

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

# Zellen Studien

---

Theodor Boveri

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie ([ViFaBio](http://ViFaBio)) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg (Frankfurt am Main)) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

# Zellen-Studien.

Von

**Dr. Theodor Boveri.**

Privatdozent an der Universität München.

Hierzu Tafel XIX—XXIII.

Bei der Aufmerksamkeit, welche das Ei von *Ascaris megalocephala* als ein zur Erforschung der Befruchtungs- und Teilungsvorgänge vorzüglich geeignetes Objekt in beständig wachsendem Maße auf sich zieht, darf wohl die Geschichte des im Folgenden behandelten Gegenstandes im großen und ganzen als bekannt vorausgesetzt werden; die einzelnen seit SCHNEIDER'S Untersuchungen veröffentlichten Schriften sind am Ende dieses Heftes in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Hier möchte ich nur ein paar Worte über jenes Werk sagen, das wohl die ganze folgende Litteratur über das Ascaridenei hervorgerufen hat und durch dessen Lektüre auch ich auf dieses Objekt geführt worden bin, — die große Monographie E. VAN BENEDEN'S.

Obleich bereits ein Meister wie FLEMMING<sup>1)</sup> diesem Werke nachgerühmt hat, daß dasselbe in der Geschichte cellularer Forschung einen der ersten Plätze einzunehmen bestimmt sei, halte ich es nicht für unbescheiden, wenn ich als einer, der den Gegenstand in gleichem Umfang wie VAN BENEDEN studiert und, wie ich glaube behaupten zu dürfen, gründlich studiert hat, das Urteil FLEMMING'S in vollstem Maße bestätige. Da im Laufe der Darstellung einer Untersuchung naturgemäß am meisten die Differenzpunkte zwischen den eigenen Resultaten und denen der Vorgänger ans Licht treten, so mögen die hervorragenden Verdienste, die sich VAN BENEDEN um die Erforschung des Ascarideneies im Speziellen, wie damit zugleich um die Förderung cellularer Probleme überhaupt erworben hat, hier an bevorzugter Stelle und im Zusammenhang kurz gewürdigt werden.

Neben einer äußerst sorgfältigen Analyse der Struktur des Protoplasmas und wichtigen Aufschlüssen über den Bau, nament-

---

1) Biologisches Centralblatt, Band V, 1885/86, p. 166.

lich aber über die Entstehung des ruhenden Kerns, ist es vor allem die Lehre von der Kernteilung, welche durch das Werk VAN BENEDEN's in der bedeutendsten Weise gefördert worden ist. Indem der belgische Forscher zum ersten Mal für tierische Zellen und unabhängig von der kurz vorher erschienenen, pflanzliche Zellen behandelnden Arbeit HEUSER's<sup>1)</sup> auf das überzeugendste den Nachweis führte, daß von den beiden Tochterelementen, welche aus der von FLEMMING entdeckten Längsspaltung der Chromatinschleifen hervorgehen, jedes einer anderen der beiden Tochterzellen zu teil wird, war nach einer Richtung hin gewissermaßen der Schlußstein in das Gebäude unserer Erkenntnis des karyokinetischen Prozesses eingefügt; die Schicksale der chromatischen Substanz von der Vorbereitung eines Kerns zur Teilung bis zur Rekonstruktion der beiden Tochterkerne waren klar gestellt, und damit war nicht nur der Zweck der komplizierten Form- und Lageveränderungen der chromatischen Elemente bis zu einem gewissen Grade dem Verständnis erschlossen, sondern überdies eine sichere Grundlage für das Vererbungsproblem geschaffen, auf der in rascher Folge wesentlich übereinstimmende Theorien von verschiedener Seite aufgebaut werden konnten.

