

Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies

nebst allgemeinen Bemerkungen über
Centrosomen und Verwandtes.

Von

PROF. DR. TH. BOVERI.

I. Spezieller Teil.

Als *Fol* im Jahre 1891 für das Seeigel-Ei seine bekannte „*Quadrille des centres*“ (26) beschrieben hatte, mochte wohl der Anschein entstehen, als sei damit ein Gesetz gefunden, das sich für die Befruchtungsvorgänge im ganzen Tier- und Pflanzenreich als gültig erweisen müsse. War man doch damals allgemein zu der Ueberzeugung gelangt, dass die männliche und weibliche Sexualzelle nur verschiedene Differenzierungen ursprünglich ganz gleichartiger Gameten seien, für die eine Gleichwertigkeit aller essentieller Bestandteile anzunehmen sei; und hatte doch *E. van Beneden* (2) schon im Jahre 1884 für die Kerne des Eies und Spermatozoon eine solche — später überall bestätigte — vollkommene Gleichwertigkeit in überraschendster Weise nachgewiesen. Was konnte wohl näher liegen als die Annahme, dass auch jene anderen, neben Protoplasma und Kern als selbständige Bildungen unterscheidbaren Zellen-Organen: die Centrosomen, in dem neu entstehenden Organismus sich aus gleichwertigen Stücken von Vater und Mutter her kombinieren müssten? — So schien durch die *Fol*'sche Darstellung geradezu ein theoretisches Bedürfnis befriedigt zu werden und die Wirkung seiner Mitteilung war eine so rasche und mächtige, dass in Lehrbüchern, die sich die genaue Darstellung dieser Verhältnisse zur Aufgabe setzten, wie denen von *E. Bergh* und *Oscar Hertwig*, die anders lautenden Angaben anderer Forscher vollständig ignoriert werden.

Was meine eigene Stellung in dieser Sache, speziell mit Rücksicht auf das Seeigel-Ei, anlangt, so hatte ich im Jahr 1888 das Verhalten der Strahlenfiguren im lebenden Seeigel-Ei ziemlich genau verfolgt; eine kurze Beschreibung meiner Beobachtungen findet sich in meinem Aufsatz: Ueber partielle Befruchtung (9). Ich konnte die früheren Darstellungen dieser Vorgänge, besonders diejenige von *O. Hertwig* im Wesentlichen bestätigen, aber doch soweit vervollständigen, um zu dem Schluss zu gelangen, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel, die allerdings nur aus ihrer Strahlung zu erschliessen waren, ausschliesslich von einem dem Spermatozoon zugehörigen Centrosoma abzuleiten seien.

Zu dem gleichen Resultat hatten mich schon früher (1887) andere Erwägungen geführt. In dem fast ganz unbekannt gebliebenen Aufsatz: Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies, in welchem ich auf Grund meiner ein halbes Jahr früher mitgeteilten Resultate über die Befruchtung des *Ascaris*-Eies (7) die Bedeutung des Centrosoma in der Zelle erörterte und den ersten Versuch machte, die bei der Befruchtung auftretenden Strahlenfiguren aus dieser neuen Erkenntnis zu erklären, heisst es (pg. 158): „Ist es richtig, dass jedes Spermatozoon ein Centrosoma enthält, welches im Ei das Archoplasma um sich contrahiert, so muss bei der polyspermen Befruchtung jedes eingedrungene Spermatozoon einen Teil dieser Substanz für sich in Anspruch nehmen: es muss um jeden Spermakopf eine Strahlenfigur entstehen. Dies ist bekanntlich der Fall. Ist es weiterhin richtig, dass bei der normalen Befruchtung das Centrosoma des eingeführten Spermatozoons sich nach einer bestimmten Zeit in zwei solche Körperchen teilt, welche, indem sie sich von einander entfernen, die einfache Strahlung in eine doppelte überführen, so muss auch bei der polyspermen Befruchtung nach Ablauf der gleichen Zeit an Stelle jeder einfachen Strahlung eine doppelte vorhanden sein, also doppelt so viel Strahlensonnen als Spermatozoen eingedrungen sind. Auch diese Forderung scheint durch die Untersuchungen *Fol's* und der Brüder *Hertwig* vollkommen bestätigt zu werden. Gelangen zwei Spermakerne, jeder mit seiner Strahlung ausgestattet, zur Verschmelzung mit dem Eikern, so entsteht stets eine karyokinetische Figur mit vier Polen, während jeder nicht zur Copulation gelangende Spermatozoenkopf für sich allein eine zweipolige Figur, einen Spermaamphiaster

erzeugt. Diese Thatsachen scheinen mir die Möglichkeit, dass das Ei irgendwie an der Bildung der Spindelpole beteiligt sei, vollkommen auszuschliessen und nur die eine Annahme zu gestatten, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel durch Teilung eines vom Spermatozoon eingeführten Centrakörperchens ihre Entstehung nehmen.“

Als daher im Jahre 1891 die *Fol's*che Mitteilung erschien, war mir die Richtigkeit seiner Beschreibung keineswegs über allen Zweifel erhaben. Doch schien es mir unstatthaft, meine Bedenken zu äussern; denn die Angaben *Fol's* beruhten auf Untersuchungsmethoden, die bis dahin nicht angewandt worden waren, sie lauteten überdies so bestimmt und waren von einer Serie von Abbildungen begleitet, die eine andere Deutung als die gegebene auszuschliessen schienen. So nahm ich mir vor, durch eigene neue Untersuchungen ein sicheres Urteil zu gewinnen, hielt aber einstweilen das Gewicht der abnormen und pathologischen Befruchtungserscheinungen doch für gross genug, um 1892 in meinem, in *Merkel* und *Bonnet's* „Ergebnissen“ erschienenen Referat: Befruchtung an die Besprechung der Polyspermie nachstehende Folgerung anzuknüpfen (pag. 426): „Das Wichtige an den mitgeteilten Thatsachen (über die Vorgänge im polysperm befruchteten Seeigel-Ei) ist dies, dass dieselben keine Erscheinung enthalten, die man auf eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an den geschilderten Entwicklungsprozessen beziehen könnte. Der Verlauf ist unter allen Umständen so, als träten nur die Spermacentrosomen in Aktion und es mag nun vielleicht begrifflich erscheinen, wie ich früher eben auf Grund dieser Thatsache die Ansicht aufstellen konnte, dass dem Seeigel-Ei ein Centrosoma fehle oder wenn vorhanden, nur als rudimentäres Organ zu betrachten sei. Auch heute halte ich diese letztere Anschauung trotz der von *Fol* aufgedeckten Vorgänge bei der normalen Befruchtung des Seeigel-Eies noch nicht für widerlegt. Denn es könnte sehr wohl die Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Constituierung der Pol-Körperchen der ersten Furchungsspindel eine phylogenetische Reminiscenz sein, der eine physiologische Bedeutung nicht mehr innewohnt.“

Ich habe nun im vorigen Sommer die Befruchtungsvorgänge im Seeigel-Ei von Neuem untersucht und zwar gemeinsam mit Herrn Dr. *R. Lautenbach*, der sich hauptsächlich um die Anfertigung der Schnitte verdient gemacht hat. Das Material, ver-

schiedene Serien von *Echinus microtuberculatus* verdanke ich meinem Freunde, Herrn Dr. *W. M. Wheeler* aus Chicago, der gelegentlich eines Aufenthalts an der zoologischen Station in Neapel die Freundlichkeit hatte, es für mich zu conservieren. Da *Fol* seine Untersuchungs-Methode nicht angegeben hat, blieb nichts übrig, als sonst bewährte Methoden anzuwenden, von denen sich die Härtung in Pikrin-Essigsäure als die beste erwies. Um die feineren Verhältnisse zu studieren, ist es unerlässlich, Schnitt-Serien anzufertigen, wie dies auch von *Fol* geschehen war. Da es bei der Unmöglichkeit, die Eier im Paraffin zu orientieren, notwendig ist, sehr viele zu schneiden, und wünschenswert, eine möglichst grosse Menge auf einmal unter das Messer zu bringen, wandte ich ein Verfahren an, das auch für andere ähnliche Zwecke brauchbar sein dürfte. Es wurde nämlich eine grosse Masse von Eiern in eine dünne Haut eingewickelt, wozu wir die abgeworfenen Epidermisfetzen von *Cryptobranchus japonicus*, von dem das hiesige Institut zwei lebende Exemplare besitzt, benutzen. In dieser Verpackung wurden die Eier allen weiteren Prozeduren unterworfen.

Die Schnitte wurden fast ausschliesslich nach der *Heidenhain'schen* Eisen-Haematoxylin-Methode gefärbt. Dieses wertvolle Verfahren ergab weitaus die klarsten Bilder, wenn es auch für das Seeigel-Ei — auch nach Sublimathärtung — durchaus nicht das leistet, was *Heidenhain* an Wirbeltierzellen damit erreicht hat oder wenigstens erreicht haben will, nämlich eine spezifische Centrosomenfärbung. Im Protoplasma des Seeigel-Eies sind zahlreiche kleine Körnchen anscheinend verschiedener Art zerstreut, die auch in den günstigsten Fällen eine ebenso intensive Tinction bewahren, wie die Centrosomen; ja in denjenigen Stadien, wo die Centrosomen als Polkörperchen der Spindel zu grossen Kugeln aufgequollen sind, besitzen sie überhaupt gar keine Fähigkeit, den Farbstoff an sich zu binden, höchstens enthalten sie in grösserer oder geringerer Menge kleine Körnchen und Fädchen, die intensiv schwarz bleiben.

Wenn *Heidenhain* seine Methode als ein Spezificum zur Darstellung der Centrosomen ansieht, so muss hiebei freilich beachtet werden, dass er, wie aus seinem neuen grossen Werk (28) hervorgeht, unter Centrosoma etwas anderes versteht, als was ich mit diesem Terminus belegt habe und was auch von *Beneden* mit seiner Benennung „*corpuscule central*“ bezeichnen wollte.

Ich werde im allgemeinen Teil diese Differenz der Bezeichnungsweise klar stellen und auf die Consequenzen des *Heidenhain'schen* Verfahrens hinweisen. Diese Erörterungen werden verständlicher werden, wenn ich ihnen die Resultate meiner Untersuchungen über das Seeigel-Ei voranstelle.

Dieselben lassen sich sehr kurz dahin zusammenfassen, dass von einem Ei-Centrosoma (ovocentre *Fol's*) nicht das Geringste nachzuweisen war. Nur am Spermakern war das ja schon lange aus seiner Strahlung erschliessbare Centrosoma aufzufinden, welches durch Teilung die beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel liefert. Der Prozess verläuft also in der Hauptsache so, wie ich ihn früher beschrieben habe.

Dieser gegenüber den neuen *Fol'schen* Angaben durchaus negative Befund könnte freilich gegen die detaillirte Darstellung eines so bewährten Beobachters nicht in's Gewicht fallen und würde auch mir selbst nicht zur Aeusserung eines Widerspruchs genügen, wenn es nicht zugleich möglich wäre, vieles an der *Fol'schen* Beschreibung als sicherlich irrtümlich nachzuweisen.

Ein erster Irrtum *Fol's*, der sogleich gegen die Zuverlässigkeit seiner weiteren Angaben Bedenken erregen muss, betrifft die Lage des Centrosoma an dem eingedrungenen Spermakopf. *Fol* gibt an, dass man an Schnitten durch Eier, die 5 Minuten nach der Besamung abgetötet worden sind, bei günstiger Orientierung am Rand des Schnittes den Körper des Spermatozoon antrifft, noch wesentlich in der Form des freien Spermakopfes, mit der Spitze annähernd dem Eicentrum zugekehrt. Dies ist richtig; ich habe solche Präparate in grosser Zahl zur Verfügung; häufig zeigt sich noch auf diesem Stadium der Empfängnishügel, der auch in *Fol's* Fig. 1 angedeutet zu sein scheint. Nun gibt aber *Fol* weiterhin an, dass er auf diesem Stadium der Spitze des färbbaren Kegels anhängend oder ein wenig nach Innen davon abgerückt ein kleines rundes Körperchen gefunden habe, von dem rings Strahlen ausgehen. Auch ist dieser Zustand in Fig. 1 deutlich abgebildet. Trotzdem muss ich mit Bestimmtheit behaupten, dass er nicht existiert. Das Centrosoma des Spermatozoon liegt nicht an der Spitze, sondern an der Basis des in Carmin färbbaren Kegels, wovon ich mich in einer grossen Zahl von Fällen überzeugen konnte. Wenn es mir auch nur an einigen besonders günstigen Präparaten gelang, bei Anwendung der

Heidenhain'schen Färbung, das Centrosoma selbst als ein winzig kleines intensiv schwarzes Körnchen in einigem Abstand von dem Chromatinkugel als Centrum der Strahlenfigur nachzuweisen, so fand ich doch auch sonst — was ja durchaus beweisend ist — die Strahlung ausnahmslos von der Basis des Kegels entspringen. Es war mir übrigens niemals möglich, auf dem oben erwähnten frühen Stadium, wo der Kopf eben erst eingedrungen ist und wie es der Fig. 1 von *Fol* entspricht, schon eine radiäre Protoplasmastruktur aufzufinden. Erst, wenn der Kopf sich zu drehen beginnt und seine Achse mit dem Eiradius etwa einen Winkel von 45° bildet, zeigen sich in meinen Präparaten die ersten Spuren der Strahlung, — wie gesagt stets an dem stumpfen Ende. *Fol*'s Abbildung muss also wohl auf einer Verkenntung zufälliger Strukturen beruhen und erklärt sich vielleicht zum Teil aus der von ihm bei dieser Gelegenheit citierten Angabe *Platner's* (43), wonach bei Schmetterlingen das Centrosoma der Spermatische an die Spitze des fertigen Spermakopfes zu liegen kommen soll. Freilich scheint nach den Ergebnissen *Henking's* (29, 30) auch diese Behauptung irrtümlich zu sein.

Nun hat allerdings in neuester Zeit *G. W. Field* (22) gerade für die Spermatozoen der Echinodermen wieder die Angabe gemacht, dass hier das Centrosoma die Spitze des Kopfes einnehme. Er beschreibt dasselbe für Echiniden als ein sehr kleines bei verschiedenen Arten zwischen $0,3-0,66 \mu$ schwankendes Körperchen, das er durch besondere Farbenreaktionen nachweisen konnte. Er gibt an, dass es ihm möglich gewesen sei, dieses Körperchen von der Teilungsfigur, aus der die Spermatische entsteht, bis zu jener definitiven Lage an der Spitze des Spermatozoon-Kopfes zu verfolgen und so als Centrosoma zu erweisen. Mir fehlen über die freien Spermatozoen der Seeigel und über ihre Genese eigene Erfahrungen und ich kann also lediglich den schroffen Gegensatz zwischen den Beobachtungen *Field's* und meinen Ergebnissen an dem in's Ei eingedrungenen Spermakopf constatieren. Doch möchte ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass das Centrosoma, wie es sich bei der Befruchtung aus der Region des „Mittelstücks“ ablöst, ein so unmessbar kleines Körnchen ist, dass es nur in besonders günstigen Fällen und auch hier nur durch seine spezifische Umgebung: den hellen Hof und die Strahlung als solches bestimmt werden kann. Fehlen, wie in der Spermatische, diese Kennzeichen,

so halte ich es für nahezu unmöglich, das Centrosoma nachzuweisen, und so möchte ich bis zum Erscheinen der ausführlichen Arbeit *Field's* die Vermutung nicht völlig abweisen, dass das von ihm als Centrosoma beschriebene Körperchen doch vielleicht etwas anderes sein könnte.

Wie oben schon erwähnt, beginnt sich der Spermakopf alsbald nach seinem Eindringen zu drehen, und dieser Prozess, der ganz constant ist, endigt stets damit, dass das ursprüngliche Hinterende des Kopfes und damit auch das Centrosoma mit seiner Strahlung nunmehr dem Eicentrum zugekehrt ist. Diese Drehung, von welcher *Fol* höchst auffallender Weise gar nichts gesehen hat, lässt sich am besten in jenen nicht seltenen Fällen constatieren, wo der Spermakern bis nach erfolgter voller Umdrehung seine charakteristische Kegelform beibehält. In anderen Fällen quillt er schon während der Drehung auf zu einem meist länglich ellipsoiden von einem kleinen Flüssigkeitshof umgebenen körnig aussehenden Körper, an dessen einem Längsende das Centrosoma liegt. In diesem Stadium ist dann die Entscheidung, ob das Centrosom dem früheren vorderen oder hinteren Kernende anliegt, nicht mehr möglich; ja es können sogar einige stärkere Strahlen, die gegen den Spermakern hinziehen und wahrscheinlich die Aufgabe haben, denselben bei der centropetalen Wanderung des Centrosoma nachzuschleppen, leicht den Eindruck hervorrufen, als handle es sich hier um die frühere Spitze des Kopfes.

Bilder, wie *Fol* eines in Fig. 2 gibt, habe ich niemals gesehen. Dieses Bild und auch alle folgenden erwecken die Vermutung, dass die Conservierung seiner Präparate eine ungenügende gewesen sein muss. Mag auch das der Natur sehr wenig entsprechende Aussehen seiner Abbildungen zum Teil schlechter Zeichnung und der Rücksichtnahme auf das mangelhafte Reproduktionsverfahren zuzurechnen sein, so lässt doch das vollkommene Fehlen der Spermastrahlung auf Stadien (Fig. 2 u. 3 von *Fol*), wo dieselbe an lebenden und gut conservierten Eiern auf's Deutlichste erkennbar ist, nur auf einen mangelhaften Erhaltungszustand schliessen.

Das nächste Bild *Fol's* (Fig. 4), einem Stadium von 25 Minuten nach der Besamung entsprechend, zeigt den Spermakern in der Nähe des Eikerns angekommen; dem Spermocentre oppo-

niert findet sich am Eikern das Ovocentre, Kerne und Centrosomen liegen in einem weiten hellen Raum, von dem aus Strahlen, die auf den Eimittelpunkt centriert sind, in das körnige Plasma ausstrahlen. Wenn ich von dem „Ovocentre“, das ja meiner Beobachtung entgangen sein könnte, einstweilen absehe, so muss ich auch hier wieder behaupten: ein solcher Zustand existiert nicht im Seeigel-Ei. Zwar sieht man wohl im Leben einen helleren Hof im Umkreis der Kerne, allein dieser rührt nur daher, dass die hier angehäufte Substanz von den stärker lichtbrechenden Dotterkörnern relativ frei ist. Am gut conservierten Ei fehlt ein solcher Hof; bis an die Kerne heran reicht das körnige, von den Radien durchsetzte Protoplasma. Vollständig unrichtig ist es ferner, wenn *Fol* die Strahlen in allseitiger gleichmässiger Entwicklung gegen den Eikern gerichtet sein lässt. Strahlencentrum ist vielmehr nach wie vor ausschliesslich das Sperma-Centrosoma, hier laufen alle Strahlen zusammen, in dieser Sonne mehr oder weniger excentrisch liegt der Eikern.

Auch die Beschreibung, die *Fol* von der Vereinigung der beiden Kerne und von dem Verhalten des Spermocentre bei diesem Vorgang gibt, weicht durchaus von meinen Erfahrungen ab. *Fol* vergleicht den Spermakern einem Luftballon, der mit seiner Gondel — dem Centrosoma — voraus sich auf die Erde — den Eikern — niedersenkt. Dann soll der Kern zur Seite weichen und mit dem Eikern verschmelzen; das Sperma-Centrosoma liegt nun dem ersten Furchungskern an. Nach meinen Beobachtungen geht der Vereinigung der beiden Kerne die Teilung des Sperma-Centrosoma voraus. Schon wenn der Spermakern noch um seinen eigenen Durchmesser vom Eikern absteht, sieht man die Stelle, in welcher die Strahlen sich vereinigen, zu einer bisquitförmigen Figur gestreckt, deren Längsachse auf der Verbindungslinie der beiden Kerne senkrecht steht. Die Strahlen convergieren hauptsächlich nach den angeschwollenen Enden der Hantel, einzelne mehr verschwommene und unregelmässige aber treffen auch auf das Verbindungsstück. Es ist dies der Beginn jenes Stadiums der „Strahlenverwirrung“, wie ich es früher nach Beobachtungen an lebenden Eiern beschrieben habe. Nur in einzelnen Fällen konnte ich in jedem der beiden neuen Strahlenmittelpunkte ein kleines intensiv schwarzes Körperchen, wohl die

beiden Teilstücke des Sperma-Centrosoma wahrnehmen. Während nun die Verbindungsbrücke zwischen den beiden neuen Radiensystemen schwächer wird, rückt der Spermakern an den Eikern heran und tritt schliesslich, zwischen den beiden Centren hindurchwandernd, mit diesem in Verbindung¹⁾.

Die beiden Strahlencentra schieben sich nun dem ersten Furchungskern entlang auseinander, bis sie an entgegengesetzte Seiten desselben zu liegen kommen. Schon an Eiern, die 30 Minuten nach der Besamung abgetötet sind, können sie hier angelangt sein. Distinkte Centrosomen darin nachzuweisen, war mir jedoch auf diesem Stadium nicht mehr möglich. Die gewöhnliche Stellung der Centren zum Furchungskern ist die, dass die der Kernmembran angeschmiegtten Spermachromosomen die Mitte zwischen beiden einnehmen. Dies erklärt sich leicht aus dem Vorausgehenden. Doch trifft man auch nicht selten andere Lagebeziehungen; es kann, um nur den extremsten Fall zu nennen, das eine Centrum dem Sperma-Anteil des Furchungskerns anliegen, das andere auf der entgegengesetzten Seite.

Die beiden Körperchen, welche *Fol* in Fig. 5 abbildet, und welche das Ovo- und Spermocentre, beide noch ungeteilt, darstellen sollen, könnten sonach, auch der Zeit nach, die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma sein. Nur wäre auch unter dieser Voraussetzung das Bild insofern wieder unrichtig, als es eine gleichmässige Strahlensonne im Umkreis des Furchungskernes aufweist, während die Strahlen thatsächlich auf die beiden Kernpole centriert sind und bis an dieselben heranreichen.

