückgängige Metamorphose schon frühzeitig eingeleitet werden.

Viel wichtiger als die geringen Unterschiede in der Beschaffenheit der Centrosomen sind die ganz erheblichen Differenzen im Entwicklungsgang der Chromosomen. Letzterer erinnert vielmehr an die entsprechenden Processe bei der Primärkaryokinese.

Während die Centrosomen sich theilen, ihre Theilproducte aus einander rücken, die Polkegel sich ausbilden, fährt der Kern fort zu wachsen, ohne seine Structur zu ändern. Auf einem correspondirenden Stadium, auf welchem bei der Bildung des ersten Richtungskörpers schon Chromosomen und getrennt von denselben zahlreiche Plastin-Nucleolen im Kernnetz liegen (Taf. V Fig. 7, Taf. VII Fig. 7), finden sich hier noch grosse Chromatinkörper vor, welche sicher ausser dem Chromatin noch das Plastin der Nucleoli enthalten. (Taf. VI Fig. 4.) Die Differenzirung der Chromosomen beginnt erst kurz vor der Spindelbildung und dehnt sich bis in die erste Zeit derselben aus. (Taf. VI Fig. 7. 8.) Zur genaueren Erläuterung der Vorgänge dienen die Figuren 13—17 auf Tafel VII, welche sich auf Cysten beziehen, die einer und derselben Colonie angehörten, deren Entwicklungsphasen zeitlich daher keinenfalls weit aus einander lagen. Während bei mehreren Cysten noch unveränderte Chromatinkörper bestanden (Fig. 13), war bei anderen eine Lockerung und Körnelung der Substanz eingetreten. (Fig. 14.) Bei dritten Cysten waren die Körper in einzelne Klümpchen und lappige Stücke zerlegt, an denen es mir schien, als könne man ein homogenes Plastinsubstrat und eingestreute Chromatinkörperchen unterscheiden. Die Figuren 16 und 17 endlich zeigen, wie durch fortgesetzte feinere Vertheilung schliesslich kleine geschlängelte Chromosomen erzeugt werden.

Wie bei der Primärkaryokinese, wenn auch in etwas anderer Weise, werden die Chromosomen somit direct aus den Chromatinbrocken hervorgebildet und zwar wie dort in der Gestalt geschlängelter, durch den Kernraum vertheilter Fäden. Dagegen fehlt vollkommen das Stadium der I. Richtungskaryokinese, auf welchem das Chromatin auf dem polar angeordneten Kernnetz gleichförmig vertheilt ist und ausserdem besondere bläschenförmige Plastinnucleoli vorhanden sind. Wie nun bei der Primärkaryokinese ein Plastinrest übrig bleibt, so ist es auch bei der Bildung des II. Richtungskörpers der Fall, sogar in noch ausgesprochener Weise. Dieser Rest nimmt vorübergehend die Anordnung in bläschenförmigen Nucleoli an. (Taf. VII Fig. 16. 17.) Damit ergeben sich Anklänge an die Vor-

gänge bei der Bildung des I. Richtungskörpers. (Fig. 5. 6.) Die Aehnlichkeit kann noch ausgesprochener werden. Denn die Entwicklung von Nucleolarbläschen kann in die Zeit, in welcher die Bildung der Chromosomen beginnt, zurückverlegt werden und es können Nucleolarbläschen schon inmitten der Chromatinkörper entstehen, ehe diese sämmtliche Chromosomen geliefert haben. (Taf. VII Fig. 16.) Alles in Allem genommen nimmt die zweite Richtungskaryokinese in der Bildung der Chromosomen eine vermittelnde Stellung zwischen Primärkaryokinese und I. Richtungskaryokinese ein.

Das Gesagte gilt auch für die folgenden Stadien. Während der Aequatorialplatte sind die Chromosomen scharf von einander gesondert, wie bei der Bildung des I. Richtungskörpers, dagegen beginnt sofort nach der Spaltung die Vereinigung der Tochterchromosomen durch Plastinmaterial. Die Folge ist, dass die Seitenplatten durch ihre unregelmässige Anordnung und durch die Art, wie ihre Elemente durch Plastin unter einander vereinigt werden, an die Seitenplatten der Primärkaryokinese erinnern.

Aus naheliegenden Gründen wäre es mir von Interesse gewesen, die Zahl der Chromosomen bei der Entstehung des zweiten Richtungskörpers zu bestimmen. Leider habe ich kein zur Zählung geeignetes Stadium auffinden können. Das Stadium der Genese, welches mir bei der Primärkaryokinese so gute Dienste gethan hatte, war nicht gut zu brauchen, da die Chromosomen sehr klein und vielfach mit einander verklebt sind. (Fig. 17.) Möglicherweise könnte ein Schnitt parallel zur Aequatorialplatte gute Dienste leisten. Ich habe aber bis jetzt nicht Gelegenheit gehabt, einen derartigen Schnitt zu untersuchen. Ich vermuthe, dass die Zahl der Chromosomen dieselbe sein wird wie bei den übrigen Theilungen, nämlich 150. Dagegen ist unzweifelhaft die Grösse der einzelnen Chromosomen erheblich geringer. Um sich hiervon zu überzeugen, braucht man nur die Figur 10 auf Tafel VI und die Figur 10 auf Tafel V, welche correspondirende Zustände darstellen, zu vergleichen, um sich zu vergewissern, dass die Chromosomen bei der zweiten Richtungskörperbildung etwa halb so gross sind wie bei der ersten.

Ein weiterer Punkt, auf den ich das Augenmerk lenken möchte, ist darin gegeben, dass man mit viel grösserer Sicherheit als bei der Entwicklung des ersten Richtungskörpers die Beziehung des zuerst auftretenden Spindelpols zum Richtungskörper nachweisen kann. Durch die Anwesenheit des ersten Richtungskörpers ist eine bestimmte Orientirung in der Secundärcyste ermöglicht. Er erhält sich bis zur Zeit der nächstfolgenden Spindelbildung, manchmal sogar, bis der zweite Richtungskörper ausgestossen ist und dann meist in seiner Nähe liegt. Nun ist zwar die Spindelaxe nicht immer genau so eingestellt, dass eine ihrer Spitzen nach dem ersten Richtungskörper schaut, aber doch meistens, und dann stellte es sich stets heraus, dass der nach dem Richtungskörper gerichtete Pol mit dem Pol, der sich zuerst anlegt, und im weiteren Verlauf mit dem, der den Richtungskörper erzeugt, identisch ist. Endlich möchte ich noch erwähnen, dass ich — was jedoch sicherlich nur ein Zufall ist — bei der zweiten Richtungskörperbildung ein besonders frühes Stadium der Spindel beobachtet habe. (Taf. VI Fig. 7.) Am einen Ende des ovalen Kerns waren alle Gerüstfasern zur Oberfläche senkrecht gestellt, soweit als diese mit der Basis des Polkegels sich berührte. Diese Anordnung bringt es mit sich, dass die Fasern von innen nach aussen divergiren. Um die parallele Anordnung herbeizuführen, müsste die Partie der Kernoberfläche sich stark verkürzen. Bei den Metazoenkernen pflegt das Gegentheil der Fall zu sein: die Spindelfasern convergiren hier frühzeitig nach einem durch das Centrosoma gegebenen Punkt.

Auch daraus kann man entnehmen, dass um diese Zeit kein an der Kernmembran lagerndes Centrosoma vorhanden ist.

Auffallend war auch an dem betreffenden Präparat der grosse Unterschied in der Maschenweite des Kernnetzes. Auf der Seite, an der die Bildung der Spindelfasern begann, waren die Maschen eng, gleichförmig und nirgends unterbrochen. Am anderen Ende waren die Maschen unregelmässig; das Gerüst war trübkörnig, hie und da unterbrochen. In einem Kern waren hier Unterschiede des Gerüsts vereint, die man überall bei Actinosphaerium wiederfindet, wenn man Kerne vor und während der Spindelbildung vergleicht.

In Figur 14 und 15 a u. b habe ich endlich noch einige Bilder aus den letzten Stadien der zweiten Richtungskörperbildung gegeben. Auf dem ersten sieht man den Unterschied der Richtungskörperanlage und des erhalten bleibenden Kerns sofort. Ersterer ist zu einem nahezu homogenen Körper geworden, der von indifferentem Protoplasma umschlossen ist; letzterer ist bläschenförmig und ist Mittelpunkt einer deutlichen Strahlung, wenn auch ein Centrosoma nicht mehr nachweisbar ist. Die Strahlung ist auch sehr deutlich an den an Grösse zunehmenden Kernen. (Fig. 15 a u. b.) Die Kerne erinnern in ihrem Bau an die Kerne, welche nach der ersten Richtungskörperbildung übrig bleiben. Indessen ist die Strahlung gleichförmig um den ganzen Kern ausgebreitet und nicht auf einen bestimmten Punkt gerichtet, worin ich einen Beweis erblicke, dass ein Centrosoma nicht nur nicht beobachtet, sondern überhaupt nicht vorhanden ist.

Dass der zweite Richtungskörper das Schicksal des ersteren theilt, bedarf kaum der Betonung; er kommt schliesslich zwischen Gallertschicht und Kieselschicht der Cyste zu liegen und geht hier zu Grunde. Protoplasma ist an seinem Aufbau ebenso wenig betheiligt, wie am Aufbau des ersten Richtungskörpers.

Ehe ich nun die Verschmelzung der gereiften Secundärcysten schildere, muss ich noch die Darstellung besprechen, welche Brauer von den in diesem Abschnitt abgehandelten Vorgängen gegeben hat.

Brauer's Darstellung leidet an einem Grundfehler, dass er alle Karyokinesen mit Theilungen des Cystenkörpers in Zusammenhang bringt; nur ausnahmsweise sollen letztere nicht zu ihrem normalen Abschluss kommen. Er übersah, dass bei encystirten Actinosphaerien Kerntheilungen von ganz verschiedenem Verlauf und ganz verschiedener physiologischer Bedeutung vorkommen, und beschreibt daher nur eine Art Kerntheilung, welche der von mir Primärkaryokinese genannten Theilung entsprechen würde. Da ihm die Bildungsweise der fadenförmigen Chromosomen während der Primärkaryokinese und der zweiten Richtungskaryokinese entgangen war, wird die frühzeitige Entwicklung gedrungener Chromosomen, welche für die erste Richtungskaryokinese charakteristisch ist, als ein allgemeines Merkmal der Kerntheilungen von Actinosphaerium hingestellt.

Nun war es Brauer nicht möglich, die Mannichfaltigkeit der Bilder, welche er zu beobachten Gelegenheit hatte, in einer einzigen Entwicklungsreihe unterzubringen. So kam er auf die Vermuthung: es möchten zwei Modificationen der Primärtheilung existiren, welche in den Anfangsstadien vollkommen gleich verlaufen, in den Endstadien aber sich unterscheiden. Die Unterschiede sollen damit zusammenhängen, dass im einen Fall die Theilproducte (Cysten I. Ordnung) direct zu Keimkugeln werden, im anderen Fall dagegen sich noch einmal theilen, so dass dann erst die Cysten zweiter Ordnung die Keimkugeln liefern würden.

Im ersteren Fall bilden sich nach Brauer die Polplatten und Polkegel zurück; der Kern nimmt Sanduhrform an und wird in zwei Tochterkerne durchschnürt, in denen sich die Chromosomen in Körnchen auflösen und von Neuem in einem Liningerüst vertheilen. Die so entstandenen bläschenförmigen Kerne besitzen keine Strahlung und liegen zunächst noch gemeinsam in der Muttercyste, innerhalb deren sie „eine centrale Lage in der jedem zugehörigen Hälfte des Weichkörpers einnehmen, bevor die Zelltheilung vollzogen ist." Diese erfolgt „in der Weise, dass die Körner der Markmasse in der Mitte der Cyste nach zwei Seiten auseinanderweichen, so dass hier eine freie Scheidewand entsteht, in welcher sich Kieselstückchen sammeln." Die Figur 13, auf welche Brauer sich bezieht, um die Theilungsweise der Cyste zu erläutern, stellt kein Theilungsstadium dar; vielmehr handelt es sich hier zweifellos um zwei Secundärcysten längere Zeit nach vollzogener Theilung. Es ist in hohem Grad wahrscheinlich, dass dieselben auf dem Stadium abgetödtet wurden, wo sie nach Abstossung der Richtungskörper sich von neuem vereinigten. Denn nur auf diesem Stadium besitzen die Secundärcysten bläschenförmige Kerne mit gleichmässigem Plasmahof so wie Brauer sie abbildet. Wie die Geschichte der Protozoenforschung lehrt, sind Conjugationsstadien sehr häufig irrthümlich als Theilungsstadien gedeutet worden.

Während Brauer's Angaben über den ersten Modus der Primärtheilung irrthümlich sind, kann ich seiner Darstellung der Endstadien des zweiten Theilungsmodus im Allgemeinen zustimmen. Es ist die allein existirende Theilungsweise der Primärcysten, bei welcher die lange Zeit zuvor gebildeten Secundärkerne die von mir ausführlich beschriebene heteropole Beschaffenheit annehmen. Nur begeht Brauer den Fehler, dass er die heteropolen Kerne, die sich erst allmählich aus bläschenförmigen Kernen entwickeln, unmittelbar aus sanduhrförmiger Theilung der Spindel hervorgehen lässt. Während die Theilung der Primärcyste erst lange Zeit nach der Kerntheilung eintritt, stellt Brauer den Satz auf, „es solle sich der Zellleib bereits einschnüren, wenn die Kerntheilung entweder noch nicht oder eben erst beendet ist." Dieser Misgriff erklärt sich daraus, dass Brauer vom Bau und von der Entwicklungsweise der heteropolen Kerne sehr unvollkommene Kenntniss gewonnen hatte. Er beschreibt ganz richtig, dass das Chromatin der merkwürdigen Kerne auf parallelen Fäden angeordnet ist, welche von einem Ende des Kerns beginnend nach dem anderen Ende an Stärke allmählich abnehmen und in ihrem Verlauf durch Querbrücken verbunden sind; dagegen leitet er irrthümlich die Fäden unmittelbar aus den Seitenplatten der Primärspindel ab. Man sucht auch in seinen Abbildungen vergebens nach Figuren, welche diese Umformung erläutern möchten.

Ein weiterer Fehler in Brauer's Darstellung ist darin gegeben, dass er den heteropolen Kernen Polplatten zuschreibt. Jeder Kern soll eine Polplatte besitzen, welche unmittelbar auf die Polplatte an einem Ende der Primärspindel zurückgeführt wird. Was Brauer hier beschreibt und abbildet, können nur Spalträume sein, welche bei ungenügender Conservirung auf dem kritischen Stadium gern zwischen Kern und Protoplasma entstehen. Ich muss auf das bestimmteste feststellen, dass die heteropolen Kerne noch keine Polplatten besitzen.

Im Uebrigen ist Brauer's Schilderung der heteropolen Kerne nicht erschöpfend. Er lässt ganz unerwähnt, dass das Kernnetz am Gegenpol chromatinfrei ist und hierdurch sowie durch seine lockere Anordnung sich principiell vom Kernnetz am Hauptpol unterscheidet. Vor Allem aber hat er die Plastin-Nucleoli übersehen; würde er dieselben beobachtet haben,

so würde er auf die ganz andere Beschaffenheit der Chromatinbrocken anderweitiger Kernstadien aufmerksam geworden sein und diese nicht als „Nucleoli" gedeutet haben.

Bei seinem Bestreben, den heteropolen Kern unmittelbar aus einer Hälfte der Primärspindel abzuleiten, ist Brauer auch dazu geführt worden, die Astrosphären auf die Plasmakegel der Spindel zurückzuführen. Wie ich gezeigt habe, haben beide Bildungen nichts mit einander zu thun. Die Plasmakegel der Primärspindel schwinden vollkommen und die Astrosphäre der heteropolen Kerne ist eine völlige Neubildung. Ebenso wenig besteht Continuität zwischen letzterer und den Plasmakegeln der Richtungsspindel. Sie ist schon längere Zeit rückgebildet, ehe die Plasmakegel neu erzeugt werden.

An den heteropolen Kernen hat Brauer die sehr wichtige und interessante Entdeckung von „Centrosomen" gemacht. Ich gebe seine Schilderung hier wörtlich wieder: „Meist lagen der Kernmembran dicht an oder in ganz geringer Entfernung von ihr zwei Centrosomen, die sich fast berührten oder verschieden weit aus einander gerückt waren und ganz das Bild boten, als wenn sie durch Theilung aus einem hervorgegangen und im Begriff wären, nach entgegengesetzten Richtungen sich zu bewegen. So klein die Gebilde auch waren, so hoben sie sich doch scharf aus dem umgebenden Protoplasma ab; es liess sich eine helle scharf begrenzte Kugel erkennen, in deren Mitte ein dunkleres Korn sich zu befinden schien. Von der Peripherie der Kugel gingen nach den Seiten zarte Strahlen aus, die oft sich durch den ganzen körnerfreien Protoplasmahof verfolgen liessen. Genau wie man es in dotterreichen Zellen, z. B. den Spermatocyten von Ascaris auf diesem Stadium findet, machte sich die Bewegung der Centrosome und ihrer Strahlungen nach den Polen der neu zu bildenden Spindel in der Art der Anordnung der umliegenden Körnchen deutlich bemerkbar, und zwischen beiden Centrosomen war eine Verbindungsbrücke erkennbar wie eine Centralspindel. Die Bilder gleichen ganz denen, welche Ishikawa von den Centrosomen bei der Kerntheilung von Noctiluca miliaris gegeben hat. Wenn auch auf den Präparaten manchmal die Centrosomen selbst nicht scharf umgrenzt waren, sondern nur wie dunklere Centren in der Mitte einer feinkörnigen Masse sich darstellten, so lehrten doch die vom Centrum radienartig ausgehenden Strahlungen mit Sicherheit, dass solche vorhanden waren und wahrscheinlich in Folge der Conservirung oder Färbung an Deutlichkeit verloren hatten."

Brauer musste es nun auffallen, dass bei zwei nach seiner Meinung gleichwerthigen Theilungsarten das eine Mal ein Centrosom vorhanden ist, das andere Mal fehlt, dass es ihm ferner nicht möglich war, auf den Stadien der Spindel, auf denen doch sonst die Centrosomen am leichtesten zu erkennen sind, Centrosomen aufzufinden. Er machte daher die Annahme, dass die Centrosomen gewöhnlich im Kern liegen und dass sie bei intranucleärer Lage nicht erkennbar sind. Er vermuthet, dass sie auf dem Spindelstadium und den kurz vorhergehenden und folgenden Stadien in den Polplatten eingeschlossen sind, dass letztere, wie ich schon früher ausgesprochen hatte, die activen Elemente im Kern seien, aber nicht Centrosomen allein, sondern Centrosoma + Archoplasma. Indem er diese verschiedenen Hypothesen combinirte, erblickte er im verschiedenen Verhalten der Centrosomen einen weiteren Beweis für die Annahme, dass es zwei Varianten der Cystentheilung gebe; in dem einen Fall bleibe das Centrosoma dauernd im Kern, dann verlaufe die Theilung langsam und es folge keine weitere Theilung; im anderen Falle trete es zum Schluss der Kerntheilung hervor; dann verlaufe die Theilung beschleunigt und es komme zu einer weiteren

Theilung. Die extranucleäre Lage des Centrosoma sei daher Ursache, dass es zu Bildung von Cysten dritter Ordnung komme.

Wie wenig diese an die Existenz von Centrosomen geknüpften Erwägungen mit den Thatsachen in Uebereinstimmung stehen, brauche ich nach dem früher Gesagten nicht mehr durchzuführen. Ich habe daher hier nur Stellung zu nehmen zu der Art, in welcher Brauer die Centrosomen schildert. Dabei ergiebt sich ein auffallender Gegensatz zwischen unseren beiderseitigen Angaben. Brauer beschreibt und zeichnet fast nur Theilungsstadien des Centrosoma, er hat dagegen die Bildung des Centrosoma nicht verfolgt, ebenso wenig es auf den Stadien der Spindel beobachtet. Mir ist es genau umgekehrt gegangen. Ich habe durch alle Stadien hindurch das Centrosoma verfolgt und nur in Bezug auf die Theilung bin ich nicht ganz ins Klare gekommen. Brauer beschreibt die Theilung des Centrosoma auf einem Stadium, auf dem die Protoplasmastrahlung ihren Höhepunkt erreicht hat, während ich auf demselben sowie auch auf späteren Stadien noch ein einheitliches Centrosom finde und die Theilung des Centrosom in eine spätere Phase verlege, in welcher so gut wie keine Strahlung mehr vorhanden ist. Schliesslich stimmen unsere Schilderungen vom Bau des Centrosoma gar nicht überein. Ich habe die Centrosomen nur zeitweilig als kleine Körper beobachtet und zwar auf Stadien, in denen sie von Brauer übersehen wurden; Brauer beschreibt sie als kleine Körper aus einer Zeit, zu der nach meiner Ansicht die Centrosomen noch einen ausgesprochen spongiösen Bau haben.

Die Unterschiede in den Resultaten sind zum grossen Theil jedenfalls durch Verschiedenheit der Methoden bedingt, welche beim Nachweis der Centrosomen mehr als bei allen anderen Zellfragen von Wichtigkeit sind. Ich habe hauptsächlich das Eisenhaematoxylin-Verfahren benutzt, welches zur Zeit, als Brauer schrieb, noch wenig geübt wurde. Da dasselbe für die Centrosomenfrage die wichtigsten Aufschlüsse giebt, kann ich wohl für meine Darstellung die grössere Sicherheit in Anspruch nehmen.

III. Periode.

Bildung der Keimkugeln.

Nachdem die 2 Richtungskörper gebildet worden sind, liefern die Secundärcysten folgendes Bild. In ihrer Mitte liegt der bläschenförmige Kern, umgeben von einem schmalen Hof homogenen Protoplasmas; er besteht aus einem achromatischen Reticulum, in dem mehrere Chromatinbrocken eingelagert sind. Der übrige Cystenkörper ist in eine Mark- und Rindenschicht differenzirt. In der Rindenschicht finden sich hier und da zerstreut einzelne Vacuolen und liegen die Kieselstückchen; in der Markschicht trifft man die Dotterplättchen, welche je nach der Behandlungsweise sich bald intensiv färben oder vollkommen hell bleiben. So entstehen ganz verschiedene Bilder, wie dies auch von den späteren Stadien (Fig. 1 u. 2 Taf. II) gilt. Mark- und Rindenschicht gehen allmählich in einander über, indem die Kieselstückchen sich noch ziemlich weit in die Markschicht hinein verfolgen lassen. Reste des zweiten, manchmal auch des ersten Richtungskörpers sind noch zu erkennen, was jedoch nur von Cysten gilt, die in toto untersucht werden. Bei Schnittpräparaten dagegen sind sie leicht zu übersehen. Hier hängt es ganz vom Zufall ab, ob ein durch die Cystenmitte geführter Schnitt sie enthält oder nicht. Wo zwei Richtungskörper vorkommen, sind sie stets nur durch einen geringen Zwischenraum von einander getrennt. Der erste unter-

scheidet sich vom zweiten dann stets durch seine geringe Färbbarkeit. Zwei zusammengehörige Secundärcysten werden von einer gemeinsamen besondern Gallerthülle umschlossen, einem Ausscheidungsproduct der Primärcyste, von welcher die Secundärcysten abstammen.

Die Figuren 1—3 erläutern, wie die Secundärcysten allmählich unter einander verschmelzen, zunächst der Protoplasmakörper; dann rücken die Kerne ebenfalls auf einander zu und vereinigen sich zu einem zunächst noch ovalen, später kugelig sich abrundenden Kern, der eine grössere Anzahl Chromatinkörper enthält.

Sowie die Kerne verschmolzen sind, beginnen auffällige Veränderungen am Cystenkörper (Fig. 4—7). Die Cyste nimmt regelmässige Kugelgestalt an. Rinden- und Markschicht sind durch eine deutliche der Oberfläche genau parallele Contour abgegrenzt. Vacuolen und Kieselstückchen finden sich ausschliesslich in der Rindenschicht, welche auch durch den Reichthum an Körnchen ein trüberes Aussehen erhält. Dagegen fällt an der Markschicht eine sehr deutliche strahlige Anordnung auf, besonders an Präparaten, bei denen die Dotterplättchen farblos geblieben, das Protoplasma dagegen stark gefärbt ist. An Carminpräparaten z. B. ist der Kern von einer intensiv rothen Plasmaschicht umgeben. Von ihr gehen breite Bahnen wie die Speichen eines Rads nach der Peripherie. Die Färbung ist durch unregelmässige Klumpen bedingt, die sich ganz wie Chromatin färben. Den Zwischenraum zwischen den dunkel gefärbten Strahlen nimmt licht gefärbtes lockeres Protoplasma ein, in welchem die Dotterplättchen eingestreut sind.

Die nun folgenden Veränderungen vollziehen sich sehr langsam und nehmen sicherlich mehrere Tage in Anspruch. Die Kieselstückchen werden aus dem Protoplasma entfernt und der umschliessenden Gallerthülle in Form einer zusammenhängenden Schicht von innen angefügt. (Fig. 5.) Dann wird neue Gallerte ausgeschieden, so dass jede Keimkugel von zwei Gallerthüllen umgeben ist, die durch eine Lage von Kieselstückchen von einander getrennt sind. (Fig. 6.) Dazu kommt noch die gemeinsame Gallertmasse, in welche alle von einem Actinosphaerium herstammenden Keimkugeln eingebettet sind.

Nunmehr zieht sich der Cysteninhalt von seinen Umhüllungen zurück, anfangs nur stellenweis, dann in seinem ganzen Umkreis. Vorübergehend hängt er noch durch unregelmässige zungenförmige Ausläufer mit der Umhüllung zusammen, wie das Ektoderm eines Hydroidpolypen noch lange mit dem Periderm durch feine Ausläufer verbunden ist. Wenn die letzten Ausläufer geschwunden sind, bildet sich auch die Rindenschicht vollkommen zurück, indem sie mit der Markschicht, die ihre strahlige Anordnung verloren hat, zu einer gleichförmigen Masse verschmilzt.

Mit der Ablösung der Kieselschicht werden auch die Richtungskörper aus dem Cysteninhalt entfernt. Noch während die Secundärcysten verschmelzen, liegen sie in der Rindenschicht als gleichförmig gefärbte nierenförmige Körperchen, die durch einen Zwischenraum vom Protoplasma getrennt sind, manchmal aber auch durch ein Fädchen mit ihm verbunden sind. (Fig. 2.) Wenn die Bildung der Kieselschicht beginnt, kommen sie nach aussen von derselben zwischen sie und die Gallerte zu liegen. Hier kann man sie als dünn abgeplattete Körper wahrnehmen, ehe sie sich ganz der Beobachtung entziehen. Nach diesem Verlauf kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie, ohne eine weitere Rolle zu spielen, zu Grunde gehen.

Die Encystirung wird beendet, indem schliesslich noch eine letzte Hülle, die den Keimkugeln aufgelagert bleibt, erzeugt wird. (Fig. 7, 8, 12 f.) Insofern sie nach dem Befruchtungsact

neu ausgeschieden wird, gleicht sie der Dottermembran befruchteter thierischer Eier. Ich will sie daher auch Dottermembran nennen. Sie ist eine wie Gallerte aussehende breite Schicht, deren innere Partien sich intensiv mit Haematoxylin färben und sich dadurch von den äusseren helleren Partien unterscheiden; nach aussen ist sie von einer festen cuticularen Membran abgegrenzt. Letztere ist offenbar schlecht durchlässig und bereitet daher der Reagentienbehandlung viele Schwierigkeiten. War es bis dahin leicht, die Cysten zu färben, so dringen jetzt die Farbstoffe gar nicht oder nur schwierig ein. Auch bei der Anfertigung von Glycerin- und Canadabalsampräparaten stösst man jetzt auf Schwierigkeiten. Wenn man nicht ganz aussergewöhnliche Vorsichtsmassregeln ergreift, schrumpfen die Cysten zusammen. Lebende Primär- und Secundärcysten lassen sich durch vorsichtigen Druck durchsichtig machen, ohne erheblicher zu leiden. Die Keimkugeln vertragen dagegen nur ganz geringen Druck; bald platzen sie und lassen nun plötzlich durch die gesprengte Membran den Inhalt ausfliessen. Offenbar ist es die Dottermembran, welche beim Eintrocknen des Wassers die Cysten vor dem Untergang bewahrt, während die Gallert- und Kieselhülle wohl Schutzvorrichtungen gegen andere Organismen sind.

Der Kern der Keimkugel wächst zu bedeutender Grösse heran und gewinnt eine grosse Aehnlichkeit mit einem Keimbläschen. In seinem lockeren Kerngerüst liegt ein grosser Chromatinkörper, in welchem offenbar alles Chromatin vereint ist. Auf späteren Stadien verändert derselbe seine Beschaffenheit. Sein Centrum wird von einer Vacuole eingenommen, deren Hüllschicht von kleineren Vacuolen durchsetzt ist. Häufig ist die eine Seite etwas dellenartig vertieft, was dem Körper das Aussehen eines doppelwandigen Bechers verleiht. Neben ihm finden sich 2—3 ebenfalls vacuolisirte kleinere Körper.

Nach langem Liegen der Cyste rückt der Kern aus der ursprünglich ihm zukommenden centralen Lage in die oberflächlichen Partien. In dieser Verlagerung erblicke ich die ersten Vorbereitungen zum Ausschlüpfen der Cysten.

Die abweichende Beschaffenheit der Keimkugeln im Vergleich zu den übrigen Cystenzuständen ist merkwürdigerweise von den früheren Autoren gänzlich oder der Hauptsache nach übersehen worden. Nur Greeff erwähnt eine der äusseren Kieselhülle dicht anliegende innere Kieselhülle. Brauer dagegen hebt ausdrücklich hervor, dass „die Form der Dauercysten (Keimkugeln), ihre Theile und deren Anordnung dieselben sind wie in einer Cyste erster Ordnung (Primärcysten.)“ Er giebt ferner eine Abbildung vom Kern, welche in keiner Weise mit meinen Befunden übereinstimmt. Seine Figur zeigt eine Kernform, wie sie nur kurze Zeit nach einer vorausgegangenen Theilung zu sehen ist: ein Kernnetz mit eingestreutem Chromatin.

IV. Periode.

Das Ausschlüpfen der jungen Actinosphaerien aus den Keimkugeln.

Ueber die Keimung der Keimkugeln liegen in der Literatur viele Angaben vor, die aber nicht recht mit einander harmoniren. F. E. Schulze, der das Auskriechen der Thiere nicht selbst beobachtet hat, fand in einem Glas, in dem Cysten cultivirt und ausgekrochen waren, viele einkernige und wenige mehrkernige Thiere und vermuthet, dass die Actinosphaerien einkernig die Cyste verlassen.

Nach Schneider und Brandt sind dagegen die ausschlüpfenden Actinosphaerien

mehrkernig. Letzterer zählte bei einem Thier, welches eben die Cyste verlassen hatte, 12 Kerne. Brauer's Angaben schliessen sich wieder mehr an die Darstellung F. E. Schulze's an. Die meisten Actinosphaerien, die er beobachtete, waren einkernig, wenige hatten 10—20 Kerne, waren aber erheblich grösser als die einkernigen. Brauer deutet diesen Befund damit, dass er eine Verschmelzung einkerniger Thiere zu vielkernigen annimmt. Daneben soll aber auch Vielkernigkeit durch Theilung des Cystenkerns vorkommen. Denn er habe Cysten beobachtet, in denen sich die Kerne auf verschiedenen Stadien der Vorbereitung zur Karyokinese befanden, ausserdem Cysten mit 2 Kernen.

Mir ist es ebenfalls bisher nicht geglückt, eine befriedigende Erklärung für die Widersprüche, die sich zwischen den Angaben der Autoren ergeben haben, zu finden. Ich habe Gelegenheit gehabt, mehrere Culturen, bei denen die Cysten zu keimen begannen, zu beobachten, und jedesmal dann ein reichliches Material abgetödtet und theils in toto, theils auf Schnitten untersucht. Ich bin aber jedesmal zum Resultat gekommen, dass mein Material nicht reichlich genug war. Das Ausschlüpfen der Cysten ging nämlich in sehr unregelmässiger Weise vor sich. Von Cysten, die von einem und demselben Actinosphaerium stammten, waren einige schon länger verlassen, während andere eben erst ausgekrochen waren und dritte sich noch in völliger Ruhe befanden. Man hat daher keine Anhaltspunkte, durch Auswahl eines geeigneten Zeitpunkts für die Abtödtung die nöthigen Stadien zu erhalten, sondern ist auf den Zufall angewiesen. Auch ist es sehr störend, dass ein nicht geringer Procentsatz durch die Entwicklung von Bacterien oder parasitischer Flagellaten zu Grunde geht.