Aber noch in einer zweiten Richtung verdankt die Lehre von der karyokinetischen Teilung dem Buche VAN BENEDEN's eine sehr wichtige Bereicherung. Dadurch, daß VAN BENEDEN zu dem Resultat gelangte, die Spindelfasern seien nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ausgespannt, sondern beständen aus zwei Hälften, die sich jederseits an die zur Äquatorialplatte vereinigten chromatischen Elemente festheften, und indem er weiterhin die Bewegung der Tochterelemente auf eine Kontraktion dieser Fädchen zurückführte, hat er meines Erachtens den ersten richtigen Schritt zur Erklärung der Teilungsmechanik gethan, was um so mehr zu bewundern ist, als seine Präparate, nach den Zeichnungen (Pl. XIX.) zu urteilen, von den achromatischen Strukturen nur sehr wenig, jedenfalls viel weniger als manche schon früher veröffentlichte Abbildungen erkennen lassen, und somit die Vorstellungen, zu denen VAN BENEDEN gelangt ist, nur durch scharfsinnige Kombinationen erschlossen sein können. In diesem Mangel eines direkten Beweises für seine Angaben scheint mir der Grund zu liegen, warum dieselben von allen Autoren, welche nach ihm

---

1) E. HEUSER, Über Zellkernteilung. Botanisches Centralblatt 1884, No. 1—5.

an der Erforschung der Teilungsmechanik gearbeitet haben, vollständig ignoriert werden konnten.

Bekannt sind die Ergebnisse, zu denen VAN BENEDEN durch das Studium des Ascarideneies in betreff der Eireifung und Befruchtung geführt worden ist. Wenn auch, wie ich im ersten Heft dieser Studien nachgewiesen zu haben glaube, seine Lehre von der Richtungskörperbildung samt ihren Konsequenzen als verfehlt zu bezeichnen ist, kann auf der anderen Seite gegen die in seinem Werke niedergelegten Angaben über die Befruchtungsvorgänge ein begründeter Zweifel nicht erhoben werden, vielmehr sind dieselben als dauernde Errungenschaften von hervorragendem Wert dem sicheren Schatz der Thatsachen einzureihen.

Neben den wertvollen Aufschlüssen, welche wir VAN BENEDEN über die Schicksale der einzelnen Bestandteile des Samenkörpers im Ei verdanken, ist es vor allem die Entdeckung, daß Ei- und Spermakern nicht als sog. ruhende Kerne miteinander verschmelzen, sondern daß erst in der Spindel die aus einem jeden hervorgehenden zwei Chromatinschleifen mit denen des anderen Kerns zusammenkommen, wodurch ein höchst bedeutsamer Fortschritt gegenüber den bis dahin ermittelten Thatsachen erreicht ward.

Muß es schon nach der Reihe von Bildern, die VAN BENEDEN in seinem Buche zur Illustration dieses Verhaltens gegeben hat, als in hohem Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß diese Bilder in einer von VAN BENEDEN'S Darstellung abweichenden Weise erklärt werden könnten, so darf wohl nach den seither von CARNOY (6), von mir (10, 16) und KULTSCHITZKY (22) gelieferten Bestätigungen und nach den Ausführungen, die sowohl von mir (16) als auch von VAN BENEDEN und NEYT (14) gegen die Angriffe von ZACHARIAS (9) geltend gemacht worden sind, die Frage als dahin erledigt betrachtet werden, daß VAN BENEDEN von Anfang an vollkommen im Rechte war. Überdies werde ich demnächst zeigen, daß nicht nur bei *Ascaris megalocephala* und, wie CARNOY (6) nachgewiesen hat, bei einigen andern Nematoden von den chromatischen Elementen der ersten Furchungsspindel die eine Hälfte rein männlich, die andere rein weiblich ist, sondern daß dieser Satz auch für andere Würmer (*Sagitta*), sowie für Vertreter der Cölenteraten (*Tiara*), Echinodermen (*Echinus*), Mollusken (*Pterotrachea*, *Carinaria*, *Phyllirhoë*) und Tunicaten (*Cionia*) Geltung hat und damit wohl den Wert eines allgemeinen Gesetzes beanspruchen darf.



Die Wichtigkeit dieses von VAN BENEDEN zuerst erkannten Verhaltens ist so vielfach erörtert worden, daß ich hier darüber hinweggehen kann und nur die eine, durch die Publikationen von O. ZACHARIAS veranlaßte Bemerkung anfügen möchte, daß O. HERTWIG, als er seine Befruchtungs- und Vererbungstheorie näher ausführte<sup>1)</sup>, die Resultate VAN BENEDEN'S nicht nur kannte, sondern auch anerkannte und sogar zur Begründung seiner theoretischen Betrachtungen verwertete.