Mit dem oben genannten Stadium sind meiner Meinung nach die definitiven Pole der ersten Furchungsspindel hergestellt, es folgt nun jene 30–35 Minuten währende Periode, in der die Strahlung zunächst an Intensität sehr stark abnimmt, bis sie schliesslich, wenn der Kern mit seiner Vorbereitung zur Teilung fertig geworden ist, von neuem wieder mächtig wird, worauf in bekannter Weise die karyokinetische Figur entsteht.

¹⁾ Ich mache darauf aufmerksam, dass die Bilder, unter denen sich dieser Prozess vollzieht, sich schon bei *O.* und *R. Hertwig* (34) auf Tafel VI in Fig. 13a, b dargestellt finden. Auch Fig. 12 gehört hieher; nur ist hier das Centrosoma vom Spermakern vorzeitig abgerückt, hat sich dem Eikern angeschmiegt und hier geteilt: ein etwas abnormer Fall, der an die von mir beschriebene „partielle Befruchtung“ (9) erinnert.

In diese Zeit relativer Ruhe fällt nach *Fol* der wichtige Prozess der Centren-Quadrille. Ei- und Sperma-Centrosoma teilen sich und gruppieren sich um zu zwei neuen Centren, die nun erst die Pole der Furchungsspindel darstellen.

Diesen Vorgang illustriert *Fol* durch 3 Bilder: Fig. 6, 7 und 8, die ich nun mit meinen gleichalterigen zusammenstellen und auf ihren Wert prüfen will. Das wichtigste und beweisendste Bild *Fol*'s ist meiner Meinung nach das der Fig. 6, das die beiden Centrosomen gerade in Teilung auf dem Hantelstadium zeigt. Dieses Bild findet sich nach *Fol* noch etwa 40–45 Minuten nach der Besamung. Ich habe gegen dasselbe zwei Einwände zu erheben; einmal den gleichen, den ich schon gegen die vorhergehenden Bilder namhaft gemacht habe, dass nämlich eine allseitige auf den Eimittelpunkt centrierte Strahlung, wie sie *Fol* zeichnet, nicht existiert. Man kann wohl Schnitte bekommen, wo alle Strahlen auf die Mitte des ersten Furchungskernes gerichtet zu sein scheinen. Dies tritt ein, wenn die Centren bereits an opponierten Kernpolen liegen und der Schnitt den Kern nach dem zugehörigen Aequator durchschnitten hat. Dann projizieren sich die von den Polen gegen den Aequator ausstrahlenden Fädchen so, dass sie das Kernzentrum zum Mittelpunkt zu haben scheinen. Aber es ist klar, dass ein solcher Schnitt keine Centrosomen enthalten kann, und die *Fol*'schen hantelförmigen Körperchen könnten also nur zufällige bedeutungslose Strukturen sein. Sieht man aber auch davon ab, so ist das Bild trotzdem mit meinen Resultaten durchaus nicht in Uebereinstimmung zu bringen. Denn, wie oben berichtet, teilt sich das Sperma-Centrosoma schon 20–25 Minuten nach der Besamung, vor der Entstehung des ersten Furchungskerns; 30–35 Minuten nach der Besamung findet man seine Abkömmlinge bereits an entgegengesetzten Seiten des Furchungskerns. Das Ding also, was *Fol* auf einem Stadium von 40–45 Minuten als sich teilendes Sperma-Centrosoma abbildet, kann unmöglich ein solches sein, und damit verlieren natürlich auch die Angaben über das „Ovocentre“ jeglichen Anspruch, als sicher gestellte Thatsachen betrachtet zu werden.

Ich könnte daraufhin wohl den Wert der folgenden Figuren *Fol*'s ununtersucht lassen. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass Fig. 7, welches die Quadrille gerade in einem

mittleren Stadium darstellen soll, vielleicht von einem disperm befruchteten Ei stammen könnte, in welchem Fall ja bekanntlich 4 zu den Ecken eines Quadrats oder Tetraeders um den Kern gruppierte Centrosomen auftreten. Ich setze diese Vermutung hieher, weil sich *Fol*, seiner eigenen Angabe nach, gegen Täuschungen, die durch Eindringen mehrerer Spermatozoen entstehen können, gar nicht zu schützen wusste, obgleich es meiner Meinung nach sehr leicht ist, solche Täuschungen auszuschliessen. Man braucht nur dafür Sorge zu tragen, dass man alle Schnitte, in die ein Ei zerlegt worden ist, neben einander hat, um an der Zahl der Spermakerne, die ja auf dem in Rede stehenden Stadium auch in dem einheitlichen Furchungskern noch nachweisbar sind, feststellen zu können, ob eine normale Befruchtung stattgefunden hat oder nicht. *Fol* dagegen gibt ausdrücklich an, dass er an seinen Schnitten durchaus nicht sagen könne, ob er einen normalen oder abnormen Fall vor sich hat und dass bei der Entscheidung hierüber die relative Häufigkeit der Bilder in einem Präparat sein einziger Führer sei.

Ehe ich nun auf die letzten Abbildungen *Fol*'s eingehe, möchte ich zuvor meine eigenen Erfahrungen über diese letzte, der Spindelbildung vorangehende Entwicklungsperiode mitteilen. Ich habe oben erwähnt, dass ich die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma von dem Stadium an, wo sie auseinandergerückt waren, nicht mehr nachweisen konnte. Ich vermochte die Centren nur noch durch die Richtung der Radien zu bestimmen, die jederseits in eine ziemlich dichte, daher stark färbbare granulirte Masse zusammenlaufen. Die Centrosomen selbst müssen, nach der Richtung der Strahlen zu urteilen, der Kernmembran sehr nahe anliegen. Hiedurch sowohl, wie auch durch reichlich vorhandene intensiv schwarz gefärbte Körnchen wird es — wenigstens an meinen Präparaten — unmöglich, sie zu bestimmen, wenn man wohl auch manchmal geneigt wäre, ein günstig gelegenes Korn dafür anzusprechen. Wenn nun, ungefähr eine Stunde nach der Besamung, die Strahlung wieder mächtig zu werden anfängt, ist das Bild ein ganz anderes als vorher. Die beiden Strahlensonnen, die, wie *Fol* schon richtig bemerkt hat, nun ein ganz anderes, viel regelmässigeres Gepräge aufweisen, als die früheren Radiensysteme, lassen in ihrem Centrum grosse kugelige Centrosomen erkennen, relativ grösser noch als diejenigen, welche in meinen Zeichnungen Fig. 40–42 des Ascaris-Eies zu

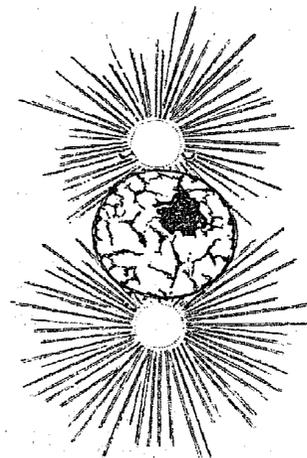
sehen sind, und ungefähr den Raum einnehmend, den *Fol* in Fig. 10 als leeren Fleck zeichnet. Nur sind dieselben vollkommen kugelig. Gegen die umgebende Zone, aus welcher die Strahlen entspringen, sind die Centrosomen nur schwach abgegrenzt und auch in ihrem Gefüge und ihrer Färbbarkeit nur wenig unterschieden. Sehr deutlich treten sie nur dann hervor, wenn sie, wie es an sehr vielen meiner Eisen-Haematoxylin-Präparate, besonders von der fertigen Spindel, der Fall ist, dicht von schwarzen Körnchen und Fädchen durchsetzt sind, die sich in ihrer Anordnung am ehesten mit einem Kerngerüst vergleichen lassen. Die gewaltige Grössenzunahme der Centrosomen, die sich aus dem Gesagten ergibt, stimmt auffallend mit meinen früheren Beobachtungen an *Ascaris megaloccephala* überein. Man vergleiche z. B. Fig. 34 mit Fig. 41 auf Tafel II in Heft 2 der „Zellenstudien“.

Ich kann demnach die beiden winzigen Körperchen, die *Fol* in Fig. 10 als Centrosomen der ersten Furchungsspindel abbildet, nicht als solche gelten lassen, sondern nur als Centrosomen-Einschlüsse, denen ich übrigens auch nicht den Wert von constanten Bildungen zuschreiben kann. Mir wenigstens sind Bilder, wo das grosse blasse Centrosoma ein einziges centrales Korn enthält, nicht begegnet. Die oben erwähnten intensiv färbaren körnig-fädigen Einschlüsse mögen wohl einmal so schwach entwickelt sein, dass nur einige wenige oder vielleicht gar nur ein einziges existiert, aber in ihrer ganz variablen Lage und Zahl und besonders im Vergleich mit jenen Bildern, wo sie ganz fehlen oder umgekehrt das ganze Centrosom durchsetzen, kann ich sie nur als nebensächliche Strukturen anerkennen.

Das Gleiche gilt für *Fol's* Fig. 9, in welcher die noch unverschmolzenen männlichen und weiblichen Halb-Centren eines jeden Poles dargestellt sein sollen. Ich will natürlich nicht in Abrede stellen, dass einmal Schnitte vorkommen können, auf denen man in dem grossen kugeligen Centrosoma, das übrigens nie die Abplattung des von *Fol* gezeichneten hellen Fleckes besitzt¹⁾, zwei solche Körperchen vorfindet; allein constante Bildungen sind sie jedenfalls nicht.

¹⁾ Eine solche Abplattung tritt erst während der Metakinese ein, und es wäre nach der ziemlich deutlich zweireihigen Anordnung der sehr schlecht gezeichneten Chromosomen in *Fol's* Fig. 9 gar nicht unmöglich, dass dieses angeblich der fertigen Spindel vorausgehende Stadium der Metakinese angehört.

Ich möchte schliesslich noch erwähnen, dass ich einige Präparate besitze, an denen ich einem Beschauer, der genügend guten Willen mitbringt, die Centren-Quadrille demonstrieren könnte, und zwar speziell ein Stadium zwischen den *Fol's*chen Fig. 7 und 8, jedoch mehr der letzteren Figur entsprechend.



Ein solches Präparat ist in nebenstehender Figur wiedergegeben. Man sieht einen Durchschnitt durch den ersten Furchungskern und in diesem noch die dicht zusammengedrängten Sperma-Chromosomen. An gegenüberliegenden Seiten des Kerns finden sich die späteren Spindelpole in Gestalt schwer abzugrenzender blasser Kugeln von bereits schön ausgebildeter Strahlensonne umgeben. Da, wo die Strahlen entspringen, zeigt jedes System ziemlich symmetrisch in entsprechenden Abständen von der Kernmembran intensiv schwarze Körnchen, bezw. Körnchengruppen, die nach Lage, Grösse und auch in ihrer Form

wohl den *Fol's*chen Halb-Centren entsprechen könnten, wenigstens an dem oberen Pol. An der rechten Seite dieses Poles sieht man 2 Körnchen, die durch ein dünnes gebogenes Verbindungsstück zu einer Art Hantel vereinigt sind. Auch *Fol* beschreibt seine Halb-Centren als gekrümmte Stäbchen, die hantelförmig abgeteilt sein können. Auf der linken Seite des oberen Poles ist das Bild ähnlich; man erkennt ein gekrümmtes Stäbchen, das nicht genau in der Ebene des Schnittes liegt, und mit diesem ist durch ein sehr feines schwarzes Fädchen ein ganz kleines Körnchen verbunden. Ich habe nun gerade dieses Präparat ausgewählt, weil es mit der anscheinenden Regelmässigkeit an dem eben betrachteten Pol eine ganz regellose Anordnung der Körnchen an dem anderen verbindet. Hier fällt vor allem rechts ein langes stabförmiges Stück auf, links liegen drei grössere wohl kugelige Körnchen, neben diesen noch ein kleineres, und solche nicht genauer in ihrer Form zu bestimmende sind auch der Kernmembran angeschmiegt.

Dass dies nun nur nebensächliche Dinge und jedenfalls keine Centrosomen sind, dürfte erstens schon aus dieser ge-

naueren Analyse hervorgehen. Dazu kommt noch, dass es sich durchaus nicht etwa um jederzeit zwei symmetrisch gelagerte Gruppen von Körnchen handelt, wie es auf einem dünnen Schnitt aussehen kann, vielmehr ist der Pol in dem bezeichneten Bereich von einem ganzen Kranz solcher Bildungen in der variabelsten Weise umstellt. Endlich aber sind diese Körnchen ja gar keine „Centren“, sie bilden gar nicht das Centrum der Strahlung, sondern dieses wird von einem grossen blassen kugeligen Körper gebildet, der eben das Centrosoma sein muss.

Ich glaube auf Grund dieser Ergebnisse zu dem Schluss berechtigt zu sein, dass die *Fol*'sche „Quadrille“ ein Irrtum war, der auf ungenügende Conservierung der Präparate und auf unrichtige Schätzung zufälliger Strukturen zurückzuführen sein dürfte. Man wird diesem Urteil vielleicht die Bestimmtheit der *Fol*'schen Beschreibung und vor allem die Klarheit seiner Zeichnungen entgegenhalten. Dazu möchte ich bemerken, dass mir an *Fol*'s Darstellung nunmehr Einiges auffällt, wonach mir die Sicherheit, mit der seine Resultate, wenn man sie zum ersten Male liest, gewonnen zu sein scheinen, doch nicht mehr so gross vorkommt. Wenn die *Fol*'schen Centrosomen regelmässige Bildungen wären, die in bestimmter Zahl vorhanden in jedem Stadium die ihnen zugeschriebene gesetzmässige Lage besässen und so schön isoliert in einer hellen Zone lägen, dann müssten sie sich mit unseren Schneide- und Färbemitteln an jedem Präparat und bei jeder Schnittrichtung nachweisen lassen. Das ist jedoch, wie *Fol* hervorhebt, nicht der Fall; es waren vielmehr besonders ausgewählte Präparate, auf die er seine Beschreibung gründete, und ich glaube nun eben, es waren solche, wo zufällige Körnchen gerade die theoretisch postulierte Lage aufwiesen. Sodann findet *Fol* manchmal anstatt der 4 Halb-Centren 8, die selbst schon wieder hantelförmig gegliedert sein können. *Fol* meint, dass solche Fälle auf Polyspermie zurückzuführen seien, und es ist klar: nach seiner Darstellung der normalen Prozesse müssten in einem Fall mit 8 Halb-Centren 3 Spermatozoën in Aktion getreten sein; 6 Halb-Centren würden von den Spermaköpfen, die beiden übrigen aus dem Ei stammen. Nun ist ja auf einem Stadium, wie es hier in Betracht kommt, nichts leichter als einem Ei noch anzusehen, wie viele Spermakerne vorhanden, bezw. mit dem Eikern verschmolzen sind, und nichts könnte einem Forscher erwünschter sein, als solche Fälle zu

besitzen, die das schönste Zeugnis für die Richtigkeit des beim normalen Verlauf Gesehenen liefern müssten. *Fol* dagegen hat, wie er angibt, derartige Abnormitäten absichtlich bei Seite geschoben. Er berichtet schliesslich noch, dass er einmal in einem Pol einer in Entstehung begriffenen normalen zweipoligen Furchungsspindel statt zweier vier Centrosomen gefunden habe und dass er diesen Fall auf einen jener erwähnten mit 8 Halbcentren glaube zurückführen zu müssen. Da er nun aber die 8 Halbcentren durch Polyspermie erklärt und da in allen Fällen von Polyspermie Teilungsfiguren mit mindestens vier Polen entstehen, so liegt hier ein Widerspruch, der bei einem Forscher wie *Fol* kaum zu begreifen ist. Und die vier Centren im Pol eines Amphiasters bleiben also als gänzlich unerklärt bestehen, — oder sie zeigen eben schon, wie ich glaube, dass diese angeblichen Centrosomen ganz variable und gleichgültige Dinge sind.

Wende ich mich nun von dieser speziellen Beurteilung der *Fol*'schen Abhandlung zu einer allgemeinen Betrachtung des Problems und der über dasselbe beigebrachten Thatsachen, so ist vor allem hervorzuheben, dass, ausser *Fol* für das Seeigel-Ei, noch zwei andere Autoren eine Centren-Quadrille beschrieben haben, *Guignard* (27) für Pflanzen, *Conklin* (19) für *Crepidula*, eine Schnecke aus der Ordnung der Prosobranchia. So stehen wir also vor dem sonderbaren Sachverhalt, dass zweimal für ganz verschiedene Organismen ein Vorgang beschrieben ist, der für das Objekt, an welchem er angeblich entdeckt wurde, nicht gelten soll. Unmöglich ist dies ja keineswegs, und neue Untersuchungen werden hierüber Licht bringen. Doch dürfte schon jetzt eine etwas eingehendere Erörterung der ganzen Frage nicht ohne Nutzen sein.

Zunächst betone ich, dass, wenn ich auch nicht im Stande war, im reifen Seeigel-Ei von einem Ei-Centrosoma etwas nachzuweisen, ich damit durchaus nicht das Fehlen eines solchen behaupten will. Im Gegenteil: die experimentellen Untersuchungen von *O.* und *R. Hertwig* (34), besonders aber die Versuche von *R. Hertwig* (35) über Einwirkung von Strychnin auf unbe-

fruchtete Eier, wodurch dieser Forscher einen mehr oder minder vollkommenen Teilungsvorgang auslösen konnte, scheinen mir den Beweis zu liefern, dass das Centrosoma, welches dem Ei von der zweiten Richtungsspindel her zukommt, für's Erste bestehen bleibt und, wenn auch nur unter abnormen Bedingungen zu einer gewissen Thätigkeit gebracht werden kann. Freilich machen die Versuche *R. Hertwig's* den Eindruck, als handle es sich dabei nur um die letzte Kraftanstrengung eines dem Untergang verfallenen Organs. In dieser Hinsicht sind besonders die Variationen, die die *Hertwig'schen* Versuche ergaben, von Interesse; in gewissen Fällen kam es zu einer Zweiteilung des Eies, in anderen nur zu einer Kernteilung, in wieder anderen nicht einmal zu dieser. Diese allmählichen Abstufungen, die auf eine verschieden starke Kraft des Centrosoma deuten, möchte ich so erklären, dass dieses Organ des Eies in einer allmählichen Degeneration begriffen ist, die vermutlich umso weiter vorgeschritten ist, eine je längere Zeit schon seit der Richtungskörperbildung verflossen ist. Es wäre von Wichtigkeit, die *Hertwig'schen* Versuche mit Rücksicht auf diesen Punkt zu wiederholen, indem man die Eier verschiedene Zeit über im Wasser liegen lässt und dann erst der Strychninwirkung aussetzt.

Immerhin muss auf grund dieser Thatfachen und besonders nach den Angaben, die *Guignard* und *Conklin* für andere Objekte gemacht haben, die Möglichkeit offen gehalten werden, dass auch im Seeigel-Ei dieses Ei-Centrosoma in einer mit meinen Hilfsmitteln nicht erkennbaren Weise an dem Aufbau der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel Anteil nimmt, und wenn ich für meine Person eine solche Beteiligung für höchst unwahrscheinlich, ja ich möchte geradezu sagen, für ausgeschlossen halte, so bestimmt mich dazu neben dem negativen Ergebnis meiner Untersuchungen noch eine Anzahl anderer Gründe, die ich im Folgenden zusammenstellen will.

Nach den 3 Autoren, welche Ei- und Sperma-Centrosoma als gleichwertig sich an dem Aufbau der karyokinetischen Figur beteiligen lassen (*Fol*, *Guignard* und *Conklin*) geschieht dies in der Form der sog. Quadrille. Es ist meines Wissens noch nirgends darauf aufmerksam gemacht worden, was dieser Vorgang für complicierte Kräftewirkungen voraussetzt und wie sinnlos diese Complication eigentlich ist. Der Effekt ist ein äusserst einfacher: die Polkörperchen der ersten Spindel sind

aus männlicher und weiblicher Centrosomensubstanz combinirt. Was möchte, um diesen Zustand zu erreichen, naturgemässer scheinen, als dass das Ei- und Sperma-Centrosoma sich direkt vereinigen und dass dann dieses Verschmelzungsprodukt sich teilt? Eine einfache anziehende Wirkung irgend welcher Art oder eine Kraft, welche die beiden Centrosomen auf den gleichen Punkt der Zelle zusammentreibt, und im Uebrigen die bei jeder Zellteilung wirksamen Kräfte würden genügen, um dies zu erreichen. Statt dessen sollen sich, wenigstens nach *Fol* und *Conklin*, die beiden Centrosomen zunächst an entgegengesetzter Seite des Kerns oder der Kerne einstellen. Nach *Fol's* Darstellung könnte man glauben, diese gesetzmässige Anfangsstellung werde durch gewisse „organische Achsen“ des Eies und die Orientierung des Spermakopfes zu diesen bedingt. Das ist jedoch keineswegs der Fall. Ich habe darauf schon früher (13) in Kürze aufmerksam gemacht; jetzt steht mir ein Präparat zur Verfügung, welches in dieser Frage von besonderer Wichtigkeit ist. Es handelt sich um ein Seeigel-Ei, das schon während der Richtungskörperbildung befruchtet worden war. Die Orientierung des Eies beim Schneiden war eine so glückliche, dass der Schnitt, welcher das Ei nach dem grössten Kreis getroffen hat, den ersten Richtungskörper enthält, sodann die zweite Richtungsspindel der Länge nach getroffen, nahezu radial gestellt, und in dem gleichen Durchmesser auf der entgegengesetzten Seite den fast völlig gedrehten Spermakern noch kegelförmig, also mit der Basis nach Innen gerichtet und davor das Sperma-Centrosoma von deutlicher Strahlensonne umgeben. Hier müssten also im weiteren Verlauf Ei- und Sperma-Centrosoma gerade auf einander stossen und wenn sie sich daraufhin doch noch an entgegengesetzten Seiten des Kerns aufstellen sollen, so müssten besondere Kräfte da sein, die dies bewirken. Auch bei *Crepidula* treffen nach *Conklin* die beiden Strahlensysteme zuerst auf einander, um sich dann wieder von einander zu entfernen.