Bei der Keimung verändert sich der Protoplasmakörper und der Kern. Wir wollen beiderlei Veränderungen getrennt besprechen.

Das Protoplasma reifer Cysten besteht aus einem gleichförmigen grobmaschigen Gerüst, in dessen Balken die Dotterplättchen eingestreut sind. (Taf. II Fig. 12 e.) Bei der Keimung bildet sich eine homogene äusserste Zone aus. Nach innen von derselben wandeln sich die Dotterplättchen in homogene Klümpchen um, die sich intensiv färben. (Fig. 12 f.) Indem diese Klümpchen unter einander verkleben, entsteht eine intensiv gefärbte netzförmig angeordnete Schicht zwischen der umgewandelten äusseren und der die alte Structur bewahrenden inneren Schicht. (Fig. 8.) Später wird auch die letztere in die Umwandlung einbezogen; ferner vacuolisirt sich das Protoplasma und sprengt die Cystenhülle. Sehr häufig findet man Actinosphaerien, die zur Hälfte die Cyste verlassen haben, zur anderen Hälfte noch innerhalb derselben liegen. (Fig. 9.) Ihr Körper ist von unregelmässigen grösseren und kleineren Vacuolen durchsetzt. In den Scheidewänden der Vacuolen liegen stellenweis zu grossen Massen angehäuft die aus der Umwandlung der Dotterplättchen hervorgegangenen homogenen Klümpchen. (Fig. 12 g.) Letztere sind sogar noch an Individuen nachzuweisen, welche frei im Wasser schweben und offenbar schon länger die Cysten verlassen haben.

Die bei der Keimung eintretenden Veränderungen des Kerns führen zum Schwund der Nebenkörper, deren Substanz zur Vergrösserung des Chromatinkörpers zu dienen scheint, da dieser ausserordentlich an Masse zunimmt. Die vacuolige Beschaffenheit desselben bildet sich dadurch zurück, dass die Substanz der Rindenschicht in das Lumen der Vacuole hineinwuchert. Indem ferner Einbuchtungen von aussen eindringen, lockert der Körper sein Gefüge; er wird eine körnige Masse, die sich verästelt. Die Verästelungen können

unter einander anastomosiren, sie durchsetzen den Kern nach allen Richtungen hin. (Taf. VIII Fig. 28 a u. b.)

Wahrscheinlich wird durch die beschriebenen Veränderungen die Karyokinese vorbereitet, welche dann nach dem Typus der Primärkaryokinese oder der Karyokinese nicht encystirter Thiere verlaufen würde. Ich habe jedoch kein einziges Mal eine Cyste mit einer Kernspindel oder auch nur mit 2 Tochterkernen beobachtet. Daher muss an die Möglichkeit einer anderweitigen Kernvermehrung gedacht werden.

Wenn Brauer's Angaben richtig wären, so wäre allerdings bewiesen, dass der Cystenkern sich karyokinetisch theilt. Er sagt: „Bei einem Durchmustern der Schnitte habe ich denn auch in einzelnen Cysten Vorbereitungen zur Kerntheilung gefunden, indem bereits die Protoplasmakegel vorhanden waren und die Chromosome entweder in der Ausbildung begriffen oder fertig gebildet waren, und in anderen habe ich zwei neben einander liegende Kerne gefunden." Die Figuren, auf welche sich Brauer beruft, geben jedoch zu lebhaften Zweifeln Veranlassung. Die Zeichnungen stellen die Form der Karyokinese dar, welche für die Bildung des ersten Richtungskörpers charakteristisch ist. Ich halte es aber für ausgeschlossen, dass diese ganz besondere Form der Karyokinese bei der Keimung der Cysten sich noch einmal wiederholt. So bedarf die Frage erneuter Prüfung.

Unter den zahlreichen Actinosphaerien, welche im Moment des Ausschlüpfens von mir abgetödtet worden waren, befand sich 1 Exemplar, welches noch einen einzigen Kern besass, allerdings einen Kern, der die oben beschriebenen Veränderungen seines Nucleolus schon erfahren hatte. Zwei weitere Exemplare hatten ein jedes zwei Kernspindeln. Damit ist sicher bewiesen, dass, sowie einmal zwei Kerne vorhanden sind oder auch von dem Moment ab, wo die Actinosphaerien die Cyste verlassen, die Kernvermehrung eine karyokinetische ist. Leider war in beiden Fällen bei allen 4 Spindeln schon das Stadium der Seitenplatten erreicht, ein Stadium, auf welchem die Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten der Kernvermehrung nicht mehr erkennbar sind. Ich kann daher nichts darüber sagen, wie wohl die Bildung der Chromosomen vor sich gegangen sein mag. Die Spindeln waren enorm gross, 13 μ lang und 17 μ breit, also erheblich grösser als die Spindeln nicht encystirter Thiere und auch grösser als die Primärspindeln.

Der Rest der ausschlüpfenden Actinosphaerien hatte entweder 4, oder 8, oder sogar 12 Kerne. Der Körper dieser Thiere war viel umfangreicher als das Cystenlumen Platz gewährt. Brauer, welcher diese Wahrnehmung ebenfalls gemacht hat, liess sich durch sie zu der Vermuthung verleiten, es möchten mehrere einkernige Thiere unter einander verschmolzen sein. Diese Vermuthung ist sicherlich unbegründet. In einer kleinen Cystencolonie, in welcher alle Individuen mit einem Theil ihres Körpers herausgetreten waren, mit einem Theil noch in der Cyste lagen, stimmte Zahl der Cysten und der Individuen genau überein und jedes der letzteren besass 8 resp. 12 Kerne. Die Grössenzunahme der Actinosphaerien ist daher ausschliesslich auf die Lockerung und Vacuolisirung des Protoplasma zurückzuführen.

Bei allen Thieren mit 8 oder 12 Kernen zeigten letztere eine Structur, welche am meisten Aehnlichkeit hat mit der Structur der Kerne von Actinosphaerien, die trotz reichlicher Fütterung keine Nahrung aufnahmen. Am Nucleolus waren zwei Substanzen unterscheidbar, eine an Masse geringere sich intensiv färbende und eine voluminösere lichter gefärbte. Erstere war meist von letzterer scharf abgesetzt und zeigte eine sehr wechselnde Anordnung, die ich im Anschluss an die Figuren 17—26 Tafel VIII erläutern möchte. In

Figur 19 ist die dunklere Masse in feine Läppchen ausgezogen und liegt zwischen zwei Klumpen der lichteren eingekeilt. In den übrigen Figuren ist sie dem lichten Theil des Nucleolus von der einen Seite angefügt entweder in Form einer Calotte oder als ein Körper, der mit Ausläufern eine Strecke weit in das Kernnetz vordringt, wie das in Figur 21 bei seitlicher Ansicht, in Figur 22 bei Ansicht von oben dargestellt ist.

Also auch hier wieder zweierlei Substanzen im Nucleolus, wie ich das schon oben geschildert habe, nur mit dem Unterschied, dass die an Masse geringere, zugleich auch die centrale sich stärker färbt und demnach als Chromatin zu bezeichnen wäre, während in dem grösseren Körper das Plastin enthalten sein würde. Damit wäre eine Anordnung gegeben, die genau umgekehrt wäre, wie die früher geschilderte. Man muss ja mit der Möglichkeit rechnen, dass die Färbungsverhältnisse der einzelnen Kernsubstanzen sich einmal umkehren können, dass unter bestimmten Conservirungsverhältnissen eine Substanz, die sonst sich stark zu färben pflegt, sich schwach färbt und umgekehrt. Eine solche Deutung der Beobachtung ist jedoch sehr unwahrscheinlich, da von Cysten, die vollkommen in gleicher Weise conservirt worden waren, immer nur das 8kernige Stadium die eigenthümlichen Färbungsverhältnisse zeigte. Die Deutung verliert noch weiter dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass ich ähnliche Kerne auch an nicht encystirten Thieren, aber hier unter Verhältnissen besonderer Art beobachten konnte. Unter diesen Umständen bleibt nur die Deutung übrig, dass in der That unter besonderen Verhältnissen einmal das Chromatin sich vorwiegend im Centrum des Kerns localisiren kann.

Wer die Kernliteratur der letzten Jahrzehnte verfolgt hat, dem wird die Aehnlichkeit auffallen, welche die beschriebenen Befunde mit den Angaben über den Aufbau der Nucleoli thierischer Eier haben. Sehr häufig hat man an denselben einen Aufbau aus zwei Bestandtheilen erkennen können. Es ist ein leichtes, Bilder aus der betreffenden Literatur zusammenzusuchen, welche den Figuren 18. 21. 23 ausserordentlich gleichen.

Bei einigen wenigen Kernen der ausschlüpfenden Thiere, von denen ich hier rede, fehlte der Unterschied der zweierlei Substanzen. Einige derselben waren klein und offenbar erst kürzlich aus Theilung hervorgegangen (Fig. 17), womit gut harmonirt, dass ihr Nucleolus die Form einer zusammenhängenden Rosette besass, andere waren auffallend gross mit ansehnlichem rundem Nucleolus. An letzteren wäre wahrscheinlich bald eine erneute Theilung eingetreten. Die Figuren 24—26 erläutern, wie ein einheitlicher Nucleolus entsteht, in dem die zweierlei Substanzen sich immer mehr durchdringen.

Schliesslich muss ich noch erwähnen, dass ich in meinen Cystenculturen auch vollkommen ausgekrochene junge Actinosphaerien fand, die mit ausgebreiteten Pseudopodien frei im Wasser schwebten; dieselben waren, wie es auch frühere Forscher gesehen haben, zum Theil klein und einkernig, zum Theil gross und vielkernig. Ich habe oben, gestützt auf ein sehr reiches Material, gezeigt, dass alle Actinosphaerien mehrkernig die Cysten verlassen. Denn auch bei dem einzigen Exemplar, bei welchem noch ein einfacher Kern vorhanden war, war die Beschaffenheit des Kerns der Art, dass voraussichtlich bald seine Theilung begonnen hätte. Auch war bei dem betreffenden Exemplar erst ein kurzer Fortsatz des Protoplasma aus der Cyste herausgetreten. Die Anwesenheit einkerniger Actinosphaerien in meinen Culturen kann daher nur durch die Annahme erklärt werden, dass vielkernige Thiere sich in so viel Theilstücke, als Kerne vorhanden waren, getheilt haben.

Bei der Cultur der frisch ausgeschlüpften Thiere fiel mir auf, wie schlecht dieselben gediehen. Trotz grosser Sorgfalt und guter Ernährung gelang es mir nicht, aus ihnen eine gute Actinosphaeriencultur zu erziehen. Ein Exemplar, welches sich noch am besten hatte füttern lassen, ging nach 6 Wochen wieder in Cystenruhe über, welche einen ganz normalen Verlauf nahm und zur Bildung von Keimkugeln führte. Ich nehme an, dass durch die abnormen Bedingungen der Cultur im Zimmer und in kleineren Behältern eine verfrühte Keimung der Cysten herbeigeführt worden war.

Allgemeiner Theil.

Ehe ich an die in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen einige allgemeine Bemerkungen knüpfe, fasse ich die wichtigsten Punkte der Untersuchung kurz zu einem einheitlichen Bilde zusammen.

Bei der Encystirung ziehen die Actinosphaerien ihre Pseudopodien ein, lösen die Axenfäden derselben auf, umgeben sich mit einer Gallerthülle, bilden die Vacuolen zurück und werden hierdurch wie durch die Entwicklung kleiner, ovaler an Dotterplättchen erinnernder Körperchen und unregelmässiger Kieselstückchen undurchsichtig. Die meisten Kerne werden resorbirt; ein geringer Theil (etwa 5% der ursprünglich vorhandenen) bleibt erhalten. Diese mögen die Geschlechtskerne heissen, da sie Ausgangspunkt von Befruchtungsvorgängen werden; sie vergrössern sich vornehmlich durch Flüssigkeitsaufnahme, nebenbei aber auch durch Vermehrung der festen Bestandtheile und werden Ursache, dass die „Muttercyste" sich in so viel Theilstücke, „Primärcysten", abfurcht, als Kerne vorhanden sind. Bei kleineren Thieren kann die Abfurchung unterbleiben, das ganze einkernig gewordene Thier zur Primärcyste werden; grosse Exemplare können bis zu 20, vielleicht auch mehr Primärcysten liefern.

Jede Primärcyste (Cyste I. Ordnung) umgiebt sich mit einer besonderen Gallertschicht. Ihr Kern theilt sich karyokinetisch einmal (Primärkaryokinese) in zwei Secundärkerne, von denen ein jeder an einem frühzeitig durch starke Strahlung ausgezeichneten Pol durch Herauswachsen der Kernfäden ein Centrosom erzeugt. Während der Bildung des Centrosoma hat auch der Körper der Primärcyste sich getheilt; so sind zwei einkernige Secundärcysten (Cysten II. Ordnung) entstanden.

In jeder Secundärcyste werden zwei Richtungskörper gebildet und zwar auf folgende Weise. Der Secundärkern theilt sich karyokinetisch (I. Richtungskaryokinese) in zwei Kerne, von denen einer als Richtungskörper ausgestossen wird, der andere sich weiter entwickelt und eine zweite Karyokinese eingeht (II. Richtungskaryokinese). Auch diesmal wird ein Kern ausgestossen und nur einer bleibt in der Secundärcyste zurück. Beide Richtungskörper bestehen nur aus Kernmaterial und gehen rasch zu Grunde. Bei den Richtungstheilungen sind die Spindelpole durch Centrosomen bezeichnet, Abkömmlinge des vom Secundärkern erzeugten Centrosoms.

Nachdem die Secundärcysten eines Paares durch Ausstossung der Richtungskörper gereift sind, verschmelzen sie miteinander, Kern mit Kern, Protoplasma mit Protoplasma, und stellen so die Primärcyste in ihrem alten Umfang wieder her. Das Verschmelzungsproduct, die Keimkugel, unterscheidet sich aber von der Primärcyste nicht nur durch die besprochenen, mit den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen verbundenen Veränderungen,

welche nach Rückbildung der Richtungskörper kaum noch erkennbar sind, sondern ferner noch durch folgende Punkte: 1. Der Körper hat sich zu einer Kugel von dichterem Bau und geringerem Umfang concentrirt. 2. Die lange Zeit noch erhaltenen letzten Reste von Vacuolen sind geschwunden. 3. Die anfänglich diffus verbreiteten Kieselstückchen haben sich immer mehr in der Rindenschicht gesammelt und sind schliesslich als eine zusammenhängende Schicht abgehoben worden. 4. Eine für Reagentien äusserst schwer durchgängige, das Eintrocknen verhütende Membran (Dottermembran) ist von der Oberfläche der Keimkugel nach innen von der Kieselhülle ausgeschieden worden. Nach wochenlanger Ruhe kriechen die Keimkugeln aus; die jungen Thiere enthalten 4, 8—12 durch Karyokinese entstandene Kerne und scheinen sich erst in einkernige Thiere zu theilen, ehe sie zu wachsen anfangen.

Bei der Besprechung der gewonnenen Resultate und beim Vergleich derselben mit analogen Vorgängen bei anderen Organismen wollen wir die Beobachtungen über Karyokinese und die Beobachtungen über Reifung und Befruchtung aus einander halten. Ich beginne mit der Besprechung der Kerntheilung.

I. Bemerkungen über Kerntheilung.

Wir haben bei Actinosphaerium 4 Formen der Kerntheilung kennen gelernt, welche zwar viele gemeinsame Merkmale besitzen, sich aber von einander in mehr oder minder auffälliger Weise unterscheiden. Es sind dies: 1. Die Kerntheilung nicht encystirter Thiere, mit welcher nach Allem, was wir bisher kennen gelernt haben, die Kerntheilung der ausschlüpfenden Keimkugeln übereinstimmt; wir wollen sie die „typische Karyokinese" der Actinosphaerien nennen. 2. Die Kerntheilung der Primärcysten, Primärkaryokinese. 3. Die zur Bildung des ersten Richtungskörpers führende Karyokinese, die erste Richtungskaryokinese. 4. Die zweite Richtungskaryokinese.

Gemeinsam ist den vier Arten der Kerntheilung die Bildung der Spindelfasern, der Polplatten und der Plasmakegel, sowie die zur Theilung führenden Gestaltveränderungen des Kerns. Dagegen unterscheiden sie sich durch die Entwicklungsweise und das Verhalten der Chromosomen und durch das Fehlen resp. Vorkommen von Centrosomen. Ich beginne mit dem, was allen Theilungsformen gemeinsam ist.

a) Spindel, Polkegel und Protoplasmastrahlung.

Den Ausdruck „Spindel" habe ich im speciellen Theil dieser Arbeit, wie in meinen früheren Veröffentlichungen auf die innerhalb der Kernmembran gelagerten Theile beschränkt; ich will sie einschliesslich der Polplatten wegen ihrer Entstehung aus dem Kern die „nucleare Spindel" nennen und sie damit dem protoplasmatischen Theil der Spindel gegenüberstellen. Unter diesem Namen möchte ich die Plasmakegel verstanden wissen, die den Polplatten aufsitzen und die Faserung der nuclearen Spindel bis zu den Spitzen der gesammten Kerntheilungsfigur fortsetzen. Ich habe früher in den Plasmakegeln die Aequivalente der Strahlung erblickt, welche bei den typischen Karyokinesen von den Spindelpolen aus sich in das umgebende Protoplasma erstreckt. Ich bin von dieser Ansicht zurückgekommen, weil ihr drei inzwischen gemachte Beobachtungen widersprechen. 1. Bei den beiden Richtungskaryokinesen finden sich Centrosomen; diese liegen an den Spitzen der Plasmakegel.

Da man nun in der Gewebelehre alles, was zwischen den Centrosomen gelagert ist, zur Spindel rechnet, gleichgiltig ob es plasmatischer oder nuclearer Herkunft ist, so muss man auch bei Actinosphaerien die in den Zwischenraum zwischen die Centrosomen eingeschalteten Plasmakegel als Theile der Spindel betrachten. 2. Wenn bei Actinosphaerium Centrosomen auftreten, sind sie von schwachen Polstrahlungen begleitet, welche von der Spitze der Plasmakegel ausgehen, von letzteren scharf unterschieden sind und den Bau ächter Asteren besitzen. Sie bestehen aus zarten Radien, die vom Pol aus divergiren und allmählich sich in die Umgebung verlieren. 3. Diese Structur der Plasmastrahlung wird bei den Polkegeln vermisst, welche gegen das umgebende körnige Protoplasma scharf abgesetzt sind, deren Faserung nach den Polenden convergirt.

Die hier vertretene veränderte Auffassung der Kerntheilung von Actinosphaerium gewinnt an Interesse, wenn wir sie in Zusammenhang mit unseren übrigen Erfahrungen über Kerntheilung bei Thieren bringen. Bei Protozoen erfolgt in der Regel die Kerntheilung, ohne dass zunächst das Protoplasma in Mitleidenschaft gezogen wird. Der Kern ist ein automatisch functionirender Apparat, selbst da, wo die Theilung auf karyokinetischem Wege vor sich geht. So sehen wir es bei den Nebenkernen der Infusorien (Bütschli 76, 87; Hertwig 89), und den Kernen der Radiolarien (Karawaiew 95; Mitrophanow 95; Borgert 96). In den hier aufgeführten Fällen kommt es zur Spindelbildung; oft sind die Spindelfasern an ihren Enden durch Polplatten vereinigt. Aber es fehlt Polstrahlung und fehlen Plasmakegel.

Nach Schaudinn's Untersuchungen finden sich Andeutungen von Polplatten und Plasmakegeln bei Amoeba binucleata (95) und sind beiderlei Structuren gut ausgebildet bei der dem Actinosphaerium nahe stehenden Actinophrys sol. (96). Derselbe Autor hat dann äusserst wichtige Beobachtungen bei der Acanthocystisgruppe der Heliozoen gemacht (96). Er konnte hier feststellen, dass die Centralkörper, von denen die Axenfäden der Pseudopodien ausstrahlen, als Centrosomen functioniren. Wenn sie sich getheilt haben, rücken sie aus einander. Der bei den Acanthocystiden in Einzahl vorhandene Kern schiebt sich zwischen die Centrosomen. Es kommt zur Karyokinese, die allmählich zur Theilung des Kerns und des gesammten Thieres führt. Im Lauf derselben tritt ein Stadium auf, welches principiell mit den Figuren 8, 9, 10 der Tafeln V und VI, welche ich von Actinosphaerium abgebildet habe, übereinstimmt. Der Kern ist noch scharf umgrenzt, sein achromatischer Inhalt hat Faserstructur angenommen; das Chromatin beginnt sich in die Aequatorialebene einzustellen. Die Kernspindel füllt aber den Zwischenraum zwischen den Centrosomen nicht aus; sie wird ergänzt durch zwei protoplasmatische Faserkegel, welche von den beiden Kernpolen zu den Centrosomen reichen. Schaudinn giebt nun weiter an, dass Polplatten fehlen und dass die Abgrenzung zwischen nuclearem und protoplasmatischem Theil der Spindel schwindet. Sollten sich diese Angaben bewahrheiten, so würden die Acanthocystiden einen Schritt über die Actinophryiden hinaus gethan haben, indem aus Kernspindel und Plasmakegeln bei ihnen ein einheitlicher Spindelkörper entstanden wäre. Hiermit wäre bei Protozoen eine Entwicklungsstufe erreicht, welche auch bei Metazoen vorkommt. Wie in der Neuzeit besonders Braus (95) und v. Erlanger (96, 97a) durchgeführt haben, kann man in vielen Fällen an den Spindeln einen nuclearen und einen protoplasmatischen Abschnitt unterscheiden, freilich nur nach der Entwicklungsweise, während in der fertigen Spindel beide Theile zu einer völlig gleichartigen Bildung vereinigt sind.

Wir sind somit jetzt in der Lage, zwischen den einfachsten Formen der Kerndurchschnürung (directe Kerntheilung) und den complicirtesten Vorgängen der Karyokinese alle Uebergänge festzustellen und damit den sicheren Nachweis zu führen, dass zwischen directer und indirecter Kerntheilung keine Grenze existirt, dass die Kerntheilung ein einheitlicher Vorgang ist, der uns in der Organismenwelt nur auf verschiedenen Stufen der Ausbildung entgegentritt. Als Ausgangspunkt haben wir die Fälle zu betrachten, in denen das achromatische Kernnetz eine Durchschnürung des Kerns herbeiführt, ohne eine polare Orientirung und dementsprechende Faserung anzunehmen. Eine zweite Stufe wäre durch Kerne gegeben, bei denen die Längsfaserung des Kernnetzes die Theilung begleitet, eine dritte durch Kerne, bei denen die Spindelfasern an den Polen durch homogene, in ihrem richtenden Einfluss die Centrosomen ersetzende Platten vereinigt werden. Von jetzt ab werden die Beziehungen zum Protoplasma enger geknüpft. Es bilden sich die Plasmakegel, die protoplasmatischen Theile der Spindel, es entstehen Centrosomen, welche Plasmastrahlung auslösen. Schliesslich schwindet der Unterschied zwischen nucleärer und plasmatischer Spindel. Kern- und Zelltheilung werden damit innig in einander verwobene Processe.

Jeder, der die neuere Protozoenliteratur auch nur einigermassen kennt, weiss, dass man die hier gegebene Darstellung mit Leichtigkeit noch ganz erheblich vervollständigen könnte. Auch liessen sich viele Formen der Karyokinese anführen, bei denen die Vervollkommnung der Theilung andere Wege eingeschlagen hat. Es liegt mir fern, hier eine erschöpfende Zusammenstellung zu geben, zumal wir auf manche Formen der Karyokinese bei Protozoen noch im Folgenden zurückkommen werden.

Dieselbe Einheitlichkeit in den Kerntheilungsvorgängen, welche ich soeben in ihren Grundzügen geschildert habe, können wir auch nachweisen, wenn wir die feineren Structurverhältnisse des Kerns studiren. Ueber die Vorgänge bei der directen Kerntheilung oder der Kerndurchschnürung sind wir wenig orientirt. Nach meinen Erfahrungen bei Infusorien, bei denen allerdings der Chromatinreichthum der Untersuchung hinderlich ist, ist die Kerndurchschnürung der Hauptkerne hier durch Bewegungen eines gleichförmig entwickelten Kernnetzes herbeigeführt. Lauterborn's Untersuchungen (95) zeigen, wie durch regelmässige Anordnung der Maschen des Kernnetzes der Kern von Ceratium hirundinella bei der Theilung ein faseriges Ansehen gewinnt. In der vorliegenden Arbeit habe ich beschrieben, dass auch die Spindeln der Actinosphaerien durch Umgruppirung eines Kernnetzes entstehen. Die Spindelfasern bilden sich aus dem Kernnetz hervor, indem die Maschen sich in der Richtung der Spindelaxe strecken und die so zu stande kommenden Längszüge sich kräftiger entwickeln, während die verbindenden Querbrücken an Deutlichkeit verlieren. Ein gänzlicher Schwund der Querbrücken tritt niemals ein. Daher verwandelt sich auch die Spindelfaserung nach dem Auseinanderweichen der Seitenplatten rasch in die ruhende Kernstructur zurück. So kommt der Beobachter vielfach in Verlegenheit, wenn er entscheiden soll, ob auf einem bestimmten Stadium noch die faserige oder die gewöhnliche reticuläre Anordnung des Kerngerüsts vorliegt. Noch einmal wird die faserige Structur deutlicher in den Endstadien der Theilung zur Zeit, wo der Kern das Maximum seiner Verlängerung erfährt. Ich habe sie zwar nur bei den beiden Richtungskaryokinesen mit Sicherheit wahrgenommen, vermuthe aber, dass sie bei genauerer Untersuchung sich auch bei den anderen Theilungsarten finden wird.

An ihren Enden verschmelzen die Spindelfasern unter einander zu den Polplatten, die somit ebenfalls aus dem Kernreticulum hervorgehen. An letzteren muss man nach meinen Erfahrungen zwei Theile unterscheiden, einmal eine homogen aussehende terminale Zone und eine lichte Zone, die durch ihre feinfaserige Structur den Uebergang zu den Spindelfasern vermittelt. Auch die homogene Zone lässt öfters noch besondere Beziehung zur Spindelfaserung erkennen, durch eine den Faserinsertionen entsprechende Körnelung.

Die Verhältnisse der nucleären Spindel wiederholen sich im Bau der Plasmakegel. Diese zeigen eine bei Behandlung mit Eisenhaematoxylin hervortretende zarte Längsfaserung hervorgerufen dadurch, dass die anfänglich gleichförmig angeordneten Protoplasmamaschen sich in der Richtung der verlängerten Spindelaxe strecken und parallel zu einander anordnen. Vielfach lässt sich sogar erkennen, dass die Fasern der Plasmakegel genau in der Verlängerung der nucleären Spindelfasern liegen.

Mit der Darstellung, welche ich hier gegeben habe, stimmen die Bilder überein, welche v. Erlanger (96, 97) beim Studium der Spindelbildung von den Eiern von Ascaris megalocephala erhalten hat. Nur weicht er in der Deutung insofern ab, als er auf dem Boden der Bütschli'schen Wabentheorie stehend, die Netzmaschen als geschlossene Alveolen deutet. v. Erlanger stellt in seinen Arbeiten die wabige Structur der Spindelfasern als eine allgemeine Erscheinung hin und setzt sich hierbei in Widerspruch mit der Mehrzahl der Beobachter, welche in den Spindelfasern homogene Fäden erblicken. Meine eigene Ansicht geht dahin, dass in der That in vielen Fällen als höchste Entwicklungsstufe ein rein faseriger Bau der Spindel erreicht wird. Ich habe die Spindeln der Nebenkerne von Paramaecium (95) genau untersucht. Das ursprünglich auch hier vorhandene netzförmige Gefüge macht einer rein fädigen Anordnung Platz, indem die bei Actinosphaerium sich dauernd erhaltenden Querbrücken schwinden. Wie ich es schon früher auf Grund von Färbungen mit Methylgrün abgebildet habe, so kann ich es auf Grund von Eisenhaematoxylin-Präparaten bestätigen, dass von Spindelpol zu Spindelpol isolirte Fäden ziehen, die mit einander nur an den Spindelenden durch die Polplatten verbunden sind. Auch finde ich nichts, was zu Gunsten der Anschauung Bütschli's spräche, dass jede einzelne Spindelfaser aus hinter einander gereihten Waben bestände. Und so kommen wir, wenn wir die Gesammtheit der Erscheinungen überblicken, zu dem Resultat, dass, je mehr der Mechanismus der Kerntheilung eine Verbesserung erfährt, um so mehr die netzförmige Structur des ruhenden Kerns durch die rein fadenförmige Structur der Spindel ersetzt wird.

Die hier durchgeführte einheitliche Betrachtung der Kerntheilungen im Thierreich lässt ferner erkennen, dass wir gar keine Veranlassung haben, nach einer specifischen Theilungssubstanz, einem Kinoplasma oder Archoplasma, zu suchen. Kernnetz und Protoplasmanetz in ihren wechselnden Erscheinungsformen genügen vollkommen, um die bei der Kerntheilung auftretenden Structuren zu erklären. Ich lasse dabei das Centrosoma zunächst noch ausser Acht, da ich auf dasselbe noch werde zurückkommen müssen.

Viel grösseren Schwierigkeiten, als bei einer rein morphologischen Betrachtung der Karyokinese, begegnen wir bei der Frage nach der Wirkungsweise der einzelnen Bestandtheile der karyokinetischen Figur. Ich gehe von einer Analyse der bei Actinosphaerium festgestellten Vorgänge aus.

In die Zeit der Bildung der Aequatorialplatte fällt eine Abnahme des Kernvolumens, indem der anfänglich kugelige Kern, ohne sich zu verbreitern, linsenförmig abgeplattet wird.

Die Abnahme ist geringfügig, vielleicht nicht einmal überall vorhanden. Bei der Richtungskaryokinese konnte ich mich nicht mit Sicherheit von ihrer Existenz überzeugen, weshalb ich ihr keine grössere Bedeutung beimessen möchte. Mit der Spaltung der Aequatorialplatte beginnt eine Streckung des Kerns, die mit Abnahme seiner Breite combinirt ist. Die Streckung ist so bedeutend, dass der Abstand der Pole auf dem Stadium der Bildung der Tochterkerne mehr als doppelt so gross ist, als zur Zeit der Aequatorialplatte.

Dagegen behalten die Spitzen der Plasmakegel, sowie sie einmal angelegt sind, während der Theilungsvorgänge unverändert ihren Abstand bei. Nur bei den Richtungskaryokinesen scheint zu guter letzt noch ein Auseinanderweichen der Kegelspitzen stattzufinden, so dass dann die gesammte Spindelfigur verlängert sein würde. Sie scheint mir mit der Anwesenheit der Centrosomen in Zusammenhang gebracht werden zu müssen, worauf ich später zurückkomme. Ich muss mich über die letzterwähnten Verhältnisse mit einer gewissen Vorsicht aussprechen, da ich mich bei meinen Messungen auf ein nicht sehr umfangreiches Schnittmaterial stütze, bei dem zu befürchten ist, dass durch Schrumpfung, Pressung und Zerrung der Schnitte die natürlichen Grössenverhältnisse etwas verändert worden sind. Unter allen Umständen würde die Streckung der Spindelfigur so unbedeutend sein und in so späte Stadien fallen, dass sie für die folgenden Betrachtungen belanglos wäre.

Man könnte nun versuchen, die stets vorhandene Kernstreckung durch die Annahme zu erklären, dass die Plasmakegel sich verkürzen und eine Zugwirkung auf die Polplatten ausüben. Die Annahme würde voraussetzen, dass die Spitzen der Plasmakegel im umgebenden Protoplasma genügend befestigt sind, um als feste Punkte zu wirken, dass ferner ihre Fasern sich durch Contraction verkürzen. Ersteres ist in hohem Grade unwahrscheinlich, wenn man die Weichheit und Nachgiebigkeit des Protoplasma namentlich nicht encystirter Actinosphaerien und den Mangel jeglicher befestigender Structuren bedenkt; letzteres lässt sich direct als unrichtig widerlegen.

Wenn die nucleäre Kernspindel sich streckt, die ganze Theilungsfigur dagegen ihre Länge beibehält, werden zwar die Plasmakegel in ihrer Gesammtheit kürzer, aber nicht durch Contraction und Verkürzung ihrer Fasern. Bei frei lebenden Thieren nimmt ihre Masse ab, indem sie nach dem Aequator abfliesst und theilweise auch sich in die Umgebung auflöst. Bei allen Theilungen, die innerhalb von Cysten vor sich gehen, kommt noch etwas anderes zum Vorschein. Die Plasmakegel verbreitern sich und werden zu kissenartigen Körpern; ihre Fasern nehmen einen gebogenen Verlauf an, der namentlich dann besonders deutlich ist, wenn ihre Enden nach einem bestimmten Centrosoma orientirt sind. Ein solcher gebogener Verlauf ist mit der Annahme von Contractionsvorgängen unvereinbar.