Hat VAN BENEDEN sonach durch seine Untersuchungen unsere Einsicht in das Leben der Zelle um eine Reihe fundamentaler neuer Thatsachen bereichert, so sehe ich einen kaum geringeren Wert seines Werkes in der erstaunlichen geistigen Durchdringung des Stoffes, in der Art und Weise, wie VAN BENEDEN jedes scheinbar unbedeutende Detail beachtet, eines mit dem anderen kombiniert, wie er jede Beobachtung von allen Seiten beleuchtet und nach allen Richtungen verfolgt und wie er so einer jeden Erscheinung einen neuen Gedanken abzugewinnen weiß. Wie vieles hiervon auch durch spätere Untersuchungen anders gestaltet werden mag, das Buch enthält eine Fülle von neuen Fragen und Ideen, und ich gestehe gern, wie viel Anregung und Belehrung ich gerade aus diesen Eigenschaften desselben geschöpft habe.

---

Daß auch nach der so äußerst sorgfältigen Durchforschung, welche VAN BENEDEN dem Ei des Pferdespulwurms hat angeeignet lassen, weiteren Untersuchungen noch ein fruchtbares Feld offen steht, das hat uns der belgische Forscher neuerdings selbst bewiesen, indem er, gemeinsam mit A. NEYT (11, 14), sowohl über die Genese der achromatischen Teilungsfigur, als auch über die Konstitution der Blastomerenkerne die Ergebnisse seiner ersten Abhandlung sehr wesentlich erweiterte.

In der gleichen Richtung hatte gleichzeitig ich selbst (10, 15) die in dem großen Werke VAN BENEDEN'S niedergelegten Resultate ergänzen können, und die in den beiden angeführten Mitteilungen kurz beschriebenen Befunde sollen nun im Folgenden ihre ausführ-

---

1) O. HERTWIG, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

liche Darstellung finden. Von den Hauptzielen, die ich dabei im Auge habe und zu deren Erreichung ich beitragen möchte, ist das eine die Erforschung der Konstitution des Kerns, die Geschichte der chromatischen Elemente.

Bekanntlich hat RABL<sup>1)</sup> durch seine mit bewunderungswürdiger Ausdauer und Beobachtungskraft angestellten Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache gerichtet, daß bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern daß diese neuen Mutterschleifen überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren.

Während nun RABL diese Entdeckung in der Weise verwertet, daß er jedem Kern einen auf die erkannte Anordnung gegründeten einachsigen Bau mit differenten Polen vindiziert, von dem aus er dann die Erscheinungen der Teilung als den denkbar einfachsten Modus erklärt, um die gleiche Konstitution auf die beiden Tochterkerne zu übertragen, halte ich, nach meinen Erfahrungen an anderen Kernen, das Fortbestehen einer bestimmten Fadengruppierung im ruhenden Kern an sich für etwas vollkommen Bedeutungsloses; ich betrachte dasselbe nicht als den Zweck, sondern nur als gleichgültige Folge der durch die Teilungsmechanik bedingten Anordnung der Tochterelemente und sehe die Bedeutung des RABL'schen Fundes vielmehr in der durch denselben, meines Erachtens, eröffneten Wahrscheinlichkeit, daß die chromatischen Elemente selbständige Individuen sind, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Diese Anschauung suche ich an dieser Stelle auf zweierlei Wegen zu erweisen: einmal in der von RABL vorgezeichneten Richtung durch die Vergleichung des entstehenden mit dem zur Teilung sich anschickenden Kern, zweitens durch die Verfolgung des Schicksals von chromatischen Elementen, welche infolge von Verschleppung oder sonst wie als überzählige einem Kern zu teil geworden sind.

Die Bedeutung, welche ein solcher Nachweis individualisierter Kernelemente haben müßte, scheint mir eine doppelte zu sein. Einerseits würde sich daraus eine gewisse Aussicht auf die Kon-

1) RABL, Über Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch, Band X, 1885.