Viel compliciertere Mechanismen erfordert nun der weitere Verlauf: Ei- und Sperma-Centrosoma sollen sich teilen und je ein männliches und ein weibliches Halbcentrum mit einander verschmelzen. Dieser Vorgang spielt sich nach *Fol* und *Conklin* in einer Ebene ab; in dieser Ebene teilen sich die Centrosomen, in dieser Ebene wandern sie und treffen sie sich. Was müssten

in dem allseitig gleichwertig strukturierten Seeigel-Ei für Kräfte bestehen, um dieses Spiel, dieses Fliehen und Treffen in einer Ebene zu bewirken?

Man hat, wie mir scheint, die Centren-Quadrille *Fol*'s besonders deshalb so freudig begrüsst, weil sie das Verhalten der Centrosomen in fast völlige Parallele setzt mit dem der Chromosomen. Wie hier männliche und weibliche Elemente selbständig bleiben, sich teilen und in ihren Hälften auf zwei Pole verteilt werden, so sollte es nach *Fol* nun auch für die Centrosomen von Ei- und Samenzelle sein. Allein es besteht hier der wichtige Unterschied, dass wir für die Chromosomen genau die Mittel kennen, durch die ihre Hälften jene gesetzmässige Verteilung erleiden, wogegen es für die Centrosomen vorläufig gänzlich unerklärt bliebe, wie sie, die späteren Centren des die Chromosomen bewegenden Apparates, zuerst selbst zu einer ganz gleichen Bewegung gebracht werden sollen.

Viel energischer aber als diese allgemeinen Erwägungen spricht gegen eine Aktivität des Ei-Centrosoma, wenigstens im Seeigel-Ei, eine andere Art der Betrachtung. Ich bemerke, dass ich mich hiebei, wie bisher, immer noch auf den Standpunkt stelle, dass zwar die *Fol*'schen Angaben durch meine oben mitgeteilten Untersuchungen widerlegt sind, dass aber eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Constituierung der Polkörperchen in irgend einer anderen Weise doch noch nicht ausgeschlossen werden darf. Zunächst ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass vielleicht Ei- und Sperma-Centrosoma direkt verschmelzen könnten. Die oben mitgeteilten Thatsachen nötigen jedoch, diesen Gedanken sofort wieder aufzugeben. Abgesehen davon, dass das Sperma-Centrosoma von jeder Seite herkommen kann und also im Allgemeinen nicht auf die Stelle treffen wird, wo das Ei-Centrosoma dem Eikern anliegt, teilt es sich ja schon, wenn es vom Eikern noch ziemlich weit absteht, und also jedenfalls früher als es mit dem Ei-Centrosoma verschmolzen sein könnte. Es bleibt hier also doch nur noch übrig, dass sich das Ei-Centrosoma selbständig teilt und dass dann in ähnlicher Weise, wie *Fol* es sich dachte, erst die Abkömmlinge von beiden sich paarweise vereinigen. Hier frage ich aber: warum sollte man denn davon nichts sehen? Wenn die Teilung des Sperma-Centrosoma und die Wanderung seiner Teilstücke mit

grösserer oder geringerer Deutlichkeit an jedem Präparat zu sehen oder wenigstens aus der Stellung der Radiensysteme zu erschliessen ist, warum sieht man nichts von dem Ei-Centrosoma oder von seinen Wirkungen, wenn dieses sich ganz gleichartig verhalten soll? Wo zwei durch Teilung entstandene Centrosomen auseinanderrücken, da scheint dies fast überall unter Entwicklung auf dieselben centrierter Radiensysteme oder wenigstens eines spezifischen Substanzhofes zu geschehen, den ich *Archoplasma* genannt habe. Bei der Teilung des Sperma-Centrosoma im Ei verhält es sich ja gleichfalls so. Warum sollten diese Erscheinungen am Ei-Centrosoma fehlen? Zum mindesten also kann von einer Gleichwertigkeit des Ei- mit dem Sperma-Centrosoma nicht im Entferntesten die Rede sein.

Die Richtigkeit dieses letzteren Satzes erhellt aber am allerbesten aus den Erscheinungen der Polyspermie, die mir, wie ich schon öfter betont habe, für diese Frage den Wert höchst wertvoller Experimente zu besitzen scheinen. *Fol* hat die Teilstücke des Sperma-Centrosoma wie die des Ei-Centrosoma als „Halb-Centren“ bezeichnet, weil jedes einer Ergänzung bedürftig sei, um zu einem Spindelpolkörperchen zu werden. Die Polyspermie zeigt nun aber für die Abkömmlinge der Sperma-Centrosomen, dass sie durchaus keiner Ergänzung bedürfen, um Spindelpole darzustellen. Jede Hälfte eines jeden Sperma-Centrosoma wird unter allen Umständen zu einem Polkörperchen, es mögen so viele Spermatozoen eingedrungen sein, als wollen. Obgleich in allen Fällen von Polyspermie nur zwei Pole durch die hypothetischen Teilstücke des Ei-Centrosoma „ergänzt“ sein könnten, verhalten sich keineswegs zwei der vorhandenen Pole verschieden von den anderen, etwa „stärker“ in irgend einer Hinsicht, sondern eines genau wie das andere. Obgleich die einzelnen angeblichen Sperma-Halb-Centren Gelegenheit hätten, sich unter einander dadurch, dass sie paarweise verschmelzen, zu ergänzen, bleibt doch ein jedes selbständig und bildet für sich seinen Pol.

Endlich habe ich schon früher (10) dadurch, dass ich isolierte Eibruchsstücke, denen mit dem Kern auch das Centrosoma gefehlt haben muss, bei monospermer Befruchtung zu normalen Larven aufzuchten konnte, den Beweis geliefert, dass das Ei-

Centrosoma zu einer normalen Entwicklung jedenfalls nicht notwendig ist.¹⁾

Fasse ich alles dies zusammen, so sehe ich mich genötigt, auf meinem alten Standpunkt vom Jahre 1887 zu verharren: das Centrosoma des Seeigel-Eies ist ein dem Untergang bestimmtes Organ, welches bei der Entwicklung gar keine Rolle spielt.

Es erübrigt nun noch, die Erfahrungen an anderen Eiern — abgesehen von den Resultaten *Guignard's* und *Conklin's* — in Kürze zu überblicken. Als ich im Jahre 1887 den Satz: die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel stammen vom Spermatozoon ab, als Gesetz von allgemeiner Gültigkeit glaubte aufstellen zu dürfen, waren mir hierfür neben den Verhältnissen des Seeigel-Eies vor allem die Beobachtungen massgebend, die ich bei der Befruchtung des Eies von *Ascaris megaloccephala* gemacht hatte. Auch für dieses Ei konnte ich es zum mindesten höchst wahrscheinlich machen, dass der obige Satz zu Recht besteht, und zwar konnte dies in diesem Fall auch daraus geschlossen werden, dass das reife Ei bei seiner Entstehung (Bildung des zweiten Richtungkörpers) gar kein Centrosoma erhält. Ich habe seither über dieses Objekt keine neuen Erfahrungen gesammelt; nur ein abnormes Ei ist mir inzwischen zu Gesicht gekommen, welches die alte Auffassung vollkommen bestätigt. Das fragliche Ei von der Varietät univalens war auf dem Stadium abgetötet worden, wo die für die erste Furchungsspindel vorbereiteten Chromosomen frei im Protoplasma liegen; es fiel mir dadurch auf, dass es anstatt zweier vier Schleifen enthält. Diese Ueberzahl konnte auf Polyspermie oder auf Unregelmässigkeiten bei der Richtungkörperbildung beruhen. Ich suchte also zunächst nach

¹⁾ Es ist neuerdings die Meinung ausgesprochen worden, als hätte ich die normale Entwicklung kernloser mit Sperma der gleichen Art befruchteter Eibruchstücke nur erschlossen. Genaue Lektüre meines Aufsatzes wird erkennen lassen, dass es sich hier um eine mit vollster Sicherheit konstatierte Thatsache handelt. Ich werde übrigens demnächst mit spezieller Rücksicht auf *Seeliger's* soeben erschienenen Aufsatz, eine genaue Darstellung meiner Befunde veröffentlichen.

den Richtungskörpern. Es zeigte sich aber, dass gar keine gebildet worden sind, es müssen also sämtliche sonst in den Richtungskörpern enthaltenen Chromosomen im Ei vorzufinden sein, d. h. ausser dem normalen Ei- und Sperma-Chromosoma noch drei, in Summa also fünf. Nun sind es aber nur vier, was nicht anders erklärt werden kann, als dass in dieses Ei gar kein Spermatozoon eingedrungen war. Höchst wahrscheinlich stehen diese beiden Erscheinungen: Mangel des Spermatozoon und Zurückhaltung der Richtungkörper im Ei in ursächlichem Zusammenhang; wissen wir doch für parthenogenetische Eier, dass hier nur ein Richtungkörper gebildet wird. Das für unsere Frage Interessante aber ist an diesem Ei: es enthält keine Centrosomen. Alle normalen Eier des gleichen Stadiums besitzen ihre beiden Archoplasmakugeln mit deutlichen Centrosomen, in dem fraglichen Ei ist keine Spur von diesen Dingen zu erkennen und dieser Mangel kann nur aus dem Fehlen des Spermatozoon erklärt werden.

Von den übrigen Arbeiten, welche sich auf diese Frage beziehen, möchte ich nur diejenigen kurz erwähnen, welche nach der Mitteilung *Fol's* und unter Berücksichtigung derselben erschienen sind. Alle diese Arbeiten, mit Ausnahme derer von *Guignard* und *Conklin*, sprechen mit grösserer oder geringerer Sicherheit dafür, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich vom Spermatozoon stammen. Vor allem sind hier die ausgezeichneten Erfahrungen *Vejdovsky's* an Anneliden-Eiern zu nennen, die zwar schon früher publiciert, aber von ihrem Autor ausdrücklich den *Fol'schen* Angaben gegenüber aufrecht erhalten worden sind (46). — Sodann sind die Untersuchungen von *Boehm* über die Befruchtung des Forellen-Eies (5) anzuführen. Zwar scheint in einer neueren Arbeit über das gleiche Objekt *Blanc* (4) eine Gleichwertigkeit von Ei- und Sperma-Centrosoma im *Fol'schen* Sinne anzunehmen; doch kann ich an seinen Abbildungen durchaus keinen Beweis hierfür erkennen und glaube nicht, dass dieselben gegenüber den äusserst klaren Bildern *Boehm's* in's Gewicht fallen können. — *Henking*, der sich auf Grund seiner Erfahrungen an Insekten-Eiern früher schon dem von mir vertretenen Standpunkt angeschlossen hatte, nimmt denselben auch wieder in seiner letzten grossen Abhandlung ein (31). — Von besonderem Interesse sind ferner die Resultate von *A. Brauer* über Branchipus (15), indem

hier die späteren Pole der ersten Furchungsspindel ganz ähnlich wie bei den Objekten *Vejdovsky's* bereits an dem vom Eikern noch weit entfernten Spermakern fertig ausgebildet erscheinen. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass einer meiner Schüler, Herr *O. Meyer*, ein gleiches Verhalten kürzlich auch für *Strongylus tetracanthus* mit vollster Sicherheit nachweisen konnte. — Ableitung der beiden Spindelpolkörperchen aus dem Sperma-Centrosoma vertritt ferner *Ch. Julin* für Ascidien-Eier (40), bei denen ich früher schon ein Gleiches glaubte nachweisen zu können (12) und *R. Fick* für das Axolotl-Ei (21).

Endlich erhalten alle diese Angaben eine gewisse Ergänzung durch die Mitteilung von *Balbani* (1), dass im unreifen Ei der Araneiden das Ei-Centrosoma dadurch seine Funktion als Teilungsorgan verliert, dass es sich in den sog. „Dotterkern“ umwandelt. Auch *Flemming* (25) und *Mertens* (42)¹⁾ haben sich schon vorher für andere Eier in ähnlichem Sinn geäußert. Doch sind, wie mir scheint, diese Angaben einstweilen mit Vorsicht aufzunehmen, denn der Beweis, dass das Gebilde, welches zum Dotterkern wird, wirklich ein Centrosoma nebst „Sphaere“ ist, scheint mir nicht streng erbracht zu sein.

¹⁾ Ich citire hier nach *Balbani*, da mir die Abhandlung nicht zugänglich war.

II. Allgemeiner Teil.

An die vorstehende Mitteilung füge ich noch einige allgemeinere Erörterungen an, zu denen mir in erster Linie die kürzlich erschienene Abhandlung von *M. Heidenhain*: „Neue Untersuchungen über die Centralkörper“ Veranlassung gibt. Ein äusserst sorgfältiger von reichlicher Gedankenarbeit zeugender Stil und das hoch zu rühmende Streben nach präzisem Ausdruck und scharfer Begriffsformulierung zeichnen dieses umfangreiche Werk vor allem aus; der Autor hat in demselben die Kenntnis gewisser Zellstrukturen durch bewundernswerte Sorgfalt mikroskopischer Feinarbeit sowie durch Ausbildung eines höchst wertvollen technischen Verfahrens in erfreulichster Weise gefördert; dazu gibt er eine Fülle theoretischer Betrachtungen über die interessantesten cellulären Probleme. Alles dies macht die Abhandlung zu einer aussergewöhnlichen Erscheinung der cytologischen Literatur und sichert ihr weitgehende Beachtung. Umso mehr aber, und gerade, weil ich selbst so viel Vortreffliches darin finde, halte ich es für geboten, die Einwendungen, die ich gegen viele Ausführungen *Heidenhain's* zu erheben habe, und die mannichfache Verschiedenheit in der Auffassung prinzipieller Fragen zur Sprache zu bringen. Auch sehe ich mich genötigt, seinen kritischen Bemerkungen über meine Arbeiten in einzelnen Punkten entgegenzutreten.

1. Ueber Natur und Herkunft der Centrosomen.

Ich beginne mit einer jüngst mehrfach besprochenen Frage, bei deren Entscheidung ich mit *Heidenhain* bis zu einem gewissen Punkt in Uebereinstimmung stehe, nämlich, ob die Centro-

somen dem Protoplasma oder dem Kern zuzurechnen seien. Die Frage, obwohl schon früher gelegentlich berührt, wurde erst aktuell durch die ausgezeichnete Arbeit *Brauer's* (15) über die Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*. Denn bis dahin waren Centrosomen nur ausserhalb des Kerns bekannt geworden. Erst *Brauer* zeigte, dass sie in den Spermatozyten von *Ascaris* im Innern der Kernvakuole liegen können, ohne dass dies jedoch immer so ist. Und gerade die Variationen, die er nachweisen konnte: dass in einem Fall die Centrosomen auf einem Stadium noch im Kern liegen, wo sie in einem andern Fall ausserhalb angetroffen werden, ja dass sie sich bei der Varietät *bivalens* überhaupt nie im Kern auffinden lassen, scheinen mir als Resultat seiner Befunde, zusammengehalten mit dem sonst Bekannten, dieses zu ergeben, dass es sich bei jenen Lageverhältnissen um etwas durchaus Gleichgültiges handelt und dass daraus Schlüsse auf die Zugehörigkeit der Centrosomen nicht gezogen werden können. Mit anderen Worten: Die Frage, in dieser Weise angegriffen, ist meiner Meinung nach nichts als eine reine Lokalitätenfrage. Wir können nur sagen: die Centrosomen liegen meist im Protoplasma, sie können aber auch im Kern liegen — weiter nichts. Die Frage, ob Kernbestandteil, ob Protoplasmabestandteil, besteht, wie *Heidenhain* sehr richtig bemerkt, gar nicht zu Recht. Denn eine solche Entscheidung nach der einen oder anderen Seite, wenn sie einen Sinn haben, d. h. als Satz von allgemeiner Gültigkeit aufgestellt werden sollte, könnte doch nur bedeuten: die Centrosomen haben sich ursprünglich aus stets nur im Protoplasma zu findenden, oder aus streng dem Kern reservierten Bestandteilen differenziert. Hierüber aber vermögen wir einstweilen nicht das Allgeringste auszusagen.

Heidenhain führt sehr passend zum Vergleich die Erwägungen an, die *Flemming* über die Herkunft der Spindelfasern, ob aus Kern-, ob aus Zellsubstanz, angestellt hat. Ja, es scheint mir in dieser letzteren Frage nicht nur etwas durchaus Entsprechendes vorzuliegen, sondern ich halte sie sogar mit jener anderen für ganz direkt zusammenhängend, und ich möchte deshalb darauf etwas näher eingehen. Ich finde mich nicht selten unter denjenigen Autoren citiert, die eine ausschliesslich protoplasmatische Herkunft der Spindelfasern vertreten. Nun habe ich zwar für die Furchungsspindel von *Ascaris megalocephala* diesen Ur-

sprung angegeben, dagegen ebenso ausdrücklich für die erste Richtungsspindel des gleichen Tieres, dass sie aus einem achromatischen Gerüst des Kerns entsteht; und ich glaube, wofür ich meine Abbildungen zu vergleichen bitte, das eine ebenso sicher nachgewiesen zu haben, wie das andere. Ich meine deshalb, es sollte der Streit hierüber endlich aufhören und nicht mehr jeder Autor, wenn er an einem bestimmten Objekt die eine Entstehungsart als sicher erweisen kann, nun denken, er habe damit alle anders lautenden Angaben für andere Objekte umgestossen und dürfe seinen Befund als allgemein gültig proklamieren. Die Spindelfasern entstehen eben tatsächlich hier aus Teilen, die im Kern, dort aus Teilen, die im Protoplasma liegen.

Daraus ergibt sich aber, dass die Kerne der Metazoöenzellen durchaus nicht überall gleichwertige Bildungen sind, und dass es, ganz allgemein genommen, unzulässig ist, jeden irgendwo im Kern gefundenen Bestandteil nun als „Kernbestandteil“ auszugeben. Wenn man die Frage aufwirft, welche Bestandteile allen Metazoökernen in gleicher Weise und in allen Phasen ihres Bestehens zukommen, so wüsste ich nichts zu nennen, als die Chromosomen und deren Umwandlungsformen während der Zellenruhe. Die Chromosomen sind vor allem während der karyokinetischen Teilung die einzigen Elemente, die von dem Kern als selbständige Teile übrig bleiben; an ihnen ausschliesslich vollzieht sich der Kernteilungsakt; sie ganz allein sind die Veranlassung zur Entstehung eines neuen Kerns, und jedes Chromosom, es mag an jede beliebige Stelle der Zelle zu liegen kommen, bildet sich hier aus gewissen überall im Protoplasma vorhandenen Substanzen einen „Kern“. So können, meiner Meinung nach, schon Kernsaft und Kernmembran, von denen der erstere der Menge nach weitaus den bedeutendsten Teil eines ruhenden Kerns bildet, nicht als spezifische Kernbestandteile bezeichnet werden; der Kernsaft ist nichts anderes als Zellsaft, die Kernmembran nach allgemeiner Ansicht eine dichtere Rindenschicht des Protoplasmas; und auch das sog. Liningerüst, das übrigens sicher nicht allen Kernen zukommt, scheint sich von gewissen fädigen Bestandteilen des Protoplasmas in keiner Weise zu unterscheiden. So ist für mich — wie ich es früher schon ausgesprochen habe — der „Kern“ einer Metazoönzelle lediglich ein für die Dauer der Zellenruhe von den Chromosomen gebautes

Haus, in welchem sich diese allein spezifischen Kernelemente gegen das gleichartige Substanzengemenge des Protoplasmas abgrenzen. Dass in dieses Haus auch einmal das Centrosom mit hineingeräth und zwar, wie es scheint, gerade in einem Fall, wo auch die Substanz der Spindelfasern, nach meiner Auffassung: ein Teil des Archoplasma, im Kernraum liegt, kann nicht im Mindesten auffällig erscheinen oder gar etwas Besonderes bedeuten. Und sicherlich wäre nicht das Geringste an Einsicht gewonnen, wenn man auf Grund dieser überdies ganz ungewöhnlichen Lagerung eine Kern-Natur der Centrosomen behaupten wollte.

Hier könnte, worin ich *Heidenhain* ganz zustimme, nur ein Weg zu einem Resultat führen, nämlich, dass man festzustellen suchte, in welcher Weise sich alle diese complicierten Bildungen und Vorgänge, wie sie uns in Kern, Centrosom und Karyokinese entgegnetreten, phylogenetisch entwickelt haben. Mir scheint, dass uns zur Lösung dieser Aufgabe, wenn sie überhaupt je gelingen sollte, noch die nötigen Vorbedingungen fehlen; und wenn ich hier das Problem berühre, so geschieht es nur, um mich gegen den Versuch auszusprechen, den *Heidenhain* in dieser Richtung unternommen hat. Er stellt, wie er es in der Ueberschrift zu Capitel XVIII nennt, eine „vergleichend-anatomische Theorie der karyokinetischen Figuren“ auf, deren Inhalt sich kurz dahin zusammenfassen lässt, dass die *Hermann'sche* „Centralspindel“, wie sie sich in manchen Zellteilungsfiguren der Metazoön zeigt, samt den Centrosomen, der Nebenkernspindel der ciliaten Infusorien entspricht, wogegen der Kern der Metazoönzelle dem Hauptkern der Infusorien gleichzusetzen ist.