Die Gestaltveränderungen der Plasmakegel werden sofort verständlich, wenn wir annehmen, dass die Kegel eine passive Rolle spielen, dass dagegen alle activen Wirkungen von dem Kern ausgehen, der aus eigenen ihm innewohnenden Kräften sich streckt. Wie ich schon früher hervorgehoben habe, können die Verbreiterung der Plasmakegel und der gebogene Verlauf ihrer Fasern nur als Druckerscheinungen gedeutet werden, hervorgerufen einerseits durch das Vorwärtsdrängen des heranwachsenden Kerns, andererseits durch den Widerstand des umgebenden Protoplasma. Dieser Widerstand muss bei nicht encystirten Actinosphaerien, wenn auch nicht ganz fehlen, so doch geringer ausfallen, als bei encystirten Thieren. Denn ihr lockeres, vacuolisirtes, nach allen Richtungen leicht verschiebbares Proto-

plasma besitzt nicht die Festigkeit, wie die dichte, von Kieselhüllen umgebene dotterreiche Masse einer Cyste.

Durch die angestellten Erwägungen werden wir bei der Frage nach den die Formumwandlung bedingenden Ursachen auf die im Kern ablaufenden Vorgänge hingeleitet. Auch hier ist es leicht erweislich, dass der Versuch, dieselben aus Contractionen der Spindelfasern zu erklären, gänzlich aussichtslos ist.

Bei der Erklärung der karyokinetischen Vorgänge muss man zweierlei auseinanderhalten, die Gestaltveränderungen des Gesammtkerns und die Ortsveränderungen der Chromosomen. Die Chromosomen wandern, wie ich dies auch für die Nebenkernspindeln der Infusorien gezeigt habe, bis an die Polplatten, bei Actinosphaerien, wo die Polplatten schwinden, sogar bis an das äusserste Kernende heran. Wollte man Zugfasern annehmen, welche diese Wanderung herbeiführen, so müsste man eine Verkürzung derselben auf ein so minimales Maass annehmen, wie es ganz undenkbar ist. Wilson (95) hat diese Bedenken schon richtig erörtert, als er die Kerntheilung im Seeigelei besprach, bei welcher die Chromosomen auch die Kernpole erreichen; er hat vollkommen richtig geschlossen, dass die Polwanderung der Seitenplatten bei den Seeigeleiern nicht aus der Wirkung contractiler, vom Centrosom an die Chromosomen herantretender Elemente erklärt werden könne.

Was nun die Gestaltveränderungen des Gesammtkerns anlangt, so könnten Contractionen der longitudinalen von Pol zu Pol den Kern durchsetzenden Spindelfasern der Actinosphaerien nur eine Verkürzung der Spindelaxe herbeiführen. Die so auffällige Streckung des Kerns dagegen würde die Anwesenheit contractiler Elemente, die sich senkrecht zur Kernaxe zusammenziehen, voraussetzen. Da ein Maschenwerk im Kern vorliegt, müssten die quer verlaufenden Faserzüge eine Verstärkung erfahren. Davon ist nichts zu sehen. Wenn auch der Kern von Actinosphaerium für das Studium der Spindelfaserung kein geeignetes Object ist, so ist doch das Eine unzweifelhaft, dass man nur von einer Längsfaserung reden kann, die auf den verschiedenen Stadien von verschiedener Deutlichkeit ist, zu keiner Zeit aber von einer Querfaserung. Ganz besonders deutlich ist die Längsfaserung in den Endstadien der Richtungskaryokinesen, zur Zeit, wo eine besonders energische Streckung des Kerns eintritt. Die Fasern sind hier nicht gerade gestreckt, sondern halten einen geschlängelten Verlauf ein. Man kann bei Actinosphaerium angedeutet sehen, was bei den Nebenkernspindeln der Infusorien zu ausserordentlicher Deutlichkeit ausgeprägt ist. Ich verweise hier auf Abbildungen, die ich schon früher gegeben habe (95). Bei den Nebenkernen der Paramaecien ist die longitudinale Faserung der Spindel so ausserordentlich deutlich, dass sie schon den älteren Beobachtern wie Stein und Balbiani trotz ihrer unvollkommenen Untersuchungsmethoden aufgefallen ist; sie ist zu keiner Zeit so deutlich, wie zur Zeit, wo die Spindel sich in die Länge streckt. Ich kenne kein anderes Object, welches mit gleicher Klarheit die einschlägigen Verhältnisse erkennen liesse. Wenn die Spindel sich streckt, sind ihre Fasern gebogen, oft sogar s-förmig, wie elastische Stäbe, die sich vergrössern und an ihren Enden auf Widerstand stossen.

Biegungen und Knickungen, wie sie die Spindelfasern zeigen, kommen auch am ganzen Spindelkörper zum Ausdruck. Ehe die Theilung zu Ende geführt ist, wird der Spindelkörper bei der typischen Karyokinese der Actinosphaerien über eine Seite gebogen, so dass die Tochterkerne später dicht bei einander liegen (Fig. 10 und 11 Taf. III) oder er wird bei den Richtungstheilungen fast rechtwinkelig eingeknickt (Taf. V Fig. 15. 16). Bei den

Infusorien sieht man die Spindelenden manchmal so sehr genähert, dass der in Theilung begriffene Nebenkern fast eine Ringfigur ergiebt, oder der Kern hat die Gestalt eines Fragezeichens.

Alle diese Erscheinungen lassen nur eine Deutung zu. Bei der Karyokinese streckt sich der Kern und ruft nicht nur Druckveränderungen an den an seinen Enden angefügten Structuren hervor, sondern erleidet durch den Widerstand seiner Umgebung selbst ein gewisses Mass von Gegendruck, der einerseits in seiner Gestalt zum Ausdruck kommt, andererseits in seiner Structur. In letzterer Hinsicht kommen nur die Spindelfasern in Betracht, ein Zeichen, dass die Verlängerung der letzteren die Ursache zur Verlängerung des ganzen Kerns ist.

Die der Theilung des Kerns zu Grunde liegende Streckung ist somit nicht durch Contractilität bedingt, sondern ist ein Wachsthumsvorgang, bei welchem die longitudinalen Züge des Kernreticulums sich auf Kosten der quer gerichteten vergrössern oder wie bei den Nebenkernen der Infusorien dieselben sogar ganz aufbrauchen. Unklar bleibt dabei nur, warum es zur Durchschnürung der Spindel kommt.

Bei den Spindeln der Actinosphaerien wird die Kernmembran zum ersten Mal circulär eingeschnürt, wenn die Seitenplatten auseinanderweichen. Die Einschnürung bleibt schwach und gleicht sich bald wieder aus, wie dies auch von zwei Einschnürungen gilt, die später dicht hinter den polar verlagerten Seitenplatten auftreten. Eine dritte Einschnürung ist wieder äquatorial und bedingt die Kerntheilung. Ganz Aehnliches beobachtet man bei den Spindeln der Paramaecien. Doch wird hier die definitive Trennung durch zwei den Polen benachbarte Einschnürungen bewirkt, so dass ein mittleres Spindelstück (Zwischenkörper) isolirt wird, welcher unverbraucht zu Grunde geht. Ich glaube, dass man diese wechselnden Einschnürungen aus dem Druck des umgebenden Protoplasma erklären muss. Ein Längenwachsthum des Kerns (sofern es nicht mit einer völlig compensirenden Substanzzunahme combinirt ist) muss mit einer Abnahme des Seitendrucks einhergehen; diese Abnahme muss bei gleichbleibendem Druck der Umgebung zu Einschnürungen führen. Der Sitz der Einschnürungen wird die Stellen markiren, in denen der lebhafteste Verbrauch von Kernsubstanz für das Längenwachsthum stattfindet. Von der Art der Localisation des Wachsthums würde es abhängen, ob bei der Kerndurchschnürung ein der Resorption anheimfallendes Mittelstück gebildet wird (Infusorien) oder nicht (Actinosphaerien).

Unklar bleibt ferner bei Actinosphaerium die Function der Plasmakegel. Da sie sich trotz einer gewissen Aehnlichkeit in ihrer Structur unzweifelhaft von der nuclearen Spindel unterscheiden und auch im Lauf der karyokinetischen Umwandlungen ein ganz anderes Verhalten zeigen, können sie an der Karyokinese direct nicht betheiligt sein. Wohl aber wäre denkbar, dass sie zum Aufbau der Spindelfasern indirect beitragen, indem sie Bahnen darstellen, auf denen Material den Spindelfasern zu ihrer Vergrösserung zugeführt wird. Da ich mich aber von einer Massenzunahme des Kerns während der Theilung nicht mit Sicherheit habe überzeugen können, kann zunächst die hier versuchte Deutung nur als eine Vermuthung ausgesprochen werden.

Wenn ich nun von den Protozoen ausgehend einen Ausblick auf die Karyokinesen der höheren Thiere versuche, so möchte ich vorausschicken, dass es a priori wohl wenig wahrscheinlich ist, dass die Vorgänge hier auf ganz anderer physiologischer Basis aufgebaut sein sollten als bei den Protozoen. Wir haben gesehen, dass die Karyokinesen der Metazoen

morphologisch sich aufs engste den Kerntheilungen der Protozoen anschliessen und sich als höhere Entwicklungen derselben betrachten lassen. Es kann daher keinenfalls die Natur der Kräfte, welche die Theilung veranlassen, mit einem Schlag eine andere geworden sein. Wohl aber muss man mit der Möglichkeit rechnen, dass sich neue Kraftwirkungen zu den vorhandenen hinzugesellt haben; ja es wäre sogar denkbar, dass in manchen Fällen die neuen Mechanismen die alten ersetzt haben und nun noch allein wirksam sind.

Um die Kern- und Zelltheilungen der Metazoen zu erklären, sind in der Neuzeit eine Menge Theorien aufgestellt worden, einerseits physiologische oder vitale, welche sich begnügen die Bewegungen während der Theilung auf anderweitige, besser bekannte Lebensvorgänge zurückzuführen, andererseits physikalische Theorien, welche einen Schritt weiter gehen und eine physikalische Erklärung zu geben beanspruchen. Ich habe nicht in Absicht, auf eine Besprechung der einzelnen Theorien hier einzugehen. Eine gute Darstellung der meisten derselben ist ohnedies neuerdings durch Ziegler (95) gegeben worden. Ich möchte aus Gründen, die aus dem Gang dieser Darstellung sich von selbst ergeben werden, mich vornehmlich mit der Contractilitätstheorie aus einander setzen, einer Theorie, die am consequentesten von Boveri (88) und van Beneden (87) in ihren bahnbrechenden Arbeiten über das Acarisei entwickelt worden ist.

Die Theorie besagt bekanntermassen, dass die feinen Fasern, welche die anatomische Grundlage der Strahlungs- und Spindelfiguren sind, sämmtlich wie Muskelfibrillen wirken, dass der Zug der Polfasern Ursache ist für die Streckung der Kernspindel, dass der Zug der Spindelfasern, welche nicht die ganze Spindellänge durchsetzen, sondern vom Pol nur bis an die Chromosomen der Aequatorialplatte reichen, die Tochterchromosomen aus dem Aequator nach den Polen verschiebt, dass durch die Gesammtwirkung der vom Centrosoma aus entspringenden Plasmastrahlen die Zweitheilung der Zelle herbeiführt wird.

Während lange Zeit die Theorie v. Beneden's und Boveri's die herrschende war, hat sie in den letzten Jahren viele Einwände erfahren. Es wurden Beobachtungen, die mit ihr nicht vereinbar seien, gegen sie ins Feld geführt, deren wichtigste ich im Folgenden kurz zusammenfasse.

Wenn die Theilspindel befruchteter Eier sich streckt, bleibt der Abstand der Spindelspitze vom entsprechenden Ende der Eizelle unverändert (Ziegler 95) oder er nimmt sogar zu (Drüner 95). Wäre die Ortsveränderung der Spindelspitze durch den Zug polarer Fasern bedingt, so müsste die Entfernung vielmehr abnehmen.

Wilson (95) macht darauf aufmerksam, wie schon oben erwähnt wurde, dass die Tochterchromosomen des Seeigeleies bis an das Spindelende heranrücken, während bei einer noch so starken Contraction feinster wie Muskeln wirkender Fäden schon vorher ein Stillstand hätte eintreten müssen. Drüner (95) fand, was später von vielen bestätigt wurde, dass die Fasern der sogenannten Centralspindel von Pol zu Pol ziehen und bei der Streckung der Spindel einen gewundenen Verlauf einhalten, dass sie daher nicht durch Zug, sondern durch Druck wirken. Dieselbe Faseranordnung fand ich (96) in den Spindeln, welche entstehen, wenn die Kerne unbefruchteter Seeigeleier Theilungsversuche machen; sie scheint ferner bei Richtungsspindeln weit verbreitet zu sein.

Den mitgetheilten Beobachtungen ist von mancher Seite solche Tragweite zuerkannt worden, dass man versucht hat, den Einfluss von Contractionen des Protoplasma auf den Theilungsprocess ganz in Abrede zu stellen und Alles aus dem Druck wachsender und dabei

„stemmender" Faserzüge zu erklären, nicht nur die Kernveränderungen, sondern auch den Gestaltenwechsel der in Theilung begriffenen Zelle, die häufig vorkommende Längsstreckung in der Richtung der Spindelaxe und die darauf folgende Bildung der Schnürfurche. Nach Meves (98) sollen für diesen Gestaltenwechsel des Zellkörpers die wachsenden Radien der Protoplasmastrahlung die treibenden Kräfte liefern.

Wir begegnen hier einer in der Neuzeit weit verbreiteten Tendenz, alle Vorgänge der Kern- und Zelltheilung vielleicht mit einziger Ausnahme der Spaltung der Chromosomen von einem einheitlichen Princip aus zu erklären. Wie Meves in den Protoplasmaradien und Spindelfasern ausschliesslich Druck- und Stemmvorrichtungen erblickt, so nehmen Heidenhain (94, 95), v. Kostanecki (96) und Rhumbler (97) an, dass sämmtliche Fasern elastisch sind, im Zellkörper sich im gespannten Zustand befinden und daher einen mehr oder minder kräftigen Zug ausüben. Ehe ich in meinen Erörterungen über die Contractilitätslehre fortfahre, möchte ich zu der besprochenen Tendenz Stellung nehmen.

Ich persönlich finde keinen Grund, der uns zwänge, alle Erscheinungen der Karyokinese als Aeusserungen einer und derselben Kraft zu deuten. Bütschli (92), der bekanntlich die Theilung auf Diffusionsprocesse zurückzuführen sucht, sagt an einer Stelle, dass „sich Strahlungserscheinungen ausbilden können sowohl, wenn man eine Diffusion aus dem Tropfen in das äussere Medium hervorruft, als wenn man umgekehrt aus diesem eine Diffusion in den Tropfen veranlasst. Die Strahlung setzt also eben nur das Bestehen einer solchen Diffusionsbewegung voraus, gleichgiltig ob dieselbe vorwiegend nach der einen oder anderen Richtung geht." Man kann diesen Satz allgemeiner fassen und auf alle Kraftwirkungen übertragen. Die Faserungen, welche bei den Kerntheilungen auftreten, lehren uns nur das Eine, dass Kräfte in Thätigkeit sind, deren Wirkungsweise zu einer Region (dem Ausstrahlungscentrum, den Spindelpolen) in bestimmter Weise orientirt ist. Ob dagegen eine centripetale Bewegung (z. B. Zug oder anziehende Wirkung) oder eine centrifugale Bewegung (abstossende Wirkung, Druck) ausgeführt wird, das bleibt eine offene Frage. So ist es denn sehr gut möglich, dass ähnliche Figuren durch ganz verschiedene Ursachen bedingt sind, und nur ein detaillirtes Studium aller mit den Figuren verknüpfter Begleiterscheinungen kann feststellen, welche Annahme im einzelnen Falle die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

In der Literatur liegen nun Beobachtungen vor, welche dafür sprechen, dass bei der Zelltheilung die Bewegungserscheinungen von Kern und Protoplasma verschiedener Art sind. Demoor (94) gelang es durch lähmende Agentien das Protoplasma ausser Thätigkeit zu setzen, während die Kerntheilung ihren Fortgang nahm. Er kommt zum Resultat: „La vie du noyau est essentiellement différente de celle du protoplasma." In ähnlichem Sinn können auch die Experimente von meinem Bruder und mir gedeutet werden. In gelähmten Zellen wachsen die Kerne durch Flüssigkeitsaufnahme; sie beginnen viel früher die durch die Lähmung unterbrochene Theilung wieder aufzunehmen als das Protoplasma. Es können dabei vielkernige Zellen entstehen. Eine durch Narcose unterbrochene Zweitheilung wird als Viertheilung zu Ende geführt, ein Zeichen, dass in der Zeit der Ruhe die Centrosomen sich gleichwohl vermehrt haben. Auch Reinke (95) hat gefunden, dass „Massage" der Eizellen das Protoplasma lähmt und daher die Zelltheilung verhindert, dass dagegen die Kerntheilungen unbehindert weiter gehen.

Nach diesen Erörterungen wird die Stellung verständlich werden, welche ich bezüglich der Verwerthbarkeit der Contractilitätstheorie bei Metazoen einnehme. Die Argumente, mit welchen ich oben zu beweisen versucht habe, dass die Kerntheilung der Protozoen — wenigstens in den von mir analysirten Fällen — mit Contractionen nichts zu thun hat, decken sich zum grossen Theil oder haben viel Verwandtes mit den Einwürfen, die gegen die Allgemeingiltigkeit der Theorie bei Metazoen erhoben worden sind. Ich komme daher zum Resultat, dass Wachsthumsvorgänge bei der Theilung der Metazoenkerne ebenfalls eine grosse Rolle spielen, wenn auch vielleicht nicht in gleichem Maasse wie bei den Protozoen, dass besonders die Spindelfaserung, das Auseinanderweichen der Pole und wahrscheinlich auch die Verlagerung der Chromosomen, wenn auch vielleicht nicht bei allen, so doch bei vielen Metazoenkernen auf derartigen Wachsthumsverschiebungen beruhen ähnlich denen, die ich für die Kerne von Paramaecien und Actinosphaerien beschrieben habe. Damit ist aber die Frage nach den Ursachen der Kern- und Zelltheilung bei den Metazoen nur zum kleinsten Theil erledigt. Zu den von den Protozoen überkommenen Merkmalen treten bei den Metazoen neue Charaktere hinzu, die bei den Protozoen ganz fehlen oder nur selten und dann nur andeutungsweise entwickelt sind. In dieser Hinsicht kommen die vom Protoplasma ausgehenden Strahlungserscheinungen, welche bei der Befruchtung und Zelltheilung der Metazoen eine so ganz ausserordentliche Rolle spielen, in Betracht. In ihnen erblicke ich auch heute noch den Ausdruck von Contractionen, wie ich diese Ansicht schon in mehreren Schriften vertreten habe.

Protoplasmastrahlungen oder Asteren fehlen bei den meisten Protozoen, auch bei denjenigen, bei denen die Kerntheilung (Nebenkerne der Infusorien) unter dem Bild einer sehr complicirten Karyokinese verläuft. Sie begleiten die Kerntheilungen der Gregarinen, wie zuerst Wolters (90) festgestellt hat und ich auf Grund eigener Erfahrung bestätigen kann, vielleicht auch die Theilungen mancher Monothalamien, da Schewiakoff (88) Andeutungen bei Englypha abbildet, während die Zeichnungen Gruber's (81. 82. 92) nichts erkennen lassen. Sie wurden ferner nachgewiesen von Ishikawa (94) bei Noctiluca und von Brauer bei Actinosphaerium. Bei letzterem Thier sind jedoch aus oben erörterten Gründen die Plasmakegel nicht als solche zu deuten. Vielmehr findet sich Plasmastrahlung zur Zeit, wo die Centrosomen der I. Richtungstheilung entwickelt werden, am Hauptpol des Kerns gut ausgeprägt, ausserdem noch während der Richtungskaryokinesen im Umkreis der Centrosomen schwach angedeutet. Die Strahlung kommt in der Weise zu Stande, wie ich es für Seeigeleier in Uebereinstimmung mit Wilson und (wenn wir den Differenzpunkt, ob Netzwerk, ob Vacuolen gegeben sind, ausser Acht lassen) auch mit Bütschli, v. Erlanger u. A. schon früher geschildert habe (96), dass die Maschen sich radial zum Ausstrahlungscentrum anordnen. Indem sie sich ferner hier dichter zusammendrängen, werden die Dotterplättchen peripher verschoben und so entsteht im Umkreis des Ausstrahlungscentrums eine Anhäufung homogenen Protoplasma's, die Attractionssphäre. Dieselbe ist am Hauptpol des Secundärkerns während der Anlage und dem Wachsthum des Centrosoma sehr umfangreich, woraus sich folgende Erscheinung erklärt. Hört mit der Reduction des Centrosoma dessen Einwirkung auf die Umgebung auf, so schwindet zwar die radiale Centrirung, aber nicht ohne Weiteres auch das Material der Attractionssphäre, wie die Figuren 1—4 der Tafel VIII lehren, welche die beginnende Rückbildung der Strahlung erläutern. Erst wenn Bewegung

in die Dotterkörnchen kommt und diese das verlorene Terrain wieder gewinnen, schwindet auch die Sphäre.

Was hier in seinen Anfängen zu erkennen ist, ist bei den Metazoen, besonders in deren Eiern während Befruchtung und Theilung zu hoher Entwicklung gediehen. Namentlich sind die von der Attractionssphäre ausgehenden Radien mächtiger ausgebildet als bei den Protozoen und lassen sich meist weit in die Umgebung verfolgen, während eine Attractionssphäre oft kaum zu erkennen ist. Dadurch werden die Veränderungen, welche bei Nachlass der centrirenden Einflüsse an der Strahlungsfigur auftreten, viel auffälliger, als ich es für Actinosphaerien zur Zeit der Reduction des Centrosoma geschildert habe. Wie mein Bruder und ich (87) gezeigt haben, schwindet die Centrirung des Protoplasma und damit die Strahlungsfigur in Seeigeleiern, wenn man dieselben mit lähmenden Mitteln behandelt. Namentlich durch Kälteeinwirkung (O. Hertwig 90) lassen sich interessante Figuren erzielen. Während die Radien im Umkreis von dem Spermakern und den Spindelpolen ausgelöscht werden, bleibt die Ansammlung homogenen Plasma's, die Attractionssphäre erhalten. Aus diesen Beobachtungen zieht Ziegler (98) den Schluss, dass „Hof (Attractionssphäre) und Strahlung ihrer Entstehung nach ganz verschiedene Gebilde sind". Ich glaube nicht, dass die Beobachtungen, welche ja über die Entstehung der Structuren nichts aussagen, zu diesem Schluss berechtigen. Nach dem, was ich über die entsprechenden Verhältnisse bei Actinosphaerium gesagt habe, ist es selbstverständlich, dass eine durch Strahlung entstandene Attractionssphäre bei Einwirkung lähmender Agentien erhalten bleiben muss, da so lange der Lähmungszustand dauert, jede Bewegung und somit auch die Rückverlagerung der Dotterkörnchen in den homogenen Hof unmöglich gemacht ist. Die Sachlage wäre eine andere, wenn man nachweisen könnte, dass bei Eiern, welche vor Bildung der Asteren gelähmt worden sind, die Attractionssphären entstehen, ohne dass Strahlungen ausgelöst würden. Was mein Bruder (90) an hier verwendbaren Beobachtungen mitgetheilt hat, spricht dagegen. Bei Befruchtung gelähmter Eier treten weder Sphären noch Radien an den Spermakernen auf.

Ich betrachte daher Attractionssphäre und die davon ausgehenden Radien als Ausdruck einer und derselben Kraftwirkung, einer Contraction des netzförmig angeordneten Fadenwerks des Protoplasma. Die Contraction wird ausgelöst durch einen im Centrum der Strahlung gelegenen Körper, zumeist wohl durch ein Centrosoma, vielleicht aber auch in manchen Fällen durch den Kern selbst, resp. die Spitzen von Spindeln. Unter Annahme einer netzförmigen Structur des Protoplasma ist es leicht verständlich, dass beim Eintritt der Contraction eine Sphäre entsteht. Ausser den radialen Zügen, welche naturgemäss bei der Contraction am meisten in den Vordergrund treten, existiren ja auch noch quer verlaufende Verbindungen, wie sie von vielen Beobachtern, Wilson (95), Doflein (97), von mir (96) selbst abgebildet worden sind. Die Verkürzung derselben muss erheblich dazu beitragen, die Dotterkörnchen nach der Peripherie zu verdrängen. Unter diesen Umständen wäre es sogar denkbar — und so weit ich mich erinnere, ist es auch der Fall — dass bei Einwirkung lähmender Einflüsse, die von aussen nach innen vordringen, die Sphäre unter Rückbildung der Radien eine Vergrösserung erfährt. Denn es muss in der Peripherie der Eizelle die Abnahme des durch die Contraction verursachten Drucks früher eintreten und somit hier eine Gegend geringeren Widerstands geschaffen werden.

Nach meiner Meinung gehört die Attractionssphäre in die Kategorie weit verbreiteter

Erscheinungen, dass da, wo eine Contraction im Protoplasma beginnt, diese sich durch „homogenes" Aussehen der betreffenden Stelle zu erkennen giebt. Als Beispiel nenne ich die Bildung von Amoeben-Pseudopodien, welche bekanntlich mit einer Anhäufung homogenen Plasmas beginnt. Zieht sich an der betreffenden Stelle das Reticulum zusammen, so müssen die passiven Theile (Körnchen etc.) verdrängt werden. Die Erscheinung ist daher mit Unrecht von Bütschli gegen die Contractilitätslehre verwandt worden.

Im Laufe vorstehender Erörterungen habe ich schon Manches vorgebracht, welches zu Gunsten der Ansicht spricht, dass die Strahlungen im Protoplasma befruchteter Eier und sich theilender Zellen und die mit den Strahlungen unzweifelhaft im Zusammenhang stehenden zur Theilung führenden Formveränderungen als Contractilitätserscheinungen zu deuten sind. Ich füge noch einiges Weitere hinzu.

Bei dotterreichen Eiern treten während der Theilung Formveränderungen auf, welche vollkommen wie amoeboide Bewegungen aussehen und verlaufen und wohl allgemein auch als solche gedeutet werden. — Ziegler (95. 98) beobachtete bei der Theilung der Nematoden-Eier Strömungen im Protoplasma, Verlagerung der Kerne, oscillirende Bewegungen der Spindel, Vorgänge, welche in den Strömungserscheinungen des Protoplasma von Pflanzen und Protozoen ihr Gegenstück finden. — Es ist eine sehr auffallende Erscheinung, dass alle lähmenden Agentien (Morphium, Chloral, Chloroform, Kälte etc.) rasch die Strahlungen vernichten, erregende Substanzen dagegen, wie Strychnin, sie erhöhen. Selbst mechanische Reize, wie Reinke (95) durch leichtes Klopfen auf das Deckglas gezeigt hat, beschleunigen die Theilungen der von ihnen betroffenen Eier.

So lange wir die Formveränderungen und Wanderungen eines Rhizopoden, die Körnchenströmungen im thierischen und pflanzlichen Protoplasma, die Gestaltveränderungen einer „contractilen Vacuole", Wimper- und Geisselbewegung als Contractilitätserscheinungen zusammenfassen, so lange muss man nach meiner Ansicht die oben erörterten Vorgänge gleichfalls als Contractilitätserscheinungen deuten. Ich begreife vollkommen, dass vielen Forschern mit dieser Erklärungsweise, welche sich beschränkt, die Vorgänge bei der Kerntheilung auf anderweitige Lebensvorgänge zurückzuführen, nicht Genüge gethan ist, dass sie bestrebt sind, die Contractilitätsäusserungen unter allgemein physikalische Vorgänge einzureihen und so einen Schritt in der Verallgemeinerung unserer Vorstellungen weiter zu thun. Man kann aber diesen Bestrebungen den Zweifel gegenüberstellen, ob zu einer solchen Behandlungsweise organischer Grundfunctionen schon der Zeitpunkt gegeben ist, ob dieselbe nicht vielmehr dazu führen muss, äussere Aehnlichkeiten und Analogien für tiefer gehende Uebereinstimmung zu halten.

Nach den Erörterungen der letzten Seiten kann ich meine Anschauungen über das Verhältniss, in welchem Kern- und Zelltheilung der Metazoen zu den betreffenden Vorgängen bei den Protozoen stehen, in folgender Weise zusammenfassen. Bei den Protozoen sind die Kerntheilungen Wachsthumsvorgänge, bei denen das Protoplasma nur in untergeordneter Weise betheiligt ist, wodurch sich die lockeren Beziehungen der Zelltheilung zur Kerntheilung erklären. Bei den Metazoen treten die Contractionsvorgänge des Protoplasma in den Vordergrund, was wohl mit der Entwicklung des Centrosoma in Zusammenhang steht. Sie combiniren sich mit den Wachsthumsvorgängen, die wir vom Kern der Protozoen kennen. Vielleicht können sie dieselben ganz verdrängen und ersetzen, so dass dann ein Theilungsvorgang zu Stande kommt, wie ihn v. Beneden und Boveri für das Ascaris-Ei annehmen

Es wäre nun eine genaue Analyse der Theilungen von Protozoenkernen, an denen Protoplasmastrahlungen zuerst auftreten, von den erörterten Gesichtspunkten in hohem Grade erwünscht. Die Strahlungen bei Actinosphaerien sind noch zu unbedeutend, als dass sie das Bild der einfachen Karyokinese erheblich modificiren könnten. Immerhin will es mir scheinen, als ob die bedeutendere Streckung, welche die Richtungsspindeln vor anderen Spindeln voraus haben, dem Umstand zuzuschreiben ist, dass sich Strahlungen an den Spindelpolen entwickelt haben, welche möglicherweise eine Zugwirkung ausüben.

Besondere Aufklärung — möchte ich meinen — ist von der Karyokinese der Acanthocystiden zu erwarten, bei denen zum ersten Mal eine einheitliche aus Kernsubstanz und Protoplasma aufgebaute Spindel zu Stande kommt. Was Schaudinn bisher über diese Thiere mitgetheilt hat, ist leider noch nicht ausführlich genug, um eine Verwerthung zu ermöglichen.

b) Centrosomen, Centriolen und Centrosphären.

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der Unterschiede, welche zwischen den verschiedenen Formen der Kerntheilung bei Actinosphaerium bestehen und so bedeutsam sind, dass man fast auf allen Stufen der Entwicklung feststellen kann, welche Form im einzelnen Fall vorliegt. Ein sehr wichtiger Unterschied — von allgemeinen Gesichtspunkten aus unzweifelhaft der interessanteste — besteht zwischen den beiden Richtungstheilungen einerseits und den beiden anderen Arten der Theilung andererseits und ist darin gegeben, dass bei jenen Centrosomen vorhanden sind, welche bei diesen fehlen.

Mit der Anwesenheit der Centrosomen combinirt sich eine merkwürdige Heteropolie der Kerne. Das eine Ende — wie ich glaube in hohem Grade wahrscheinlich gemacht zu haben, das Ende, an welchem das Centrosoma gebildet wird und vor seiner Theilung liegt — eilt in der Entwicklung voraus; es bildet zuerst die Plasmakegel und die Polplatten aus. Seine Polplatte hat ein anderes Aussehen als die Gegenpolplatte und lässt sich daher von ihr auch auf späteren Stadien der Karyokinese noch unterscheiden. Von ihr aus beginnt die Spindelfaserung in den übrigen Kern vorzudringen. Das in der Entwicklung vorauseilende Ende liefert am Schluss der Theilung den zu Grunde gehenden Tochterkern, den Richtungskörper.

Es liegt nahe, die hervorgehobenen Merkmale der Heteropolie mit der Entwicklung von Centrosomen, welche immer nur an einem Kernpol vor sich geht, in ursächlichen Zusammenhang zu bringen; doch lässt sich hierüber nichts Bestimmtes aussagen. Es wäre auch denkbar, dass die ungleiche Entwicklung der Pole dadurch bedingt ist, dass sie später verschiedenerlei Bildungen, der eine einen Richtungskörper, der andere einen bleibenden Kern liefern sollen.