stitution der Zelle überhaupt ergeben, die Idee, daß die Zelle selbst wiederum aus noch elementareren Organismen zusammengesetzt sein könne, die sich zu ihr verhalten, wie sie selbst zum Metazoönlleib; auf der anderen Seite wäre mit jenem Nachweis ein Postulat unserer Vorstellungen über die Vererbung erfüllt und dadurch der Vererbungstheorie eine neue Stütze eingefügt. Wenn nämlich die chromatische Kernsubstanz der Vererbungsträger ist und demgemäß die Ähnlichkeit eines Kindes mit seinen beiden Eltern auf der Zusammenführung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz im Ei beruht, so muß die Thatsache, daß die auf solche Weise hergestellte Qualitätenkombination in allen Organen des Kindes zur Geltung kommt, besonders aber der Umstand, daß diese Kombination in den symmetrischen Teilen der beiden Körperhälften in ganz identischer Weise sich ausprägt, die Annahme fordern, daß in allen Zellen des Körpers das gleiche Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz besteht, das im Ei bestanden hat. Und diese Forderung, die man sich allerdings in verschiedener Weise erfüllt denken könnte, wäre sofort zur Thatsache erhoben, wenn es sich herausstellte, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer bestimmten Zahl selbständiger Elemente zusammengesetzt ist, von denen die eine Hälfte Nachkommen der väterlichen, die andere Hälfte Abkömmlinge der mütterlichen Kernelemente des befruchteten Eies sind.

Endlich aber würde der Nachweis der Individualität der Kernelemente auch eine neue Forderung in sich schließen. Denn die Thatsache, daß die beiden im Befruchtungsakt sich vereinigenden Geschlechtszellen halb so viel chromatische Segmente enthalten als das befruchtete Ei, aus dem sie sich ableiten, würde verlangen, daß in irgend einer Keimzellengeneration eine Reduktion der Zahl der Kernelemente auf die Hälfte zustandekomme.

Bekanntlich ist WEISMANN <sup>1)</sup> auf ganz anderer Grundlage zu einem ähnlichen Schluß geführt worden, und wenn ich mich auch seinen Anschauungen über den Zeitpunkt und die Art der Reduktion nicht anschließen kann, so gelange ich doch auch von meinem Standpunkte aus zu der von dem hochverdienten Forscher gezogenen bedeutsamen Konsequenz, daß durch die postulierte Reduktion bei einem und demselben Individuum eine (mit der Zahl der Kernelemente wachsende) Verschiedenheit der Geschlechts-

1) Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

zellen „in bezug auf die in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen“ hervorgebracht werden muß, eine Verschiedenheit, durch welche die bisher ganz rätselhafte Erscheinung, dass die Kinder gleicher Eltern einander niemals vollkommen ähnlich sind, in einfachster Weise einer Erklärung zugänglich würde.

Der zweite Punkt, den ich einer Klärung näher bringen möchte, ist die Mechanik der Kernteilung. Das Zusammentreffen einer Reihe der günstigsten Umstände im Ascaridenei: Kleinheit des Zellkörpers, Größe und geringe Zahl der chromatischen Elemente, die Sonderung dieser Körper in zwei oft weit von einander entfernte Gruppen, die völlige Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der karyokinetischen Figur, endlich die Möglichkeit, die Polkörperchen der Spindel schon lange vor der Teilung nachzuweisen und dieselben von einer Zellengeneration auf die nächste zu verfolgen — alle diese Umstände machen das Ei von *Ascaris megalocephala* zu einem Untersuchungsobjekt, dem sich bis jetzt kein zweites an die Seite stellen kann, und rechtfertigen wohl den Versuch, den hier mit einer nirgends sonst erreichten Genauigkeit verfolgbareren Teilungsvorgang in seine einzelnen Faktoren zu zerlegen, aktive und passive Bewegung voneinander zu scheiden, die einzelnen Erscheinungen in die Beziehung von Ursache und Wirkung zu einander zu bringen und der Natur der thätigen Kräfte nachzuspüren.

Die Lösung dieser Aufgabe ist schon von verschiedenen Seiten in Angriff genommen worden. Abgesehen von allgemeinen Vorstellungen über die Kräfte, welche bei der Karyokinese wirksam sein könnten, und neben Versuchen, einzelne Phänomene des Prozesses zu erklären, besitzen wir bereits mehrere den ganzen Verlauf in seinen Einzelheiten umfassende Hypothesen, so von CARNOY<sup>1)</sup>, PLATNER<sup>2)</sup> und BERTHOLD<sup>3)</sup>. Auf diese untereinander sehr verschiedenen Versuche einzugehen, verschiebe ich auf eine

---

1) CARNOY, La cytodierèse chez les Arthropodes. La Cellule, tom. I, f. 2, 1885.