Ideen, die bis zu einem gewissen Grad hiemit verwandt sind, haben, wenn auch in viel weniger bestimmter Fassung, bereits *Bütschli* (16) und *R. Hertwig* (36) geäußert. Sie haben damit lediglich einen Gedanken hingestellt, der dem Forscher auf diesem Gebiet einmal von Nutzen sein kann, indem er ihn neu entdeckte Thatsachen sogleich von einem bestimmten Gesichtspunkt aus betrachten heisst. Anders verhält es sich mit der Art, wie *Heidenhain* dieser Sache nähertritt; er bietet eine Theorie und erhebt damit den Anspruch, den oben dargelegten Gedanken begründet zu haben. Wenn ich mich also gegen seine Ausführungen wende, so sind es in erster Linie nicht die

Ideen, die ich bekämpfe, obgleich ich freilich auch an ihnen bis jetzt keine gute Seite zu erkennen vermag, sondern die Begründung. Es scheint mir, dass *Heidenhain's* vergleichend-anatomische Theorie der Karyokinese mit den Grundprinzipien der vergleichenden Anatomie unverträglich und also sein Versuch schon der Methode nach verfehlt ist.

Der Ausdruck „vergleichend-anatomisch“ ist hier, wie ja heutzutage wohl allgemein, in dem Sinn von „phylogenetisch“ gebraucht, d. h. in dem Sinn, dass die Organismen, deren Teile verglichen werden sollen, in einem wirklichen Verwandtschaftsverhältniss stehen, sei es, dass der eine von Vorfahren abstammt, die dem anderen gleichen, sei es, dass beide von gemeinsamen Ahnen abgeleitet werden. Die erste Frage, die bei einer vergleichend-anatomischen und also auch bei der *Heidenhain'schen* Theorie diskutiert werden muss, ist demnach die, ob die verglichenen Organismen wirklich in einem solchen Verwandtschaftsverhältniss stehen und zwar hier speziell, ob der eine aus dem andern sich herausgebildet haben kann; denn diese Art von direkter Verwandtschaft wird durch die *Heidenhain'schen* Aufstellungen behauptet. Der Autor setzt sich mit dieser Grundfrage überhaupt nicht auseinander. Indem er nach Zuständen sucht, die als Vorstufen der Teilungseinrichtungen einer Metazoön-Zelle angesehen werden könnten, nimmt er wie als selbstverständlich an, dass die ciliaten Infusorien als Ausgangspunkt zu wählen seien. Er verliert kein Wort darüber, ob diese am höchsten spezialisierten Protozoön die Vorläufer der vielzelligen Tiere gewesen sein könnten. Und doch wird jeder Zoologe sagen, dass diese Annahme der eingehendsten Begründung bedurft hätte; denn nach allem, was wir von dem Gange des phylogenetischen Fortschritts im Allgemeinen und speziell von Uebergangsformen zwischen Einzelligen und vielzelligen Organismen wissen, hat keine Protozoönklasse so geringe Wahrscheinlichkeit für sich, als Vorstufe für die vielzelligen Tiere in Betracht zu kommen, als die der Ciliata.

Nun könnte vielleicht eingewendet werden: eben die von *Heidenhain* namhaft gemachten Beziehungen in den karyokinetischen Vorgängen sprächen so sicher für jene Ableitung, dass hiegegen alle anderen Bedenken zurücktreten müssten. Allein wo ist hier eine Uebereinstimmung, die die geringste Stütze liefern könnte? Fasst man die Vergleichungspunkte, wie sie *Heidenhain*

zu Grunde legt, zusammen, so bestehen sie darin, dass hier wie dort ein Dualismus zwischen zweierlei Zellenorganen besteht: bei den Ciliaten zwischen Haupt- und Nebenkern, in der Metazoönzelle zwischen Kern und Centrosoma; und ferner, dass bei der Teilung des Centrosoma in manchen Fällen Figuren entstehen (Centralspindel,) die mit einem sich teilenden Nebenkern eine gewisse Formähnlichkeit darbieten.¹⁾ Etwas Weiteres finde ich nicht. Sollen diese Thatsachen allein dazu berechtigen, den Hauptkern der Ciliaten mit dem Kern der Metazoönzellen, den Nebenkern mit der Centralspindel nebst den beiden Centrosomen gleichzusetzen? Von einer vergleichend-anatomischen Theorie verlangt man doch mehr, als dass sie lediglich ähnliche Formzustände beliebiger Organismen als phylogenetisch verbunden ausgibt; sie muss doch vor allem in Erwägung ziehen, ob überhaupt eine Möglichkeit denkbar ist, dass der eine Zustand aus dem andern hervorgegangen sein kann.

Wenn man nun die Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenkern der Ciliaten betrachtet, so ist die wichtigste die, dass der *Macronucleus* ein spezifisch umgebildeter *Micronucleus* ist, der, nachdem er von einer Conjugation zur nächsten als der eigentlich funktionierende Kern gedient hat, schliesslich zu Grunde geht, worauf der Nebenkern einen neuen Hauptkern bildet. Zwischen Kern und Centrosoma (Central-

¹⁾ Dass, wie Heidenhain wahrscheinlich zu machen sucht, die Centralspindel wenigstens in rudimentärem Zustand, in allen Metazoönzellen aufträte, muss ich bestreiten. Ich will mich dabei nicht auf meine Angaben über *Ascaris* stützen, nachdem hier *van Beneden* und *Neyt* durchgehende Fasern zwischen beiden Polen beschrieben haben. Dagegen konnte ich mich an den Hodenzellen von *Astacus* mit voller Sicherheit überzeugen, dass nicht eine einzige Faser von Pol zu Pol durchgeht; hier gibt es nur Spindelfasern, die an den Chromosomen ihr Ende finden. — *Heidenhain* legt besonderes Gewicht darauf, dass, wie er glaubt nachgewiesen zu haben, „die Centralspindel ihrer ursprünglichen Masse nach sich aus der Substanz der Centrosomen selbst herleitet“ (pag. 686). In Uebereinstimmung mit *Drüner* (20) finde ich in seinen Darlegungen keine Spur eines Beweises hierfür. Ueberdies hat *Drüner* für gewisse Zellen (Salamander-Hoden) jene Annahme *Heidenhain's* direkt widerlegt. Ich kann einstweilen hinzufügen, dass nach den Untersuchungen des Herrn Professor *F. Mc. Farland* aus Palo alto, der im hiesigen zoologischen Institut die Befruchtungsvorgänge bei Opisthobranchiern bearbeitet, die Centralspindel, die im sich teilenden Ei zur Anlage kommt, sich nicht als eine ursprüngliche Verknüpfung der beiden Centrosomen darstellt, sondern dass sie erst sekundär durch Vereinigung zweier ganz getrennter Radiensysteme entsteht.

spindel) existieren solche Beziehungen nicht; sie gehen beide durch alle Zellen-Generationen selbständig neben einander her. Ist es nun denkbar, oder gar wahrscheinlich, dass jene periodische Entstehung des einen Gebildes aus dem andern sammt jenem bestimmten funktionellen Verhältniss zwischen beiden vollständig in Wegfall kommt? — Fasst man umgekehrt die Beziehungen zwischen Centrosom und Kern bei den Metazoöen in's Auge, so lässt sich sagen: das Centrosom spielt dem Kern gegenüber die Rolle eines Teilungsorganes. Bei den Ciliaten ist zwischen Haupt- und Nebenkern nicht die leiseste Andeutung einer solchen Beziehung aufzufinden. Ist es nun denkbar oder gar wahrscheinlich, dass sich in die Teilung des Hauptkerns der Nebenkern allmählich so einmischt, dass dadurch die karyokinetischen Vorgänge der Metazoöen entstanden sein können? — Wenn man weiterhin untersucht, wie sich die beiderlei Bildungen hier und dort bei der Conjugation und Befruchtung verhalten, so zeigt sich, dass bei den Ciliaten der Hauptkern sich an diesem Akt gar nicht beteiligt, da er eben zu Grunde geht und nach der Conjugation vom Nebenkern aus reconstituirt wird. Das Wesentliche am Conjugationsvorgang ist die Vereinigung der Nebenkern der beiden conjugierten Zellen. Bei den Metazoöen ist es der, nach *Heidenhain* dem *Macronucleus* entsprechende „Kern“, der sich genau so verhält, wie dort der *Micronucleus*, das Centrosoma dagegen, das diesem entsprechen soll, kommt in den meisten Fällen, vielleicht überall nur der einen der beiden Geschlechtszellen zu. Ist es denkbar oder gar wahrscheinlich, dass sich bei diesem Vorgang der Kernmischung die Verhältnisse so von Grund aus verschieben, dass die Mischung jenem Kern zufällt, der früher bei diesem Vorgang zu Grunde gegangen war, während der frühere Mischungskern zum Teilungsorgan herabsinkt?

Wenn jemand im Stande wäre, auf Grund solcher und ähnlicher Erwägungen die *Heidenhain's*chen Aufstellungen annehmbar zu machen, so könnte man dies vielleicht eine vergleichend-anatomische Theorie nennen; so aber, wie er die Sache vorführt, halte ich sie für eine ganz willkürliche Konstruktion, die nicht nur nichts erklärt, sondern umgekehrt nur neue Räthsel hinstellt.

Schon vor drei Jahren übrigens hat *Ishikawa* (37) bei seiner Beschreibung der Conjugationsvorgänge von *Noctiluca* Verhältnisse

mitgeteilt, die jener Auffassung des Centrosoma als eines dem Nebenkern der Ciliaten homologen Gebilds den Boden hätten entziehen können. *Noctiluca* besitzt einen einzigen Kern, der, wenn man einen Vergleich mit den Ciliaten anstellen will, nur mit dem Nebenkern homologisiert werden kann; seine Veränderungen bei der Teilung erinnern ausserordentlich an die der Micronuclei der Wimperinfusorien; ganz wie ein solcher verhält er sich auch bei der Conjugation. Und neben diesem Kerngebilde — nicht etwa als eine Differenzierung desselben — vermochte Ishikawa in einem Hof von *Archoplasma* kleine Körperchen nachzuweisen, die er als Centrosomen ansehen zu müssen glaubte. Seit kürzlich eine sehr wertvolle ausführliche Arbeit Ishikawas (38, 39) über die Kernteilungsvorgänge von *Noctiluca* erschienen ist, kann an der Richtigkeit dieser Vermutung kein Zweifel mehr sein. Schon bei diesen einzelligen Wesen also bestehen neben einem Kern, der sich in allen wesentlichen Punkten wie der Nebenkern eines ciliaten Infusors verhält, *Archoplasma* und Centrosomen, und zwar in einer Weise ausgebildet, dass die Uebereinstimmung mit den entsprechenden Einrichtungen einer Metazoönzelle ganz überraschend ist. Was sollte nun im Geringsten dafür sprechen, dass diese Bildungen bei *Noctiluca* aus spezifisch umgebildeten Kernen abzuleiten seien?

Ganz ebenso deutlich sprechen gegen eine solche Ableitung die trefflichen Untersuchungen Rompel's (45) an einem Wimperinfusorium (*Kentrochona Nebaliae*). Es liegen hier wohl die primitivsten Zustände vor, die von einer karyokinetischen Teilung bisher bekannt geworden sind. Neben einem Kern, dessen Teilungsfiguren an jene erinnern, die *R. Hertwig* von *Actinosphaerium* beschrieben hat, nur dass sie noch unvollkommener zu sein scheinen, finden sich zwei Körperchen, die Rompel wohl mit Recht Centrosomen nennt. Ursprünglich benachbart an der einen Seite des Kerns gelegen, nehmen sie während des Spindelstadiums die Pole ein, ganz wie wir es überall von den Centrosomen gewohnt sind. Aber im Uebrigen verhalten sie sich von den Centrosomen der Metazoön-Zellen recht verschieden: es tritt keine Spur von Strahlung, keine Ansammlung dichter Substanz um sie auf; sie scheinen mit der Kernfigur, speziell mit dem Chromatin in gar keinen materiellen Zusammenhang zu treten, ja, was mir besonders auffallend ist: die beiden Spindelenden,

die sonst überall durch die Centrosomen bedingt und von Anfang an durch diese Körperchen gekennzeichnet werden, sind da während das eine der beiden Centrosomen noch wandert, um erst allmählich seine Lage an dem einen Spindelpol zu erreichen. Freilich lassen die an spärlichem Material angestellten Untersuchungen Rompel's die Entwicklung der Teilungsfigur nicht mit der zu wünschenden Sicherheit übersehen, und es kommt mir nach den von ihm gegebenen Abbildungen nicht unmöglich vor, dass das Ende jenes achromatischen Bestandteils, welcher in Fig. 4 d, e und f links vom Chromatinmantel hervorragt, nicht, wie man auf den ersten Blick glauben möchte, das definitive Spindelende vorstellt, sondern nur die Umbiegungsstelle einer sehr stark geknickten „Spindel“, deren linkes Ende z. B. in Fig. 4 d, vom Chromatinmantel verborgen, an jener Stelle zu suchen wäre, wo das Centrosoma seine Lage hat. Und so wäre es denkbar, das doch unter dem Einfluss des wandernden Centrosoma die einpolige Figur in die zweipolige übergeführt wird.

Wie dem also auch sein mag, die Centrosomen treten uns bei den genannten Protozoën in der gleichen Selbständigkeit entgegen, wie in den Zellen der Metazoën, und die Art, wie sie sich hier verhalten, trägt nichts dazu bei, über ihre phylogenetische Herkunft Licht zu verbreiten.

Unter diesen Umständen werden wir vorläufig auf die Einsicht, wie das Centrosom geworden ist, verzichten müssen und uns mit der Erkenntnis zu begnügen haben, dass dieses Körperchen schon von gewissen Einzelligen an, ein selbständiges dauerndes Zellenorgan ist, von der gleichen Wertigkeit etwa, wie die Chromosomen. Dass diese Behauptung für die Gesamtheit der Metazoën zutrifft, erscheint kaum zweifelhaft, und konnte schon nach den Erfahrungen am *Ascaris*-Ei ohne besondere Phantasie prophezeit werden. *Heidenhain* allerdings findet dies für damals kühn. Wenn man aber bedenkt, in welcher Beziehung die Centrosomen zur Karyokinese stehen, dass diese Art von Teilung für alle Metazoönzellen als etwas Bewiesenes gelten konnte, dass ferner in vielen Fällen von karyokinetischen Figuren die Centrosomen — als Polkörperchen der Spindel — damals schon beschrieben waren und ihr allgemeines Vorkommen wenigstens auf diesem Stadium kaum zu bezweifeln

war, so darf man wohl sagen: nachdem *van Beneden* und ich für eine Zellenart diese Körperchen als dauernde, von der einen Zellengeneration zur nächsten durch Zweiteilung sich forterbende Gebilde nachgewiesen hatten, war die Annahme, dass in diesem Verhalten etwas allgemein Gültiges gefunden sei, so selbstverständlich, dass sie eigentlich gar nicht brauchte ausgesprochen zu werden. Damit ist nicht geläugnet, dass es Zellen geben oder gegeben haben muss, wo die erkannten Verhältnisse erst in der Ausbildung begriffen sind, wo es „Centrosomen“ noch nicht gibt; auf der andern Seite durfte man auch auf gewisse Modificationen gefasst sein, und ich habe ja schon in meiner zweiten Mitteilung vom Jahr 1887 für viele Eizellen das Vorkommen der Centrosomen in Abrede gestellt. Aber im Allgemeinen scheinen mir die Verhältnisse doch so zu liegen, dass man bis zu dem Beweis des Gegenteils jeder Zelle ein Centrosom zuschreiben durfte. Gewiss war und ist durch jenen isolierten Fund die intensivste Durchforschung möglichst verschiedener Zellenarten in der fraglichen Richtung nicht überflüssig geworden; gerade *Heidenhain* hat sich auf diesem Gebiet durch seine Untersuchungen und durch die Ausbildung seines Färbeverfahrens hervorragende Verdienste erworben, und seine Bemühungen auf diesem Boden machen in meinen Augen den Hauptwert seiner Arbeiten aus. Es wäre sehr zu wünschen, dass, wie er es hofft, seine Methode der Centrosomenfärbung sich noch so weit vervollkommen lässt, um jene Gebilde überall, wo sie vorhanden sind, mit Sicherheit als solche kenntlich zu machen. Vor der Hand ist sein Verfahren freilich von diesem Endziel noch weit entfernt. Wie die oben mitgetheilten Erfahrungen am Seeigel-Ei lehren, ist die Eisenhaematoxylinfärbung — auch bei vorhergehender Bordeaux-Behandlung — nicht im Stande, Centrosomen unter allen Umständen zu tingieren. Und wo sie dieselben auch schwarz färbt, teilen die Centrosomen diese Affinität mit manchen andern Inhaltkörpern der Zellsubstanz so vollkommen, dass sie sich von jenen Körnern (wie früher ohne jedes Färbemittel) eben auch nur dann unterscheiden lassen, wenn ihre eigenartige Umgebung sie als etwas Spezifisches kenntlich macht. So versagt das *Heidenhain'sche* Verfahren gerade an den Zellen, mit denen ich mich eingehender befasst habe: den Eiern und Furchungszellen, fast durchgängig, sobald die Strahlung fehlt. Denn hier sind überall im Protoplasma Körperchen vor-

handen, die sich in Grösse und der Reaktion auf den Farbstoff genau wie Centrosomen verhalten.

Dies führt mich auf die von *Heidenhain* aufgeworfene Frage nach der chemischen Natur der Centrosomen. Er hält es, auf Grund der Reaktion gegen die Farbstoffe, für sehr wahrscheinlich, dass dem Centrosom eine spezifische chemische Substanz zukommt. Zwingend ist seine Schlussfolgerung in diesem Punkt, wie er selbst zugibt, nicht, und sie wird noch weit unsicherer durch die eben erwähnten Erfahrungen an anderen Objekten. Glücklicherweise ist diese Sache recht unwichtig, da sie die Frage nach der spezifischen Natur des Centrosoma gar nicht berührt. Denn, um einen Vergleich anzuwenden, das Auge ist doch auch ein spezifisches Organ, obgleich es gar keine ihm durchaus eigentümlichen Teile enthalten muss; und so könnte es beim Centrosoma gleichfalls eine besondere Combination auch anderweitig in der Zelle vorhandener und nicht einmal überall der gleichen Bestandteile, mit anderen Worten: eine besondere Organisation sein, auf der seine Individualisierung zu einem spezifischen, mit ganz eigentümlichen Qualitäten ausgestatteten Zellenorgan beruht.

2. Attraktionssphaere und Archoplasma.

Herrscht darüber wohl allgemeine Einigkeit, dass das Centrosom ein dauerndes Organ der Zelle vorstellt, so ist eine weitere Frage die, ob das Gleiche auch behauptet werden kann für jene im Umkreis von Centrosomen nachweisbaren Bildungen, die jetzt gewöhnlich den Namen „Attraktionssphären“ führen. Man kann vielfach lesen, *E. van Beneden* habe 1884 die Attraktionssphaeren „entdeckt“. Dies ist jedoch nicht ganz richtig. *Van Beneden* hatte damals die längst bekannten Asteren, die vor allem von *Mark* (41) 1881 für *Limax* in vorzüglicher Weise beschrieben worden waren, an höchst mangelhaften Präparaten von *Ascariseiern* — wie seine Abbildungen auf Tafel XIX^{ter} lehren — studiert, an Präparaten, wo die während der Karyokinese mächtigen und weit ausgebreiteten Strahlenfiguren fast gänzlich unkenntlich waren und nun der dichteste centrale Teil derselben, in seiner radialen Struktur gleichfalls stark verdorben, sich als ein grösserer oder kleinerer, mehr oder weniger scharf begrenzter kugliger Fleck darstellte.

Diesen verdorbenen Centralteil des Aster bezeichnete *van Beneden* damals als „sphère attractive“ und er statuierte damit einen Gegensatz zwischen dem inneren und äusseren Bereich der Strahlensonne, der in der Natur nicht begründet ist. Zum Beweis hiefür darf ich sowohl meine eigenen Abbildungen namhaft machen, als auch, weil man dieses Zeugnis für gewichtiger halten wird, die Photographien bei *van Beneden* und *Neyt* und endlich die Bilder von *van Beneden's* Schüler *Herla* (32), wo überall auf dem Stadium des Aster nicht das mindeste von einer abgegrenzten centralen Parthie, die der sphère attractive entsprechen könnte, zu sehen ist. Ich selbst habe seither noch viele *Ascaris*-Eier mit den verschiedensten Methoden behandelt; niemals konnte ich an dem Aster etwas wahrnehmen, was die Abgrenzung einer „sphère attractive“ in demselben gerechtfertigt hätte. Da dies auch an anderen Objekten ganz ebenso ist, so würde der Ausdruck Attraktionssphaere kaum zu so allgemeiner Verbreitung gekommen sein, wenn nicht 1887 zuerst ich, dann *van Beneden* und *Neyt* die Mitteilung gemacht hätten, dass nicht nur das Spindelpolkkörperchen (Centrosoma) sich während der Zellenruhe erhält und durch Teilung auf die Tochterzellen übergeht, sondern dass auch das, was später als Aster erscheint, schon in der ruhenden Zelle als körnige Kugel vorhanden ist, um sich, gleichfalls durch Teilung, in die Anlage des Amphiasters umzubilden. Erst durch diese Entdeckung und dadurch, dass nun *van Beneden* diese körnigen Kugeln mit seinen sphères attractives identificierte, kam die Bezeichnung Attraktionssphäre zur Bedeutung. Sie gewann damit gleichzeitig, nach *van Beneden's* eigener Darstellung, einen etwas anderen Sinn; denn das Hauptgewicht ruhte nun nicht mehr auf jener angeblichen Differenzierung der ausgebildeten Strahlenfigur, sondern darauf, dass diese Bildung oder ein Teil von ihr in der ruhenden Zelle in anderer Form fortbesteht.

Wenn es sich nun darum handelt, festzustellen, ob die Attraktionssphaere ein dauerndes Zellenorgan, d. h. ob sie überall als notwendige Begleiterscheinung des Centrosoma vorhanden sei, so muss ich darauf in doppeltem Sinn mit Nein antworten. Zunächst in dem ursprünglichen Sinn der sphère attractive, soweit *van Beneden* einen centralen Bereich des Aster damit bezeichnete. Diese Unterscheidung, die, wie gesagt, auf mangelhaften Präparaten beruhte, ist ganz unhaltbar und nirgends durchführbar.