Dagegen stehen unzweifelhaft mit der Anwesenheit von Centrosomen die nur bei der Richtungskörperkaryokinese auftretenden ächten Strahlungen in Zusammenhang. Ihr gänzlicher Mangel bei der Primärkaryokinese und der typischen Karyokinese ist von grosser Wichtigkeit. Denn man kann auf Grund dieser Erfahrung einem Einwand, der bei der Schwierigkeit des Centrosomen-Nachweises leicht erhoben werden könnte, begegnen, nämlich dem Einwand, dass ich die Centrosomen bei den genannten zwei Theilungsformen nur übersehen hätte. Bei beiden Richtungstheilungen ist die Strahlung anfangs einfach und

verdoppelt sich erst mit Theilung der Centrosomen, indem die Centrosomen und ihre Strahlungen an die Spitze der Polkegel rücken.

Da die Kerne der Actinosphaerien für gewöhnlich keine Centrosomen haben, während der Richtungskaryokinese dagegen ein Centrosoma besitzen, muss dasselbe in der Zeit zwischen Ende der Primär- und Anfang der ersten Richtungstheilung neu geschaffen werden. Die Neubildung des Centrosoma fällt in die Zeit, in welcher die Primärcysten in die beiden Secundärcysten zerlegt werden. Der Kern ist um diese Zeit an einem Ende Ausgangspunkt einer intensiven Strahlung; er hat eine für einen Actinosphaerienkern ganz aussergewöhnliche Structur angenommen. Aechte Nucleolen treten auf; das Chromatin verbreitet sich auf dem Kerngerüst, so dass man zum ersten Mal von einem chromatischen Netzwerk reden kann. Die Maschen des letzteren sind nach dem Ausstrahlungscentrum orientirt. Nur im Umkreis des abgewandten Pols erhält sich ein Theil des Kerngerüsts frei von Chromatin und in seiner regellosen ursprünglichen Anordnung. Indem die centrirten Fäden des Kerngerüsts in die Plasmastrahlung hineinwachsen, die hineingewachsenen Theile sich abschnüren und zu einem eigenen Körper formiren, entsteht das Centrosoma. Beachtenswerth ist, dass die Protoplasmastrahlung schon vor der Bildung des Centrosoma vorhanden ist, und zwar ist die Veranlassung zu ihr in der polaren Structur des Kerns zu suchen, wenn man nicht vorzieht zu sagen, dass die centrirte Anordnung von Kernnetz und Protoplasma durch die Wechselwirkung beider Theile bedingt ist. Ich möchte daher an dieser Stelle der Erwägung Raum geben, ob man in der Neuzeit in der pflanzlichen und thierischen Histologie nicht allzu sehr bereit ist, aus der Anwesenheit von Strahlung einen Rückschluss auf die Anwesenheit von Centrosomen zu machen und demgemäss etwaige wenn auch undeutliche Structuren als solche zu deuten, was zur Folge haben muss, dass man, die Centrosomen für Dauerorgane der Zelle erklärend, sich selbst der Möglichkeit beraubt, über ihre Entwicklung ins Klare zu kommen. In der Literatur scheinen mir schon jetzt manche Beobachtungen vorzuliegen, deren weitere Verfolgung vielleicht einmal zu ähnlichen Resultaten führen wird, wie ich sie bei Actinosphaerium gefunden habe. Nach v. Erlanger (98) tritt am Keimbläschen von Asplachna an einem Punkt der Kernmembran zuerst eine Strahlung auf und dann erst wird in ihr ein Centrosom sichtbar. Auch bei Turbellarien (v. d. Stricht, v. Klinckowström) und Seesternen (Matthews) wird das Centrosom zuerst an der Membran des Keimbläschens sichtbar. Sehr merkwürdige Verhältnisse scheinen nach Mead bei der Annelide Chaetopterus vorzukommen. Bei der Eireife dieses Thieres soll sich das Keimbläschen in viele Zipfel ausziehen, an deren Spitzen Strahlungen auftreten. Nur zwei Strahlungen bleiben erhalten; diese liegen in einer Einbuchtung des inzwischen wieder angequollenen Keimbläschens. An meine eigenen Figuren von Actinosphaerium werde ich durch manche Bilder erinnert, welche Ishikawa (94) von Noctilucen, Harper (90) von einem Pilz (Erysiphe communis) gegeben haben. Beide beschrieben allerdings Centrosomen, ob sie aber zu allen Zeiten vorhanden sind oder auf einem bestimmten Stadium neu gebildet werden, scheint mir unentschieden. Endlich möchte ich auf die Gregarinen, bei denen Wolters (90) Strahlungen, aber keine Centrosomen gefunden hat, als Objecte hinweisen, an denen möglicherweise der Ursprung der Centrosomen zu verfolgen ist, wenn nicht die Verhältnisse hier noch ursprünglicher sind und die polare Beschaffenheit des Kerns ausreicht, um Strahlung zu erzeugen.

Die Beziehungen der Centrosomen zum Kern sind in den letzten Jahren Gegenstand

lebhafter Erörterungen gewesen. Während lange Zeit über die Ansicht überwog, dass das Centrosoma ein Gebilde eigener Art, ein dem Nucleus ebenbürtiges Zellorgan sei, gewinnt in der Neuzeit die Auffassung an Boden, dass es sich aus dem Kern heraus entwickelt habe. Da ich den historischen Verlauf dieser Controverse vor 2 Jahren in der Festschrift für C. Gegenbaur (96) ausführlich dargestellt habe, kann ich an dieser Stelle wohl auf früher Gesagtes verweisen. In der gleichen Schrift habe ich meine eigene Auffassung, nachdem ich sie ein Jahr vorher in einer vorläufigen Mittheilung kurz skizzirt hatte, näher begründet. Derselben hat sich neuerdings wenn auch nicht in allen Einzelheiten, so doch im Princip Doflein (97) angeschlossen; sie lässt sich in folgenden Sätzen kurz zum Ausdruck bringen.

1. Es giebt Zellen, welche nur einen Kern besitzen, und andere, bei denen neben dem Kern noch ein Centrosoma vorhanden war.

2. Am Kern muss man vornehmlich zwei wichtige Substanzen unterscheiden; 1. das Chromatin (Nuclein), zu welchem die Substanz der ächten Nucleoli (Plastin) in sehr nahen Beziehungen steht; es ist höchst wahrscheinlich die Substanz, welche die Lebensvorgänge der Zelle bestimmt und daher in den Geschlechtszellen auch Träger der Vererbung ist; 2. das Achromatin (Linin), welches die Bewegungsvorgänge des Kerns, vor Allem seine Theilung vermittelt.

3. Wenn Centrosomen fehlen, theilen sich die Kerne automatisch, wobei die achromatische Substanz des Kerns ausreicht, um die Theilung zu vermitteln.

4. Die Centrosomen sind vom morphologischen Standpunkt als aus dem Kern ausgetretene Theile achromatischer Substanz zu betrachten; sie sind nucleärer Herkunft. Man kann sie in gewissem Sinn Kerne ohne Chromatin nennen. Bei Metazoen scheinen die Centrosomen Dauerorgane der Zelle geworden zu sein.

5. Centrosomen bedingen eine Vervollkommnung im Mechanismus der Zelltheilung, der vornehmlich darin zum Ausdruck kommt, dass das Protoplasma mit der Kerntheilung in viel innigeren Zusammenhang gebracht ist, als es ohnedem sein würde.

6. Derartige Vervollkommnungen können auf sehr verschiedene Weise zu Stande gekommen sein. Aus dem vorhandenen Beobachtungsmaterial glaubte ich schon damals verschiedene Arten der Centrosoma-Entwicklung construiren zu können.

a) Ausgangspunkt einer ersten Entwicklungsweise ist eine Zelle mit 2 Kernen, die sich beide ohne Centrosoma karyokinetisch theilen, wie ein solches Beispiel durch Amoeba binucleata (Schaudinn 95) gegeben ist. Paramoeba Eilhardi (Schaudinn 96) zeigt, wie der eine Kern sein Chromatin fast ganz verloren hat und ein Zellorgan geworden ist, welches die Theilung des chromatinhaltigen Kerns einleitet. Nehmen wir an, dass ein solches Theilungsorgan eine Reduction seiner Grösse erfährt, so erhalten wir ein neben dem Kern liegendes Centrosoma. Diese Entwicklungsweise würde somit einen Dualismus der Zellkerne voraussetzen ähnlich demjenigen, welcher bei Infusorien zur Differenzirung von Haupt- und Nebenkern geführt hat.

Bei den übrigen Entwicklungsweisen würde ein gemeinsamer Grundzug darin gegeben sein, dass die Centrosomen Producte desselben Kerns sind, dessen Theilung sie veranlassen.

b) Bei manchen Protozoen: Euglena (Keuten 95, Blochmann 94) und Amoeba crystalligera (Schaudinn 94) liegt im Kern ein individualisirter achromatischer Körper, der die Kerntheilung verursacht, ein „Nucleolocentrosoma“. Würde dasselbe aus dem

Kern heraustreten, so würde ein ächtes Centrosoma entstehen, wie es bei Surirella und anderen Diatomeen (Lauterborn 94. 96) gegeben ist.

c) Bei der Richtungskörperbildung von Ascaris hat Sala (94) auf experimentellem Weg erzielt, dass sich Theile der achromatischen Kernsubstanz während der Spindelbildung zu Centrosomen entwickelten; es wäre denkbar, dass ein ähnlicher Vorgang auch normaler Weise vorkommt.

d) Ich hatte gezeigt, dass wenn in unbefruchteten Seeigeleiern (96) der Eikern Theilversuche macht, sehr häufig eine Absonderung der achromatischen Kernsubstanz eintritt und ein homogener oder auch bläschenförmiger Körper, ein achromatischer Kern oder eine Art Centrosoma entsteht, in dessen Nachbarschaft das Chromatin in Form von Chromosomen oder zu einem Klumpen zusammengeballt lagert. Es kann ein Bild entstehen, welches ganz aussieht wie ein Spermakopf mit Mittelstück. Ich versuchte es wahrscheinlich zu machen, dass es im Spermatozoon normaler Weise zu einer derartigen Sonderung in Chromatin (Kopf) und Achromatin oder Centrosoma (Mittelstück) gekommen sei.

Meine Arbeit war schon abgeschlossen, mit Rücksicht darauf, dass sie Theil einer Festschrift war, aber noch nicht veröffentlicht, da machte Schaudinn (96) auf dem Zoologentag in Bonn seine interessanten Mittheilungen über das Ausstrahlungskorn der Acanthocystiden und das Nucleolocentrosoma der Flagellate Oxyrrhis marina. Unter gewöhnlichen Verhältnissen bleibt letzteres im Kern und theilt sich ähnlich, wie es Keuten für Euglena gezeigt hat; dagegen tritt es bei Cultur der Thiere in verdünntem Seewasser heraus und bildet eine ansehnliche Spindel. Für die Acanthocystiden führte Schaudinn den ausserordentlich interessanten Nachweis, dass das Centralkorn dieser Thiere bei der Kern- und Zelltheilung als Centrosoma functionire und bestätigte damit eine Vermuthung, die ich auf Grund der Präparate Sassaki's (93) über die Theilung des Centralkorns bei Gymnosphaera albida ausgesprochen hatte. Weiter gelang es Schaudinn festzustellen, dass bei der Knospung der Acanthocystiden Thiere mit Kern, aber ohne Centralkorn entstehen. Das Centrosom tritt dann im Kern auf, verlässt denselben aber nach einiger Zeit, um zum Ausstrahlungscentrum für die Axenfäden der Pseudopodien zu werden. Schaudinn hält freilich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, wenn es auch nicht wahrscheinlich sei, dass das intranucleäre Centrosom von aussen stamme, dass es von dem Centrosom des Mutterthiers sich abgespalten habe und secundär in den Kern gerathen sei.

Die theoretischen Erwägungen, welche Schaudinn an seine Beobachtungen knüpfte, schliessen sich an den zuerst von Bütschli (91), später von mir (92), schliesslich auch von Heidenhain (93, 94) geäusserten Gedanken an: es möge das Centrosom ein zweiter Kern sein, ähnlich dem Nebenkern der Infusorien. Er fasst somit nur die erste der oben von mir erörterten Möglichkeiten ins Auge und sucht sie in derselben Weise, wie ich es gethan habe, durch Benutzung der von ihm entdeckten Mittelformen (Amoeba binucleata, Paramoeba Eilhardi) zu begründen. Den gleichen Gedankengang, der sich kurz in dem Satz zusammenfassen lässt, dass überall das Vorkommen von Kern und Centrosoma in der Zelle aus einem Dualismus der Kerne mit darauf folgender Arbeitstheilung zu erklären sei, hat Lauterborn (96) im Anschluss an Schaudinn's Vortrag vertreten und dann ausführlich im Einzelnen in seinen Untersuchungen über die Diatomeen (96) durchgeführt. Seine Beweisführung erörtert hauptsächlich die Vergleichspunkte von Kern und Centrosoma und

deckt sich in dieser Hinsicht mit meinen eigenen früheren Darlegungen, so dass ich sie hier nicht ausführlich zu besprechen brauche.

Die einseitige Art, in welcher Lauterborn und Schaudinn die Lehre vom nucleären Ursprung des Centrosoma gefasst haben, indem sie nur eine der von mir aufgestellten Möglichkeiten zur Erklärung heranziehen, ist für letzteren Forscher Veranlassung geworden, vielen Beobachtungen eine unnatürliche und gezwungene Deutung zu geben. Ich denke hierbei hauptsächlich an die Beobachtungen über die Neubildung des Centrosoma bei Acanthocystiden und über das Vorkommen von Nucleolo-Centrosomen bei vielen Protozoen. In Uebereinstimmung mit Schaudinn halte ich es für das Wahrscheinlichste, dass das Centrosoma im Kern der Acanthocystiden als eine Verdichtung des achromatischen Kerngerüsts entsteht, wofür ja auch die Beobachtungen sprechen. Es ist nun das Natürlichste, in diesem Vorgang die Bildung eines Kernorgans nach Art der Chromatinbrocken und Nucleoli zu erblicken, was mit meinen theoretischen Auffassungen in bester Harmonie steht. Schaudinn dagegen sieht sich von seinem Standpunkt aus vor die Alternative gestellt, entweder den Vorgang als eine „endogene Kernbildung" zu deuten, eine nach seiner eigenen Ansicht gezwungene Auffassung, oder den intranucleären Ursprung des Centrosoma ganz in Abrede zu stellen und anzunehmen, dass das Centrosom von aussen hineingerathen sei. Im letzteren Fall müsste man weiter annehmen, wofür aber gar keine Beobachtung spricht, dass es während der Knospung sich vom Centrosom des Mutterthiers abgespalten habe. Dann aber ist die ganze Beobachtung kein Beweis für die Lehre von der nucleären Herkunft des Centrosoma, sondern nur ein Beweis für die Ansicht Boveri's, dass das Centrosoma unter Umständen einmal in das Gehäuse des Kerns mit aufgenommen werden könne.

Wenn wir ferner bei Oxyrrhis marina im Kern ein Nucleolocentrosoma finden, welches unter normalen Verhältnissen sich im Inneren des Kerns theilt und nur unter abnormen Bedingungen (Cultur in verdünntem Seewasser) behufs Theilung in das Protoplasma übertritt, so liegt es doch auch hier wieder am nächsten, zu sagen, dass das Nucleolo-Centrosoma ein im Kern entstandenes Gebilde ist, welches aber genügende Selbständigkeit gewonnen hat, um auch ausserhalb des Kerns im Protoplasma weiter zu functioniren. Die äusserst interessante Beobachtung Schaudinn's, ohne jede Voreingenommenheit betrachtet, ist eine willkommene Stütze für meine schon früher aufgestellte Hypothese, dass das neben dem Kern gelagerte Centrosoma der Diatomeen nichts anderes ist als das intranucleäre Nucleolo-Centrosoma gewisser Flagellaten und Amoeben, welches seine Ursprungsstätte verlassen hat. Schaudinn dreht auch hier wieder den Sachverhalt um und sagt, dass das Centrosom der Diatomeen ein zweiter Kern gewesen sei, dass dieser zweite Kern bei Flagellaten und Amoeben in den Kern hineingerathen und zum Nucleolo-Centrosoma geworden sei; er verwendet die Beobachtung bei Oxyrrhis, um einen Vorgang zu construiren, der genau das Gegentheil ist von dem, was man beobachtet. Selbstverständlich würden damit auch diese Beobachtungen jeden Werth für die Lehre vom nucleären Ursprung der Centrosomen verlieren.

Die sogenannten Nucleolocentrosomen der Protozoen sind von Bütschli und Lauterborn mit den intranucleären Centrosomen, welche Brauer (93) in den Spermatocyten von Ascaris und — wie man weiter hinzusetzen kann — Rückert (94) im Keimbläschen der Copepoden beobachtet hat, verglichen worden. Beide Fälle sind nicht klargestellt, da Rückert und Brauer nichts über die Herkunft der Centrosomen in Erfahrung gebracht haben. Für Ascaris ist es sehr wahrscheinlich, dass die intranucleäre Lage mit der Abstammung des

Centrosoma vom Kern nichts zu thun hat, dass das Körperchen in der That hier, wie Boveri annimmt, durch besondere, noch unbekannte Verhältnisse aus dem Protoplasma in den Kern gerathen ist. Denn das merkwürdige Vorkommniss ist auf die Varietas bivalens beschränkt und fehlt bei der V. univalens, bei welcher die für die Spermatogenese allgemein beobachtete extranucleäre Lage des Centrosoma Geltung hat. Für das Keimbläschen der Copepoden muss man dagegen mit der Möglichkeit rechnen, dass die Centrosomen auch intranucleär entstehen, da die Beobachtungen an Keimbläschen anderer Thiere diese Möglichkeit zulassen. Indessen selbst wenn es sich erweisen sollte, dass in der That die Centrosomen in beiden Fällen secundär dem Kern einverleibt worden sind, so wäre damit noch keine Erklärung für die Nucleolo-Centrosomen der Protozoen gewonnen. Beiderlei Vorkommnisse müssen unzweifelhaft von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus beurtheilt werden.

Bei Ascaris ist die intranucleäre Lage der Centrosomen von kurzer Dauer; bald gerathen die Centrosomen in das Protoplasma und dann verläuft Alles wie bei anderen Spermatogenesen. Die Nucleolocentrosomen dagegen verbleiben dauernd im Innern der Kerne und üben keinen Einfluss auf das Protoplasma aus. In dieser Hinsicht scheinen mit ihnen die Centrosomen im Ei der Copepoden übereinzustimmen. Nach Rückert verwandelt sich das gesammte Keimbläschen in die Richtungsspindel, trotzdem gelangen die Centrosomen nicht nach aussen und entwickelt sich keine Strahlung. Immerhin muss man trotz dieser Uebereinstimmung Bedenken tragen, von den Vorkommnissen bei der Eireife der Copepoden aus die Verhältnisse der Protozoen aufzuklären.

Behufs richtiger Würdigung der Rückert'schen Beobachtungen muss man beachten dass die Richtungskörperbildung eine rudimentäre Zelltheilung ist, bei welcher nur noch die Kerntheilung physiologischen Werth hat, die Plasmatheilung dagegen so nebensächlicher Natur ist, dass sie bei Insecten ganz unterbleibt. Daher kann man an einer ganzen Reihe von Beispielen erläutern, wie die Plasmastrahlungen und damit auch ihre Centren immer mehr an Bedeutung verlieren. Die dauernde intranucleäre Lage der Centrosomen, mögen diese im Kern entstanden oder secundär in ihn gerathen sein, ist somit ein Theil der für die Richtungskaryokinese charakteristischen Rückbildungserscheinungen.

Dieser Gesichtspunkt ist für die Nucleolo-Centrosomen der Protozoen nicht anwendbar. Schon die Vielgestaltigkeit der Kernvermehrung bei Protozoen ist ein untrügliches Zeichen, dass hier primitive Verhältnisse gegeben sind. Von welchem Gesichtspunkt man auch die Kerntheilungen betrachten mag, man bekommt immer den Eindruck eines Processes, der vielfach noch einen sehr ursprünglichen Charakter bewahrt und von diesen primitiven Zuständen aus sich immer mehr in der Richtung nach den so ungemein gesetzmässig und gleichartig verlaufenden Karyokinesen der Metazoen vervollkommnet hat. Wir haben daher keine Ursache, wenn nicht gerade anderweitige zwingende Gründe vorliegen, bei den Karyokinesen der Protozoen an Rückbildungserscheinungen zu denken. Eine solche wäre aber in der nucleären Verlagerung des Centrosoms gegeben, wenn man bedenkt, welche Vervollkommnung durch die extranucleäre Lage des Centrosoms herbeigeführt wird. Ich glaube daher zum Schluss berechtigt zu sein, dass die auch in anderer Hinsicht aufsteigende Reihe, wie sie durch die Kerntheilungen von Amoeba crystalligera, Euglena viridis, Surirella und Nitzschia gegeben ist, uns einen zweiten Weg veranschaulicht, wie es bei Protozoen zur Bildung von Centrosomen gekommen sein mag.

Eine dritte Art, in der ein Centrosoma vom Kern aus erzeugt werden kann, wäre

dann bei Actinosphaerium gegeben. Man könnte ja die Bildung des Centrosoma bei der Richtungskaryokinese dieses Rhizopoden als eine Kernknospung deuten und sie so dem von Bütschli, Schaudinn und Lauterborn aufgestellten Schema unterordnen. Indessen wäre das ein Spiel mit Worten. Keinenfalls entsteht zur Zeit ein ächter Kern, der alle Functionen eines Zellkerns zu leisten vermöchte. Ebenso ist es gänzlich unzulässig, den Vorgang als das Rudiment einer früher einmal actuellen Kernknospung aufzufassen.

Wenn wir nun die Vorgänge bei der Entstehung des Centrosoms etwas eingehender prüfen, so ist es sehr auffällig, dass dieses Gebilde, welches uns doch sonst als ein typisch achromatischer Zellbestandtheil entgegentritt, bei Actinosphaerium gerade von den chromatinhaltigen Fäden des Kerns gebildet wird, indem dieselben in das umgebende Plasma hineinwachsen. In manchen Fällen konnte ich auch später das Centrosoma mit Carmin intensiv färben, nachdem es sich schon vom Kern entfernt hatte. Es scheinen daher geringe Spuren von Chromatin ihm anzuhaften. Ich habe schon früher und zwar zum ersten Mal bei meinem Vortrag in Berlin (92) auf das Vorkommen von Chromatinresten an Centrosomen hingewiesen: „Platner (88) und Hermann (91) haben sie an den Centrosomen von Spermatiden aufgefunden. Wenn dieselben (die Archoplasmaschleifen der genannten Autoren) auch ein geringes Färbevermögen besitzen, so stimmen sie mit Chromosomen doch darin überein, dass sie sich bei der Theilung durch Spaltung vermehren; auch steht ihre Zahl zur Zahl der Chromosomen im Zellkern in einem constanten Verhältniss.“ Heidenhain (93, 94) hat dann später (Lauterborn [96] giebt irrthümlich die umgekehrte Zeitfolge an) die gleiche Auffassung geäussert. Die Verhältnisse verdienen bei dem jetzigen Stand der Centrosomenfrage erneute Prüfung. Denn es mehren sich die Hinweise, dass den Centrosomen Chromatinreste anhaften können. Lauterborn (96) fand solche bei Surirella und Nitzschia in Form eines die Centralspindel umgebenden Rings. Nach Hermann (98) und anderen Histologen besitzen die Spermatiden bei ihrer Umwandlung zu Spermatozoen stark färbbare Centrosomen („chromatoide Körper“). Physiologische Bedeutung wird man den Chromatinresten wohl schwerlich beimessen können. Es sind wohl nur Reminiscenzen an die ehemalige Kernnatur des Centrosoma.

Nachdem das Centrosom bei Actinosphaerium entstanden ist, macht es eine Reihe merkwürdiger Metamorphosen durch, auf deren Erörterung ich nunmehr noch eingehen möchte.

Wir haben gesehen, dass das neu entstandene Centrosoma einen spongiösen Körper bildet, welcher Ausgangspunkt einer intensiven Strahlung ist. Unter Zunahme seiner Grösse und der Strahlung rückt es vom Kern ab, kehrt dann wieder zu ihm zurück und beginnt, der Kernoberfläche dicht angeschmiegt, eine Umgestaltung. Durch locale Verdichtungen entstehen im Reticulum kleine Körper, Centriolen (Boveri), welche allein erhalten bleiben, während der Rest des Gerüsts aufgelöst wird. Während dieser Reduction des Centrosoma hört zunächst die Centrirung der Attractionssphäre auf, später vertheilt sich auch ihr Material im körnigen Protoplasma. Indem ich es unentschieden lasse, ob im spongiösen Centrosom zwei Centriolen getrennt angelegt werden oder nur eines, das sich in zwei theilt, ob die Zweitheilung während der Reduction oder nach derselben eintritt, begnüge ich mich festzustellen, dass schliesslich zwei solcher Körper vorhanden sind, dass diese die Centrosomen für die Spindelpole der nunmehr beginnenden Richtungstheilung sind. Aus alledem geht hervor, dass sich das Centrosom nicht auf dem Zustand seiner grössten Massenentwicklung theilt, sondern im reducirten Zustand; die Verdoppelung betrifft nur die Centriolen.

Die Tochtercentrosome, die umgewandelten Centriolen des anfänglichen Centrosoms, wachsen im Lauf der Karyokinese von Neuem heran und werden durch Lockerung zu spongiösen Körpern, von denen der eine, welcher zum Richtungskörper gehört, zu Grunde geht, der andere sich weiter entwickelt. An letzterem kann man abermals die Grössenabnahme erkennen, wenn eine neue Theilung eintreten soll. Auch darin ergiebt sich Uebereinstimmung mit früheren Vorgängen, dass die aus Theilung hervorgegangenen kleinen Tochtercentrosomen im Lauf der zweiten Richtungstheilung an Masse erheblich zunehmen.

Ich möchte nun die spongiös umgewandelten Centrosomen Centrosphären nennen. Wir können dann den oben geschilderten Entwicklungsgang in folgender Weise kurz schildern. Centrosomen vergrössern sich und wachsen zu Centrosphären heran. In diesen treten Centriolen auf, welche allein von der Centrosphäre übrig bleiben und die Centrosomen der nächsten Theilung liefern. Der Process wiederholt sich bei jeder Theilung. Das Maximum der Strahlung fällt in die Zeit der Centrosphäre, das Minimum in die Zeit der Reduction und der damit zusammenhängenden Verdoppelung der Centrosomen.

Periodische Zu- und Abnahme der Grösse der Centrosomen, die mit Wechsel in der Intensität der Plasmastrahlung verbunden sind und zu den einzelnen Phasen der Kerntheilung in ganz bestimmten Beziehungen stehen, sind auch bei Metazoen beobachtet worden. Ich gehe von den unter einander übereinstimmenden Angaben Boveri's (88, 95), v. Erlanger's (96, 97) und Fürst's (98) aus, welche die Genese der Furchungsspindel von Ascaris betreffen. Die Spermocentren sind klein und ebenso die durch Theilung aus ihnen hervorgegangenen Tochtercentrosomen. Letztere nehmen bis zur Zeit der Aequatorialplatte so sehr an Grösse zu, dass ihr Radius schliesslich 5—6 mal so gross ist (v. Erlanger) wie am Anfang. Die dem kleinen Centrosoma zukommende intensive Färbbarkeit in den specifischen Centrosoma-Reagentien nimmt beim Wachsthum ab; erhält sich aber für ein kleines im Inneren gelegenes Körperchen. Letzteres Körperchen werde ich im Anschluss an Boveri Centriole, das vergrösserte Centrosoma dagegen Centrosphäre nennen. Später verkleinert sich das Centrosom von Neuem, so dass, wenn es zur nächsten Theilung kommt, es seine ursprüngliche Beschaffenheit nahezu wieder erreicht hat. Die in der Zeit der Centrosoma-Theilung fehlende, bald darauf aber auftretende Strahlung nimmt zu, bis sie auf dem Aequatorialplatten-Stadium der Spindel ihr Maximum erreicht hat; sie verschwindet allmählich und ist nur als homogener Plasmahof noch zu erkennen, wenn das Centrosoma sich von Neuem theilt.

Dieselben Erscheinungen sind von zahlreichen Beobachtern an den verschiedensten Objecten festgestellt worden, an den Furchungsspindeln von Amphioxus durch Sobotta (97), von Sida durch Haecker (93), von Fulgur carica durch Mc. Murrich (96), an Furchungs- und Richtungsspindeln von Turbellarien durch v. Klinkowström (97) und v. d. Stricht (97), von Opisthobranchiern durch Mc. Farland (97), von Chaetopterus durch Mead (98), von Unio durch Lillie (98), von Thalassema durch Griffin.

Eine mit Zunahme der Strahlung combinirte Grössenzunahme, welche behufs Einleitung der Theilung wieder rückgängig gemacht wird, scheint auch beim Spermocentrum kurz nach dem Eindringen des Spermatozoons vorzukommen. Ich schliesse es aus den mehr oder minder bestimmten Angaben, welche v. d. Stricht für Thysanozoon, v. Klinkowström für Prostheceraeus, Mead für Chaetopterus, v. Erlanger für Ascaris gemacht haben. Mc. Farland

und Sobotta bilden zwar, der erstere bei Opisthobranchiern, der letztere bei Amphioxus, das Centrosoma immer nur klein und ohne Strahlung ab. Doch ist es sehr gut möglich, dass sie eine vorausgegangene Metamorphose des Centrosoma nicht gesehen haben, weil sie die betreffenden Stadien nicht untersucht hatten.

Beim Studium der citirten Arbeiten tritt die Uebereinstimmung allerdings nicht mit solcher Deutlichkeit hervor, wie ich es hier zunächst dargestellt habe. Zum Theil hängt das mit der allgemein verbreiteten Erscheinung zusammen, dass die Meinungen über das, was man als Centrosom zu bezeichnen hat, so sehr aus einander gehen. Von vielen Seiten, vor Allem von Heidenhain (94, 97) und Kostanecki (95, 96) wird die Vergrösserung und bläschenförmige Umwandlung des Centrosoma in Abrede gestellt, weil das, was ich oben Centrosphäre bezeichnet habe, die „couche medullaire" v. Beneden's (87), die Entosphäre Ziegler's (98), von ihnen nicht zum Centrosom gerechnet wird. Vielmehr sei das Centrosom in den kleinen Körperchen innerhalb der Centrosphäre, in den Centriolen, gegeben. Heidenhain nennt diese Körperchen Centralkörperchen und sucht die Bezeichnung „Centrosom" ganz aus der Literatur zu verbannen. Wenn die Centralkörperchen sich vermehren, aber zu einem Haufen vereint bleiben, soll ein Microcentrum entstehen. Ich halte die Auffassung Heidenhain's für unhaltbar; ich werde daher im Folgenden, wenn ich die Arbeiten Anderer referire, überall meine eigene Deutung der Verhältnisse einführen und da, wo sie nicht mit den Deutungen der Autoren zusammentrifft, deren Bezeichnungen in Klammer setzen. Diese Darstellungsweise wird den Vortheil haben, dass die sachlichen Unterschiede in den Beobachtungen mehr in den Vordergrund treten. Denn auch solche sind vorhanden; sie scheinen mir nicht immer durch Unterschiede in den verschiedenen Untersuchungsobjecten bedingt zu sein, sondern vielfach auf unvollkommener Analyse des Thatbestandes zu beruhen.

Ich beginne mit den Angaben, welche v. d. Stricht gemacht hat. Das Centrosom schwillt unter Zunahme der Strahlung zu einem reticulären bläschenförmigen Körper, Centrosphäre an, in welchem Centriolen sichtbar werden. Die Centrosphäre schwindet, ebenso die Strahlung; übrig bleiben zwei durch eine Centralspindel verbundene Centriolen; sie sind die Centrosomen der beginnenden Karyokinese. Diese Angaben harmoniren vollkommen mit meinen Befunden bei Actinosphaerium, mit der Ausnahme, dass bei Actinosphaerium die „Centralspindel" fehlt.

Vollkommene Uebereinstimmung ergeben auch die Arbeiten Klinckowström's, Mead's und Sobotta's, nur dass sie nicht den ganzen Verlauf der Centrosomen-Metamorphose geben. Das kleine Centrosoma theilt sich, die Theilproducte rücken an die Kern- resp. Spindelenden und schwellen zu grossen Centrosphären an, in denen v. Klinckowström und Sobotta noch das Auftreten einer Centriole haben erkennen können.