Das sog. „*van Beneden'sche* Microsomenstratum“, welches die Attraktionssphaere begrenzen soll, kann am gleichen Objekt vorhanden sein oder fehlen; so habe ich es an meinen nach den verschiedensten Methoden behandelten *Ascaris*-Präparaten niemals zu Gesicht bekommen. Und gerade die weiteren concentrischen Microsomen-Kugelschalen, die *Heidenhain* und neuerdings in schönster Weise *Drüner* (20) abgebildet haben, zeigen, wie auch *Heidenhain* schon betont hat, dass in einer solchen Kugelfläche von Microsomen keine Grenze gegeben ist, die zu einer Zerlegung des Aster in zwei verschiedenwertige Bereiche berechtigt. Dabei kann ich die Vermutung nicht unterdrücken, dass diese „Microsomenstraten“ überhaupt Kunstprodukte seien, die beim Abtöten der Zellen unter gewissen Bedingungen zu Stande kommen, einigermassen vergleichbar vielleicht den *Frommann'schen* Linien, die bei der Silberbehandlung der Nervenfasern auftreten und trotz ihrer äusserst regelmässigen Schichtung doch auch nicht einer wirklichen Struktur der Nervenfasern entsprechen.

Darüber also kann kein Zweifel sein, dass der Ausdruck Attraktionssphäre in seiner ursprünglichen Bedeutung als allgemein anwendbarer Terminus unhaltbar ist. Auch scheint gar kein Bedürfnis vorzuliegen, den in manchen Fällen durch ein Stratum grösserer Microsomen abgegrenzten Teil der Strahlenkugel — vorausgesetzt, dass dieses Verhalten im Leben überhaupt besteht — mit einem besonderen Namen zu belegen. Da nun überdies der Ausdruck „sphère attractive“ allgemein als ein unglücklicher anerkannt wird, so ist es wohl am geratesten, ihn ganz aufzugeben.

Vielfach wird neuerdings die Bezeichnung „Astrosphaere“ gebraucht; von einigen Autoren wohl im Sinn der *van Beneden'schen* sphère attractive, von anderen für den gesamten Strukturcomplex, der vom Centrosoma als seinem Mittelpunkt abhängig erscheint. Diese letztere Verwendung dürfte, ganz abgesehen von dem oben Gesagten, auch deshalb die richtigere sein, weil *Mark* (41), der meines Wissens den Namen „astral sphere“ zum ersten Mal angewendet hat, damit die ganze aus den radialen Fibrillen zusammengesetzte Kugel bezeichnet hat. Auf Grund dessen, was wir seither über die Schicksale dieser Strahlenkugel kennen gelernt haben, würde ich den Begriff Astrosphaere demnach definieren als denjenigen

Complex, der sich im Umkreis des Centrosoma als etwas der Substanz oder Structur nach Spezifisches von dem indifferenten Protoplasma unterscheiden lässt. Astrosphaere wäre also das gesamte auf ein Centrosom centrierte Strahlensystem, sowie die eventuellen Entstehungs- oder Umwandlungsformen oder Reste dieses Strahlensystems, wie sie sich in manchen Zellen auch während des Ruhezustandes nachweisen lassen.

Auch in diesem Sinn ist die Astrosphaere kein dauerndes Zellenorgan. Man braucht nur einmal die unangenehme Erfahrung gemacht zu haben, dass sich die spezifische Umgebung eines Centrosoma vollständig rückbilden kann, so dass unter Umständen dieses Körperchen selbst gar nicht mehr aufzufinden ist, oder umgekehrt, die schwachen kaum wahrnehmbaren Spuren verfolgt zu haben, in denen sich eine Astrosphaere anlegt, um hierüber klar zu sein. Damit soll natürlich nicht bestritten werden, dass z. B. in Fällen, wo die Zellteilungen unmittelbar auf einander folgen, die Astrosphaere in veränderter Form kontinuierlich erhalten bleibt, wie ich das ja selbst beschrieben habe; oder dass auch in gewissen für lange Zeit ruhenden Zellen dauernd ein solcher spezifischer Hof um die Centrosomen oder strahlige Strukturen bestehen können. Aber es gibt „nackte“ Centrosomen, die direkt von gewöhnlichem indifferentem Protoplasma umgeben sind.

Unter diesen Umständen fragt es sich, ob es denn vielleicht eine spezifische Substanz der Zelle sei, welche sich zu gewissen Zeiten als Astrosphaere um die Centrosomen arrangiert. Ich glaubte die Frage bejahen zu dürfen und schlug für diese Substanz den Namen „Archoplasma“ vor.

Gegen diesen Archoplasma-Begriff führt *Heidenhain* (p. 646 ff.) einen heftigen Kampf. Schon früher hat er sich, wie er sagt, lebhaft gegen die darin enthaltene Aufstellung gewehrt, und in dem neuen Werk ist dieser Angelegenheit ein eigenes Kapitel gewidmet. Es scheint mir nicht unnütz, darauf näher einzugehen. Ich habe den Terminus „Archoplasma“ vorgeschlagen, als die Untersuchung dieser Dinge sich noch in den ersten Stadien befand, und für ein bestimmtes Objekt: die Eier und Blastomeren von *Ascaris megalocephala*. Das Motiv für die Aufstellung war

der Nachweis, den ich hier geführt zu haben glaube, dass die radialen Fädchen, die man längst von sich teilenden Zellen kannte, auch während der Zellenruhe, freilich in anderer Form, fortbestehen, nämlich in Gestalt einer körnigen Substanz¹⁾, die sich unter Umständen in der ganzen Zelle verbreiten kann. Ich hatte angegeben, dass sich die spezifische Natur dieses bald körnigen bald fädigen „Archoplasma“ an den Ascariden-Eiern durch eine Reaktion auf Pikrin-Essigsäure nachweisen lasse. „Wirkt diese Säure-Mischung in bestimmter Weise auf die Eier von *Ascaris megalocephala* ein, so verquellen alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fädchen, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält.“ Es ist dazu übrigens gar nicht gerade Pikrin-Essigsäure nötig. Denn auch die anderen Autoren, soweit sie, mit anderen Methoden, von diesen Verhältnissen überhaupt etwas gesehen haben: *van Beneden* und *Neyt* (3) und neuerdings *V. Herla* (32, Fig. 60), zeichnen auf den entsprechenden Stadien genau die gleichen körnigen Kugeln ohne Spur einer radialen Struktur und deutlich gegen aussen abgegrenzt.

Ich halte es nun von vorneherein nicht für statthaft, dass ein Autor eine Angabe für ein bestimmtes Objekt, ohne dieses Objekt zu kennen, lediglich auf Grund anderwärts gewonnener Resultate als irrtümlich nachweisen will²⁾. Wir kennen doch zur Genüge eine ziemliche Variabilität in Sachen der Kern- und Zellteilung, um davon absehen zu müssen, von einem Punkt aus allgemein gültige Gesetze zu proklamieren. Ueberdies aber kann ich die Gründe, die *Heidenhain* gegen meine Beweisführung geltend macht, keineswegs anerkennen und muss bemerken, dass er gerade nur einen Punkt aus derselben herausgegriffen hat, dem er, nicht ohne Sophistik, glaubt beikommen zu können, während er alles andere einfach ignoriert.

Da ich nämlich angegeben habe, dass bei jener Reaktion auf Pikrin-Essigsäure gewisse Bestandteile der Zelle fast voll-

¹⁾ Die einzelnen Körnchen — Microsomen — können vielleicht durch Fädchen dauernd mit einander in Verbindung stehen. Zu sehen ist davon jedoch nichts.

²⁾ Besonders weit geht dieses nicht scharf genug zu bekämpfende Verfahren, durch Beobachtungen an einem Objekt Angaben für ein ganz anderes widerlegen zu wollen, bei *F. Reinke* (44).

kommen zerstört werden, worauf es eben beruhe, dass nun das unveränderte Archoplasma besonders gut und, da es nicht zerstört wird, als spezifische Substanz zu erkennen sei, meint *Heidenhain*, es würden (pag. 649) „durch die Pikrin-Essigsäure, zunächst grosse Teile der Zelle vollkommen zerstört und es bleibe lediglich derjenige Anteil des Protoplasma übrig, der so wie so ungemein dicht gebaut ist und dem Herzdüringen der Reagentien die relativ grössten Schwierigkeiten bereiten muss.“ Er habe die gleiche „Reaktion“ an Leukocyten durch 1%ige Chromsäure zu Wege gebracht. Nun bitte ich aber meine Abbildungen zu vergleichen, ob hier „grosse Teile der Zelle vollständig zerstört sind und nur ein gewisser Anteil des Protoplasma übrig geblieben“ ist. Es ist denn doch ein grosser Unterschied, ob grosse Teile der Zelle zerstört oder ob gewisse Bestandteile derselben zerstört, bezw. verquollen sind. Ich bitte ferner Fig. 51 Tafel III zu betrachten, wo in einem Ei, das in der Conservierung der Zellsubstanz fast wie ein lebendes aussieht, die gleichen körnigen Kugeln zu sehen sind, wie bei jener nach *Heidenhain* so verderblichen Wirkung der Pikrin-Essigsäure.

Die ganze Vorstellung aber, dass es sich bei der Darstellung des Archoplasma nur um eine besondere Dichtigkeit centraler Teile einer im Uebrigen mit den peripheren Teilen ganz identischen Substanz handle, und dass die Darstellung demnach darauf beruhe, dass jene dichten Teile allein verschont bleiben, ist eine reine Fiktion. *Heidenhain* stellt die Sache nämlich so hin, als hätte ich das Archoplasma nur in Gestalt dichter centraler Massen im Umkreis der Centrosomen nachgewiesen und ignoriert ganz, dass ich es in gewissen Stadien in Gestalt von Körnern durch die ganze Zelle zerstreut gefunden (Fig. 30, Taf. II), in anderen in Gestalt radialer Fädchen gleichfalls die ganze Zelle durchsetzend gefunden habe. Meine Methode zerstört somit durchaus nicht die zarten Teile und verschont nur dichtere Massen, sondern sie conserviert von der fraglichen Substanz die feinsten Feinheiten. Wenn ich also auf gewissen Stadien, mit *van Beneden* und *Neyt*, die Substanz contrahiert und nicht durch die ganze Zelle verbreitet vorfinde, so sehe ich keinen Grund, warum gerade dieser Zustand als Kunstprodukt anzusehen wäre.

Heidenhain sagt (pag. 647): nicht die Substanz ist eine spezifische, sondern nur ihre Anordnung zu radiären Systemen.

Gerade dies muss ich für *Ascaris* bestreiten. Ich habe ja diese Anordnung zu radiären Systemen auf gewissen Stadien gleichfalls in ganz typischer Ausbildung gefunden und ich glaube Schritt für Schritt den Nachweis geführt zu haben, dass die radiären Systeme sich aus den nicht radiär gebauten Körnerkugeln entwickeln und wieder in solche zurückkehren.¹⁾ Da sich also die radiären Systeme einmal erhalten haben, warum sollen sie das andere Mal immer und ausnahmslos zu Grund gegangen sein? Es ist dies schon dadurch vollkommen auszuschliessen, dass die verschiedenen Zustände streng mit bestimmten Stadien des Teilungsprozesses zusammenfallen. Hier kann an die Erklärung, die verschiedenen Bilder beruhten auf einer verschiedenen Einwirkung des Reagens, nicht gedacht werden. Und ich betone nochmals: die Resultate von *van Beneden* und *Neyt* und die neuen Angaben von *Herla* stimmen in diesem Punkt mit den meinigen völlig überein.

Es trifft demnach gar nicht auf meine Darstellung, wenn *Heidenhain* (pag. 676) bei Besprechung dieser von mir beschriebenen körnigen Strukturen sagt: „Allein hier kommt die Reaktion mit der Pikrin-Essigsäure und von der fädigen Struktur der centrierten Systeme ist nichts zu sehen.“ — O nein, die Reaktion mit der Pikrin-Essigsäure kommt bei allen meinen Präparaten, auch bei denen mit schönster Strahlenfigur; und wenn also — in Uebereinstimmung meiner Befunde mit denen der anderen Autoren — auf einem bestimmten Stadium von den radiären Systemen niemals etwas zu sehen ist, so denke ich, man kann hier unmöglich anders schliessen, als dass sie eben nicht da sind. Und so bleibt also nur übrig, dass bei *Ascaris*, im Gegensatz zu *Heidenhain's* Ausspruch, die Substanz spezifisch ist und nicht die radiäre Struktur.

¹⁾ Ich erwähne, obgleich es für die diskutierte Frage kaum von Belang ist, dass *van Beneden* und *Neyt* nur die centralen Parthieen der Asten aus der körnigen Kugel (sphère attractive) hervorgehen lassen, die peripheren Teile der Radien sollen aus dem Protoplasma gewissermassen anschliessen. Damit wäre die spezifische Natur der Körnerkugel und also des Archoplasmas gleichfalls constatiert. Ich muss jedoch bei meiner früheren Darstellung bleiben, für die ich auch genügende Beweise vorgebracht zu haben glaube, wohingegen *van Beneden* und *Neyt* neben einigen Photographien, die mehr für meine Auffassung sprechen, von den fraglichen Stadien nur mehr oder weniger schematisierte Bilder geben, die ich nicht als beweisend anerkennen kann.

Wenn ich mit diesen meinen ersten Erfahrungen das vergleiche, was ich seither durch neue Beobachtungen an verschiedenen Objekten, sowie aus der Literatur kennen gelernt habe, so kann ich nicht zweifeln, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind, als im Ei und in den Furchungszellen von *Ascaris*. Ja, mit Ausnahme von *Noctiluca*, wo das Archoplasma nach Ishikawa genau den Eindruck jener körnigen Substanz des *Ascaris*-Eies macht, wüsste ich keinen anderen Fall zu nennen, wo zunächst im Umkreis des Centrosoms eine dichte körnige Kugel besteht, die sich allmählich in das Strahlensystem umwandelt; sondern die Regel ist, dass sich um das Centrosom direkt strahlige Figuren bilden, zuerst verschwommen und beschränkt, dann immer weiter sich ausbreitend und deutlich fädig. Ob diese Verhältnisse mit dem Archoplasma-Begriff verträglich sind, dürfte gegenwärtig kaum zu entscheiden sei. Es wäre sicherlich möglich, dass es sich auch in diesen Fällen um eine spezifische dichtere Substanz handelt, die überall in der Zelle verteilt und für gewöhnlich mit unseren Hilfsmitteln vielleicht gar nicht nachweisbar ist, vor Beginn der Zellteilung aber um die Centrosomen sich sammelt und dabei zu radialen Fäden anordnet. Näher liegt vielleicht die Vorstellung, dass die Radialen ganz neue Organisationen sind, die aus dem Substanzgemenge des Protoplasma gleichsam auskrystallisieren. Wenigstens legen mir die Bilder, die ich von den verschiedenen Stadien der Ausbildung einer Astrosphaere neuerdings studiert habe, diese Betrachtungsweise sehr nahe. Auch in diesem Fall wäre kaum etwas dagegen einzuwenden, die Substanz, aus der die Radialen bestehen, mit einem besonderen Namen zu belegen. Die geringste Wahrscheinlichkeit kann ich nach eigenen Erfahrungen der Meinung derjenigen Autoren zuerkennen, die die Astrosphaeren lediglich als modifizierte Bereiche der allgemeinen dichteren Zellstruktur ansehen, der Art, dass bei der Ausbildung der Strahlen einfach schon vorhandene Fadenstücke oder Netzabschnitte oder Wabenwände sich in radialer Richtung strecken und vielleicht auf Kosten anderer verstärken sollen. Für *Ascaris* muss ich dies sogar direkt bestreiten; denn hier lässt sich das gewöhnliche Fadenwerk der Zellsubstanz neben den strahligen oder körnigen Archoplasmakugeln als etwas ganz Unabhängiges erkennen und auch unter Umständen vernichten, ohne dass jene anderen Strukturen darunter leiden. Auch an den übrigen mir

bekanntem Objekten kann ich die Bilder der Strahlenentstehung und der fertigen Astrosphaeren mit dieser Anschauung nicht in Einklang bringen und muss überdies gestehen, dass ich nirgends in der Literatur einen Beweis für die Identität beider Strukturen oder gar für eine Herausbildung der einen aus der anderen erkennen kann. Eine gewisse strahlige oder streifige Anordnung, wie *Bütschli* (17) sie in sehr interessanter Weise an seinen Schäumen erzielt hat, oder wie sie bereits *Carnoy* (18) durch Dehnung von Zellen hervorrufen konnte, mag wohl an dem Gerüst- oder Wabenwerk des Protoplasma gelegentlich und vielleicht auch gerade während der mitotischen Prozesse zu Stande kommen, ordnen sich ja in Eizellen auch die Dotterkörner zu radialen Reihen an; aber die Asteren mit ihren starken, isolierbaren, vielfach frei endigenden Fäden müssen meiner Meinung nach etwas anderes sein.

Ich gebe gerne zu, dass wir uns hier auf einem noch ganz unsicheren Boden bewegen; befindet sich doch schon der Untergrund für das fragliche Problem, die Kenntnis der allgemeinen Protoplasmastruktur, in einem Zustand von Unsicherheit, um nicht zu sagen Versumpfung, wie er kaum grösser zu denken ist. Man vergleiche darüber das neueste Referat *Flemming's* in *Merkel* und *Bonnet's* Jahresbericht. Ich glaube auch wohl, dass man den Terminus Archoplasma entbehren kann, und ich meinerseits lege nicht den geringsten Wert darauf, dass er erhalten bleibt. Aber dass die substanzielle Spezifität der hiermit bezeichneten Zellenteile widerlegt sei, kann ich nicht finden; auch nicht, wenn ich schliesslich untersuche, auf welche Befunde sich die Auffassung *Heidenhain's* und sein Kampf gegen den Archoplasma-Begriff richtet. Es sind die ruhenden Leucocyten, deren Protoplasmastruktur ihm als Ausgangspunkt dient. Er glaubt für diese Zellen annehmen zu dürfen, dass das Protoplasma dauernd einen radiären Bau besitzt; von dem Centrosom strahlen in dichter Häufung feine achromatische Fädchen gegen die Zellenoberfläche aus. Diese mit Microsomen besetzten Fibrillen nennt *Heidenhain* Zellenfäden und identifiziert sie mit den „Fila“ des *Flemming's*chen Mitoms. Mit welchem Recht, vermag ich weder aus seiner Darstellung noch aus seinen Abbildungen zu entnehmen. An den letzteren sehe ich isolierte radiale Fädchen, genau wie auf gewissen Stadien in den *Ascaris*-Eiern; warum sie nicht wie hier von besonderer Art und also „Archoplasma-

Fädchen“ sein sollen, kann ich nicht einsehen. Es mag wohl sein, dass dieser Befund nicht zur Aufstellung des Archoplasma-begriffes führen könnte; aber *Heidenhain* sucht ja die Berechtigung dieses Begriffs zu widerlegen. Dazu dürften aber seine Argumente doch zu schwach sein.

Wie diese Angelegenheit aber auch einst zu entscheiden sein wird, Eines halte ich schon jetzt für vollkommen erwiesen: mag die Substanz der Astrosphaeren-Radien eine spezifische sein und sich als eine spezifische während der Zellenruhe erhalten oder nicht — die Anordnung zu strahligen Kugeln, die fädige Struktur, ist sicher nichts Dauerndes; sie geht für gewöhnlich nach der Teilung vollständig zu Grunde, um bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung als etwas ganz Neues wieder zu erstehen.

Aber gerade das ist es freilich, was meinem Gegner nicht passt; der „Archoplasma-begriff“ würde ihn, glaube ich, nicht so sehr irritieren, aber dass es Stadien gibt im Zellenleben und gar bei der Vorbereitung zur Teilung, wo keine centrierten Radien-Systeme vorhanden sind, wo die „organischen Radien“ nicht an der Zellenoberfläche inserieren, das möchte er nicht gelten lassen. Denn auf diese Insertion hat er eine grosse Theorie cellulärer Mechanik gebaut, die ich nicht ohne Widerspruch lassen kann.

3. Heidenhain's cellular-mechanische Theorie.

Heidenhain geht bei Entwicklung seiner Theorie von der Protoplasma-Struktur der Lymphzellen aus. Wie oben schon erwähnt wurde, glaubt er annehmen zu dürfen, dass von dem Centrosom dieser Zellen in dichter Häufung gegliederte Zellenfäden als dauernde Strukturen nach der Oberfläche laufen und hier in gleichen Abständen dauernd festgeheftet sind. Das Centrosoma dient mithin einer grossen Anzahl radiär gerichteter kontraktiler Zellenfäden als Insertionsmittelpunkt (pag. 498). *Heidenhain* kommt dann weiter zu dem Resultat, dass diese Zellenfäden, die er „organische Radien“ nennt, alle in sich gleich gebaut sind, dass sie bei gleicher physiologischer Spannung die gleiche Länge aufweisen würden,

und er bezeichnet diese Hypothese als das „Prinzip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien“ (pag. 502). Auf Grund der von ihm vorausgesetzten Fadenanordnung und dieses Princips glaubt er nicht nur eine Reihe von Beziehungen zwischen Zell- und Kernform, Stellung von Kern und Centrosoma in den Leukocyten erklären zu können, sondern es liefert ihm dasselbe auch neue Aufschlüsse über die Mechanik der Mitose. So erklärt er auf diese Weise das Auseinanderrücken der durch Teilung entstandenen Centrosomen, das Zustandekommen der regulären zweipoligen Strahlenfigur und einiges Andere.

Ich bemerke zunächst, dass ich mich mit einem Teil dieser Auseinandersetzungen, soweit sie sich auf das „Prinzip der ursprünglichen Identität“¹⁾ der organischen Radien“ beziehen, völlig einverstanden erklären kann. Ja, wenn ich das, was ich auf Seite 102 im zweiten Heft der Zellen-Studien gesagt habe, wieder durchlese, so meine ich, dass dort schon jenes Prinzip für die beiden Radiensysteme der ersten Furchungsspindel mit ganz klaren Worten formuliert ist, und dass ich es durch die vorausgehenden Darlegungen sogar weit besser begründet habe, als *Heidenhain* dies auf Grund des „Phänomens der concentrischen Kreisfiguren“ vermocht hat.

Was neu ist an *Heidenhain's* Theorie, das ist die Aufstellung, dass die radiären Zellenfäden der Leukocyten dauernde kontraktile Bildungen sind, dass sie als solche dauernd in gleichmässigen Abständen an der Zellenoberfläche inserieren und dass der Kern, was sich hieraus von selbst ergibt, in dieses Fadenwerk unter Auseinanderbiegung einer Anzahl von Radien gewissermassen hineingesteckt ist.

Ueber die thatsächlichen Grundlagen dieser Annahmen, soweit sie zunächst auf sichtbaren Zellstrukturen beruhen, hat sich jüngst *Drüner* in seinen ausgezeichneten: „Studien über den Mechanismus der Zellteilung“ ganz eingehend ausgesprochen. Ich stimme mit seiner Kritik der Bilder, auf die *Heidenhain* sich stützt, im Wesentlichen überein, so dass ich auf seine Abhandlung verweisen kann. Nur das, wie mir scheint, unanfechtbare Re-

¹⁾ Die Einschaltung: „der Länge“ halte ich für überflüssig und eher für störend.

sultat dieser kritischen Untersuchung setze ich hierher: 1) *Heidenhain's* Bilder liefern für die Annahme einer dauernden Insertion der radiären Zellenfäden in gleichen Abständen an der Zellenoberfläche keine genügenden Anhaltspunkte. Ueberhaupt ist es sehr fraglich, ob solche ausgedehnte Radiensysteme, wie sie *Heidenhain* abbildet, als ein reguläres Vorkommniss bei Leukocyten angesehen werden können. 2) Der nach *Heidenhain's* Annahme notwendige bogenförmige Verlauf der durch den Kern auseinander gespreizten Radien um den Kern herum existirt nicht, ist wenigstens an keiner Abbildung *Heidenhain's* zu constatieren; wohl aber liefert dieser Autor selbst Bilder, die dieser Annahme widersprechen.

Also zu sehen ist von dem postulierten Verhalten nicht viel. Nun ist ja nichts dagegen einzuwenden, dass ein Autor gewisse Annahmen macht, wenn er mit denselben im Stande ist, eine Gruppe scheinbar unabhängiger und heterogener Erscheinungen einheitlich zu erklären. *Heidenhain* hat auch in der That einen solchen Versuch gemacht, indem er die Stellung des Centrosoma im Zellkörper und zum Kern, sowie die Polymorphie des Kerns der Leukocyten gemeinsam aus jenen Annahmen erklären zu können glaubt. Durch äusserst sorgfältige Analyse einer grossen Zahl von Einzelfällen ist es ihm gelungen, in diesen Formen- und Stellungsverhältnissen eine gewisse nicht zu bezweifelnde Gesetzmässigkeit nachzuweisen, die man folgendermassen formulieren können: 1) das Centrosoma des Leukocyten sucht die Mitte des Zellkörpers einzunehmen, 2) der Kern hat die Tendenz, sich an die Peripherie zurückzuziehen und — unter gewissen Einschränkungen — hier seine Masse möglichst allseitig zu verteilen, woraus die bekannte Ringform der Kerne und alle möglichen Annäherungsformen an dieselbe resultiren. So dankenswert mir nun der Nachweis einer solchen Gesetzmässigkeit zu sein scheint, so wenig kann ich die Erklärung, die *Heidenhain* auf Grund der oben reproducirten Annahmen für dieselbe gibt, als richtig anerkennen. Oder mit anderen Worten: ich kann nicht finden, dass durch die aufgeführten Stellungsgesetze jene in keiner Weise durch sichtbare Strukturen gestützten Annahmen über das Verhalten der organischen Radien gerechtfertigt seien, sondern glaube im Gegenteil zeigen zu können, dass gewisse Formen des Kerns mit *Heidenhain's* „Spannungsgesetz“ direkt unverträglich sind. Bei dieser Mög-

lichkeit, die *Heidenhain's*che Theorie aus seinen eigenen Abbildungen zu widerlegen, kann ich über die allgemeinen Einwendungen, die gegen dieselbe zu machen sind, ziemlich kurz hinweggehen.

Was zunächst die centrale Stellung der Centrosoma im Zellkörper anlangt, so kann dieselbe für sich allein die Annahme eines von allen Seiten auf das Centrosoma ausgeübten Fibrillenzuges nicht rechtfertigen. Denn wo wir etwas Genaueres über die Erscheinung, dass das Centrosoma den Mittelpunkt der Zelle einzunehmen sucht, wissen, z. B. bei der Wanderung des Sperma-Centrosoma im Seeigel-Ei, kann an eine Erklärung durch Zug gar nicht gedacht werden; vielmehr spricht manches dafür — und diesen Standpunkt hat jüngst auch *Drüner* vertreten — dass die gesetzmässigen Stellungen der Centrosomen in der Zelle und zu einander auf einer Art Propulsionskraft ihrer Radien, also gerade auf einem dem *Heidenhain's*chen Prinzip entgegengesetzten beruhen.

Wenn nun *Heidenhain* weiterhin erklärt, dass seine Annahmen die Polymorphie des Kerns verständlich machen, so ist hiezu zu bemerken, dass die auffallendste Erscheinung der Polymorphie: die Durchschnürungen der Kerne in mehrere Stücke mit feinsten langausgezogenen Verbindungsfäden, gänzlich unerklärt geblieben sind, und ich wenigstens wüsste auch nicht, wie sie aus dem Spannungsgesetz, selbst unter der weiteren Annahme einer lokalen Fibrillenkontraktion, erklärt werden könnten. Es scheint mir also von vornherein sicher, dass bei dem Formenwandel des Kerns andere Ursachen die wichtigste Rolle spielen, und es trifft nicht ganz zu, wenn *Heidenhain* angibt, dass seine Hypothese die Polymorphie erklären könne. Thatsächlich beschränkt er sich auch auf eine Erläuterung gewisser Umformungen des ursprünglich als Kugel zu denkenden Kerns. So sieht er zunächst (pag. 509) als unmittelbare Folge Wirkung der Fibrillenspannung „jene kleinen Dellen oder Abflachungen der sonst convex gewölbten Kernmembran an, welche sich so überaus häufig in nächster Nachbarschaft der Sphaere am Kern finden.“ Hier liegt jedoch ein Irrtum vor; nach *Heidenhain's* Spannungsgesetz allein sind solche Einbuchtungen unmöglich und ihr häufiges Auftreten spricht also gegen seine Erklärung. Für die weiteren Umgestaltungen des Kerns zu den charakterischen gekrümmten Wurstformen hat er denn auch eine Hilfsannahme

nötig, dass nämlich (pag. 510) irgend eine Gruppe von Radien aus irgend welchen Ursachen das Uebergewicht erhält, wie das ja sehr leicht möglich sei. Allein wenn einmal angenommen wird, dass „irgend eine Gruppe“ der Radien sich für sich allein besonders stark contrahiren kann, dann müssen sehr viele andere Stellungsverhältnisse von Centrosoma und Kern möglich sein und wenn solche nach *Heidenhain's* Angaben nicht vorkommen, so ist die weitere Hilfsannahme zu machen, dass immer nur solche Fibrillengruppen sich contrahieren, die zum Kern bestimmte Lagebeziehungen haben und unter diesen wieder solche, die symmetrisch auf den Kern einwirken. Dies ist aber eine Complication von Annahmen, die mit Rücksicht auf den fast gänzlichen Mangel thatsächlicher Grundlagen den erklärenden Wert der Theorie sehr zusammenschrumpfen lässt.

Man kann jedoch von allen diesen Einwendungen ganz absehen, man kann ausser Betracht lassen, dass eine Reihe von Vorfragen unerledigt geblieben sind, man braucht nicht darauf aufmerksam zu machen, dass unter den Bildern, die Flemming (23) von Leukocyten gibt, mehrere sind, die sich kaum mit *Heidenhain's* Annahmen vereinigen lassen; — man kann sich vielmehr mit der Thatsache begnügen, dass *Heidenhain* selbst Abbildungen gegeben hat, die die Unhaltbarkeit seiner Theorie ohne Weiteres beweisen. Das sind die Figuren 10, 21, 31 und 34, wo er Querschnitte durch die charakteristischen Hufeisenkerne vorführt. Sein Spannungsgesetz verlangt unter allen Umständen, dass der Querschnitt eines solchen Kerns in der Richtung der organischen Radien verlängert ist; denn diese drücken auf ihn ungefähr senkrecht zu ihrer eigenen Richtung und müssen ihn zwingen, nach der Richtung, wo kein Widerstand ist, d. i. in radialer Richtung nach Innen und Aussen auszuweichen. Und wenn nun in Wirklichkeit die Kernquerschnitte annähernd kreisrund sind, ja bei manchen der auf den organischen Radien senkrecht stehende Durchmesser der grösste ist (Fig. 34), so folgt daraus mit vollkommener Sicherheit, dass *Heidenhain's* Annahmen nicht zutreffen. —

Dass nun weiterhin die auf solcher Grundlage sich aufbauenden Vorstellungen über die Mechanik der Karyokinese zum mindesten ebenso unbegründet sind, kann nicht Wunder nehmen. Genau genommen ist es auch nur eine einzige Er-

scheinung, die *Heidenhain* mit seinen Prinzipien erklären kann, nämlich das Auseinanderweichen der Tochtercentrosomen zu ihrer symmetrischen Stellung in den Polen der karyokinetischen Figur. Indem er auch hier sein Spannungsgesetz anwendet und weiterhin annimmt, dass bei der Teilung der Centrosomen jede Hälfte die Hälfte der organischen Radien auf sich übernimmt, lässt sich eine Ueberführung seines Ruhestadiums der schematischen Figur 85 in eine Anordnung, wie sie etwa dem Schema Fig. 87 B entspricht, in der That erklären. Dass mit dieser Möglichkeit allein noch nichts geleistet ist, ist selbstverständlich, und es fragt sich also: geht die Entwicklung der karyokinetischen Figur wirklich so vor sich, dass diese Erklärung zulässig erscheint? *Heidenhain* bezieht sich auch hier zunächst auf die Leukocyten; allein da die Annahmen, die er für diese Zellen im ruhenden Zustand macht, nicht stichhaltig sind und da er von sich teilenden Leukocyten nichts mitteilt, auch keine Abbildungen davon gibt, muss man sich an das halten, was von anderen Zellen über diese Phasen der Mitose bekannt ist. Alles dies aber scheint nur gegen *Heidenhain's* Erklärungsversuch zu sprechen.

Fürs Erste ist die Grundannahme eines dauernden Bestandes und einer dauernden Insertion der „organischen Radien“ am Centrosoma und an der Zellenoberfläche nirgends bewiesen und kann für die meisten untersuchten Zellen ausgeschlossen werden. Speziell in jenem Stadium, wo die Tochtercentrosomen auseinanderweichen, kann es für viele Zellen als völlig sicher betrachtet werden, dass kein Radius die Oberfläche erreicht. Lasse ich auch die *Ascaris*-Eier hier ausser Betracht, deren körnige Kugeln im Umkreis der Centrosomen etwas Ungewöhnliches zu sein scheinen, und halte ich mich nur an das, was ich sonst von jenen Stadien der Centrosom-Teilung gesehen habe, oder was in der Literatur darüber vorliegt, so sind die Verhältnisse, die man dabei wahrnimmt, nicht anders zu deuten, als dass zu dieser Zeit die Radiensysteme — dieser spezifischen Anordnung nach — sich gänzlich neu bilden. Zuerst sieht man nur im nächsten Umkreis des noch einfachen oder schon getheilten Centrosoms verschwommene unregelmässig strahlige Strukturen, erst nach und nach greifen sie weiter hinaus und gehen unter allmählichen Uebergängen in die äusserst regelmässigen aus scharf abgesetzten und isolierbaren Fäden zusammengesetz-

ten Strahlenkugeln über. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass ich mich auch der Ansicht *Heidenhain's*, wonach die Radien am Centrosoma inserieren sollen, nicht ausschliessen kann. Zu sehen ist davon jedenfalls nichts. Das Centrosoma liegt vielmehr als ein ringsum wohl begrenzter, vielleicht stets von einem radienfreien Raum umgebener Körper da. Wenn sich die fertig ausgebildete Strahlenkugel — nach den Zugwirkungen ihrer Fädchen zu urteilen — als ein im Centrum zusammengehaltenes, in sich verfertigtes System darstellt, so scheint mir das darauf zu beruhen, dass sich die Radien selbst im Umkreis des Centrosoma zu einer einheitlichen Bildung vereinigen, aus der dieses Centralorgan weggenommen werden könnte, ohne dass sich in den mechanischen Verhältnissen etwas ändern würde.

Enthält das oben Gesagte schon genügende Gründe gegen *Heidenhain's* Erklärungsversuch, so ist ein weiterer Einwand der, dass nach seinen Vorstellungen bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defekt auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer im zugehörigen Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis. Auch in den Fällen, wo eine Centralspindel entsteht, müsste dieser Defekt aufs Deutlichste sichtbar sein. Nirgends aber finde ich etwas dem Entsprechendes. Woher endlich die Fädchen stammen, die wir einstweilen bei der Karyokinese als die wichtigsten ansehen müssen, diejenigen nämlich, welche sich an die Chromosomen anheften, dies bleibt bei *Heidenhain's* Annahme ganz un- aufgeklärt.

Direkt unverträglich aber mit seiner Hypothese sind die Thatsachen, die wir über die Ortsveränderungen der Radiensysteme im Zellkörper kennen. Die beiden Strahlenkugeln verhalten sich — wenigstens auf gewissen Stadien — nicht wie Systeme rings befestigter im Centrum verknüpfter Fäden, sondern wie frei bewegliche, fast möchte ich sagen: schwimmende (schwebende) Körper, die als Ganzes höchst beträchtliche Verlagerungen erleiden können. Hier sind vor allem diejenigen Fälle von Wichtigkeit, wo, wie bei der Richtungskörperbildung, die Achse der karyokinetischen Figur aus tangentialer in radiale Stellung übergehen kann. Nach *Heidenhain's* Annahmen ist die

Stellung eines dicentrischen Radiensystems eine unabänderliche, eine solche Drehung der dicentrischen Figur wäre also nach seinem Spannungsgesetz ganz unmöglich.

Von allen diesen Thatsachen nimmt *Heidenhain* keine Notiz; nirgends finde ich bei ihm Rücksicht auf das, was wir direkt von den lebenden Zellen wissen, nirgends merkwürdiger Weise Berücksichtigung dessen, was uns die Beobachtung des Lebens einigermassen ersetzen kann: die Verfolgung der verschiedenen Entwicklungsstadien, welche die Zellstrukturen durchlaufen, an einer möglichst lückenlosen Serie von Präparaten. Sondern auf die Strukturen, die ihm Schnitte von in Sublimat gehärteten ruhenden Zellen darbieten, baut er seine celluläre Mechanik auf; die Unveränderlichkeit des Zellenlebens wird ihm zur Starrheit der Organisation, und an die Stelle des Studiums der Umwandlungsvorgänge tritt deren Construction a priori.

Dieses Verfahren zeigt sich am Stärksten in den Abschnitten über die Protoplasmastruktur und die „Microcentren“ der Riesenzellen. Hier werden Annahmen auf Annahmen gehäuft und Dinge als gesicherte Resultate hingestellt, für die ich auch nicht die Spur eines Beweises zu entdecken vermag. Und ich gestehe, dass ich immer wieder verblüfft die Abbildungen durchgesehen und mich gefragt habe, wie solche Präparate zu solchen Folgerungen führen können.

Wenn ich dies alles so scharf betone, so geschieht es einmal des überaus sicheren Tones wegen, mit dem *Heidenhain* alle diese Dinge vorträgt, sodann aber, weil in einem sonderbaren Gegensatz zu dieser Forschungsweise die Beurteilung steht, die *Heidenhain* den Bestrebungen anderer Autoren zu Teil werden lässt. So sehe ich mich genötigt, einiges von diesen Urteilen, soweit es auf meine eigenen Arbeiten Bezug hat, hier einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

4. Die Theorie der Insertionsmittelpunkte und die Theorie der materiellen Herrschaft.

In *Heidenhain's* Abhandlung ist das XVII. Capitel der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Centrosomen gewidmet. Der Autor bekennt sich hier als Schüler *E. van Beneden's*, der als Begründer einer „Theorie

der Insertionsmittelpunkte“ den richtigen Weg gezeigt habe zur Erklärung cellulärer Mechanik. Neben dieser Theorie gibt es aber nach *Heidenhain* noch eine zweite, die er als die „der materiellen Herrschaft“ der Centrosomen bezeichnet. Diese Theorie, die sich damit befasst, „auf das zu spekulieren, was man nicht beweisen kann“ (pag. 668), soll in voller Breite in meinen Arbeiten zu finden sein (pag. 676); und da überhaupt kein anderer Name als der meinige als Vertreter derselben genannt ist und also die ziemlich verächtliche Beurteilung, die die „Theorie der materiellen Herrschaft“ von *Heidenhain* erfährt, sich als gegen meine Erklärungsversuche gerichtet darstellt, so möge man mir gestatten, einiges zu meiner Verteidigung zu sagen.

Wenn mich *Heidenhain* als den Urheber der „Theorie der materiellen Herrschaft“ der Centrosomen anführt und *E. van Beneden* als dem Begründer der „Theorie der Insertionsmittelpunkte“ gegenüberstellt, so kann ich nicht umhin, vor allem zu erklären, dass *van Beneden* überhaupt keine Theorie der bei der Kern- und Zellteilung wirkenden Kräfte aufgestellt hat. *Van Beneden* hat mit dem Scharfblick, der alle seine Untersuchungen auszeichnet, den Gedanken ausgesprochen, dass die Bewegungserscheinungen in der Zelle auf der Thätigkeit kontraktiler Fibrillen beruhen, und dieser Gedanke hat sich, wie mir scheint, als ein fruchtbarer erwiesen. Aber von irgend welchem Beweis für die Richtigkeit jener Annahme finde ich bei *van Beneden* nichts. Speziell von den karyokinetischen Erscheinungen hat *E. van Beneden* zwar eine einzige Phase: das Auseinanderweichen der Tochter-Chromosomen mit dem genannten Princip zu erklären versucht; allein er hat sie, wie ich aus seinen eigenen Abbildungen nachweisen konnte, falsch erklärt.

So hat also der belgische Forscher wohl den Satz aufgestellt: „Dans notre opinion tous les mouvements internes, qui accompagnent la division cellulaire, ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes.“ Aber über diese Behauptung geht seine Leistung auf diesem Gebiet durchaus nicht hinaus, und es scheint mir hiefür die Bezeichnung „Theorie“ keineswegs am Platz zu sein.

Komisch aber ist an diesem Sachverhalt, dass jene „Theorie der Insertionsmittelpunkte“, welche *Heidenhain* mit Unrecht dem belgischen Forscher zuschreibt und die er als Gegensatz zu meinen Anschauungen proclamiert und verfiicht, von mir wirklich so weit ausgestaltet worden ist, dass man hier vielleicht von einer Theorie sprechen könnte, obgleich ich auf diese Bezeichnung meines Erklärungsversuches nie Anspruch erhoben habe. Aber ich habe es doch wenigstens zum ersten Mal unternommen, die Erscheinungen der Kernteilung, soweit es sich um passive Bewegungen der Chromosomen handelt, aus dem Formenwandel der centrierten Systeme und ihren nachweisbaren Verknüpfungen mit anderen Bestandteilen der Zelle mechanisch abzuleiten. In strengster Anlehnung an das, was in den Präparaten zu sehen ist und unter Hinzuziehung lehrreicher abnormer Fälle vermochte ich eine Reihe von Bewegungserscheinungen der Chromosomen verständlich zu machen und ich glaube vor allem die für das ganze Problem weitaus wichtigsten Phasen: die allmähliche Entstehung der karyokinetischen Figur, worüber bis dahin nur sehr unzureichende Beobachtungen — von *van Beneden* übrigens gar keine — vorlagen, in einer Weise aufgeklärt zu haben, dass danach der eigentliche Kernteilungsakt fast als notwendige Folge der aus jenem Aufbau sich ergebenden Constitution der Teilungsfigur erscheint. Das Contraktionsbestreben als identisch zu denkender von zwei Centren ausstrahlender Radien und die nachweisbare Insertion derselben an den Chromosomen und an der Zellmembran, das waren in der Hauptsache die Momente, auf der die ganze Erklärung beruht, die sonach genau dem entspricht, was *Heidenhain* als „Theorie der Insertionsmittelpunkte“ bezeichnet hat.

Was ich schon damals betonte, wiederhole ich auch hier: dass ich das Unvollkommene und Mangelhafte dieses Erklärungsversuches sehr wohl fühle; immerhin darf ich mit Befriedigung constatieren, dass meine Bestrebungen auf diesem Gebiet anderen Autoren zur Grundlage weiteren Fortschrittes geworden sind. Ich habe hier vor allem die schon mehrfach erwähnten ausgezeichneten Untersuchungen *Drüner's* im Auge, der für Amphibien-Zellen die vor allem von *Flemming* (24) und *Hermann* (33) begonnene Analyse der karyokinetischen Figur beträchtlich gefördert und daraufhin die Mechanik des Teilungsvorganges in

einer, wie mir scheint, äusserst befriedigenden Weise aufgeklärt hat. Gerade dass hier in mancher Hinsicht andere Verhältnisse bestehen als an meinem Untersuchungsobjekt, welche Unterschiede, wie ich schon früher darlegte (11, pag. 9 und 119, Anmerkung) auch eine andere Mechanik zur Voraussetzung haben müssen, und dass es nun doch gelang, hier wie dort die gleichen Grundprinzipien als zulässig zu erkennen, die Differenzen aber aus den besonderen Bedingungen der beiderlei Zellenarten zu erklären, erhöht mir die Sicherheit, dass der eingeschlagene Weg im grossen Ganzen der richtige gewesen ist.