Nach Lillie ist gegen Ende der ersten Richtungstheilung am inneren Pol der Spindel eine Centrosphäre mit einer Centriole, die sich aber bald theilt, vorhanden (Lillie: Sphäre mit 1 resp. 2 Centrosomen). Zwischen den Centriolen bildet sich eine Centralspindel aus, in welche das gesammte Material der Centrosphäre allmählich einbezogen wird. So entsteht die zweite Furchungsspindel mit zwei zunächst kleinen Centrosomen. Die Centrosomen theilen sich in immer feiner werdende Körner; der Körnerhaufen wandelt sich in eine mit deutlicher Membran umgebene Centrosphäre um; ein Korn erhält sich als Centriole (Lillie: Centrosom). Da Lillie auch die Zu- und Abnahme der Strahlungen beschreibt, so würde nur ein Unterschied im Vergleich zu den bisher besprochenen Angaben vorhanden sein, dass die Re-

duction des Centrosoms zur Zeit der Theilung (Auflösung der Centrosphäre) fehlt. Indessen scheint es bei manchen Eiern dazu zu kommen. Denn der amerikanische Forscher beschreibt eine zweite Art der Entwicklung, bei welcher die Centrosphäre nicht zur Bildung der Centralspindel aufgebraucht, sondern aufgelöst wird.

Von Mead wurde die Reduction des Centrosoma (Auflösung der Centrosphäre) für alle Kerntheilungen von Chaetopterus beschrieben. In den Schlussstadien der Theilung ist die Centrosphäre gross und umschliesst zwei durch eine Centralspindel verbundene Centriolen (Mead: Centrosomen). Jetzt löst sich die Centralsphäre auf; die Spindel wächst heran und die damit zu selbständigen Centrosomen gewordenen Centriolen umgeben sich mit neuen Centrosphären. Wenn letztere sich vergrössern, theilen sich die Centriolen neuerdings, bleiben aber durch eine Centralspindel verbunden, womit das am Anfang unserer Darstellung beschriebene Stadium wieder erreicht ist. Fraglich bleibt bei dieser Darstellung die Entstehungsweise der Centrosphäre. Es wäre denkbar, dass auch hier die von Lillie beschriebenen Vorgänge Platz greifen, d. h. dass das Anfangs kleine Centrosoma wächst und dabei sich zu einer Centrosphäre und einer verdichteten Stelle im Inneren, einer Centriole, differenzirt.

Diese Deutung, welche am besten zu den bisher referirten Darstellungen passen würde und welche sich auch auf die Untersuchungen Griffin's (96) anwenden lässt, kann ich nur mit einer gewissen Reserve aufstellen, da Mc. Farland in einer offenbar sehr genauen Untersuchung von den fraglichen Vorgängen eine andere Schilderung gegeben hat. Die Schilderung bezieht sich auf die Richtungskörperbildung von Diaulula. Als Ausgangspunkt wähle ich die erste Richtungsspindel zur Zeit der Aequatorialplatte. Das innere Centrosom ist auf diesem Stadium schon zu einer Centrosphäre mit einer Centriole herangewachsen (Mc. Farland: Centrosom mit Centralkorn). Die Centriole theilt sich in zwei Centriolen, die an die Enden der zu einem ansehnlichen Oval vergrösserten Centrosphäre rücken. So weit ginge die Uebereinstimmung mit dem, was wir bisher kennen gelernt haben, nun kommen die Differenzpunkte. Die Centrosphäre schwindet nicht, sondern wird in ihrer Gesammtheit zu einer Centralspindel mit zwei die Centriolen umhüllenden Körperchen, den Tochtercentrosomen, umgewandelt.

Ist diese Schilderung richtig, dann würde die Centriole nicht zum Centrosom und später zur Centrosphäre werden; Centriole und Centrosom wären vielmehr in einander geschachtelte Dauergebilde, die sich beide durch Theilung vervielfältigen würden. Eine Centrosomen-Reduction wäre nicht vorhanden. Es ist klar, dass durch Mc. Farland's Darstellung sich die Möglichkeit eröffnet, die Differenzen, die zwischen Heidenhain und Boveri in der Deutung der Centralkörpergebilde bestehen, zu erklären und damit eine Verständigung anzubahnen. Zweifellos sind in den meisten Fällen die Centralkörper Heidenhain's dieselben Gebilde, welche Boveri und ich Centriolen nennen. Demnach müssten die Centralkörper und die Microcentren bei den Untersuchungsobjecten Heidenhain's noch von einer Hülle umgeben sein, welche das Centrosom oder die Centrosphäre repräsentirt. Heidenhain zeichnet und beschreibt auch thatsächlich derartige Hüllen oder Sphären, nur dass er ihnen nicht die gleiche Bedeutung beimisst wie Boveri. Das Verhältniss, in welchem die Beobachtungen Heidenhain's und Boveri's zu einander stehen, wäre dann folgendes: Von zwei in einander geschachtelten Dauerorganen der Zelle ist von dem einen Forscher das innere, von dem anderen das äussere hauptsächlich berücksichtigt worden.

Nach meiner Ansicht muss die grössere morphologische und physiologische Bedeutung den Centrosomen eingeräumt werden. In den Activitätsphasen sind die Strahlungen immer nur nach den Centrosphären gerichtet, während die Vermehrung der Centriolen — es können deren mehrere Dutzend vorhanden sein — keinen Einfluss auf sie ausübt. Erst wenn die alte Centrosphäre aufgelöst oder in Spindelmasse umgebildet ist und neue junge Centrosphären oder Centrosomen aufgetreten sind, ist auch Doppelstrahlung vorhanden, wie das in vortrefflicher Weise Mc. Farland durchgeführt hat. Auch ist nur auf die Centrosomen und Centrosphären der Satz anwendbar, dass sie modificirte Kerne resp. Kerntheile sind. Schliesslich erlaubt Alles, was wir über Centralgebilde bei Protozoen wissen, wohl einen Anschluss an die Centrosomen Boveri's, nicht aber an die Centralkörper und Centralkörpergruppen Heidenhain's. Ueberhaupt muss es selbst für den, der die Darstellung Farland's als gesichert betrachtet und ihr eine allgemeinere Bedeutung einräumt, zweifelhaft erscheinen, ob die Centralkörper resp. Centriolen schon bei allen Thieren den Charakter von Dauergebilden gewonnen haben oder ob es nicht zahlreiche Fälle giebt, in denen Centriolen als Verdichtungen im Inneren von Centrosphären bei jeder Theilung neu entstehen.

Von dem gewonnenen Standpunkt aus möchte ich nun eine Deutung einer merkwürdigen Bildung versuchen, die eine sehr wechselnde Beurtheilung und demgemäss auch Benennung erfahren hat, die in Spermatiden und Spermogonien bald Nebenkern bald Archoplasmakugel, bald Centrodeutoplasma, bald Idiozome, bald Attractionssphäre genannt worden ist. Die Gebilde finden sich auch in anderen Zellen, es sind die „Sphären" der Ganglienzellen und Epithelzellen. Nach meiner Ansicht handelt es sich um nichts anderes als um riesige Centrosomen oder Centrosphären.

Zum Beweis meiner Ansicht stelle ich die Umwandlungen des „Idiozoms" einer Spermatide oder Spermatogonie, wie sie Meves (96) beschreibt und abbildet, und die Umwandlungen des Actinosphaeriencentrosoms einander gegenüber. Wie letzteres, so ist auch ersteres neben dem Kern ein ansehnlicher Körper, nach welchem die Strahlung des Protoplasma orientirt ist. (Meves 96 Taf. I Fig. 4. 5, Taf. III Fig. 31. 32 etc.) Ob zu allen Zeiten im Idiozom eine Centriole (Centrosom der Autoren) vorhanden ist oder ob sie von Zeit zu Zeit entsteht, lasse ich unentschieden. Es ist dieselbe Streitfrage, die ich oben schon für die Centrosphären der Richtungsspindel als unentschieden hingestellt habe. Dagegen scheint es ausgemacht, dass die einmal gebildete Centriole sich theilt. Wie das Centrosom von Actinosphaerium, rückt das Idiozom an den Kern heran (Meves 96 Fig. 6—10, 48—54) und erfährt eine Desorganisation, während die Centriolen, durch eine Centralspindel unter einander verbunden, die Centrosomen der nun beginnenden Kerntheilung werden. Was aus dem Material des desorganisirten Idiozoms wird, ist strittig; es scheint jedenfalls keine Rolle mehr in der Karyokinese zu spielen.

Sind die Idiozome Centrosphären in der von mir hier durchgeführten Bedeutung, so sind sie Körper aus achromatischer Kernsubstanz, oder in gewissem Sinn Kerne ohne Chromatin. Dann wird ihre Tendenz verständlich, sich mittelst einer membranartigen Hülle gegen das umgebende Protoplasma abzuschliessen (Mc. Murrich und Lillie beschreiben das gleiche Verhalten bei Centrosomen an Furchungs- und Richtungsspindeln). Ferner wird das von Meves beobachtete Vorkommen von „Archoplasmaschleifen" verständlich, in denen ich schon vor 6 Jahren rudimentäre Chromosomen vermuthet habe. Endlich werden eigenthümliche

Degenerationsvorgänge verständlich, welche Meves (94) als Metamorphosen der Attractionssphären geschildert hat. Die Bilder, welche Meves in seinen Figuren 16—20 gegeben hat, haben grosse Aehnlichkeit mit multipolaren in Seeigeleiern auftretenden Theilungsfiguren, die mein Bruder und ich (87) als Facettenkerne beschrieben haben. Die Art, wie aus den Theilproducten der Idiozome sich ein neuer Körper entwickelt, findet ihr Pendant in den Vorgängen, die ich in meiner Arbeit über die Veränderung der Eikerne in unbefruchteten Eiern beschrieben habe (96). Man vergleiche meine Figuren 57—59 mit den Figuren, die Meves gegeben hat (Fig. 39—49, besonders 43—45).

Mit den Idiozomen der Geschlechtszellen sind wohl zweifellos identisch die Sphären, welche Ballowitz (98) aus den Epithelien der Salpen, Lenhossek (95), Lewis (96) und Andere aus Ganglienzellen, Meves aus Zellen der Sesambeine beschrieben habe. In seiner Charakteristik nennt sie Lenhossek Gebilde, die „mit der Schärfe eines zweiten Zellkerns hervortreten". Sie enthalten Centralkörperchen, bald nur wenige, 1—3 (Epithelzellen der Salpen), bald deren eine grosse Menge (Ganglienzellen) und gleichen in dieser Hinsicht den Centrosphären der Furchungsspindeln, denen gewöhnlich nur 1—3 Centriolen, in manchen Fällen aber auch mehr (Reinke giebt für das Seeigelei mehrere Dutzend an) zugeschrieben werden.

Beim Studium der Abbildungen und Beschreibungen der „Sphären" bin ich lebhaft an die im Lauf dieser Untersuchung schon einmal erwähnten „Ovocentren" des Seeigeleies erinnert worden. Unter diesem Namen habe ich bläschenförmige Körper beschrieben, die allseitig gleichmässig von Strahlung umgeben werden, aus dem Eikern hervorgehen, aber nur dessen achromatische Bestandtheile enthalten, während die Chromosomen frei im Protoplasma im Umkreis lagern. Ich schrieb ihnen die Bedeutung von Centrosomen zu, weil ich neben oder in ihnen keine Centrosomen auffinden konnte und weil die Strahlung nach ihnen wie nach Centrosomen centrirt ist, weil ich ferner die Centrosomen als achromatische Kerne resp. Kerntheile definirte. Meine Deutung ist von Ziegler (98), welcher vermuthet, dass ich die ausserdem noch vorhandenen Centrosomen übersehen habe, angefochten worden; sie scheint mir jetzt grössere Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, als zur Zeit, in der ich sie aufstellte.

c) Nucleoli und Chromosomen.

Während man nach dem Vorhandensein oder dem Fehlen von Centrosomen bei Actinosphaerium zwei scharf unterschiedene Gruppen von Kerntheilungen aufstellen kann, kommen in einem zweiten Merkmal, dem Verhalten der Nucleolen und Chromosomen, nur graduelle Unterschiede zum Ausdruck. Dieselben ermöglichen es eine Reihe zu bilden, deren Enden durch die I. Richtungstheilung einerseits, die typische Karyokinese andererseits bezeichnet werden, während die II. Richtungstheilung und die Primärkaryokinese zwischen beiden Extremen vermitteln.

Den von Pflanzen und Metazoen hergeleiteten allgemeinen Vorstellungen entspricht am meisten die I. Richtungstheilung. Bei ihr treten scharf individualisirte Chromosomen auf sehr frühen Stadien der Karyokinese auf; sie bilden sich aus einem chromatischen Kerngerüst als rundliche Körper, die sich in der Aequatorialplatte durch bisquitförmige Einschnürungen theilen und Tochterchromosome liefern, welche sich lange Zeit getrennt erhalten und erst dann mit einander verschmelzen, wenn die Seitenplatten sich den Kernpolen

nähern. Es ist von grosser Wichtigkeit, dass nur bei der ersten Richtungstheilung und den dieselben vorbereitenden Kernumwandlungen ächte Nucleoli (Plastinnucleoli) vorkommen. Sie entwickeln sich in den Tochterkernen der Primärkaryokinese aus einem gemeinsamen Substrat mit den Chromosomen, aus chromatinreichen Brocken wie sie am Ende jeder Kerntheilung bei Actinosphaerium auftreten. Wenn das Chromatin der letzteren auf das Kerngerüst zur Bildung eines chromatischen Netzwerks abfliesst, bleiben sie als bläschenförmige Körper zurück. Wie sie vor Beginn der Mitose aus einem gemeinsamen Substrat mit den Chromosomen hervorgehen, so verbinden sie sich auch wieder mit ihnen gegen Ende der Theilung, indem sie sich zu Fäden umwandeln, welche die Chromosomen umspinnen, mit ihnen verschmelzen und sie unter einander vereinigen.

Bei der typischen Karyokinese frei lebender Thiere kann man zweifeln, ob man überhaupt schon von Chromosomen reden soll. Letztere sind selbst auf dem Stadium der Aequatorialplatte, wo sie noch am besten individualisirt sind, kleine rundliche oder stäbchenförmige Haufen von Chromatinkörnchen, eingebettet in ein homogenes Substrat, welches oft mehrere von ihnen unter einander verbindet. Dieser Kitt ist Ursache, dass in den vorausgehenden und folgenden Phasen der Kerntheilung die Unterscheidung getrennter Chromosomen unmöglich gemacht wird. Beim Beginn der Theilung ist alles Chromatin mit dem Kittmaterial zu einem homogenen, nucleolusartigen Körper vereinigt. Auf der dem „Knäuelstadium" entsprechenden Phase ist die Kittmasse zu einem dendritisch verästelten Körper, in welchem chromatische Ansammlungen zerstreut liegen, umgewandelt. Wenn nach Spaltung der Aequatorialplatte die Seitenplatten auseinanderweichen, bilden letztere ein Netzwerk von Kittmaterial, dessen Knotenpunkte von grösseren und kleineren Chromatinhaufen (verschmolzenen und einzelnen Chromosomen) eingenommen werden.

Schon ein Vergleich der beiden besprochenen Formen der Theilung würde genügen, um zu beweisen, dass die Substanz der ächten Nucleoli bei der I. Richtungstheilung und die „Kittmasse" der typischen Karyokinese dasselbe Material darstellen. Ich habe es im speciellen Theil „Plastin" oder „Nucleolarsubstanz" genannt. Der Vergleich lehrt ferner, dass diese Nucleolarsubstanz zum Chromatin in engste Beziehung gebracht ist, indem sie sich mit ihm dauernd oder vorübergehend verbindet. Wo eine innige Vereinigung beider Substanzen vorhanden ist, behindert sie die Bildung von Chromosomen, welche dagegen durch die Sonderung des Plastins in Form von Nucleolen begünstigt wird. Vergleichen wir die grosse Masse des Plastins bei der typischen Karyokinese mit der geringen in den Nucleoli bei der Richtungstheilung enthaltenen Substanzmenge, so wird es wahrscheinlich, dass in letzteren nur ein Theil des Plastins enthalten ist, dass ein anderer Theil die Grundlage für die Chromosomen liefert. Dass eine solche Grundlage vorhanden sein muss, geht aus zwei Beobachtungen hervor: 1. die auseinanderweichenden Tochterchromosomen sind eine Zeit lang durch eine Plastinbrücke vereinigt; 2. jedes Chromosom besteht aus einzelnen verklebten Chromatinkörnchen.

Die hier vertretene Auffassung gewinnt ausserordentlich an Sicherheit, wenn wir die zwei anderen Karyokinesen zum Vergleich heranziehen. Primärkaryokinese und zweite Richtungstheilung sind einander im Verhalten der Chromosomen ausserordentlich ähnlich. Schon der Ausgangspunkt für ihre Bildung ist der gleiche; im Kern liegen mehrere unregelmässige Chromatinbrocken (Chromatin + Plastin), aus welchen fadenförmige, gewundene Chromosomen hervorwachsen, bestehend aus feinen in einer Längsreihe angeordneten und

durch Plastin verbundenen Chromatinkörnchen. Je mehr bei der Primärkaryokinese die Bildung der Chromosomen ihrem Ende entgegengeht, um so mehr bleibt ein plastinreicher Rest übrig, was zur Folge hat, dass die Chromosomen in ihrer Loslösung behindert werden und schliesslich nicht mehr einzeln entwickelt werden, sondern zu mehreren unter einander zu dendritischen Figuren verbunden, wobei schliesslich sogar ein Rest unverbrauchten Plastins in die Aequatorialplatte eintritt. Wenn wir nun berücksichtigen, dass in einem von mir beobachteten Fall auch die typische Kerntheilung mit der Bildung isolirter fadenförmiger Chromosomen begann, so werden die Unterschiede zwischen Primärkaryokinese und typischer Karyokinese erheblich gemildert. Bei dieser ist das Plastinmaterial gleichmässig auf die Chromosomen vertheilt; bei jener beginnt die Sonderung eines Plastinüberschusses, wodurch bessere Entwicklung der Chromosomen bedingt wird. Die vorübergehende Absonderung des Plastins hat bei der II. Richtungstheilung weitere Fortschritte gemacht, indem die Plastinreste, die nach Bildung der Chromosomen übrig bleiben, reichlicher sind und schon anfangen die Structur bläschenförmiger Nucleoli und später von Nucleolarfäden anzunehmen. Daher die Erscheinung, dass die Aequatorialplatte zur Zeit der Spaltung bei der Primärkaryokinese an die typische Karyokinese, bei der II. Richtungstheilung an die I. Richtungstheilung erinnert.

Aus meinen Darlegungen ergiebt sich eine gewisse Correlation zwischen der Ausbildung resp. dem Mangel von Plastin-Nucleoli einerseits, und der guten Individualisirung, resp. der unvollkommenen Entwicklung von Chromosomen andererseits. Dazu passt vollkommen, dass bei Protozoen nur selten Plastin-Nucleoli auftreten und nur selten das Chromatin in Chromosomen abgetheilt ist, während beide Erscheinungen bei den Metazoen allgemein verbreitet sind.

Es giebt wohl kaum einen Punkt in der Zellenlehre, welcher so controvers ist wie die Bedeutung der Nucleolen. Viele Autoren enthalten sich jeglicher Meinungsäusserung. Manche, wie O. Hertwig (93) und Carnoy (97), suchen es wahrscheinlich zu machen, dass aus ihnen die Centrosomen entstehen, andere wie Strasburger (97) und seine Schüler lassen sie aus Kinoplasma bestehen, einer Substanz, welche die Aufgabe habe, alle Bewegungen zu vermitteln, welche daher bei der Theilung die Spindelfasern und Strahlungen, bei der Bewegung pflanzlicher Schwärmsporen die Cilien und Geisseln erzeuge. Die meisten neueren Forscher neigen sich der Ansicht zu, dass die Nucleolen in Beziehung zu den Chromosomen zu bringen sind. Haecker (93, 95) erblickt in ihnen Excretstoffe der Chromosomen, welche zeitweise ausgestossen werden müssen. Rhumbler (93) vertritt den entgegengesetzten Gesichtspunkt: die Nucleolen seien ein Nährmaterial der Chromosomen, eine Art unorganisirten Dottermaterials. Flemming (91) machte auf die merkwürdigen Beziehungen der Nucleolen zu den Chromosomen aufmerksam, dass letztere eine erhebliche Veränderung in ihrer Färbbarkeit erfahren, wenn erstere aufgelöst werden. O. Hertwig (93) fand, dass Theile der Nucleolen in die Chromosomen bei Ascaris aufgenommen werden. Ich selbst habe aus vergleichenden Gesichtspunkten die Ansicht vertreten, dass die Nucleolen Stoffe enthalten, die zur Fertigstellung der Chromosomen nöthig sind (96).

Der Grund, weshalb in der Nucleolar-Frage so grosse Unsicherheit herrscht, ist darin gegeben, dass man bisher fast gar keine positiven Angaben über das Schicksal der Nucleoli bei der Theilung hat. Die immer wieder auftauchenden Angaben, dass die Nucleoli aus dem Kern auswandern und zu Centrosomen werden, sind in jedem einzelnen Fall als irrthüm-

lich widerlegt worden. Sicher ist nur das Eine, dass die Nucleoli noch zu einer Zeit vorhanden sein können, in welcher sowohl Centrosomen als auch Chromosomen schon angelegt sind, dass sie während der Bildung der Aequatorialplatte schwinden, in manchen Fällen innerhalb der Kernmembran, in andern Fällen, nachdem sie in das Protoplasma ausgestossen worden sind.

Durch meine Beobachtungen glaube ich die Frage nach dem Schicksal und der Function der Nucleoli ihrer Beantwortung entgegengeführt zu haben; ich halte jetzt die schon früher von mir vertretene Auffassung für erwiesen, dass bei der Auflösung das Material der Nucleoli mit den Chromosomen sich vereinigt. Zugleich bin ich aber auch der Ansicht, dass dabei eine in den Chromosomen an und für sich schon vorhandene, den Zusammenhalt der Chromatinkörner bedingende Grundsubstanz nur eine Vermehrung erfährt. Ich habe daher die Nucleolarmasse einem Kitt verglichen. Ob damit ihre physiologische Bedeutung erschöpfend charakterisirt ist, möchte ich nicht behaupten.

Wenn die Nucleolen sich bei ihrer Auflösung mit den Chromosomen verbinden, so müssen sie, wenn sie neu auftreten, aus ihnen, resp. aus dem Chromatin hervorgehen. Wie ich dies für den Actinosphaerienkern bewiesen habe, so hat es Carnoy bei Ascaris beobachtet, indem sowohl aus den Chromosomen der Vorkerne, als auch aus den Chromosomen am Schluss jeder die Furchung begleitenden Theilung Körnchen heraustreten, die dann zu den Nucleoli zusammenfliessen.

Eine weitere Frage scheint mir durch meine Untersuchungen vollkommen geklärt, die Frage: Giebt es nur eine Art Nucleoli, oder werden unter demselben Namen verschiedenerlei Bildungen zusammengefasst. Ich kann es wohl als die herrschende Ansicht in der pflanzlichen und thierischen Histologie bezeichnen, dass nur einerlei Nucleoli vorkommen, welche Zacharias (85. 87) Plastinnucleoli genannt hat. Demgemäss sollen die Chromosomen, unabhängig von den Nucleoli, immer nur aus dem Kernnetz gebildet werden, welches der Regel nach ohne Weiteres als ein Chromatinnetz bezeichnet wird. Carnoy, mein Bruder und ich versuchten dagegen zweierlei Kerneinschlüsse zu unterscheiden, die ächten Nucleoli oder Plastinnucleoli und die chromatischen Nucleoli oder Chromatinkörper. Carnoy und mein Bruder führten als Beispiele von Chromatinnucleoli die Keimflecke der Eier an und zwar stützten sie sich auf das mikrochemische Verhalten, besonders die starke Färbbarkeit derselben. Carnoy (97. 98) führte ausserdem als Beweis an, dass die Keimflecke der Amphibien aus dem chromatischen Netzwerk entstehen und dass sie später die Bildung der Chromosomen übernehmen. Für mich war massgebend, dass bei Protozoen häufig nur der sogenannte „Nucleolus“ sich intensiver färbt, dass er bei Actinosphaerium unzweifelhaft die Chromosomen liefert. Der Fall von Actinosphaerium steht nicht isolirt da. Sobotta (95) hat für Ei- und Spermakern der Maus beobachtet, wie zunächst sich alles Chromatin zu einem Nucleolus zusammenballt und wie aus diesem Nucleolus später die Chromosomen hervorwachsen. Für die Kerne der Spirogyren sind Meunier (87) und Moll (93) zu gleichen Resultaten gekommen (Genese der Chromosomen vom Nucleolus), Resultate, die mir trotz des Widerspruchs von Zacharias sehr glaubwürdig erscheinen, da sie vollkommen mit meinen Resultaten bei Actinosphaerium harmoniren.

Carnoy ist in der Vertheidigung seines Standpunktes so weit gegangen, dass er Plastin- und Chromatin-Nucleoli für durchaus verschiedene Dinge erklärt. Ich habe diese früher auch von mir vertretene extreme Auffassung schon in meiner letzten Arbeit bekämpft und die Chromatin-Nucleoli für Plastin-Nucleoli + Chromatin erklärt. Die seitdem an Actino-

sphaerium gemachten Erfahrungen haben mich in meiner Auffassung vollkommen befestigt; sie lehren, dass zwischen Plastin- und Chromatinnucleoli gar keine scharfe Grenze existirt. Je mehr erstere Chromatin aufstapeln, um so mehr nehmen sie die Charaktere der letzteren an, und umgekehrt, je mehr letztere Chromatin abgeben, um so mehr werden sie ersteren ähnlich. Wenn wir die Gewebszellen der Wirbelthiere ausser Acht lassen, bei denen es ja den Anschein hat, als ob stets nur typische Plastinnucleoli vorhanden sind, herrscht unverkennbar eine grosse Unsicherheit, wie man sich mit den geformten Einschlüssen in Kernen auseinander setzen soll, so bei den Keimbläschen, bei den Kernen primitiver Pflanzen und Protozoen. Diese Unsicherheit ist die nothwendige Consequenz des Umstands, dass zwischen beiden Formen der Nucleoli Uebergänge existiren und dass die eine aus der andern entstehen kann.

Die Zusammensetzung der chromatischen Nucleoli aus zwei Substanzen erklärt eine Erscheinung, die besonders häufig in den Keimbläschen wirbelloser Thiere beobachtet worden ist, so von Leydig und Flemming bei Muscheln, von O. Hertwig bei Seesternen und Schnecken. Diese Keimbläschen umschliessen Nucleoli, an denen man deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Theilen erkennen kann. Der eine Theil, an Masse der kleinere, färbt sich nach Art des Chromatins intensiv in Carmin, der andere Theil, der umfangreichere färbt sich schwach. Der erstere kann von dem letzteren umschlossen sein, er kann sich ihm breit anfügen oder ihm wie eine Mütze aufsitzen, er kann schliesslich von ihm getrennt werden. Nach O. Hertwig fehlt die Zweitheilung des Nucleolus bei jungen Eiern und ist am deutlichsten kurz vor der Eireife. Die beschriebenen Fälle sind wie die in Fig. 18—26 Taf. VIII abgebildeten Kerne von Actinosphaerium zu beurtheilen: es hat sich das Chromatin, welches im Plastin-Substrat der Nucleoli anfänglich diffus vertheilt war, zu einem besonderen Körper condensirt und sich mehr oder minder vollständig vom Plastinmaterial gesondert.

II. Bemerkungen zur Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Die mitgetheilten Beobachtungen über Reifungs- und Befruchtungsvorgänge bei Actinosphaerium reihen sich Beobachtungen an, welche im Lauf des letzten Jahrzehnts an Protozoen und niederen meist einzelligen Pflanzen angestellt worden sind.

Wenn wir zunächst davon absehen, dass bei Actinosphaerium ein Beispiel extremster Inzucht gegeben ist, so ist die Aehnlichkeit der Processe am grössten mit denen der Infusorien, wie sie durch Maupas (89) und mich (89) bekannt geworden sind. Vergleichbar ist zunächst die die Geschlechtsthätigkeit einleitende Kernrückbildung. Ich habe schon früher den Gross- oder Hauptkern der Infusorien mit den zu Grunde gehenden Kernen, den Nebenkern mit den für die Befruchtung erhalten bleibenden Kernen von Actinosphaerium verglichen. Dass der Hauptkern der Infusorien länger fortexistirt und erst schwindet, wenn nach beendeter Conjugation ein Ersatz für ihn geschaffen ist, erklärt sich leicht aus zwei Momenten. 1. Bei den Infusorien ist dauernd eine Differenzirung in zweierlei Kernformen, in functionirende, die Lebensprocesse leitende Hauptkerne und in Geschlechtskerne, vorhanden, während bei Actinosphaerium dieser Unterschied erst durch Kernrückbildung geschaffen wird. Die Actinosphaerien können daher vorübergehend die zu Grunde gehenden Kerne vermissen, nicht so die Infusorien, welche noch auf sie angewiesen sind, bis der Ersatz vorhanden ist. 2. Der Befruchtungsprocess trifft bei Actinosphaerium mit der En-

cystirung zusammen, einer Zeit, in welcher die Lebensvorgänge pausiren, während die Infusorien während der Conjugation und nach derselben in der Zeit der Reconstruction frei herumschwimmen und weiter functioniren.

Die Aehnlichkeit in den Veränderungen der Geschlechtskerne ist eine ganz überraschende. Der Nebenkern der Infusorien theilt sich zweimal auf karyokinetischem Weg, so dass 4 Kerne entstehen, von denen drei als „Richtungskörper" zu Grunde gehen, einer für die Befruchtungsvorgänge aufgespart bleibt. Bei Actinosphaerium findet man zwar nur zwei Richtungskörper, aber nur deswegen, weil der „erste Richtungskörper" sich nicht theilt, sondern sofort rückgebildet wird. Bekanntlich variirt auch die Eireife der Metazoen darin, dass der erste Richtungskörper bei manchen Thieren sich theilt, bei anderen schon vorher zu Grunde geht. Die hier zu Tage tretenden Unterschiede haben daher keine Bedeutung.

Wichtiger ist ein weiterer Unterschied. Bei Actinosphaerium verschmelzen die durch die Richtungskörperbildung gereiften Kerne mit einander, ohne noch eine weitere Theilung zu erfahren; das Gleiche gilt vom Körper der Secundärcysten und auch die aus Verschmelzung der Secundärcysten entstandene Keimkugel erfährt keine weitere Theilung. Bei den Infusorien dagegen muss sich der gereifte Nebenkern noch einmal theilen und zwar in einen am Ort seiner Entstehung verbleibenden, der Befruchtung harrenden weiblichen Kern und einen in den anderen Paarling überwandernden und dort die Befruchtung vollziehenden männlichen Kern. Es findet eine gekreuzte Befruchtung statt; nach vollzogener Befruchtung gehen die Paarlinge, wenn wir von den Vorticellinen absehen, bei denen eine dauernde Verschmelzung erzielt wird, wieder aus einander.

Der Unterschied hängt zweifellos damit zusammen, dass bei Actinosphaerium von Anfang an nur ein Individuum vorhanden ist, die Primärcyste, und dass durch die Primärkaryokinese erst die zur Befruchtung nöthige Zweizahl der Individuen geschaffen wird. Bei den Infusorien treten dagegen zwei Individuen zur Geschlechtsthätigkeit zusammen. Indem die Kerntheilung vor der Reifung bei Actinosphaerium durch eine Kerntheilung nach der Befruchtung bei Infusorien gleichsam compensirt wird, wird es ermöglicht, dass in beiden Fällen die ursprüngliche Zahl einkerniger Individuen gewahrt bleibt. Fast könnte man hieraus den Schluss ziehen, dass für Protozoen, welche aus der Befruchtung hervorgehen, ein gewisses Normalmaass des Körpers und ein gesetzmässiges Grössenverhältniss von Kern und Protoplasma gewahrt bleiben müsse. Dasselbe würde bei den Infusorien eine Veränderung erfahren, wenn zwei Thiere mit einander dauernd verschmelzen würden.

Nächst den Infusorien kämen, soweit es sich um Aehnlichkeit der Reifungsvorgänge handelt, hier die Coccidien in Betracht. Nach Schaudinn und Siedlecki (98) vereinigen sich bei Adelea ovata ein Makrogamet und ein Mikrogamet, die unabhängig von einander entstanden sind, zu einer Dauerspore. Aus dem Kern des Mikrogameten entstehen karyokinetisch 4 Kerne, von denen 3 als Richtungskörper zu Grunde gehen, einer für die Befruchtung erhalten bleibt. Bei dem Makrogameten konnte dagegen nur ein richtungskörperähnliches Gebilde beobachtet werden. Bei Eimeria Schneideri findet ebenfalls eine Verschmelzung von Makrogameten und Mikrogameten statt, doch konnte merkwürdigerweise bisher keine Richtungskörperbildung beobachtet werden.