Die wesentlichste Besonderheit in den mechanischen Verhältnissen bei der Teilung der von *Drüner* untersuchten Zellen liegt in der Rolle, welche die hier zur Entwicklung kommende Centralspindel spielt. Die Ergebnisse, die *Drüner* hierüber gewonnen hat, sind höchst interessant, und überhaupt gewährt das Zustandekommen der Teilungsfigur, wie er es an einer Reihe vorzüglicher Abbildungen klar legt, die erfreulichsten Einblicke in das wunderbare Getriebe cellulärer Bewegungsvorgänge. Auch die Vorstellungen, die *Drüner* über die Wirkung der wachsenden und peripher nicht befestigten Radien entwickelt, dass sie nämlich durch ihre Ausbreitung einen Druck ausüben¹⁾ und somit Lageveränderungen sowohl der Centrosomen wie auch der Kernteile bewirken, scheinen mir sehr wertvoll zu sein zur Erklärung vieler Stellungsverhältnisse und wohl von allgemeiner Gültigkeit.

Allein dass nach wie vor eine Reihe von Erscheinungen übrig bleibt, die jeder Erklärung spotten, darf nicht verschwiegen werden. Ich nenne nur die nächstliegenden. Wie die Strahlenfiguren im Umkreis der Centrosomen sich bilden, durch welche Kräfte die Centrosomen zuerst von einander wegbewegt werden, (denn sie sind in vielen Fällen beträchtlich entfernt, ohne dass dies auf Expansion von Radien zurückgeführt werden kann), wie die Formveränderungen des Zellkörpers und besonders der Vorgang der Protoplasmateilung erklärt werden muss, das bleibt völlig unklar. Zwar hat *Drüner* nach den schematischen Figuren von *van Beneden* und *Neyt* auch über diesen letzten

¹⁾ Ähnliche Ideen, wenn auch in ihrer Anwendung der Hauptsache nach durchaus verfehlt, hat schon *Watasé* geäussert.

Punkt gewisse Aufschlüsse zu geben versucht; und es ist ja ein sehr naheliegender und verlockender Gedanke, hiefür gleichfalls Contraktionen gewisser Radien verantwortlich zu machen, wie auch *Heidenhain* dieses Moment zur Erklärung der Einschnürung des Zellkörpers heranzieht. Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Bilder auf Tafel VI bei *van Beneden* und *Neyt* ausdrücklich als Schemata bezeichnet sind und dass z. B. der vielfach herangezogenen Fig. 1 dieser Tafel sicherlich keine Realität zukommt. Es ist hievon weder auf den entsprechenden Figuren der Tafel I noch an den der Abhandlung beigegebenen Photographien etwas zu sehen; mir selbst, der ich seit meiner Publication noch manches neue Präparat von *Ascaris*-Eiern untersucht habe, ist niemals etwas Derartiges zu Gesicht gekommen und auch die Abbildungen von *van Beneden's* Schüler *Herla* lassen nichts davon erkennen. Wenn man aber alles überblickt, was über die Radienanordnung bei der Teilung des Zellkörpers bekannt ist, so kommt man, meiner Meinung nach, zu dem Resultat, dass bei diesem Vorgang ganz andere Kräfte wirksam sein müssen, von denen wir eben noch gar nichts wissen.

Die Aufstellung dieser vorläufigen Grenzen unserer Einsicht war es offenbar, die *Heidenhain* veranlasst hat, mich zum Urheber der Theorie einer mystischen „materiellen Herrschaft“ der Centrosomen zu stempeln. In dem Vorwurf, den er mir hiedurch machen will, kommt eine von der meinigen prinzipiell verschiedene Denkweise zum Ausdruck, worüber ein Paar Worte nicht unnütz sein dürften. Ich habe die Worte „Herrschaft“ und „beherrschen“ von den Centrosomen in der That an verschiedenen Stellen gebraucht; der Zusammenhang, in welchem ich sie angewendet habe, lässt, glaube ich, keinen Zweifel, wie diese Ausdrucksweise gemeint war. Eine solche Stelle, in deren Zusammenhang das Wort beherrschen vorkommt, hat *Heidenhain* citiert. Es handelt sich um die Ueberführung der einen Astrosphaere (Archoplasmakugel) in zwei. Hierüber heisst es in meiner Abhandlung (pag. 70): „Die Lagebeziehungen zwischen Archoplasma und Centrosomen involvieren einen dynamischen Zusammenhang zwischen beiderlei Bildungen, der sich ganz allgemein etwa folgendermassen formulieren lässt: Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraktion aus der Art, dass es, um

sich selbst als Centrum, diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel contrahiert. Nach diesem Satz ist die Teilung der ursprünglich einheitlichen Archoplasmamasse die einfache Folge des Vorhandenseins und Auseinanderrückens zweier gleich stark wirkender Centrosomen. Wären drei solche Körperchen vorhanden, so müsste sich das Archoplasma in drei Kugeln spalten. So lange die beiden Centrosomen einander dicht benachbart sind, fallen ihre Wirkungssphären zum grössten Teil zusammen und bedingen im Archoplasma nur eine geringe Abweichung von der Kugelgestalt. Je mehr sie sich von einander entfernen, umso kleiner wird der gemeinsame Bereich der beiden Sphären, umso schärfer die Einschnürung des Archoplasmas zur Bildung zweier kugelförmigen Hälften, bis diese sich endlich vollkommen von einander lösen.“ Und in kurzer Zusammenfassung des hier Ausgeführten sind die Centrosomen weiter unten als körperliche Centren bezeichnet, welche das Archoplasma beherrschen.

Eine andere Stelle, die noch deutlicher ist, findet sich auf pag. 131. Hier heisst es: „Wenn ich auch den vorstehenden Beobachtungen über das Zustandekommen der Zellteilung keinerlei Angaben hinzufügen kann über die Kräfte, welche diese Zerlegung bewirken, so scheint mir doch wenigstens das Eine mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden zu können, dass die Teilung der Zellsubstanz in irgend welcher Weise von den beiden Centrosomen abhängig ist. Gibt sich ein solcher Einfluss dieser Centren auf die Zerlegung des Zellkörpers besonders klar in jenen unten zu betrachtenden pathologischen Fällen zu erkennen, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, so spricht sich derselbe doch auch schon in dem normalen Verlauf der Teilung recht deutlich aus, darin nämlich, dass die Teilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Centralkörperchen senkrecht halbiert. (pag. 132). Solange über die Art dieses Einflusses keine bestimmten Aufschlüsse zu erlangen sind, wird man sich mit der allgemeinen Vorstellung begnügen müssen, dass jedes in einer Zelle vorhandene Centrosoma in einem gewissen Umkreis eine gewisse nicht näher zu bestimmende Herrschaft über das Protoplasma ausübt.“

Das ist also, wie mir scheint, nicht „Spekulation auf Dinge, die man nicht beweisen kann“, sondern genau das Gegenteil: das Eingeständnis des Autors, dass es ihm bei diesen

Vorgängen nicht möglich gewesen ist, über die treibenden Kräfte etwas zu ermitteln, und dass er es für zwecklos hält, sich über diese Kräfte, ohne dass das Objekt selbst bestimmte Anhaltspunkte an die Hand gibt, in freien Phantasien zu ergehen. Dagegen sollten jene Sätze dazu dienen, das Bestehen einer — ihrer Natur nach einstweilen nicht erkennbaren — Abhängigkeit zu constatieren, und sie enthalten den Versuch, diese Abhängigkeit in eine vorläufige Formel zu bringen. Es sollte, genauer gesagt, ein Ausdruck gefunden werden für eine Gesetzmässigkeit, die sich in den Beziehungen zwischen den Centrosomen und dem Archoplasma (den Strahlenfiguren) und zwischen den Centrosomen und der Protoplastenteilung unter verschiedenen Bedingungen wiederholt.

Dass solche Formulierungen zur Methode der Naturforschung gehören, dürfte nicht zu bezweifeln sein; ob sie mir gelungen sind, und nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen noch brauchbar, ist eine Frage für sich. Immerhin scheint es mir, dass man auch heute noch die Centrosomen als Attraktionscentren für das Archoplasma bezeichnen dürfe und dass die Gesamtheit der Beziehungen, die wir bei der Entstehung und bei der Teilung der Radiensysteme unter normalem und abnormem Verlauf, bei der Zellteilung und bei der Befruchtung, constatieren können, einstweilen nicht besser als durch diese Formel ausgedrückt werden kann.

Heidenhain legt mir (pag. 676) die Frage vor, warum denn zwei durch Teilung entstandene Centrosomen auseinanderrücken¹⁾, warum sie nicht neben einander liegen bleiben? Ja, ich weiss es nicht; und da ich für das Zustandekommen dieser Bewegung eine Anzahl von Möglichkeiten sehe und jedenfalls noch viel

1) *Heidenhain* erwähnt bei dieser Gelegenheit, dass nach meiner eigenen Meinung eine abstossende Kraft zwischen den Centrosomen nicht anzunehmen sei. Es ist dies jedoch nicht ganz richtig. Ich habe wohl für die Centrosomen der fertigen Spindel gesagt, dass für die Annahme einer abstossenden Kraft zwischen ihnen kein Grund vorliegt, keineswegs aber habe ich dies für jenes Stadium behauptet, wo die aus der Teilung hervorgegangenen Schwestercentrosomen sich auseinanderbewegen. Ja ich bin, auf Grund der Polyspermie-Erscheinungen, wirklich geneigt, für gewisse Stadien eine auf bestimmte Entfernungen wirksame abstossende Kraft zwischen allen in einer Zelle vorhandenen Centrosomen anzunehmen, mag nun diese Abstossung auf Druckwirkung der Radien oder auf etwas anderem beruhen.

mehr bestehen, und da andererseits an den Präparaten nichts zu finden ist, was für eine derselben spräche oder die anderen ausschliesse, so warte ich einstweilen, bis uns neue Erfahrungen etwas in dieser Frage Entscheidendes zuführen. *Heidenhain* dagegen erklärt einfach: die beiden Centrosomen werden durch Zug der an ihnen und an der Zellmembran festgehefteten organischen Radien auseinandergeführt. Dass von der Fadenanordnung, welche bei diesem Vorgang auftreten müsste, nirgends etwas zu sehen ist, scheint für ihn nicht in Betracht zu kommen. Ja, er geht sogar soweit, von mir zu sagen (pag. 675): „Dieser Autor hätte nach seinen ausgezeichneten Erfahrungen während der späteren Stadien der Mitose, so dünkte ich, auch für die früheren eine fädige Struktur des centrierten Protoplasmas oder seines „Archoplasmas“ voraussetzen können.“ Dieses „Voraussetzen“ bezeichnet genau die ganz verschiedene Auffassung, die wir beide von der Aufgabe des Naturforschers haben; denn ich bin der Meinung, dass, wenn ich eine Bewegung durch Zug kontraktiler Fibrillen erklären will, ich diese Fibrillen nicht voraussetzen darf, sondern wirklich nachgewiesen haben muss.

Heidenhain bringt endlich gegen meine Auffassung der Centrosomen als Attraktionscentren den Einwand, dass nach dieser Anschauung, wenn an den einen Pol zwei Centrosomen zu liegen kommen, doch hier eine stärkere Attraktionswirkung und also eine stärkere Archoplasmaansammlung zu Stande kommen müsse, was nicht der Fall sei. Hier möchte ich nun fragen, woraus *Heidenhain* denn schliesst, dass dies nicht eintrete; denn mir ist kein Fall bekannt, dass beim Vorhandensein dreier Centrosomen zwei davon zu einem Pol werden und es wäre also erst die Constatierung eines solchen Ereignisses abzuwarten.

Ich weiss wohl, dass *Heidenhain* hier erwidern wird, er habe ja für die Leukocyten den Nachweis geführt, dass zwei, ja unter Umständen vielleicht drei Centrosomen zu einem Spindelpol werden können. Allein selbst in diesem Punkt, wo es sich um Feststellung eines Thatbestandes zu handeln scheint, muss ich widersprechen und behaupten, dass *Heidenhain* nur durch Verwirrung bisher gültiger Begriffe zu dieser Aufstellung gekommen ist.

5. Ueber den Begriff des Centrosoma.

Wir stehen vor der Frage, was man unter einem Centrosom zu verstehen habe. *Heidenhain* hat diese Frage in einem besonderen Kapitel erörtert und eine Definition des Centrosoma aufgestellt, die in erster Linie auf seinen Resultaten über diese Gebilde bei den Leukocyten beruht. Die Schlüsse, die er aus seinen an diesen Zellen gewonnenen, an sich ganz ausgezeichneten Beobachtungen zieht, stehen mit dem, was man bisher über die Centrosomen wusste oder zu wissen glaubte, in den wesentlichsten Punkten im Widerspruch. Hielt man es bisher für feststehend und für eine der wichtigsten Erkenntnisse, dass die Zweiteilung des Centrosoma die erste Vorbereitung zur Zellteilung sei, indem in den so geschaffenen zwei Körperchen die Centren der beiden zu bildenden Tochterzellen gegeben seien, so erfahren wir nun, dass die Vermehrung der Centrosomen mit der Zellteilung in gar keinem unmittelbaren Verhältnis steht. Liess man bisher die beiden Tochtercentrosomen unter Vermittlung eines Hantelstadiums aus dem Muttercentrosom entstehen, so versichert *Heidenhain*, dass er dies für völlig irrtümlich halte. Und endlich, war man bisher der Ueberzeugung, dass ein Spindelpol dadurch bestimmt und bedingt sei, dass hier ein Centrosom liege, so behauptet *Heidenhain*, dass hier auch zwei oder drei vorhanden sein können, so dass also unter Umständen eine sich neu bildende Zelle ihre Existenz bereits mit drei Centrosomen beginnt.

Woher nun diese Umwälzung in scheinbar gesicherten Resultaten und diese ganz neuen Einsichten? Einfach daher, dass *Heidenhain* das, was man nach dem bisherigen Gebrauch als Centrosoma bezeichnen müsste, Microcentrum nennt und die Bezeichnung Centrosom auf gewisse Inhaltkörper des bisherigen Centrosoms überträgt, die nun in der That sich so verhalten, wie er es angibt.¹⁾

¹⁾ Dass *Heidenhain* später unter „Microcentrum“ wieder etwas gänzlich anders zu Beurteilendes versteht, wodurch die Verwirrung gar auf den Höhepunkt gebracht wird, darauf komme ich unten zurück.

Was berechtigt aber zu diesem Verfahren, einen in bestimmtem Sinn gebrauchten Namen von dem Ding, das damit gemeint war, wegzunehmen und auf etwas anderes neu Entdecktes zu übertragen? ¹⁾

Hiezu scheint für *Heidenhain* vor allem der Umstand massgebend zu sein, dass er der Meinung ist, der bisherige Begriff des Centrosoms vertrage sich nicht mehr mit den neueren und speziell mit seinen eigenen Erfahrungen. Einen gewissen Anschein von Berechtigung erhält diese Meinung dadurch, dass es sich in den einzelnen Fällen, wo Centrosomen genauer beschrieben worden sind, offenbar um Gebilde von verschiedener Constitution handelt. *Heidenhain* glaubt nun, dass allen diesen Dingen, sei es in der Einzahl oder in der Mehrzahl ein gleiches, morphologisch nicht mehr teilbares Element zu Grunde liege, welches er vor allem dadurch für charakterisiert hält, dass es eine spezifische Affinität für die Haematoxylin-eisenfarbe besitze. Diesem Element vindiciert er den Namen Centrosoma.

Ich würde nun — worauf ich unten zurückkomme — selbst für den Fall, dass diese spezifisch färbbaren *Heidenhain'schen* Granula überall nachweisbar wären, es für unrichtig halten, auf diese Dinge ohne weiteres, lediglich nach dem angeführten Kriterium, den Namen „Centrosomen“ zu übertragen.

Allein davon einstweilen abgesehen, so gering auch unsere Erfahrungen über die Constitution der im Centrum der Astrosphaeren gelegenen Bildungen gegenwärtig noch sind, so lässt sich doch jetzt schon behaupten, dass die *Heidenhain'sche* Definition nicht für alle Fälle Geltung hat. Zum Beweis brauche ich nur an das zu erinnern, was ich oben über die Centrosomen des Seeigel-Eies mitgeteilt habe. Hier erscheint bei der Haematoxylin-Eisenfärbung, selbst wenn dieselbe noch gar nicht auf's äusserste differenziert ist, im Centrum einer jeden Astrosphaere der ersten Furchungsspindel eine grosse blasse Kugel, in der, durchaus nicht constant, ein schwarzes Gerüstwerk von verschiedener Anordnung und Dichtigkeit nachweisbar ist. Selbst

¹⁾ Vgl. hiezu Seite 637 bei *Heidenhain*, wo sich der Autor darüber beklagt, dass „viele Autoren es für vollkommen überflüssig halten, die histologischen Begriffe in präziser Weise ihrer ursprünglicher Geltung nach anzuwenden“.

wenn man annehmen wollte, dieses Gerüst sei stets vorhanden und nur in manchen Präparaten durch zu starke Extraktion verschwunden, so wüsste ich nicht, wie man dieses Schwammwerk oder Fädchenwerk unter den *Heidenhain'schen* Centrosombegriff bringen wollte. Centrosom kann eben nur die ganze grosse Kugel samt allen unter Umständen in derselben vorhandenen Differenzierungen sein.

Wenn schon diese Thatsache allein der *Heidenhain'schen* Aufstellung widerspricht, wonach das Centrosom ein scharf umgrenztes, solides spezifisch färbbares Körperchen sei, welches morphologisch nicht mehr zusammengesetzt sein dürfe, so ist noch hinzuzufügen, dass die Bestimmung: „morphologisch nicht mehr zusammengesetzt“ überhaupt die unglücklichste ist, die sich finden lässt. Denn dieser Ausdruck kann doch nichts anderes heissen, als dass das fragliche Gebilde für unsere gegenwärtigen Hilfsmittel homogen erscheint. Wenn bessere Hilfsmittel in *Heidenhain's* schwarzen Körnchen abermals noch kleinere Gebilde zur Differenzierung kommen lassen, so müsste der Name „Centrosom“ auf diese übergehen.

Ergibt sich hieraus, dass die *Heidenhain'sche* Definition des Centrosoma nicht allein mit dem bisherigen Usus in Widerspruch steht, sondern überdies ausser Stande ist, alle Einzelfälle zu umfassen, so fragt es sich nun: Ist denn der geltende Centrosombegriff wirklich ein so verschwommener, dass damit, wie *Heidenhain* meint, nicht zurecht zu kommen ist?

Der Autor hält sich, um diese Unbrauchbarkeit darzulegen, an die Beschreibung, die *van Beneden* von dem corpuscule polaire des Ascaris-Eies gegeben hat. Der belgische Forscher sagt von demselben in seiner letzten Abhandlung, dass es aus einem Haufen von Körnchen (amas de granulations) gebildet sei. Diese Angabe über die feinere Constitution nennt *Heidenhain* den „*van Beneden'schen* Centrankörperbegriff“ und hat nun freilich nicht Unrecht, wenn er sagt, dass damit schwer zurecht zu kommen sei. Aber ist denn dies wirklich der geltende oder auch nur der *van Beneden'sche* Centrankörperbegriff, und jene Charakterisierung des Ascaris-Centrosoma als Körnchenhaufen die Definition dazu? Wenn jemand von einem bestimmten Tisch sagt, derselbe sei aus Holzstücken zusammengesetzt, hat

er dann den Begriff Tisch definiert als eine Vereinigung von Holzstücken?

Hier liegt, wie mir scheint, eine Unklarheit vor, und man wird auf andere Weise versuchen müssen zu entscheiden, was unter einem corpuscule central oder Centrosom zu verstehen sei. Ausser Betracht muss bei dieser Beurteilung bleiben, was etwa früher als Definition des sog. „Polkörperchens“ der Spindel aufgestellt worden sei mag. Mit der Entdeckung dieses Körperchens als einer Differenzierung der sog. Kernspindel, was zunächst nur eine an sich völlig wertlose Thatsache constatiert, von der gleichen Bedeutungslosigkeit etwa, wie der von mir erbrachte Nachweis eines Centralkorns in dem grossen Ascaris-Centrosoma. Der Begriff des „Centralkörperchens“ oder „Centrosoma“ stammt aus dem Jahr 1887, als gleichzeitig *van Beneden* (3) und ich (7, 8) jenes Körperchen als dauerndes Zellenorgan nachweisen und seine hohe Bedeutung für die Kern- und Zellteilung aufdecken konnten.

Wir haben beide unterlassen, eine Definition des Centrosoma zu formulieren. Immerhin könnte eine solche sowohl aus den Erörterungen von *van Beneden* und *Neyt*, als auch aus meiner Darstellung (8), nachdem in den wesentlichen Punkten volle Uebereinstimmung herrschte, leicht abstrahiert werden.

Ich möchte dies nun zunächst nachträglich thun, um danach zu untersuchen, ob sich nicht auch *Heidenhain's* Befunde dieser Definition unterordnen lassen.

Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweiteilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert.

Hiezu werden noch einige Erläuterungen nötig sein.