Ich wende mich zu Actinophrys sol, einem Thier, das systematisch dem Actinosphaerium sehr nahe steht, in seinen Befruchtungsvorgängen dagegen, vorausgesetzt dass die zur Zeit allein vorliegenden Beobachtungen Schaudinn's (96) erschöpfend sind, erheb-

liche Unterschiede aufweist. Actinophrys ist einkernig. Zur Zeit der Befruchtung legen sich zwei Thiere an einander und encystiren sich gemeinsam. Dann bildet jedes nur einen Richtungskörper und verschmilzt mit seinem Partner, Protoplasma mit Protoplasma, Kern mit Kern. Nachdem in dieser Weise die Befruchtung vollzogen worden ist, findet noch eine Zweitheilung statt; die Theilproducte encystiren sich ein jedes für sich und machen eine mehrere Tage dauernde Ruhe durch, ehe sie ausschlüpfen.

Ganz ähnlich verläuft die Conjugation der Gregarine Monocystis magna, über welche wir leider nur sehr lückenhafte Untersuchungen durch Wolters (91) besitzen. Denselben zufolge würde jede der beiden gemeinsam encystirten Gregarinen einen Richtungskörper bilden, dann würden die Kerne an der Grenze beider Thiere verschmelzen und eine gemeinsame Kernspindel erzeugen, deren Tochterkerne in die beiden Cysten zurückkehren. Da die Cysten nicht verschmelzen, liegt eine reine Kernbefruchtung vor und zwar eine gekreuzte Befruchtung wie bei Infusorien. Im Uebrigen kommt der Befruchtungsvorgang im Wesentlichen auf das hinaus, was wir soeben von Actinophrys kennen gelernt haben. Die Zahl der Individuen ist in beiden Fällen vor und nach der Befruchtung die gleiche.

Von Noctiluca miliaris beschreibt Ishikawa ebenfalls eine Kernbefruchtung nach Art der Gregarinen. Zwei Thiere vereinigen sich, um nach einiger Zeit wieder aus einander zu gehen. In der Zwischenzeit sind auf ihrer Grenze die beiden Kerne zusammengetreten und haben sich gleichzeitig getheilt. Jede Noctiluca enthält bei der Aufhebung der Copulation ein Paar Tochterkerne, welche mit einander verschmelzen, wodurch die Befruchtung vermittelt wird.

In meiner vorläufigen Mittheilung (97) habe ich die Schaudinn'sche Darstellung der Befruchtung von Actinophrys schon berücksichtigt. Ich ging damals von der Meinung aus, dass bei Actinophrys und ebensowohl auch bei Gregarinen und Noctilucen zwei Richtungskörper gebildet werden möchten, dass ein Richtungskörper — bei Noctiluca sogar alle beide — übersehen worden sei. Wenn der erste Richtungskörper bei diesen Thieren ebenso rasch resorbirt werden sollte wie bei Actinosphaerium, so würden niemals oder doch nur ausnahmsweise in demselben Thier zwei Richtungskörper gleichzeitig vorkommen. Ein Irrthum bezüglich der Zahl der Richtungskörper wäre dann nur dadurch zu vermeiden, dass man die Kernveränderungen Schritt für Schritt verfolgte, wie ich es bei Actinosphaerium gethan habe. Das ist aber bei den Gregarinen sicherlich nicht geschehen, wahrscheinlich auch nicht bei der sehr viel sorgfältiger untersuchten Actinophrys.

Wir müssen daher, bis genauere und ausführlichere Darstellungen veröffentlicht sind, auch jetzt noch mit der Möglichkeit rechnen, dass bei Gregarinen, Noctilucen und Actinophryen zwei Richtungskörper erzeugt werden. Dann hätten wir dieselbe Erscheinung vor uns wie bei den Infusorien. Alles, was ich dort gesagt habe, um die Kerntheilung nach der Richtungskörperbildung zu erklären, würde auch hier seine Geltung besitzen. Die erneute Theilung der verschmolzenen Actinophryen wäre dann im Princip auf dieselben Ursachen zurückzuführen, wie die Theilung der reifen Nebenkerne der Infusorien. Actinophrys einerseits, die Infusorien, denen sich Noctiluca anschliesst, andererseits wären zwei extreme Varianten eines und desselben Vorgangs, während Monocystis gleichsam eine vermittelnde Stellung einnehmen würde. Bei Actinophrys hätten wir völlige Verschmelzung der Thiere und Kerne und dann Theilung beider; bei Infusorien und Noctiluca keine Verschmelzung weder der Thiere noch der Kerne, wohl aber Theilung der letzteren und

Verschmelzung der Tochterkerne, bei Monocystis keine Verschmelzung der Thiere, wohl aber ihrer Kerne, daraufhin Theilung der Kerne.

Inzwischen bin ich aber auf eine weitere Möglichkeit aufmerksam geworden, in welcher man die Reifung und Befruchtung von Actinophrys, Monocystis und wahrscheinlich auch von Noctiluca auf die Vorkommnisse bei Actinosphaerium zurückführen kann. Es wäre denkbar, dass in der That bei allen diesen Thieren nur 1 Richtungskörper gebildet würde, die scheinbar mangelnde Bildung eines zweiten Richtungskörpers durch die mit der Befruchtung combinirte oder ihr auf den Fuss folgende Theilung ersetzt würde. Ich bin auf diese Deutung durch die interessanten Untersuchungen von Karstens (96, 97) und Klebahn (90, 96) über Reifung und Befruchtung bei Diatomeen und Desmidiaceen geführt worden.

Für die Diatomeen Navicula peregrina und N. scopulorum, Brebissonia Boecki, Dickieia crucigera, Rhopalodia gibba, wahrscheinlich auch Nitzschia longissima, Achnanthes brevipes und A. longipes wurde durch die genannten Autoren folgende mit Befruchtung verbundene Auxosporenbildung beobachtet. Zwei Individuen verkleben mit einander. In jedem theilt sich der Kern karyokinetisch zweimal, der Körper jedoch nur einmal, so dass jedes Theilproduct zwei Kerne erhält, von denen der eine zunächst schrumpft und zum „Kleinkern" wird, später resorbirt wird und sich demnach ganz wie die Richtungskörper der Actinosphaerien, Actinophryen und Infusorien verhält. Schliesslich verschmelzen die Theilproducte (Kern und Protoplasma) paarweis zu Auxosporen, und zwar so, dass jede Auxospore zur Hälfte von dem einen, zur Hälfte vom anderen Paarling gebildet wird.

Es ist klar, dass wir hier eine weitere Variante der Erscheinungen vor uns haben, welche uns Actinophrys und Monocystis zeigen: Auf eine Kerntheilung, die zu einer ächten Richtungskörperbildung führt, indem der eine Theilkern rückgebildet wird, folgt eine weitere Theilung, welche die Bildung eines zweiten Richtungskörpers vertritt, sich aber von ihr unterscheidet, dass beide Theilproducte Verwendung finden. Bei Actinophrys erfolgt diese zweite Theilung nach der Befruchtung, bei Monocystis und Noctiluca während der Befruchtung, bei den Diatomeen vor der Befruchtung.

Aus dem Pflanzenreich kennen wir noch eine vierte Modification, welche gleichsam noch über den bei Actinophrys gegebenen Zustand hinausgeht, insofern beide die Richtungskörpertheilungen ersetzenden Karyokinesen nach der Befruchtung eintreten. Es ist die durch Klebahn (90) beobachtete Befruchtung und Keimung bei den Desmidiaceen Closterium und Cosmarium, denen sich wahrscheinlich Spirogyra anschliessen wird (Chmielevsky). Zwei Individuen (bei Spirogyra zwei Zellen) vereinigen sich zu einem Ruhezustand, einer Zygote. In dieser bleiben die Kerne getrennt, bis die Keimung beginnt. Dann erst verschmelzen sie zu einem befruchteten Kern. Dieser theilt sich zweimal und liefert vier Kerne. Da der Körper der Zygote sich nur einmal theilt, so entstehen zwei Zellen mit je zwei Kernen, von denen der eine als „Grosskern" erhalten bleibt, der andere zum Kleinkern einschrumpft und wahrscheinlich zu Grunde geht.

Wilson (96) hat zuerst die Keimungsvorgänge der Desmidiaceen als einen Reductionsprocess gedeutet, wie er sonst der Befruchtung vorausgeht. Strasburger (97) ist zu derselben Deutung gelangt, welche auch von Klebahn (96) angenommen wurde. Auch hat Strasburger die merkwürdigen Reife- und Befruchtungsvorgänge der Desmidiaceen, Diatomeen und Actinophryen in demselben Sinne dargestellt, als es hier von mir geschehen ist.

Ehe ich in meiner Darstellung fortfahre, möchte ich noch einmal betonen, was ich schon für Actinophrys gethan habe, wie nothwendig es ist, durch erneute, die Kernveränderungen Schritt für Schritt verfolgende Untersuchungen auch bei niederen Pflanzen völlige Sicherheit zu gewinnen, ob in der That nur 1 Richtungskörper gebildet wird oder ob nicht ein zweiter bisher nur übersehen worden ist. Bis das geschehen ist, muss man aber wohl an der in Literatur vorliegenden Darstellung festhalten, zumal als vier verschiedene Forscher unabhängig von einander und an verschiedenen Objecten zu Darstellungen, die im Princip unter einander übereinstimmen, gelangt sind. Auch lassen sich gegen sie keinerlei principielle Bedenken erheben, wie ich nun im Weiteren durchführen werde.

Die Reifungsprocesse der beiderlei Geschlechtszellen haben bei den höheren Thieren bekanntlich das Gemeinsame, dass der Bildung der reifen Zeugungsproducte zwei rasch auf einander folgende Karyokinesen vorausgehen, die im Ganzen 4 Zellen liefern: im männlichen Geschlecht wird jede Zelle ein Spermatozoon, im weiblichen Geschlecht wird nur eine Zelle zum Ei, die anderen drei werden abortiv, werden Richtungskörper. Wir können daher sagen, dass die zur Reife nöthigen Theilungen in beiden Geschlechtern einen verschiedenen Charakter haben: es sind productive, 4 lebensfähige Zellen erzeugende Theilungen im männlichen Geschlecht, unproductive Theilungen, bei denen nur 1 Zelle erhalten bleibt, die 3 anderen zu Grunde gehen, im weiblichen Geschlecht.

Bei den oben genannten Protozoen — ich vermuthe, dass es sich um eine bei Protozoen weit verbreitete, vielleicht sogar allgemeine Erscheinung handelt — ferner den genannten Diatomeen, Desmidiaceen und Conjugaten kommen die charakteristischen Reifetheilungen überall vor; sie haben im Unterschied zu den Metazoen bei beiden Copulationszellen den gleichen Charakter. Auch da, wo eine totale Verschmelzung eintritt und eine Differenz von Makro- und Mikrogameten erkennbar ist wie bei Vorticellen und festsitzenden Diatomeen, verläuft die Reife bei männlichen und weiblichen Zellen in gleicher Weise. Nur manche Sporozoen scheinen eine Ausnahme zu machen (Adelea). Die Reifetheilungen sind vollkommen unproductiv bei Actinosphaerium und den Infusorien, so dass sich beide copulirende Thiere wie die Eier der Metazoen verhalten. Bei allen übrigen besprochenen Beispielen scheint dagegen nur eine Theilung unproductiv, die andere productiv zu sein. Die Desmidiaceen haben noch das Besondere, dass die charakteristischen Viertheilungen nicht der Befruchtung vorausgehen, sondern ihr folgen, eine Eigenthümlichkeit, die schon bei Actinophrys und Monocystis angebahnt ist, insofern hier eine Theilung nach dem Befruchtungsact vollzogen wird.

Wir sehen somit, dass mit den Befruchtungsvorgängen sich äusserst charakteristische Viertheilungen der copulirenden Zellen verbinden, dass dagegen die Art, wie diese Viertheilungen zu Stande kommen, eine sehr mannigfaltige ist. Ich finde hierin eine Bestätigung einer Anschauung, die ich schon vor vielen Jahren in meiner Schrift über die Conjugation der Infusorien aufgestellt habe, dass die Viertheilungen zwar in allen Organismengruppen dieselbe physiologische Bedeutung besitzen, nicht aber überall als morphologisch gleichwerthig angesehen werden können. Mit anderen Worten, die Viertheilungen sind in den einzelnen Thierabtheilungen unabhängig aus gleichen physiologischen Ursachen entwickelt worden, sind dagegen nicht auf eine von gemeinsamen Urformen ererbte Entwicklungsweise zurückzuführen.

Bekanntlich deutet man nach dem Vorgang von Boveri, Bütschli, O. Hertwig u. A. die Richtungskörper der thierischen Eizellen als abortive Eier. Man stützt sich dabei hauptsächlich auf die Vorgänge der Samenreife. Eine Spermatocyte theilt sich rasch hinter einander zweimal und liefert 4 Zellen, Spermatiden, die sämmtlich zu Spermatozoen werden. So theilt sich auch die Ovocyte in 4 Zellen, von denen aber nur eine als reife Eizelle von functioneller Bedeutung ist, die 3 anderen als die Richtungskörper rudimentär werden. Die Ursache zu dem verschiedenen Verhalten im männlichen und weiblichen Geschlecht ist physiologisch leicht zu begreifen. In der Entwicklung liefert das Ei das zur Bildung eines Embryo nöthige plastische Material; es ist daher zweckmässig, die in der Ovocyte vorhandene Masse nicht zu sehr zu vertheilen. Daher werden 3 der Schwesterzellen verkümmert, damit eine um so besser gedeiht. Es geschieht das nach demselben Princip, wie bei Insecten und Würmern viele Eier, ja selbst Embryonen zu Grunde gehen, um den Geschwistern keine Concurrenz zu machen oder sogar für sie als Nahrung zu dienen. Bei den Spermatozoen kommen diese Gesichtspunkte in Wegfall. Im Gegentheil liegt eine Verkleinerung des Zellkörpers hier sogar im Interesse der Function, die eine lebhaftere und freiere Beweglichkeit nöthig macht.

Die Deutung der Richtungskörper als abortiver Eier hat somit insofern eine Berechtigung, als sie ausdrückt, dass Ei und Richtungskörper Schwesterzellen sind und sich zu einander verhalten wie die Spermatozoen, die von einer gemeinsamen Spermatocyte stammen. Ob man nun aber ein Recht hat, diese morphologische Deutung phylogenetisch zu verwerthen und einen Zustand zu construiren, auf dem aus einer Ovocyte thatsächlich vier Eier gebildet wurden, ist mir sehr zweifelhaft, um so zweifelhafter, als die Deutung auf die vollkommen analogen Vorgänge der Protozoen nicht anwendbar ist.

Bütschli (85) hat vor längerer Zeit, als die einschlägigen Verhältnisse noch nicht so weit geklärt waren wie jetzt, die Protozoen herangezogen, um die Deutung der Richtungskörper als abortiver Eier weiterhin zu stützen. Seine Beweisführung gründete sich auf folgenden Gedankengang. Bei den coloniebildenden Flagellaten, den Volvocineen, giebt es eine ungeschlechtliche und eine geschlechtliche Fortpflanzung. Bei ersterer entstehen Tochtercolonien durch successive Theilung der Individuen einer Muttercolonie, und zwar in der Weise, dass je ein Individuum eine Tochtercolonie liefert. Hierbei können entweder alle Individuen (Pandorina) oder nur gewisse (Volvox) zur Fortpflanzung befähigt sein. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung giebt es zwei Extreme, die durch Pandorina einerseits, Volvox andererseits bezeichnet werden. Bei Pandorina werden zunächst wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Colonien erzeugt, die sich aber dadurch als sexuelle charakterisiren, dass sie sich in ihre Einzelindividuen auflösen und dass diese mit den Individuen einer zweiten Colonie paarweis zu Zygoten verschmelzen. Ein sexueller Dimorphismus fehlt oder ist nur schwach angedeutet; er ist bei Volvox dagegen vorhanden. Bei Volvox werden männliche Fortpflanzungsproducte gebildet, indem innerhalb einer Colonie gewisse Individuen durch rasch aufeinanderfolgende Theilung sich in Haufen kleinster Spermatozoiden umwandeln. Letztere deutet Bütschli als das Aequivalent der sexuellen Colonien von Pandorina. Die weiblichen Elemente dagegen entstehen, indem einzelne Individuen einer Colonie sich stark vergrössern und ohne Theilung direct zu Oosporen werden. Die Oospore entspricht somit einem Spermatozoenhaufen von Volvox und einer sexuellen Colonie von Pandorina, d. h. einer Vielheit von Einzelwesen. Die Vielheit ist unterdrückt, damit ein Individuum

um so reicher mit Masse ausgestattet werden kann. So soll es auch bei den Metazoen sein. In der Entwicklung der Spermatozoen hat sich, wie in der Entwicklung der Spermatozoiden von Volvox der von Pandorina uns bekannte ursprüngliche Vorgang erhalten; in der Eientwicklung ist er abortiv geworden. So sind Eireife und Spermatozoenentwicklung Reminiscenzen an die Coloniebildung der Flagellaten.

Nach unseren heutigen Erfahrungen über die Reife der Eier und Spermatozoen ist das Wichtige des Vorgangs in der charakteristischen Viertheilung der Geschlechtskerne gegeben. Ob solche Reifungserscheinungen bei Volvox vorkommen, wissen wir nicht, da die Verhältnisse, so weit ich die Literatur kenne, noch nicht untersucht sind. Ihre Existenz ist nach Allem, was wir hierüber bei einzelligen Organismen wissen, äusserst wahrscheinlich. Dagegen ist es sehr unwahrscheinlich, dass sie in die Zeit fallen, in die sie fallen müssten, wenn die Bütschli'sche Hypothese zu Recht bestehen soll, nämlich in die Zeit der Bildung der Oosporen und Spermatozoiden. Wenn wir berücksichtigen, wie nahe die Volvocineen den conjugaten Algen stehen, wie ähnlich die Befruchtungs- und Keimungsvorgänge in beiden Gruppen verlaufen, so möchte ich es für wahrscheinlicher halten, dass die Reifeerscheinungen sich erst in der Zygote abspielen, vielleicht sogar erst spät, nachdem schon eine Kernvereinigung eingetreten ist und die Keimung beginnt. Ich bin daher geneigt, die Erscheinungen bei der Bildung der Oosporen und Spermatozoiden von Volvox mit gewissen Vorgängen bei der Conjugation der Vorticellinen in Parallele zu bringen. Bei letzteren kommt es auch zu einem sexuellen Dimorphismus der copulirenden Individuen. In einer Colonie werden manche Thiere zu Oosporen, indem sie entweder gewaltig an Grösse zunehmen oder ihre normale Grösse beibehalten. Andere Thiere wieder liefern durch rasch aufeinander folgende Theilungen Wirtel von Mikrosporen, welche sich ablösen und die Befruchtung der Oosporen bewirken. Für die Vorticellinen ist es nun durch die schönen Untersuchungen Maupas' erwiesen, dass die Richtungskörperbildung in den Mikro- und Oosporen eintritt, aber erst zur Zeit der Conjugation und daher sicherlich nicht mit der Entwicklung der Mikrosporen in Verbindung zu bringen ist.

Ueberhaupt spricht Alles, was wir über die Reifungsvorgänge bei Protozoen wissen, gegen die phylogenetische Erklärung derselben durch Bütschli, dass die Viertheilungen Reminiscenzen an eine früher einmal vorhanden gewesene entsprechende Vermehrung einzelliger Organismen darstellen. Es fehlen alle Anhaltspunkte für die Ansicht, dass die Theilungen der Nebenkerne, welche bei den Infusorien der Befruchtung vorausgehen, je einmal mit Theilungen des Körpers und somit mit einer Vermehrung der Thiere einhergegangen sind. Der Grund, den man anführen kann, um die rudimentäre Beschaffenheit der Richtungskörper zu erklären, dass nämlich die Eizelle um so substanzreicher werde, kommt hier ganz in Wegfall, da die geschlechtliche Differenzirung noch fehlt. Auch liegt keine Ursache vor, einen Substanzverlust zu vermeiden, da ein solcher bei der Befruchtung durch eine von der Natur thatsächlich vermiedene dauernde Verschmelzung der Paarlinge viel einfacher ausgeglichen werden könnte.

Zu welch complicirten Hypothesen müsste man vollends seine Zuflucht nehmen, um die Vorgänge bei Desmidiaceen und Actinosphaerien in der besprochenen Weise phylogenetisch zu erklären? Bei Desmidiaceen müsste man annehmen, dass Vorgänge, die ursprünglich vor der Befruchtung verliefen, allmählich nach rückwärts verschoben worden wären. Bei Actinosphaerium müsste man annehmen, dass die sich jetzt im Rahmen eines und desselben

Thieres abspielende Befruchtung ursprünglich einmal eine Befruchtung zwischen zwei verschiedenen Thieren gewesen sei. In Erwägung der erörterten Verhältnisse komme ich zu dem Resultat, dass wir auf eine einheitliche phylogenetische Erklärung der Richtungskörperbildung und der ihr entsprechenden Vorgänge verzichten müssen. Es giebt im Leben der Organismen, besonders im Leben der einzelnen Zelle eine Menge von Erscheinungen, welche nur aus ihrer physiologischen Bedeutung heraus verständlich gemacht werden können. Zu ihnen gehören die Reifeerscheinungen. Sie sind nicht wunderbarer als die Vorgänge bei der histologischen Differenzirung. Niemand aber wird das Bedürfniss empfinden, dieselben auf einen und denselben phylogenetischen Vorgang zurückzuführen, wenn er sieht, dass Sehstäbchen, Muskelfibrillen etc. bei weit auseinander stehenden Thiergruppen, bei denen an eine nahe phylogenetische Verwandtschaft nicht zu denken ist, überall von den Zellen in der gleichen Weise ausgeschieden werden. Wie Nägeli in mustergiltiger Weise auseinandergesetzt hat und man beim Studium des Zellenlebens immer deutlicher erkennt, ist die lebende Substanz ein äusserst complicirtes Gebilde, dessen Fortentwicklung in hohem Maasse durch die ihm innewohnenden Kräfte bedingt ist.

Die physiologische Bedeutung der Richtungskörperbildung ist in der letzten Zeit Gegenstand lebhaftester Discussion gewesen. Allgemein wird wohl anerkannt, dass im Lauf derselben, wie bei den letzten Reifetheilungen der Spermatozoen das Chromatin eine Reduction auf die Hälfte der ursprünglich vorhandenen Masse erfährt, ein Vorgang, der nöthig ist, wenn nicht die Chromatinmasse des Furchungskerns, der aus Vereinigung von Samen- und Eikern entsteht, einen Zuwachs auf das Doppelte des normalen Quantums erfahren soll. Nach O. Hertwig (90) sollen die Reifetheilungen ausschliesslich den Zweck der Massenreduction besitzen; letztere soll zu Stande kommen, indem die beiden betreffenden Theilungen so rasch aufeinanderfolgen, dass der Kern in der Zwischenzeit nicht in den Ruhezustand zurückkehren kann, womit zusammenhängt, dass die mit jeder Theilung verbundene Minderung des Chromatins nicht durch Wachsthum ausgeglichen wird.

Die Geschlechtskerne der Metazoen besitzen nun nicht nur die Hälfte des Chromatins, sondern auch die halbe Zahl der Chromosomen des gewöhnlichen Kerns. Wie diese Zahlen-Reduction zu Stande kommt, ist strittig. Boveri (90) verlegt sie in das Keimbläschen, resp. in die Kerne der Spermatocyten. Beiderlei Kerne sollen in die erste Reifetheilung nur mit der halben Zahl der Chromosomen eintreten. Jedes Chromosom besteht aber — wenigstens hat es sich in vielen Fällen so herausgestellt — aus 4 unter einander verklebten Stücken (Viererkugeln), die bei den zwei Reifetheilungen auf die 4 resultirenden Tochterkerne vertheilt werden. Die zunächst liegende Deutung dieser Viererkugeln wäre nun, zu sagen, dass die Theilung der Chromosomen der Theilung der Kerne vorausgeeilt ist, wie in vielen Fällen die Theilung der Kerne der Theilung der Zelle vorauseilt. Das ist die Ansicht Boveri's, der auch ich mich angeschlossen habe (96). Von den meisten Forschern jedoch, welche sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, wird dem merkwürdigen Vorgang grössere Bedeutung zugeschrieben. In der Fortführung von Gedankengängen, welche von Weismann angeregt wurden, vertreten Rückert, Haecker u. A. den Gesichtspunkt, dass das, was Boveri für Reduction hält, eine Pseudo-Reduction sei, dass die ächte Reduction erst während der Reifetheilung erzielt werde. Jede Viererkugel sei thatsächlich ein zweigetheiltes Doppelchromosom; es bestehe aus zwei neben einander gelagerten, innig

verbundenen Einzelchromosomen, von denen sich ein jedes in normaler Weise durch Längsspaltung getheilt habe. Bei der ersten Theilung (Aequationstheilung) werden die einander gleichen Hälften der Doppelchromosomen auf die Tochterkerne vertheilt, bei der zweiten dagegen (Reductionstheilung) sollen die Chromosomen eines Paares, also ungleiche Theile, aus einander rücken und somit nicht Theilproducte von Chromosomen, sondern ganze Chromosomen auf die Tochterkerne vertheilt werden.

Für die Deutung Rückert's, welche zwei aufeinanderfolgenden Zelltheilungen einen durchaus verschiedenen Charakter zuspricht — was a priori wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat — werden die Beobachtungen an Arthropoden und Wirbelthieren ins Feld geführt. Gegen sie sprechen alle Untersuchungen über Ei- und Samenreife bei Ascaris, ausserdem aber auch die neueste sehr genaue Untersuchung von Meves (97) über die Spermatogenese von Salamandra, ein Object, welches bisher als Beispiel für das Vorkommen von Aequations- und Reductionstheilung galt. Meine eigenen Untersuchungen über die Reife bei Actinosphaerium sind der Deutung ebenfalls ungünstig.

Durch meine Untersuchungen halte ich es für erwiesen, dass auch bei Actinosphaerium während der Richtungskörperbildung eine Reduction der Chromatinmasse des Kerns herbeigeführt wird. Wenn ich auf dem Stadium der Aequatorialplatte die Chromosomen der zweiten Richtungsspindel mit denen der ersten vergleiche, so sind die Grössenunterschiede in die Augen springend; erstere sind etwa halb so gross wie jene. Von der geringen Grösse der Chromosomen bei der zweiten Richtungstheilung kann man sich auch überzeugen, wenn man sie mit den Chromosomen der Primärkaryokinese vergleicht. Nur muss man dann die Stadien vor Bildung der Aequatorialplatte zum Vergleich wählen, weil um diese Zeit die Chromosomen bei beiden Theilungen dieselbe Form geschlängelter Fäden haben. Beachtenswerth ist, dass die Reduction der Chromatinmasse bei Actinosphaerium ermöglicht wird, obwohl zwischen zwei aufeinanderfolgenden Theilungen der Kern in den vollkommenen Ruhezustand zurückkehrt. Letzterer ist von besonders langer Dauer zwischen Primär- und erster Richtungstheilung, aber auch zwischen erster und zweiter Richtungstheilung ist er genügend lang, um zu ermöglichen, dass das Chromatin der Chromosomen zu nucleolusartigen Körpern verschmelzen kann und die Individualität der Chromosomen aufgegeben wird. Immerhin muss man wohl zugeben, dass die letzterwähnte Ruhepause erheblich kleiner ist, als sie sonst zwischen zwei auf einander folgenden Kerntheilungen vorhanden zu sein pflegt. Genaue Angaben lassen sich aus begreiflichen Gründen nicht machen. Wir wissen nicht, wie oft der Kern eines gut gefütterten Actinosphaerium sich theilt. Doch glaube ich annehmen zu müssen, dass mindestens 48 Stunden von Kerntheilung zu Kerntheilung verlaufen. Denn ich fand unter einer grossen Zahl von aussergewöhnlich gut gefütterten und stark sich vermehrenden Actinosphaerien höchstens 2 % mit Karyokinesen, welche immer nur an einem Theil der Kerne bemerkbar waren. Da eine Kerntheilung mehr als eine Stunde dauert, da ich ferner habe feststellen können, dass die Theilungen an keine bestimmte Tageszeit gebunden sind, so ist die Zeit von 48 Stunden eher zu gering als zu hoch bemessen. Dem gegenüber habe ich festgestellt, dass die beiden Richtungstheilungen sammt der Ruhepause weniger als 6 Stunden in Anspruch nehmen. Die Ruhepause kann daher nur wenige Stunden dauern. Wahrscheinlich genügt diese Zeit nicht, um das durch Theilung halbirte Chromatinmaterial auf die ursprüngliche Masse anwachsen zu lassen.

Wenn die Reduction der Chromatinmasse bei der zweiten Richtungstheilung sich in einer Verkleinerung der Chromosomen äussert, so ist damit von vornherein eine Reduction in der Anzahl der letzteren unwahrscheinlich, weil der Process ja sonst über das Ziel hinausschiessen und zu einer Viertelung der Chromatinmasse führen würde. Das allgemeine Aussehen der Spindeln macht eine Reduction der Zahl gleichfalls unwahrscheinlich. Die Spindeln sind bei den drei in der Cyste verlaufenden Theilungen ungefähr von gleicher Grösse; ihre Aequatorialplatten besitzen auf Längsschnitten ungefähr gleich viel Chromosomen neben einander gestellt, woraus man auf Gleichheit der Gesammtzahl einen Rückschluss machen kann. Letztere wird für Primärtheilung und erste Richtungstheilung auch noch durch directe Zählungen der Chromosomen vor ihrer Einstellung zur Aequatorialplatte bewiesen. Wenn ich auch zu keiner ganz sicheren Zahl gelangte, so war das Resultat doch genügend beweiskräftig, um auszuschliessen, dass in dem einen Fall doppelt so viel Chromosomen vorhanden waren als in dem anderen.

Ich habe bis jetzt nur berücksichtigt, was sich aus der Masse des Chromatins und der Zahl der Chromosomen ergiebt. Bei der Discussion über die Bedeutung der Reifetheilungen ist aber auch der Charakter der Theilungen, die Art, wie die Tochterchromosomen gebildet werden, viel erörtert worden. Hier kann ich nur betonen, dass beide Reifetheilungen bei Actinosphaerium ächte Aequationstheilungen sind. Besonders klar ist dies für die II. Richtungstheilung. Diese Theilung, bei welcher nach Rückert und Haecker keine Theilung von Chromosomen, sondern die Entfernung ganzer Chromosomen stattfinden sollte, ist im Verhalten der Chromosomen bis ins Einzelne eine Wiederholung der Primärkaryokinese, einer typischen Aequationstheilung. Auch die Annahme, es möchte die Reduction ausnahmsweise einmal durch die erste Richtungstheilung bewirkt werden, ist unhaltbar. Denn wenn auch hier die Entstehung der Chromosomen ihre Besonderheiten hat, so haben dieselben ihre Ursache in ganz anderen Momenten, welche in der Differenzirung von Nucleoli gegeben sind; sie hat auch auf die Umbildung der Aequatorialplatte in die Seitenplatten keinen Einfluss; denn diese beruht auf einer typischen Halbirung der Chromosomen.

Ich habe bisher nur von den Reifeerscheinungen gehandelt. Noch interessanter ist der Befruchtungsprocess, sowie die an ihn sich schliessenden Folgeerscheinungen.

In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich die Befruchtung von Actinosphaerium als einen Fall extremster Inzucht bezeichnet. Denn wie ich mit aller Sicherheit habe nachweisen können, sind es Schwesterzellen, directe Abkömmlinge einer und derselben Mutterzelle, welche, nachdem sie unabhängig von einander gereift sind, mit einander verschmelzen. Ich kenne keine analogen Vorkommnisse im Thierreich. Wohl aber scheint Aehnliches bei niederen Pflanzen vorzukommen. De Bary (56) hält es für wahrscheinlich, dass bei den Desmidiaceen die Zellen, welche sich zur Bildung der Dauerspore vereinigen, aus der Theilung einer Mutterzelle hervorgegangen sind. Karsten (97) kam für die Diatomee Achnanthes brevipes zu demselben Resultat. Derartige Befruchtungsvorgänge würden in ihrem Endeffect im Wesentlichen auf dasselbe hinauskommen, was die Parthenogenesis leistet. Nach den herrschenden Anschauungen spielt bei letzterer der zweite Richtungskern die Rolle des Spermakerns. Wie Brauer (94) bei Artemia gezeigt hat, kann zweierlei eintreten. Entweder der zweite Richtungskern wird gar nicht gebildet, sondern seine Substanz bleibt dauernd mit der Masse des Eikerns vereinigt, oder er wird gebildet, verschmilzt

aber wieder mit dem Eikern. In letzterem Falle würden zwei Schwesterkerne mit einander vereinigt werden, wie es bei Actinosphaerium ist.

Welche Vortheile können nun der Befruchtung von Actinosphaerium und der Parthenogenesis gemeinsam sein!

Solche Vortheile sind, wie ich das schon in meiner Arbeit über die Conjugation der Infusorien gezeigt habe, in den Ruhezuständen gegeben, welche bei Parthenogenesis wie bei allen nach dem Schema von Actinosphaerium verlaufenden Befruchtungen gegeben sind. Bei der Parthenogenesis fällt die Zellenruhe in die Zeit vor der Kerncopulation; bei Actinosphaerium folgt sie der Befruchtung nach, indem eine Dauerspore gebildet wird. Weitere Vortheile sind durch die Reorganisation des gesammten Zellkörpers gegeben, welche die Bildung der Richtungskörper begleitet und bei Actinosphaerium ganz besonders auffällig ist. Wir haben bei Actinosphaerium gesehen, dass bei der Richtungskörperbildung Centrosomen auftreten, welche bei allen anderen Theilungen fehlen. Durch Centrosomen wird nun unzweifelhaft eine intensivere Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma hervorgerufen, als es ohnedem der Fall sein würde. Ich verweise nur auf die enormen Strahlungen, welche die erste Entstehung des Centrosoma begleiten.

Noch auffälliger sind die Umformungen von Kern und Protoplasma, welche bei Actinosphaerium dem Befruchtungsact folgen. Der Kern wächst nach Art der Keimbläschen an; sein Chromatin wechselt wiederholt seine Anordnung. Das Protoplasma bildet die intensiv roth sich färbenden, wie Speichen eines Rads angeordneten Strassen. Diese schwinden wieder, zugleich schwindet die Sonderung in Rinde und Markschicht. Das Protoplasma bildet eine gleichförmige Kugel, bis durch die Keimung neue Umgestaltungen hervorgerufen werden. Alles in Allem genommen kann man sagen, dass das junge Actinosphaerium im Lauf der Reife- und Befruchtungserscheinungen eine tief greifende Umgestaltung seines Baues erfahren hat.

Eine Inzucht-Befruchtung, wie sie Actinosphaerium zeigt, würde vor der Parthenogenesis von Artemia immerhin einen Vortheil voraus haben, dass die copulirenden Kerne vor ihrer Vereinigung, ein jeder für sich, zwei Richtungstheilungen durchgemacht haben. Es frägt sich, ob dieser Vortheil hoch anzuschlagen ist. Wer auf dem Standpunkt Weismann's steht, wird diese Frage bejahen. Denn wenn ganze Chromosomen bei den Richtungstheilungen ausgestossen werden sollten, dann wäre es nicht wahrscheinlich, dass in beiden Schwesterzellen die einander correspondirenden Theile eliminirt würden, dann wäre es denkbar, dass die Schwesterkerne durch die Reifetheilungen einen verschiedenen Charakter erhielten. Ich will jedoch den hier angeregten Gedankengang nicht weiter verfolgen und nicht prüfen, ob hiermit für den Organismus viel gewonnen werden würde, und zwar mit Rücksicht auf folgende Verhältnisse.

In dem Referat meiner vorläufigen Mittheilung hat Schaudinn (98) die Möglichkeit erörtert, ob nicht doch zu irgend einer Zeit eine Vereinigung von Kernen verschiedener Thiere vor sich ginge. Bekanntlich kommt es bei Heliozoen und so auch bei Actinosphaerien häufig zu Verschmelzungen ganzer Thiere, zu einer sogenannten Plastogamie. Dieselbe kann einen sehr verschiedenen Verlauf nehmen. Bald vereinigen sich die Thiere nur mit den Pseudopodien, bald nur mit der Rindenschicht, bald auch mit der Marksubstanz. Nur in letzterem Fall ist die Möglichkeit gegeben, dass eine Durchmengung der Kerne von beiderlei Thieren erzielt wird. Auch kommt es nur im letzteren Fall vor, dass die Ver-

schmelzung zu einer dauernden wird, obwohl auch hier die Regel ist, dass die Thiere nach einiger Zeit sich trennen. Eine Beziehung der Plastogamie zur Encystirung ist bisher nicht bewiesen worden; im Gegentheil ist es festgestellt worden, dass plastogamirte Thiere, obwohl sie 10 Tage lang gezüchtet wurden, keine Neigung zu Encystirung zeigten (Brauer, Johnson). Andererseits habe ich Actinosphaerien sich encystiren sehen, die Wochen lang einzeln cultivirt worden waren. Man müsste in diesen Fällen die Plastogamie sehr weit zurückverlegen. In einem besonders interessanten Fall habe ich mich überzeugen können, dass ein Actinosphaerium, bei welchem jede Möglichkeit einer Plastogamie ausgeschlossen war, zur Encystirung schritt und dass diese einen völlig normalen Verlauf nahm. Es war ein aus einer Cyste ausgeschlüpftes Thier, das ich isolirt im Uhrschälchen gezogen hatte und das sich nach einigen Wochen von Neuem encystirte, nachdem es bei reichlichem Futter zu ansehnlicher Grösse herangewachsen war.

Wenn nun auch durch letzteren Fall bewiesen ist, dass Encystirung und Befruchtung ohne vorherige Plastogamie eintreten können, so ist doch damit nicht ausgeschlossen, dass Actinosphaerien, welche sich encystiren, vielleicht schon Wochen vorher mit anderen Actinosphaerien in Plastogamie gestanden haben und dass dabei eine Vermengung der Kerne eingetreten ist. Schaudinn vermuthet nun, dass der Kern der Primärcyste aus Verschmelzung von Kernen verschiedener Herkunft entsteht, indem er sich auf Brauer's Angaben über das Vorkommen von Kernverschmelzung beruft.

Ich halte den Einwurf beachtenswerth. Die Grösse der Primärspindel ist auffällig; ich erklärte sie in dieser Arbeit aus dem Wachsthum des Primärkerns; sie könnte aber auch durch Verschmelzung zweier Kerne bedingt sein. Mit dem Einwurf Schaudinn's mich näher zu befassen, wurde mir ausserdem durch eine botanische Notiz nahe gelegt. Wie ich aus einer Mittheilung Klebahn's (91) ersehe, hat Chmielevsky beobachtet, dass bei der Conjugation von Spirogyra die Kerne der beiden copulirenden Zellen zu einem Kern verschmelzen, der sich darauf zweimal theilt. Von den 4 so gebildeten Kernen verschmelzen zwei dauernd, die zwei anderen gehen zu Grunde, nachdem sie sich durch directe Theilung vermehrt haben; letztere werden von Chmielevsky als Richtungskerne bezeichnet. Ich sehe davon ab, dass auch hier nur ein Richtungskern gebildet werden soll, da ich über ähnliche Vorkommnisse bei anderen niederen Pflanzen und Thieren schon oben gehandelt habe. Für uns würde nur wichtig sein, dass im Lauf der Befruchtung eine zweimalige Kernverschmelzung vorkommen kann, von denen die eine vor, die andere nach der Richtungskörperbildung eintreten würde. Genau so würde die Befruchtung bei Actinosphaerium verlaufen, wenn die Vermuthung Schaudinn's richtig wäre. Die Kernverschmelzung, welche in die Anfangsstadien der Encystirung fällt, würde eine provisorische Befruchtung sein, die zu einer definitiven erst nach Bildung der Richtungskörper werden würde.

Die aufgeworfene Frage hat ein grösseres Interesse. Gilt es doch zu entscheiden, ob die Befruchtung von Actinosphaerium wenn auch nicht in allen, so doch in manchen, vielleicht sogar in vielen Fällen wie die Befruchtung bei anderen Thieren und Pflanzen durch die Vereinigung von Kernen verschiedener Thiere bewirkt wird. Ich habe daher in den letzten Wochen, noch während des Drucks dieser Arbeit, meine Beobachtungen von Neuem aufgenommen und etwa 200 Cysten vor ihrer Theilung in die Primärcysten genau auf ihre Kernverhältnisse untersucht. Besonders habe ich den Anfangsstadien der Encystirung meine Beachtung geschenkt. Dabei habe ich nur einmal ein Thier gefunden, bei dem einige

Kerne paarweise gruppirt waren, als ob sie verschmelzen wollten, ausserdem zwei Thiere, bei denen die Kerne ein auffälliges Aussehen boten. Sie waren zum grössten Theil langgestreckt und hatten etwa die gleiche Breite, aber die doppelte Länge gewöhnlicher Kerne. Ihre Nucleoli waren öfters auf 2 Gruppen vertheilt, öfters auch in einen langen gewundenen Faden umgewandelt. Die Deutung, dass die ovalen Kerne zwei in Verschmelzung begriffenen Kernen entsprechen, hat viel Wahrscheinlichkeit für sich. Ich zählte die Kerne und verglich damit die Kernzahlen von Cysten, welche nach der Beschaffenheit des Protoplasma etwas jüngeren Datums waren, in ihrer Grösse aber den beiden durch ihre merkwürdigen Kerne charakterisirten Cysten ungefähr entsprachen. Es ergab sich das Verhältniss von 1 : 2. Auch das würde für die Annahme von Kernverschmelzung sprechen.

Schwierigkeiten erwachsen der Lehre von der Kernverschmelzung aus folgenden Umständen: 1. dass ich unter vielen Hunderten von Cysten, die ich untersucht habe, so selten die besprochenen Befunde erhielt und keinmal Stadien beginnender Kernverschmelzung; 2. dass im Grossen und Ganzen die Kerne auf mittleren Encystirungsstadien nicht grössere Durchmesser haben als auf den Anfangsstadien.

Was den ersten Punkt anlangt, so müsste man entweder annehmen, dass die Kernverschmelzung sehr rasch verläuft und gleichzeitig an allen Kernen eines Thieres auftritt, oder man müsste annehmen, dass der Process nicht bei allen Cysten eintritt, sondern nur bei einem geringen Theil, vielleicht bei solchen Cysten, die kurz zuvor eine Plastogamie durchgemacht haben. Meine Untersuchungen sind hierüber nicht abgeschlossen. Ich halte das erstere für das Wahrscheinlichere.

Die Schwierigkeiten, die sich aus der Kerngrösse ergeben, möchte ich nicht zu hoch anschlagen. Die Unterschiede zwischen den Durchmessern von 2 Kugeln, von denen die eine den doppelten Inhalt der anderen hat, sind nicht so gross, dass sie sehr in die Augen fielen, zumal da die Kerne eines und desselben Thieres häufig erhebliche Grössenunterschiede aufweisen. Sie können so gut wie ganz schwinden, wenn bei der Verschmelzung der Kerne eine Verdichtung ihrer Substanz eintritt. Auch muss man beachten, dass alle meine Maasse sich nur auf zwei Dimensionen der Kerne beziehen, dass die dritte Dimension unberücksichtigt geblieben ist. Würde man in einem Fall abgeplattete, im anderen Fall kugelige Kerne gemessen haben, so könnten gut und gern die letzteren bei gleichem Durchmesser den doppelten Inhalt der ersteren haben. Da eine Gestaltveränderung der Kerne mir aus mancherlei Gründen wahrscheinlich ist, werde ich diesen Punkt noch eingehender prüfen. Weiteren Aufschluss erwarte ich von Zählungen der Kerne auf verschiedenen Stadien der Encystirung, wobei man natürlich Sorge tragen muss, dass in einer für die Encystirung bestimmten Cultur nur Actinosphaerien von gleicher Grösse zur Verwendung kommen. Eine Controle für die Vergleichbarkeit der Befunde ist zu erzielen, wenn man bei einem Theil der Cysten die Abfurchung in die Primärkugeln abwartet. Ich habe zwei solche Culturen schon angelegt. In jeder waren gleichgrosse Actinosphaerien, die das eine Mal 5, das andere Mal 4 Primärcysten lieferten. Die Resultate der Zählung sprachen für Kernverschmelzung.

Ich werde auf diese Verhältnisse noch einmal ausführlicher zurückkommen, wenn ich meine Experimente über die Bedingungen für den Eintritt der Encystirung und eine Reihe von Beobachtungen über merkwürdige Umformungen des Kernapparats, die ausserhalb der Zeit der Encystirung vorkommen, mittheilen werde. Hier möchte ich nur noch die Ansicht

aussprechen, die ich aus den Untersuchungen der letzten Wochen gewonnen habe. Ich halte es im Gegensatz zu meiner früher vertretenen Ansicht jetzt für wahrscheinlich, dass am Anfang der Encystirung die Kerne paarweis copuliren, dass die meisten von ihnen dann in der von mir beschriebenen Weise zu Grunde gehen, dass ein kleiner Procentsatz erhalten bleibt, um die Kerne der Primärcysten zu liefern. Dagegen halte ich es für ausgeschlossen, dass die Kernverschmelzungen sich mehrfach wiederholen, und zwar mit Rücksicht darauf, dass es dann leicht fallen müsste Kernverschmelzungen nachzuweisen. Auch entspricht die Grösse der Primärspindel nur dem Material eines Doppelkerns. Ebenso scheint die Kernverschmelzung nicht die Ursache zu sein, dass gewisse Kerne erhalten bleiben, andere (von der Copulation ausgeschlossene) zu Grunde gehen.

Mit der Encystirung von Actinosphaerium ist in der Regel eine Fortpflanzung verknüpft, indem eine Muttercyste meist mehrere Primärcysten, jede Primärcyste eine Keimkugel, jede Keimkugel ein Actinosphaerium liefert. Die Fortpflanzung geht hierbei der Befruchtung voraus; letztere hat auf erstere keinen Einfluss.

Für den, welcher nur die Verhältnisse höherer Thiere kennt, bei denen die Befruchtung die Auslösung lebhafter Entwicklungsprocesse ist, muss es etwas Ueberraschendes haben, dass die Befruchtung bei Actinosphaerium das Gegentheil zur Folge hat, den Stillstand der Lebensprocesse und der Vermehrung. Indessen steht Actinosphaerium in dieser Hinsicht unter den einzelligen Organismen nicht allein da. Die Befruchtung bei Volvocineen, Desmidiaceen und Diatomeen führt zur Bildung von Dauercysten, welche erst nach längerer Zeit der Ruhe ausschlüpfen. Ohne mit Encystirung combinirt zu sein, hat die Befruchtung bei Infusorien einen die Entwicklung hemmenden Einfluss. Jeder Infusorienzüchter weiss, dass der Eintritt der Conjugation einen Stillstand der Vermehrung bedeutet. Lange Zeit, in welcher der Kernapparat seine Reconstruction erfährt, unterbleiben alle Theilungen und auch nachher ist die Theilungsenergie keinenfalls eine erhöhte, wie ich durch viele Experimente festgestellt habe.

Die Beispiele zeigen, dass bei Pflanzen und Thieren Befruchtungen vorkommen, welche mit der Fortpflanzung nicht in Zusammenhang stehen. Diese Thatsache muss bei der Beurtheilung des Wesens der geschlechtlichen Fortpflanzung berücksichtigt werden. Da wir Fortpflanzungen ohne Befruchtung und Befruchtungen ohne Fortpflanzung kennen, so sind in der geschlechtlichen Fortpflanzung zwei Vorgänge combinirt, die ihrem innersten Wesen nach keineswegs nothwendig zusammengehören. Wenn man in Zoologie und Botanik die Vermehrungsweisen der Organismen als geschlechtliche und ungeschlechtliche einander gegenüberstellt, so stellt man hiermit einen Gegensatz auf, der geeignet ist, falsche Vorstellungen zu erwecken.

In der That gibt es in der Natur nur eine Art der Fortpflanzung, d. i. die Theilung im weitesten Sinne des Wortes. Was man bei Metazoen geschlechtliche Fortpflanzung nennt, ist Theilung, welche sich mit Geschlechtsthätigkeit combinirt hat. Das Ei ist ein potentielles Individuum, wie schon daraus hervorgeht, dass es sich bei Parthenogenesis ohne Befruchtung zu einem Individuum entwickelt. Die erste Anlage dieses Individuums geht zurück in die Keimdrüsen und ist in den Theilungen der Ovogonien gegeben. Hierin haben wir den Fortpflanzungsact zu erblicken. Die Befruchtung ist nur die Auslösung einer gehemmten Entwicklung, durch welche das potentielle Individuum zu einem actuellen wird;

sächlich führt sie zu keiner Vermehrung, sondern einer Verminderung der Individuen, indem zwei potentielle Individuen, Eizelle und Samenzelle, zu einem Körper verschmelzen.

Auf die Schwierigkeiten, die sich aus der jetzigen Fassung des Begriffs der geschlechtlichen Fortpflanzung ergeben, wird man aufmerksam, wenn man über die Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung handelt und auf die Protozoen eingeht, wo so häufig das Auftreten der „geschlechtlichen Fortpflanzung" das Aufhören der Fortpflanzung bedeutet.

Literatur.

Ballowitz, E. (98) Zur Kenntniss der Zellsphäre. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anatom. Abtheil. 1898. p. 135—198.

de Bary, A. (58) Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

v. Beneden, E. (87) Nouvelles Recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.

Blochmann. (94) Ueber die Kerntheilung bei Euglena. Biol. Centralbl. Bd. XIV. p. 194—197.

Borgert, A. (96) Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phaeodarien). Verhandl. der deutschen zool. Gesellsch. Jahr 1896. p. 192—195.

Boveri, Th. (87) Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala. Jenaische Zeitschr. Bd. 21. p. 423.

ders. (88) Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megalocephala. Ebenda. Bd. 22. p. 685.

ders. (90) Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Ebenda. Bd. 24. p. 314—402.

ders. (95) Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verhandl. der physikal. med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. 29.

Brandt, Karl. (77) Ueber die Fortpflanzung von Actinosphaerium Eichhorni. Sitzungsber. der Gesellsch. Naturf. Freunde. Jahrg. 1877. (auch als Inaugural-Dissertation erschienen Halle a. S. 1877.)

Brauer, A. (93) Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 42. p. 153.

ders. (93) Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Ebenda. Bd. 43. p. 112—123.

ders. (94) Ueber die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 58. p. 189.

Braus, H. (95) Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies. Jenaische Zeitschr. Bd. 29. p. 443.

Bütschli, O. (76) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellschaft. Bd. X. p. 213—432.

ders. (85) Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biologisches Centralbl. Bd. IV. p. 5—12.

ders. (87) Protozoen. B. III. Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs. II. Auflage. Heidelberg u. Leipzig 1887—1889.

ders. (91) Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verhandl. des naturhist. medic. Vereins in Heidelberg. N. F. Bd. IV. p. 535—538.

ders. (92) Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

Carnoy, I. B. et Lebrun, H. La cytodiérèse de l'oeuf. La Vésicule germinative et les globules polaires des Batraciens (97). La cellule. T. 12. F. 2.

dieselben (97) La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La cellule. T. 13. F. 1.

dieselben (98) A propos de fécondation. Ebenda. Bd. 14. F. 1.

dieselben (98) La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Ebenda. Bd. 14. F. 1.

Cienkowsky, L. (65) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. I. p. 203—232.

Demoor, Jean. (94) Contributions à l'étude de la physiologie de la cellule; indépendance fonctionelle du noyau et du protoplasme. Archives de Biologie Bd. XIII.

Doflein, Franz. (97) Karyokinese des Spermakerns. Archiv f. mikroskop. Anatom. Bd. 50. p. 189—219.

Drüner, L. (95) Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. Bd. 29. p. 271.

v. Erlanger, R. (96) Ueber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von Ascaris megalocephala. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellsch. Jahrg. 1896. p. 98—112.

ders. (97) Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 49. p. 309—440.

ders. (97) Ueber die Morphologie der Zelle und den Mechanismus der Zelltheilung. Zoolog. Centralbl. IV. Jahrg. p. 657—679.

ders. (97) Spermatogenetische Fragen. Zoolog. Centralbl. IV. Jahrg. p. 1. 153, 265.

ders. (97) De la provenance du corpuscule central (Centrosome) dans la fécondation. Arch. d'anat. mikroskop. T. 1. p. 340—363.

ders. (97) Zur Kenntniss der Zell- und Kerntheilung. Biolog. Centralbl. Bd. 17. p. 745—752.

ders. und Lauterborn. (97) Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Räderthierei. Zoolog. Anzeig. 1897. p. 452—456.

Fairchild, G. (97) Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 30. p. 131—142.

Farland, F. M. Mac (97) Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Zoolog. Jahrb. Bd. X. p. 227—264.

Fürst, Eduard (98) Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52. p. 97—133.

Greeff, Richard. (73) Ueber die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni. Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförd. der ges. Naturw. in Marburg. 1873.

Griffin, Br. B. (96) The history of the achromatic structures in the maturation and fertilisation of Thalassema. Transactions of the New-York Acad. 1896. (citirt nach Meves.)

Gruber, A. (81) Die Theilung bei Euglypha alveolata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. p. 431—439.

ders. (82) Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Ebenda. Bd. 36. p. 104—124.

ders. (92) Eine Mittheilung über Kernvermehrung und Schwärmerbildung bei Süsswasserrhizopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg. p. 114—118.

Häcker, Val. (93) Ueber die Bedeutung der Centrosomen. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 42. p. 311—317.

ders. (93) Ueber die Bedeutung des Hauptnucleolus. Berichte der Naturf. Gesellsch. in Freiburg. Bd. VII. p. 113—116.

ders. (93) Ueber die Function des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 42. p. 279—310.

ders. (95) Vorstadien der Eireife. Ebenda. Bd. 45. p. 200—273.

ders. (97) Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen. Biolog. Centralbl. Bd. 17. p. 689—705.

Heidenhain, Martin. (93) Ueber die Centralkörpergruppe in den Lymphocyten der Säugethiere während der Zellenruhe und der Zellentheilung. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1893. p. 54—70.

ders. (94) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 43.

ders. (95) Cytomechanische Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 1.

ders. (97) Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen. Schwalbe, Morpholog. Arbeiten. Bd. VII. p. 224—280.

Hermann, F. (91) Beitrag zur Lehre von der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37. p. 569.

ders. (98) Bemerkungen über die „chromatoiden Körper" der Samenzellen. Anatomischer Anzeiger. Bd. XIV. p. 311—316.

Hertwig, Oscar und Richard. (87) Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr. Bd. 20. p. 120—241 u. p. 477—510.

Hertwig, Oscar. (90) Experimentelle Studien am thierischen Ei. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24.
ders. (90) Vergleich der Ei- und Samenbildung der Nematoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 36.
ders. (93) Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.
Hertwig, Richard. (84) Ueber die Kerntheilung von Actinosphaerium Eichhorni. Jenaische Zeitschr. Bd. XVII. p. 490.
ders. (89) Ueber die Conjugation der Infusorien. Denkschriften der Akad. der Wissensch. zu München. Math.-phys. Cl. Bd. XVII. p. 153—233.
ders. (92) Ueber Befruchtung und Conjugation. Verhandl. der Deutsch. zoolog. Gesellsch. 1892.
ders. (95) Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. Bd. XI. p. 41.
ders. (96) Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl Gegenbaur. Leipzig 1896. Bd. III. p. 23—86.
ders. (97) Ueber Befruchtung bei Rhizopoden. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. Bd. XII. p. 83—90.
ders. (97) Ueber Karyokinese bei Actinosphaerium. Ebenda. Bd. XIII. p. 36—41.
ders. (98) Ueber die Bedeutung der Nucleolen. Ebenda. Bd. XIV. p. 1—6.
Johnson, H. P. The Plastogamy of Actinosphaerium. Journal of Morphology. Bd. IX. p. 269—276.
Ishikawa, C. (91) Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucen. Zoolog. Anzeiger. Bd. XIV. p. 12—14.
ders. (94) Studies on Reproductive Elements. Journal of the College of Science. Vol. VI. p. 297—334.
ders. (94) Ueber die Kerntheilung bei Noctiluca miliaris. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. VIII. p. 54—69.
Karawaiew. (95) Beobachtungen über die Structur und Vermehrung von Aulacantha scolymantha. Zoolog. Anzeig. Bd. 18. p. 286—289. Auch russisch erschienen.
Karsten, G. (96, 97) Untersuchungen über Diatomeen I—III. Flora. Bd. 82. p. 286—296. Bd. 83. p. 33—53, p. 203—222.
Keuten, J. (95) Die Kerntheilung von Euglena viridis. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 60. p. 215.
Klebahn, H. (90) Studien über Zygoten. I. u. II. Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik. Bd. 22. p. 415—444. Bd. 24. p. 235—282.
ders. (96) Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. Ebenda. Bd. 29. p. 595—654.
Klinkowström, A. v. (97) Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 48. 1897. p. 587—605.
Kostanecki, K. v. (95) Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anzeiger der Akad. der Wissensch. in Krakau. 1895. (Mit Abbildungen in polnischer Sprache erschienen.)
ders. und A. Wierzejski. (96) Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 47. p. 309—386.
ders. und Siedlecki. (96) Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum Protoplasma. Ebenda. Bd. 48. p. 181—273.
ders. (97) Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes. Ebenda. Bd. 51. p. 651—706.
ders. (98) Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Ebenda. Bd. 51. p. 461—480.
Lauterborn, Robert. (93) Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Vorläufige Mittheilung. Verhandl. des naturhist. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V.
ders. (95) Protozoenstudien: I. Kern- und Zelltheilung von Ceratium hirundinella. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. 59. p. 167—190.
ders. (96) Bemerkung zum Vortrag Schaudinn's: Ueber das Centralkorn der Heliozoen. Verhandl. der deutsch. zool. Gesellsch. Jahrg. 1896. p. 131—134.
ders. (96) Untersuchungen über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.
v. Lenhossek, M. (95) Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. 46. p. 345—368.

Lewis, Margareth (96) Centrosome and Centrosphaere in certain of the Nerve Cells of an Invertebrate. Anatom. Anzeiger. Bd. 12. p. 291—299.

Lilli, Frank R. (98) Centrosome and Sphaere in the Egg of Unio. Zoological Bulletin. Vol. I. p. 265—274.

Maupas. (89) Sur le rajeunissement karyogamique des Ciliés. Archives de Zoolog. expér. et génér. Sér. II. T. VII. p. 149—517.

Mead, A. D. (98) The origin and the behaviour of the Centrosomes in the Annelid Egg. Journal of Morphology. Vol. XIV. p. 181—218.

Meunier. (83) Le nucléole des Spirogyra. La cellule. T. III.

Meves, Friedrich. Ueber eine Metamorphose der Attractionssphären in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 44. p. 119—184.

ders. (87) Ueber den Vorgang der Zelleinschnürung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. V. p. 378—386.

ders. (96) Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Habilitationsschrift. Bonn 1896. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 48.

ders. (97) Zelltheilung. Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. IX.

Mitrophanow, Paul. (95) Note sur la Division des Noyaux dans l'État végétatif chez les Sphérozoaires. Archives de Zoolog. Expér. et Génér. IIIe Sér. T. III. p. 623—627.

Moll, J. G. (93) Observations on Karyokinesis in Spirogyra. Verhandl. der k. Academie van Wetenschappen te Amsterdam. Deel I. Nr. 9.

Mc. Murrich, Playfair. (96) The Yolk lobe and the Centrosoma of Fulgur carica. Anatomischer Anzeiger. Bd. 12. p. 534—539.

Niesing, Carl. Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 48. p. 111—142.

Platner, G. (88) Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 26. p. 343.

v. Przesmycki, Marian. (97) Intravitale Färbung des Kerns und des Protoplasma. Biologisches Centralblatt. Bd. 17. p. 353—364.

Reinke. (95) Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1895.

Rhumbler, L. (97) Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. IV. p. 659—730.

ders. (93) Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56. p. 328—364.

Rückert, Joh. (94) Zur Eireifung bei Copepoden. Anatomische Hefte. Bd. IV. p. 263—351.

ders. (94) Die Chromatin-Reduction bei der Reife der Sexualzellen. Merkel u. Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickungsgeschichte. Bd. III.

Sala, L. (94) Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 45.

Sassaki, Ch. (93) Untersuchungen über Gymnosphaera albida, eine neue marine Heliozoe. Jenaische Zeitschr. Bd. 28. p. 50.

Schaudinn, F. M. (94) Ueber Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba crystalligera. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1894. p. 1029—1036.

ders. (95) Ueber die Theilung von Amoeba binucleata. Sitzungsber. der Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin. 1895. p. 130—141.

ders. (96) Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1896. p. 31—41.

ders. (96) Ueber die Copulation von Actinophrys sol. Ebenda. 1896. p. 83—89.

ders. (96) Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1896. p. 113—130.

ders. (98) Referat über: R. Hertwig, Befruchtung bei Rhizopoden. Zoolog. Centralbl. Bd. V. p. 394—396.

Schaudinn, F. M. und Siedlecki. (97) Beiträge zur Kenntniss der Coccidien. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. Jahrg. 1897. p. 192.

Schewiakoff, W. (88) Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. p. 193—258.

Schneider, A. (71) Zur Kenntniss der Radiolarien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 21.

Schulze, F. E. (74) Rhizopodenstudien I. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. X. 1874.

Sobotta, J. (97) Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 50. p. 15—71.

ders. (95) Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Ebenda. Bd. 45. p. 15.

Strasburger, E. (97) Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut. Berlin 1897. (Auch Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 30.)

van der Stricht, O. (97) Les Ovocentres et les Spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verhandl. Anat. Gesellsch. Bd. 11. 1897. p. 92—99.

Wilson, E. B. and Matthews, A. (94) Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morph. Vol. X. p. 319.

Wilson, E. B. (95) Archoplasma, Centrosoma and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Ebenda. Vol. XI. p. 443.

ders. (96) The cell in Development and Inheritance. New-York 1896.

Wolters, Max. (91) Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37. p. 99—138.

Zacharias, E. (85) Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung. 1885.

ders. (87) Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeitung. 1887. Bd. 44.

Ziegler, H. E. (95) Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1895. p. 62—83.

ders. (95) Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 60.

ders. (98) Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. VI. p. 249—293.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Figur 1. Verlauf der Encystirung an einem und demselben Exemplar verfolgt und bei Zeiss A, Comp. Oc. 8 gezeichnet. Die Gallerte ist weggelassen. a. beginnende Abfurchung der Muttercyste in die Primärcysten; b. Abfurchung beendet, Primärkaryokinese in Vorbereitung (6 Stunden später); c. Theilung der Primärcysten in die Secundärcysten (15 Stunden später); d. Theilung der Secundärcysten beendet, Zeit der Richtungskörperbildung (8 Stunden später); e. beginnende Verschmelzung der Secundärcysten (16 Stunden später); f. Stadium der Keimkugeln (9 Stunden später).

Figur 2. Entwicklung der Secundärcysten an gefärbtem Material etwas genauer dargestellt. Zeiss Homog. Imm. 1.5 mm, Comp.-Oc. 2. a. Primärcyste mit 2 Kernen; b. dasselbe, beginnende Strahlung, Entwicklung der Heteropolie der Kerne; c—e. Theilung der Primärcyste und Zunahme der Strahlung an den Kernen; f. g. Theilung beendet; Höhepunkt der Strahlungserscheinungen an den Secundärkernen; h. Rückbildung der Strahlung, Vorbereitung der I. Richtungskaryokinese; i. erster Richtungskörper gebildet, Entwicklung der II. Richtungsspindel; k. Bildung des II. Richtungskörpers.

Figur 3. Schnittpräparate bei Zeiss 1.5 mm, Comp.-Oc. 2 gezeichnet. c. eine Primärcyste, a. und b. Theile einer Muttercyste, welche im Umfang der Primärcyste entsprechen, um das Verhältniss zu erläutern, in welchem Zahl und Grösse der Kerne zur Masse des Protoplasma stehen.

Tafel II.

Die Figuren 1—9 Schnittpräparate bei Zeiss homogene Imm. 1.5 mm, Comp.-Oc. 2 gezeichnet. Eisenhaematoxylinpräparate mit Ausnahme von Figur 1 (Haemalaunpräparat).

Figur 1—3. Verschmelzung der Secundärcysten zur Keimkugel, neben Figur 2 die Richtungskörper bei Zeiss 1.5, Comp.-Oc. 8 besonders dargestellt.
Figur 4—6. Loslösung der Kieselhülle.
Figur 7. Bildung der Dotterhaut.
Figur 8. Vorbereitung zur Keimung (die Kieselhülle ist in der Figur weggelassen).
Figur 9. Schnitt durch ein auskriechendes Actinosphaerium.
Figuren 10—12 bei Zeiss 1.5 Comp.-Oc. 8.
Figur 10. Primärkerne a. vor, b. während, c. nach der Abfurchung der Muttercyste.
Figur 11. Rückbildungsstadien der Kerne, aus einer Muttercyste.
Figur 12. Beschaffenheit der Dotterplättchen, a. und b. aus lebenden, zerpressten, c. und d. mit Reagentien behandelten jüngeren und älteren Cysten, e. aus einer Keimkugel, f. kurz vor Beginn der Keimung, g. während des Ausschlüpfens.

Tafel III.