1. Die Definition enthält im Gegensatz zu der *Heidenhain's*chen keine Angabe über die Constitution des Centrosoma. Denn gerade in diesem Punkt, den *Heidenhain* überall in den Vordergrund stellt, herrscht noch die grösste Unsicherheit. Wenn ich zurückgehe auf die Arbeit von *van Beneden* und *Neyt* und die meinige über das Ascaris-Ei, so gehen schon unsere Resultate für dieses eine Objekt weit auseinander. *Van Beneden* be-

zeichnet das Centrosom als einen Haufen von Körnchen; ich finde es auf den Stadien, wo es am grössten und am leichtesten zu analysieren ist, als eine homogene Kugel mit einem winzigen Centralkorn. Es ist die Meinung ausgesprochen worden, dass dieses centrale Korn dem *van Beneden's*chen corpuscule central gleichwertig sei, mein Centrosom aber der Astrosphaere zugehöre. Dagegen darf ich wohl auf meine Abbildungen verweisen, welche in getreuer Zeichnung darstellen, wie das kleine Korn wirklich nur eine centrale Differenzierung einer auf's Deutlichste begrenzten Kugel ist, die sich von der Astrosphaere auf's Schärfste abhebt; wobei noch zu beachten ist, dass ich in continuierlichen Uebergängen die Ausbildung des grossen Centrosoma aus einem viel kleineren Korn und ebenso die Rückkehr in ein solches verfolgen konnte. Ueberdies ist das zu gewissen Zeiten sichtbare Centralkorn etwas so winzig kleines, dass es nur gerade mit den besten Linsen noch wahrgenommen werden kann, wogegen *van Beneden's* corpuscule central doch immer ein ansehnliches Körperchen ist und wenigstens auf gewissen Stadien mit der Grösse der von mir abgebildeten Centrosomen völlig übereinstimmt. Einigermassen ist die Differenz bezüglich der Grösse wohl daraus zu erklären, dass *van Beneden* und *Neyt* gerade von den Stadien, wo ich das Centrosom am grössten finde — denen der Spindelentstehung — keine Abbildungen gegeben haben. Im übrigen aber kann ich mir die Unterschiede nur aus verschiedener Conservierung erklären; ich will dabei gar nicht entscheiden, welche Bilder dem lebenden Zustand näher kommen, wenn ich auch zu den meinigen, nachdem sie mit den übrigen Umwandlungen während der Teilung so streng parallel gehen, einstweilen das grössere Vertrauen habe. Aber Eines dürfte aus der Verschiedenheit unserer Resultate zu schliessen sein, dass die Centrosomen nicht resistente Dinge sind, die mit Leichtigkeit dem lebenden Zustand entsprechend conserviert werden können, sondern im Gegenteil sehr empfindliche Gebilde; und dass also bei Beurteilung von Präparaten die grösste Vorsicht geboten erscheint.

Dass *Heidenhain's* Charakteristik der Centrosomen als sehr kleiner Granula nicht durchgängig zutrifft, beweisen meine Resultate am Seeigel-Ei; desgleichen, dass ein Centrosom nicht überall durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbt wird. Auch für Ascaris möchte ich bezweifeln, dass die Centrosomen, wie

ich sie in gewissen Stadien gefunden habe, sich durch und durch schwarz färben. Ich habe zwar für dieses Objekt noch keine Erfahrungen mit der Eisenfärbung, es ist aber gegenwärtig im hiesigen zoologischen Institut Herr A. von *Klinckowström* von Stockholm mit dem Studium der Centrosomen von anderen Nematoden-Eiern beschäftigt, für die sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei *Ascaris*. Die Centrosomen sind auf gewissen Stadien zu grossen Kugeln mit einem winzigen centralen Korn aufgequollen, und nur dieses Korn bleibt an guten Eisenhaematoxylin-Präparaten schwarz.

Daraus ergibt sich aber weiterhin, dass das, was sich im Centrum einer Astrosphaere schwarz färbt, keineswegs „das“ oder „ein Centrosoma“ sein muss. Ich halte es einstweilen für ganz unbewiesen, dass das schwarze Korn, welches man im Centrum der Astrosphaeren mit der *Heidenhain'schen* Färbung so vielfach darstellen kann, überall direkt das Centrosoma ist, wenn es auch in vielen Fällen so sein mag. Dieses Färbungs-Verfahren ist eben im Allgemeinen wohl eine ganz vorzügliche Methode, um an der Stelle, wo ein Centrosoma liegt, etwas Deutliches zur Darstellung zu bringen; damit ist ja auch für die meisten Zwecke genug gethan. Aber eine Methode, die sichere Gewähr dafür bietet, dass „das Centrosom“ zur Anschauung gebracht wird, ist die *Heidenhain'sche* Färbung, ganz abgesehen davon, dass das, was sie schliesslich sichtbar macht, je nach der verschiedenen Conservierung des Objekts, sehr wechselnd sein kann, nicht. Ein ungefärbtes Glycerin-Präparat, das die Lichtbrechungsverschiedenheiten der einzelnen Zellstrukturen deutlich hervortreten lässt, kann in dieser Hinsicht weit zuverlässiger sein, als ein Eisenhaematoxylin-Präparat in Canadabalsam, an dem fast nur Färbungs-differenzen wahrgenommen werden. Und das Centrosoma ist doch gewiss nicht verpflichtet, sich in Eisenhaematoxylin durchaus schwarz zu färben.

So glaube ich also, dass wir vor der Hand darauf verzichten müssen, Centrosomen durch ihre Constitution oder gar durch ihr Verhalten zu Farbstoffen zu charakterisieren; wir müssen uns damit begnügen, das Centrosom als jene Einheit zu fassen, welche zur Zeit des Bestehens einer Astrosphaere deren Centrum einnimmt, mag es sich nun so oder anders darstellen.

2) Ich habe es in der aufgestellten Definition als ein Characteristicum für das Centrosoma bezeichnet, dass es der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt. Dies steht scheinbar damit in Widerspruch, dass nach mehrfachen Angaben bei verschiedenen Zellen das Centrosoma sich schon auf dem Stadium der Spindel — als Polkörperchen — teilt, so dass also die Zelle, wenn sie sich von ihrer Schwesterzelle abschnürt, bereits zwei Centrosomen besitzt. Es fragt sich dabei freilich noch, ob wir es hier wirklich schon mit zwei selbständigen Centrosomen zu thun haben, ob die zwei Körnchen, die man im Spindelpol findet, nicht lediglich Differenzierungen eines noch einheitlichen Centrosoms sind, welche die Teilung desselben vorbereiten und einstweilen andeuten. Aber auch, wenn dies nicht so sein sollte, würde ich jene Aufstellung festhalten. Denn man kann, meiner Meinung nach, als den Moment der Entstehung einer Tochterzelle sehr wohl das Stadium ansehen, wo die Centrosomen, von ihren Radiensystemen umgeben, durch deren Vermittlung mit je einer Hälfte der sich teilenden Chromosomen in Verbindung getreten sind, und damit genau bestimmt ist, was einer jeden Tochterzelle an essentiellen Bestandteilen zukommen wird. Und so ist jene Fassung wohl gerechtfertigt. Was durch dieselbe einfach ausgedrückt werden soll, ist die sonst nur durch längere Umschreibung klar zu stellende wichtige Thatsache, dass das Centrum der neu zu bildenden Zelle unter allen Umständen zunächst durch ein Centrosoma repräsentiert wird und dass eben diese Einheit es ist, welche bewirkt, dass sich eine neue Zelle um sie bildet. Erst wenn all das fertig ist, was die geregelte Entstehung dieser Tochterzelle aus dem Bestand der Mutterzelle zur Voraussetzung hat und das Centrosoma somit seine Aufgabe bei der Teilung erfüllt hat, kann es sich von Neuem teilen und damit, ehe die Tochterzelle fertig ist, schon die Centrosomen für die Enkelzellen liefern. Teilt es sich vorher, so dass die Zelle bei der Vorbereitung zur Teilung schon mehr als zwei Centrosomen besitzt, so entstehen pathologische Zustände bei der Kernteilung und es bilden sich simultan eine entsprechend grössere Zahl von Tochterzellen, wie dies am schönsten aus den Experimentaluntersuchungen von O. und R. *Hertwig* (34, pag. 85 ff.) zu ersehen ist.

3) In dem Vorausgehenden ist eigentlich schon gesagt, dass die in der Definition betonte *Zweiteilung* die einzige normale Vermehrung der Centrosomen sein kann. *Zweiteilung* des zunächst einfachen Centrosoma ist die unerlässliche Voraussetzung für eine normale Zellenvermehrung. Und nicht nur dies, sondern es muss auch ein strenger Parallelismus zwischen der Teilung des Centrosoms und der der Zelle bestehen, der Art, dass auf jede neue Centrosom-Teilung eine neue Zellteilung folgt. Bleibt letztere aus, ehe sich die beiden Centrosomen abermals teilen, so entstehen jene oben bereits erwähnten Abnormitäten. Daraus ergibt sich von selbst, dass in einer normalen Zelle nicht mehr als höchstens zwei Centrosomen vorhanden sein dürfen.

4) Die Bezeichnung des durch Teilung entstandenen neuen Centrosoms als dynamisches Centrum für die Entstehung einer neuen Zelle soll die Abhängigkeit der Chromatinverteilung und der Protoplasmadurchschnürung vom Centrosoma ausdrücken. Ich habe über diesen Punkt nichts Neues zu sagen und bitte hierüber das II. Heft meiner Zellen-Studien, besonders auch den letzten Abschnitt: Abnormes und Pathologisches, einzusehen. —

Wenn ich nun mit dieser Definition des Centrosoma *Heidenhain's* neue Befunde vergleiche, die ihn, wie oben gezeigt wurde, zu so abweichenden Aufstellungen geführt haben, so finde ich, dass sich die von ihm mitgeteilten Thatsachen auf's Beste im Rahmen meiner Definition unterbringen lassen.

Es sind zwei Zellenarten, auf die sich *Heidenhain's* Angaben beziehen: die Leukocyten und die Riesenzellen aus dem Knochenmark.

Betrachte ich zuerst die Leukocyten, so ergibt mir *Heidenhain's* Beschreibung, dass hier während der Zellenruhe stets nur ein Centrosoma vorhanden ist. Denn wenn auch *Heidenhain* 2, 3 oder gar 4 färbare Körner findet, so sind dieselben doch stets durch einen achromatischen Körper zu einer Einheit verbunden. Diese von *Heidenhain* als „Microcentrum“ bezeichnete Einheit ist das Centrosoma, wobei nur noch zu bemerken ist, dass die Gesamtheit der schwarzen Körnchen und ihrer Zwischensubstanz vielleicht nur der nach *Heidenhain's* Me-

thode allein darstellbare Inhalt eines grösseren, vielleicht kugelig begrenzten Gebildes sein könnten, das dann den Namen Centrosom zu führen hätte. Denn die Conservierung mit Sublimat und die Untersuchung in Balsam bürgen nicht dafür, dass hier alles zur Beobachtung gekommen ist, was im Leben vorliegt. Wie dem aber auch sein mag: die für den Begriff des Centrosoms nötige Einheit ist vorhanden. Dies ergibt sich mit vollster Sicherheit daraus, dass dieses sog. Microcentrum sich zur Einleitung der Zellteilung stets in zwei Stücke teilt. Dieser von *Heidenhain* als nebensächlich behandelte Punkt ist von der höchsten Wichtigkeit. Wenn seine „Centrosomen“, d. h. die zwei, drei oder vier kleinen Körner das Ausschlaggebende wären, warum bildet nicht jedes einen Pol? Dass dies nicht geschieht, dass im Fall, wo drei vorhanden sind, zwei an einen Pol zu liegen kommen, im Fall von viereñ unter Umständen drei, dies beweist, dass ganz unabhängig von jenen Körnern und unbeeinflusst von ihrer Zahl ein mit der Fähigkeit der Zweiteilung ausgestattetes Organ vorliegt.

Man könnte ja zunächst vielleicht daran denken, dass die Entstehung zweier Pole aus einem nicht durch eine spezifische Qualität der die Pole bildenden Substanz, sondern durch andere Kräfte der Zelle bedingt sei; man könnte an Zellenströmungen denken, welche Centren, gewissermassen Wirbel bilden, erst einen, dann zwei, so dass die Körnchen zuerst auf einen Punkt zusammengetrieben, dann auf zwei verteilt würden. Aber wir wissen ja, dass so etwas nicht existiert. Und man braucht nur das classische Beispiel zu nehmen, die Polyspermie des Seeigel-Eies, um sofort zu erkennen, dass es die einfache aktive *Zweiteilung* ist, wodurch der eine Pol in zwei übergeführt wird.

Damit glaube ich gezeigt zu haben, dass nach dem von *van Beneden* und mir festgestellten Begriff und auch nach allgemeinem Usus das von *Heidenhain* als Microcentrum der Leukocyten beschriebene Gebilde das Centrosoma ist; was *Heidenhain* mit diesem Namen belegt, sind lediglich *Einschlüsse* (Teile) des Centrosoms. Sie mögen im Übrigen etwas sehr Wichtiges sein, vielleicht „Centralkörper des Centrosoma“, obgleich mir vorläufig eine hohe

Verhandl. der Phys.-med. Gesellschaft. N. F. Bd. XXIX. (5) 5

Bedeutung dieser Gebilde unwahrscheinlich vorkommt. Sollen sie einen besonderen Namen führen, so ist dieser neu aufzustellen; vielleicht wäre die Bezeichnung „Centriolen“ nicht unpassend.

Heidenhain hat (pag. 636) selbst erwogen, ob man vielleicht sein „Microcentrum“ der Leukocyten unter den Begriff des Centrosoms bringen könnte; er findet aber, dass man dann bei der Histologie der Riesenzellen zu einem Absurdum käme. Ganz im Gegenteil hiezu scheint mir nichts geeigneter zu sein, die Aufstellung des Begriffes „Microcentrum“ ad absurdum zu führen, als gerade *Heidenhain's* Befunde an den Riesenzellen.

In diesen Zellen lassen sich zahlreiche, durch Eisenhaematoxylin färbare winzige Körnchen nachweisen; es können über Hundert sein. Sie liegen häufig in einer mehr oder weniger dichten Anhäufung im Centrum der Zelle, aber fast stets finden sich auch periphere Gruppen von einigen wenigen oder auch ganz isolierte weit zerstreut.

Heidenhain identifiziert diese Körner, die er — hier ganz mit Recht — Centrosomen nennt, mit den schwarz gefärbten Körnern, die er in den Leukocyten darstellen konnte, und wie er hier den Complex derselben als Microcentrum bezeichnet, so fasst er auch die Körnchengruppen in den Riesenzellen unter diesen Begriff. Damit wird aber den Thatsachen Gewalt angethan. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass jedes Centrosom der Riesenzellen genau dem „Microcentrum“ der Leukocyten entspricht, wogegen die „Microcentren“ der Riesenzellen etwas sind, was in einer normalen Zelle überhaupt nicht vorkommen kann.

Dies geht aus folgenden Thatsachen klar hervor. Das Microcentrum der Leukocyten entstammt einem Spindelpol, jedes Centrosom der Riesenzellen gleichfalls; das Microcentrum des Leukocyten liefert durch Zweiteilung zwei neue Pole, das Centrosom der Riesenzelle auch (*Heidenhain*, pag. 570, 571). Und von einer anderen Seite betrachtet: die zwei, drei oder vier Körner (nach *Heidenhain*: Centrosomen) eines Leukocyten sind Inhaltkörper einer Einheit, die Centrosomen der Riesenzellen sind vollkommen selbständig und stellen gemeinsam niemals eine Einheit dar. Wie sie von 100 getrennten Plätzen aus der rück-

gebildeten karyokinetischen Figur kommen, so können sie auch während der Zellenruhe überall zerstreut liegen. Es zeigt sich zwar eine gewisse Tendenz, sie in der Mitte der Zelle auf einen Haufen zusammenzutreiben, vergleichbar vielleicht den lokalisierten Körnchenanhäufungen einer *Chladny'schen* Klangfigur; aber nicht das Mindeste, was auf irgend eine Zusammengehörigkeit zu einer Einheit schliessen liesse, sei es durch eine nachweisbare Verknüpfung, sei es durch irgend eine alle Körperchen umfassende, nur von einer Einheit ausgehende Wirkung. *Heidenhain* hat zwar zum Beweis hiefür einen Fall beschrieben, wo die zu einem Haufen vereinten Körperchen zusammen das Centrum einer schwachen Strahlenfigur bilden. Allein es entspricht vollkommen allen sonstigen Erscheinungen der Astrosphaerenbildung, dass eine Mehrzahl von Centrosomen, wenn sie sehr dicht benachbart sind, dadurch, dass ihre Wirkungssphaeren fast zusammenfallen, eine einheitlich kugelige Ausbildung des Radiensystems um sich veranlassen.¹⁾

Das, was *Heidenhain* bei den Riesenzellen Microcentren nennt, beruht sonach ausschliesslich auf einer Abnormität²⁾ dieser

1) *Heidenhain's* Darstellung könnte wohl bei manchem Leser den Eindruck erwecken, dass die einzelnen Centrosomen der Riesenzellen doch in einer gewissen Verknüpfung ständen. Allein alles, was er hierüber beibringt, beruht, wie oben schon betont, auf den willkürlichsten Annahmen. Er findet gelegentlich 3 oder 4 Centrosomen zu einer sog. Nebengruppe vereint. Von diesen behauptet er ohne jeden Grund (pag. 590), dass sie jedenfalls nicht isoliert seien, sondern in einer primären Verknüpfung stehen. Auf diese grundlose Behauptung baut er dann auf (pag. 587), dass auch die Centrosomen der Hauptgruppe in einer direkten organischen Verknüpfung stehen. Als weiteren gänzlich unzureichenden Grund für die Annahme einer Verknüpfung führt er für die Centrosomen der Hauptgruppe das Zusammenrücken im Centrum an. Dabei wird auch die Frage erörtert (pag. 582), wie aus den vielen Radiensystemen bei der Mitose der Riesenzellen, wenn diese wieder rückgängig gemacht wird, ein einheitliches Radiensystem werden kann. Hier wird vermuthungsweise von Leitbändern, an denen die Centrosomen hereingezogen werden, von Umklappung der Astrosphaeren zu Kometenformen gesprochen, während von derartigen Dingen nicht die leiseste Spur zu sehen und die allen Erfahrungen entsprechende Erklärung die ist, dass sich die radiären Systeme der Mitose gänzlich rückbilden und das gelegentlich zu beobachtende, vielleicht den Eintritt eines neuen karyokinetischen Prozesses andeutende, einheitliche Radiensystem eine durchaus neue Bildung ist.

2) *Heidenhain* wird wohl sagen, dass die wiederholten rückläufige Mitosen bei den Riesenzellen nicht als etwas „Abnormes“ anzusehen seien und er wird

Zellen, dass sie nämlich von Zeit zu Zeit zwar alle Vorbereitungen zur Kern- und Zellteilung treffen, diese aber niemals durchführen. Einer jeden von diesen Vorbereitungen scheint, genau wie in der normalen Zelle, eine Zweiteilung der vorhandenen Centrosomen vorauszugehen, und da diese immer wieder in der gleichen Zelle zusammenbleiben und hier ihre Selbständigkeit bewahren, wächst ihre Zahl so riesig an. Eine grössere oder kleinere Gruppe solcher Centrosomen ist dann für *Heidenhain* ein „Microcentrum“.

Während also für die Leukocyten der Begriff des Microcentrums unzulässig ist, indem die so bezeichnete Bildung hier nichts anderes ist, als das Centrosoma selbst, könnte er für die Riesenzellen beibehalten werden. Freilich kann es kaum einen Sinn haben, eine zufällige Gruppe von Centrosomen mit dieser Bezeichnung zu belegen. —

So finde ich also *Heidenhain's* höchst dankenswerte Ergebnisse an den Riesenzellen, ganz ebenso wie jene an den Leukocyten, in schönster Uebereinstimmung mit dem, was wir sonst überall von dem Centrosoma wissen: dass dasselbe ein vollkommen und stets selbständiges Gebilde ist, das sich — vielleicht die Befruchtung ausgenommen — niemals mit anderen seines Gleichen vereinigt oder zu einer höheren Einheit verbindet; des Weiteren, dass die normale Vermehrung

vielleicht gegen meine Behauptung, dass eine normale Zelle nicht mehr als zwei Centrosomen besitzen dürfe, gerade die Riesenzellen in's Feld führen. Nun will ich gerne zugeben, dass, wie *Heidenhain* es ausdrückt, an den Prozess der Mitose in den Riesenzellen gewisse Wachstumsvorgänge obligatorisch geknüpft sind, welche ohne die Erscheinung der Mitose überhaupt nicht stattfinden können und dass darin die Bedeutung der sich wiederholenden nie zur Zell-Vermehrung führenden Mitosen liege. — Ich habe ja selbst schon 1886 (6) bei Erörterung der Frage, warum die Bildung der bedeutungslosen Richtungskörper nicht gänzlich unterdrückt wird, die Anschauung ausgesprochen, dass gewisse Umwandlungen der Zellen so fest an die karyokinetischen Prozesse geknüpft seien, dass sie ohne diese gar nicht zu Stande kommen können, weshalb sich eine Teilung erhalten könne, wenn auch ihr ursprünglicher Zweck, der der Zellvermehrung, in Wegfall gekommen ist. Aber dies schliesst nicht aus, dass wir eine solche Riesenzelle in Bezug auf ihre karyokinetische Teilungsfähigkeit als abnorm bezeichnen müssen; denn wenn wirklich einmal eine der angelegten multipolaren Mitosen zur Teilung führen würde, wäre eine gesetzmässige Verteilung des Chromatins auf die Tochterzellen — worin wir doch den Hauptzweck der Karyokinese erkennen müssen — ganz unmöglich.

der Centrosomen überall durch fortgesetzte Zweiteilung geschieht, mag nun das gesetzmässige Eintreten der Zellteilung jedes Tochtercentrosom einer neuen Zelle zuweisen oder Unterdrückung der Zellteilung alle jeweils bestehenden Centrosomen in einer Zelle zusammenhalten; und endlich, dass die Fortpflanzung des Centrosoma im strengsten Verhältnis steht zur Teilung der Zelle, der Art, dass bei jeder normalen karyokinetischen Zellenvermehrung auf jede Teilung des der Zelle zunächst in der Einzahl zukommenden Centrosoms eine Theilung der Zelle folgt.

Als wesentlich neu an dem, was *Heidenhain* über die Centrosomen ermittelt hat, bleibt sonach nur deren eigentümliche Constitution in den Leukocyten übrig. Was dieselbe zu bedeuten hat und ob darin etwas von allgemeinerer Gültigkeit gefunden ist, müssen weitere Untersuchungen lehren.