Sämmtliche Figuren nach Schnittpräparaten bei Zeiss 1.5 mm, Comp.-Oc. 8 gezeichnet.

Figur 1—11. Die wichtigsten Stadien der typischen Kerntheilung (Kerntheilung nicht encystirter Actinosphaerien). Figur 4 a u. b zwei auf einander folgende Schnitte durch denselben Kern; die Plasmakegel sind in der Zeichnung weggelassen.
Figur 12—21. Die wichtigsten Stadien der Primärkaryokinese. Figur 21 zwei Tochterkerne, das eine Mal von der Fläche, das andere Mal von der Kante gesehen.

Tafel IV.

Sämmtliche Figuren bei Zeiss homog. Immers. 1.5 mm, Comp.-Oc. 8 gezeichnet. Schnittpräparate mit Eisenhaematoxylin gefärbt.

Figur 1. Entwicklung der Protoplasmastrahlung und der Heteropolie des Kerns.
Figur 2—9. Bildung des Centrosoms durch Herauswachsen der chromatischen Kernfäden.
Figur 10—12. Loslösung des Centrosoma vom Kern. Figur 10 a ein Stück des auf Figur 10 folgenden Querschnitts.
Figuren 13. 14. Rückwandern des Centrosoma zum Kern.
Figuren 15—18. Auflösung der Centrosphäre und Entwicklung von Centriolen, die allmählich allein übrig bleiben.
Figuren 18—20. Theilungsstadien der Centrosomen.

Tafel V.

Sämmtliche Figuren bei Zeiss homog. Immers. 1.5 mm, Comp.-Oc. 8 gezeichnet. Schnittpräparate mit Eisenhaematoxylin gefärbt.

Figur 1. Theilung des Centrosoms.
Figur 2. Kern mit zwei Centrosomen, von denen eines Ausgangspunkt von Strahlung ist.
Figur 3 u. 4. Beginnende Bildung der Protoplasmakegel, Centrosom nur an einem Ende sichtbar.
Figur 5 u. 6. Beginnende Bildung der Protoplasmakegel; an jedem Kern zwei Centrosomen erkennbar, die aber auf zwei auf einander folgenden Schnitten liegen.
Figur 7. Beide Protoplasmakegel mit Centrosomen versehen, aber noch nicht vollkommen aufgerichtet.
Figur 8—16. Erste Richtungskaryokinese, der Richtungskörperpol, welcher in der Entwicklung voraneilt, ist überall nach aufwärts gewandt.
Figur 17. Richtungskern in beginnender Rückbildung ohne Centrosoma, bleibender Kern in bläschenförmiger Umwandlung mit Centrosoma und Strahlung.

Tafel VI.

Figuren 1—15 bei Zeiss homog. Imm. 1.5 mm, Comp.-Oc. 8, Figur 16 bei 1.5 mm, Comp.-Oc. 12 gezeichnet. Sämmtliche Zeichnungen nach Eisenhaematoxylinpräparaten.

Figur 1. Der aus der ersten Richtungstheilung resultirende Kern mit Centrosoma.
Figur 2. Reduction des Centrosoma.
Figur 3. Zwei auf einander folgende Schnitte desselben Kerns mit 2 Centrosomen.
Figur 4—6. Stadien der Bildung der Polkegel, in Figur 5 ist das zweite Centrosoma nicht sichtbar.
Figur 7. Bildung der Spindelfasern an einem Pol beginnend.
Figur 8—13. Verschiedene Stadien der II. Richtungstheilung.
Figur 14. Theilung vollzogen, der eine Kern wandelt sich in den Richtungskörper um.
Figur 15. Wachsthum des bleibenden Kerns.
Figur 16 a—d. Hauptpole verschiedener Secundärkerne derselben Colonie, um die Entwicklung des Centrosoma zu erläutern; c u. c′ zwei auf einander folgende Schnitte durch denselben Kern.

Tafel VII.

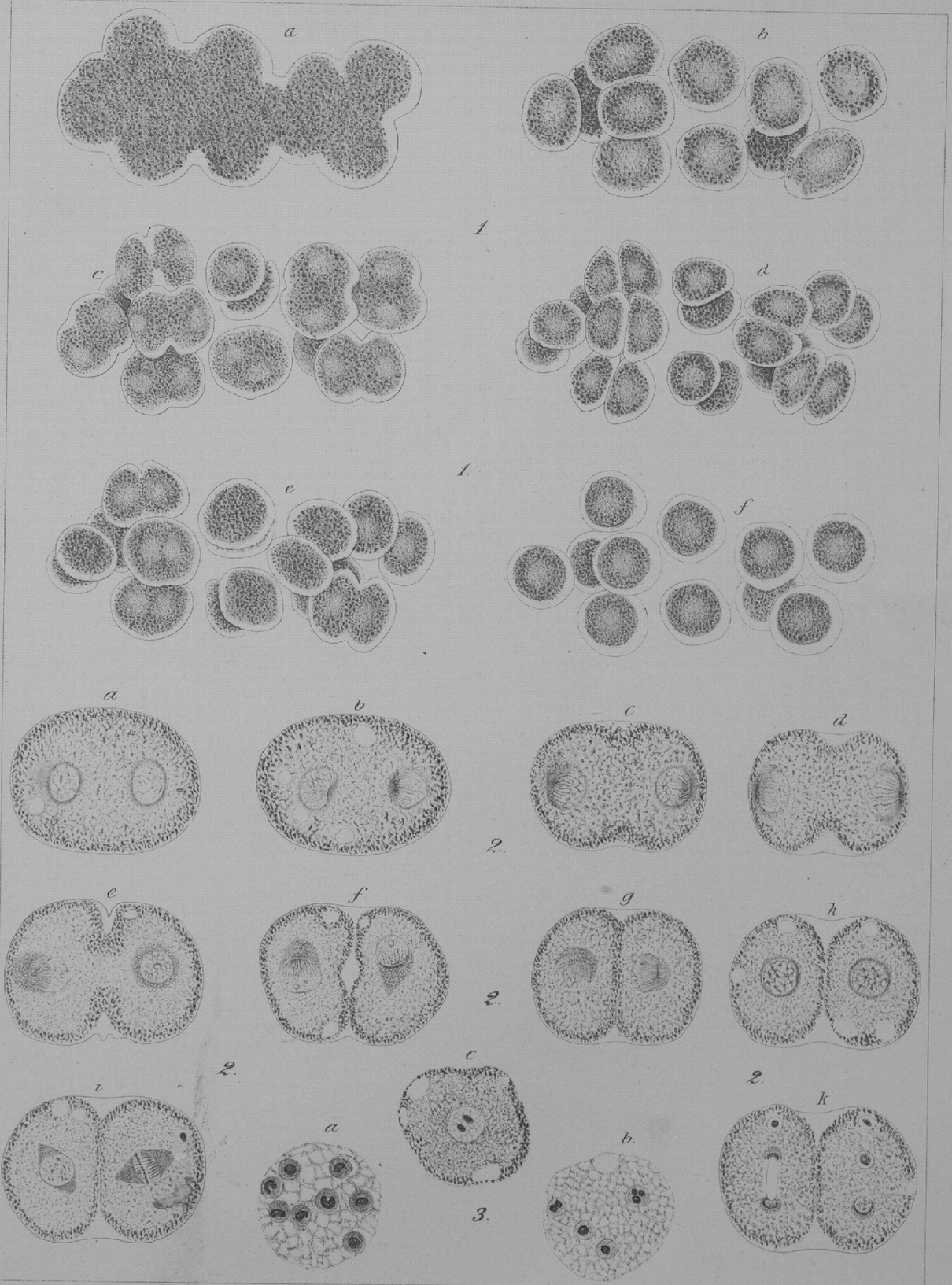
Sämmtliche Figuren nach Eisenhaematoxylin-Präparaten bei Zeiss homog. Immers. 1.5 mm, Comp.-Oc. 12 gezeichnet.

Figur 1—4. Reduction des Centrosoma und Structur der in Rückbildung begriffenen Strahlung. Dotterkörnchen gefärbt.
Figur 5 a u. b. Tochterkerne der Primärkaryokinese (Secundärkerne); Entwicklung der Nucleolen und Vertheilung des Chromatins auf das Kernnetz.
Figur 6 a—c. Entwicklung der Chromosomen der ersten Richtungstheilung aus dem chromatischen Netzwerk.
Figur 7. Kern mit Nucleolen und fertig gestellten Chromosomen.
Figur 8—12. Entwicklung der Spindelfasern, der Hauptpolplatte, der Aequatorialplatte bei der I. Richtungstheilung. Umbildung der Nucleoli zu Nucleolarfäden.
Figur 13—17. Entwicklung der fadenförmigen Chromosomen bei der II. Richtungstheilung; in Figur 16 und 17 Andeutungen von ächten Nucleoli.
Figur 18—20. Entwicklung der Chromosomen und Einordnung derselben zur Aequatorialplatte bei der Primärkaryokinese.
Figur 21. Bildung der Aequatorialplatte mit Nucleolarfäden bei der I. Richtungstheilung.
Figur 22. Aequatorialplatte von der Fläche gesehen.

Tafel VIII.

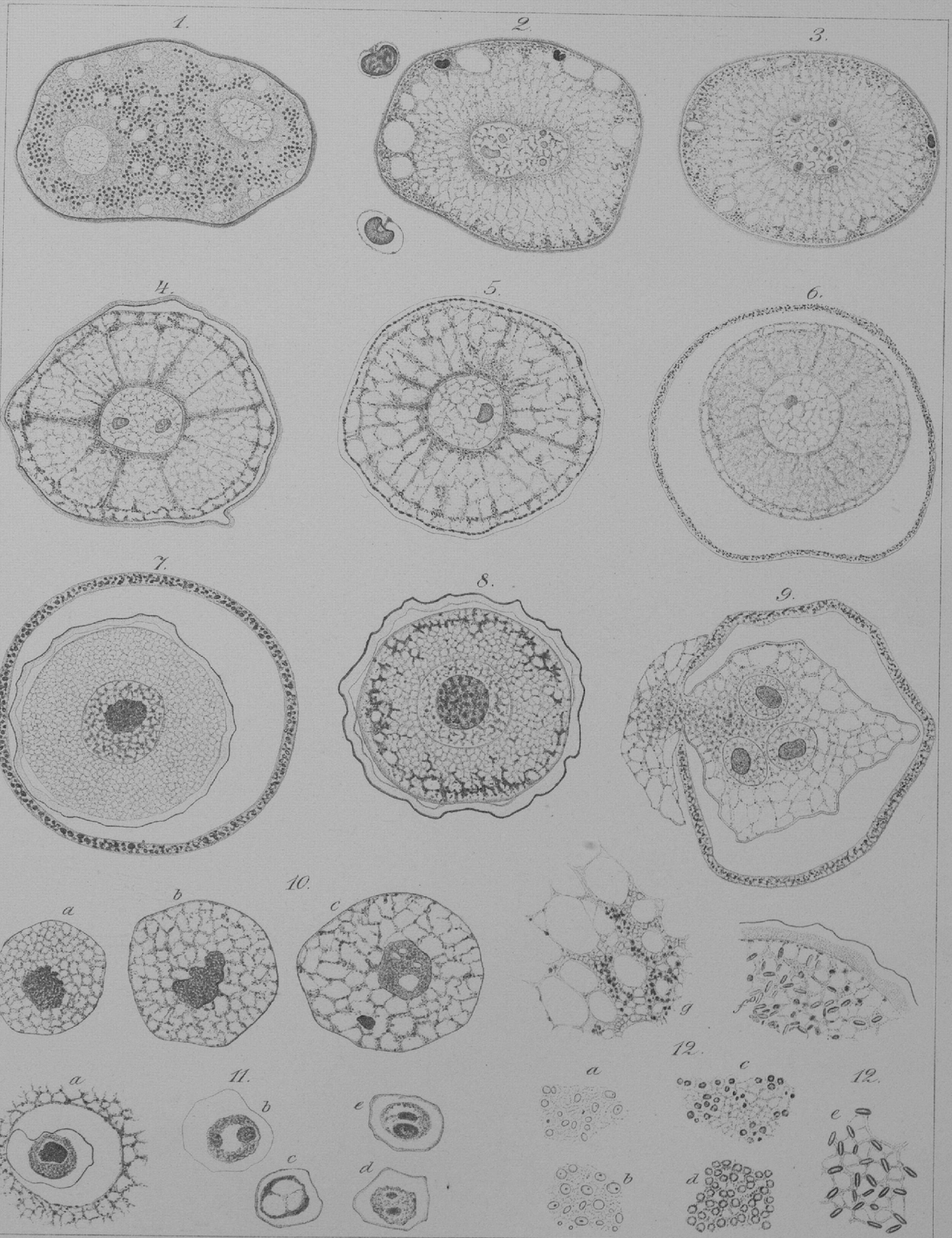
Sämmtliche Figuren nach Eisenhaematoxylin-Präparaten bei Zeiss homog. Immers. 1.5 mm, Comp.-Oc. 12 gezeichnet.

Figur 1—16. Kernformen nicht encystirter Actinosphaerien (nur 13 und 14 am Anfang der Encystirung); Figur 1—5 junge eben aus Theilung hervorgegangene Kerne.
Figur 17—26. Kernformen mehrkerniger, im Auskriechen begriffener Keimkugeln.
Figur 27 a u. b. Centrosomen der II. Richtungstheilung genau gezeichnet.
Figur 28 a u. b. Kerne zweier die Kernvervielfältigung vorbereitender Keimkugeln.
Figur 29 a—g. Verschiedene Stadien aus der Kerntheilung nicht encystirter Actinosphaerien, um das Verhältniss der Plastinmasse zu den Chromosomen zu erläutern.



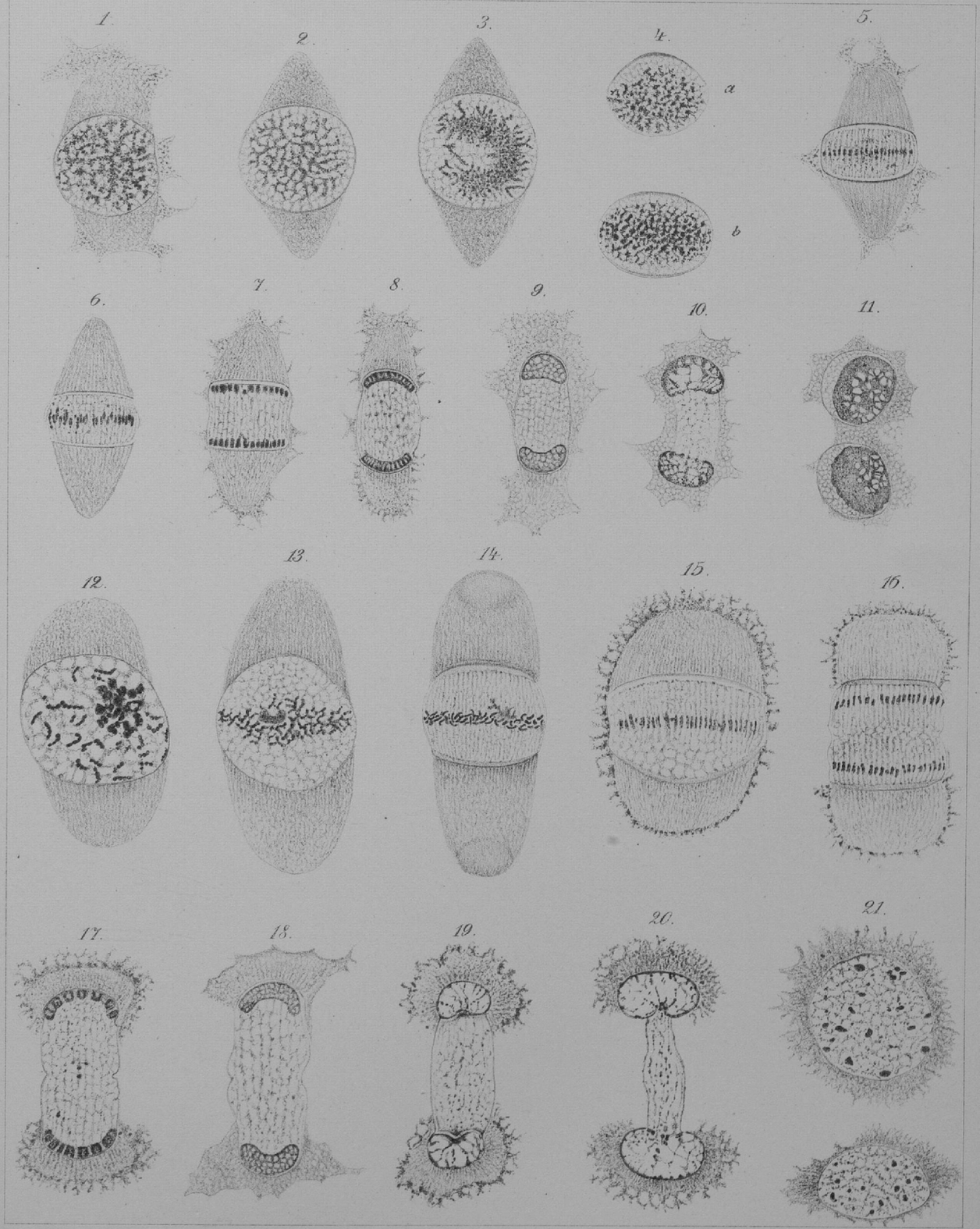
R. Hertwig del.

C. Krapf lith.



R. Hertwig del.

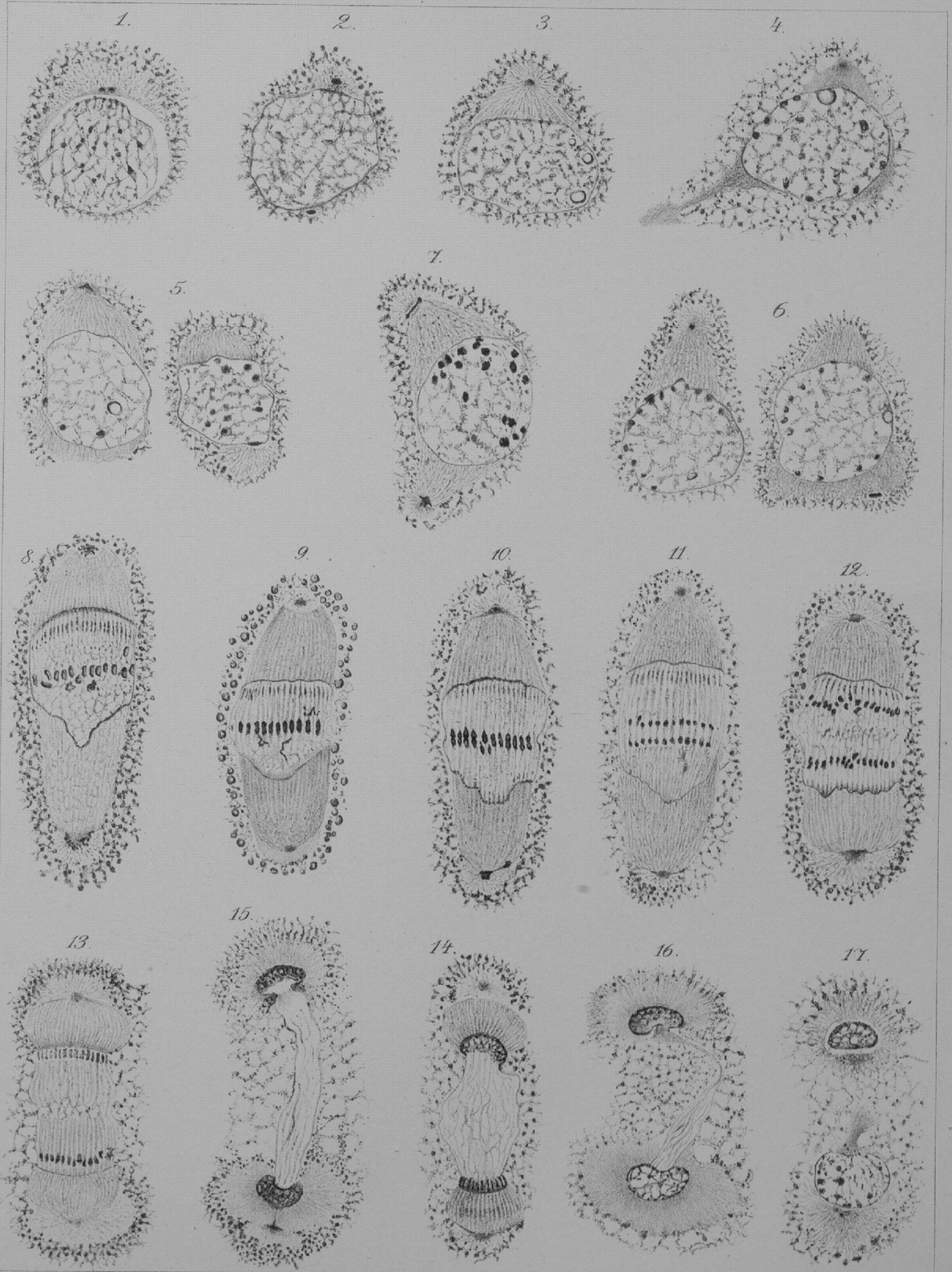
C. Krapf lith.



R. Hertwig del.

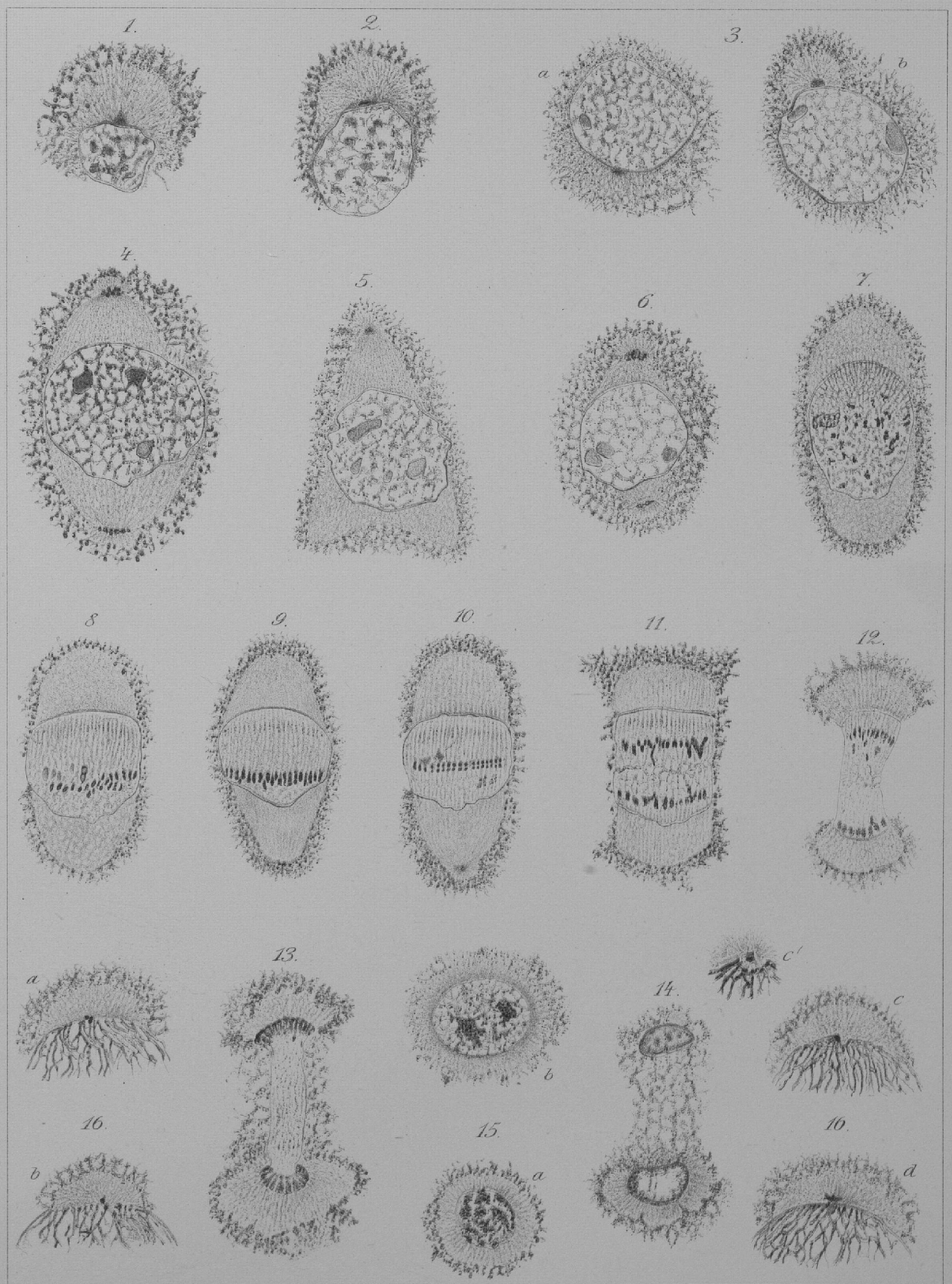
C. Kraepf lith.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
10a
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.

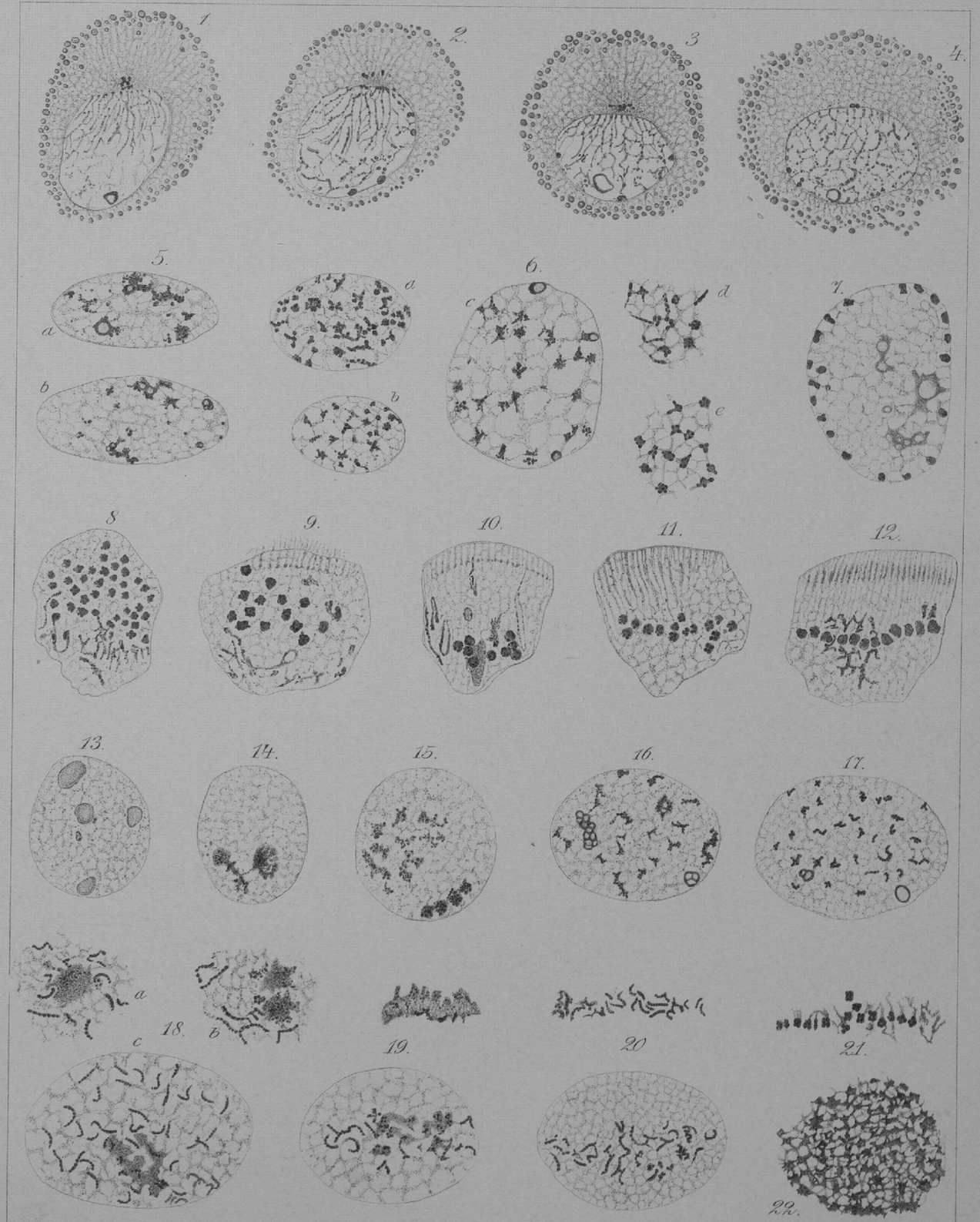


R. Hertwig del.

C. Krapf lith.

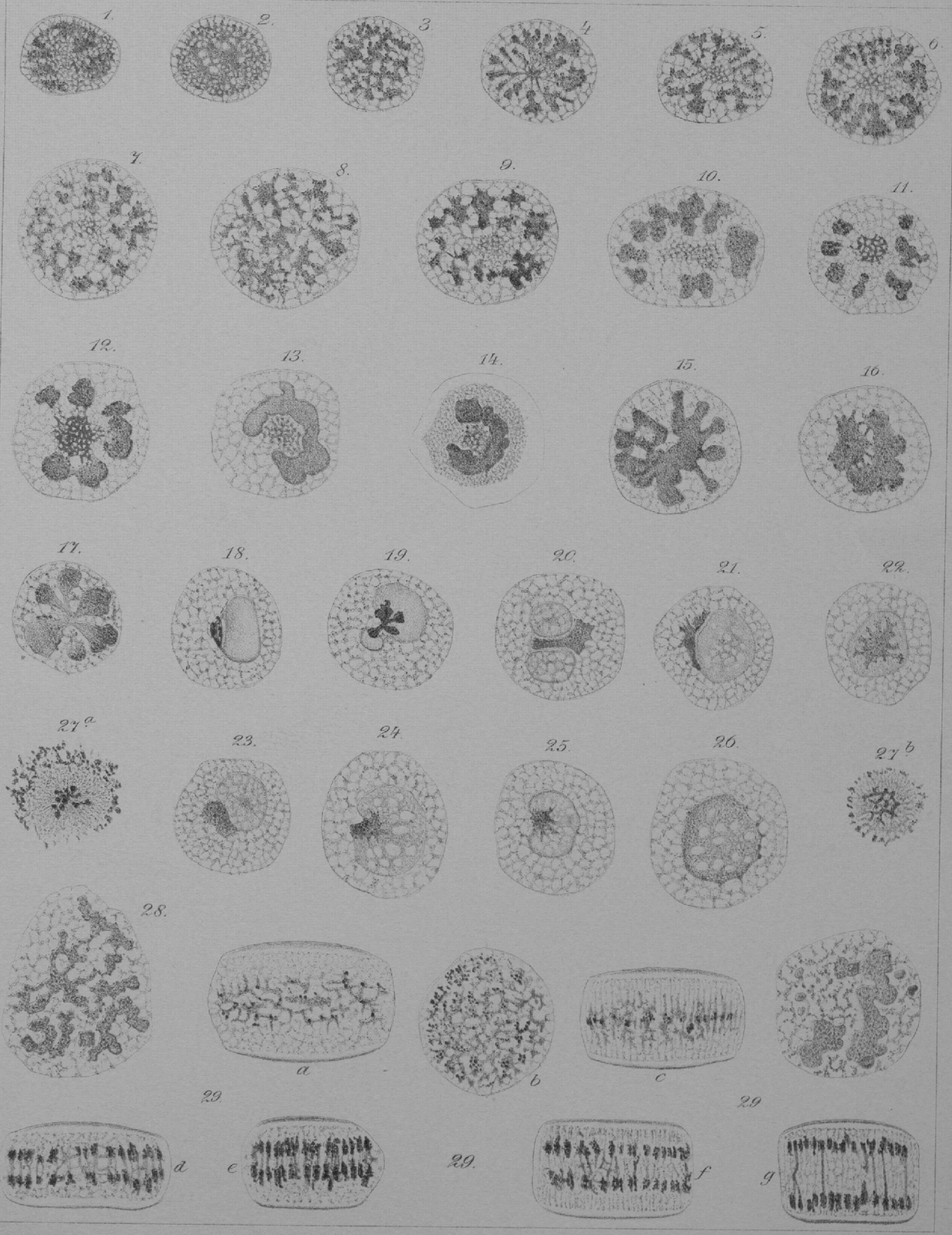


R. Hertwig del. C. Kraepf lith.



R. Hertwig del.

C. Krapf lith.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
27a
23.
24.
25.
26.
27b
28.
a
b
c
29
29.
29
d
e
f
g