2) G. PLATNER, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, Heft 10, 1886.

3) G. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

andere Gelegenheit. Nur ein Grundunterschied zwischen den Anschauungen der genannten Forscher und denen, die ich mir gebildet habe, mag hier schon hervorgehoben werden. Jene Autoren sind der Meinung, die Erscheinungen der Karyokinese direkt auf das Ineinandergreifen chemischer und physikalischer Kräfte zurückführen zu können, und, wo sie es nicht können, da spricht sich wenigstens die Überzeugung aus, daß es sich doch nur um vielleicht sehr verwickelte chemische und physikalische Vorgänge handle.

Meiner Überzeugung nach ist die Zelle nicht jenes einfache Kompositum aus chemischen Körpern, das sie sein müßte, wenn eine solche, am schärfsten bei BERTHOLD durchgeführte Erklärungsweise Berechtigung und Aussicht auf Erfolg haben sollte; vielmehr sind noch die letzten Bestandteile der Zelle, die wir als bestimmte Formelemente nachweisen können, abermals organisierte Gebilde, die als Ganzes in ihren Lebensäußerungen jeder Erklärung durch chemisch-physikalische Kräfte spotten. Wenn wir also auch bis zu einem gewissen Grad in die Mechanik der Teilungsphänomene eindringen können, ähnlich etwa, wie wir an einem vielzelligen Tier die Mechanik des Schwimmens oder Fliegens, oder der Atmung und des Blutkreislaufs zu ermitteln vermögen, so bleiben doch in der Zelle ebenso, wie in dem Zellenstaat gerade die wichtigsten Phänomene unserer Einsicht verschlossen. Um nur die einfachsten Erscheinungen namhaft zu machen, so ist die Teilung der chromatischen Kernelemente, sowie die Teilung der Spindelpolkörperchen einer direkten chemischen oder physikalischen Erklärung ebenso unzugänglich, wie die Teilung der Zelle selbst, und wenn es richtig ist, daß — wie ich zu zeigen suche — die Chromatinsegmente während der Teilung durch den Zug der sich an dieselben festheftenden, nach Art von Muskelfibrillen wirkenden Spindelfasern bewegt werden, so haben wir schon darin eine Thätigkeit vor uns, die diese bewegenden Zellorgane über die Natur chemischer Körper weit erhebt.

Ganz abgesehen von diesen Schranken, die nur durch bedeutend leistungsfähigere optische Hilfsmittel zwar wohl nicht beseitigt, aber vielleicht weiter zurückverlegt werden könnten, verkenne ich nicht, wie mangelhaft der von mir im folgenden unternommene Erklärungsversuch noch ist und wie sehr derselbe — selbst die Richtigkeit der ganzen Beweisführung vorausgesetzt — einer Verbesserung fähig sein wird. Noch weniger aber beanspruche ich, eine auch für alle anderen Zellen gültige Erklärung



gegeben zu haben. Zwar glaube ich, daß bei jeder Karyokinese die Verteilung der Hälften eines jeden Kernelements auf die beiden Tochterzellen als der Zweck, die ganze achromatische Figur aber als das Mittel, als der mechanische Apparat zu betrachten ist, um diesen Zweck zu erreichen; allein im Einzelnen dürften die die Kernteilung vermittelnden Einrichtungen doch verschiedener sein, als es die Übereinstimmung gewisser Bilder, so besonders die überall ziemlich gleichartige, charakteristische Figur der fertigen „Kernspindel“ vermuten ließe. Wenn ich z. B. meine Erfahrungen an *Ascaris megalocephala* mit den Resultaten vergleiche, zu denen FLEMMING<sup>1)</sup> beim Studium der Spermatocyten von *Salamandra* gelangt ist: wenn wir in diesen Zellen die achromatische Spindel als einen von Anfang an einheitlichen, von den chromatischen Elementen unabhängigen Körper auftreten sehen, während dieselbe dort aus zwei völlig getrennten Organen sich aufbaut, die nur durch die Vermittelung der chromatischen Elemente zu einer Spindelfigur zusammentreten, und wenn wir weiterhin in jenem Fall die chromatischen Elemente nur an der Oberfläche des Spindelkörpers angeordnet finden, während sie bei *Ascaris meg.* zu einer die Spindel durchsetzenden Platte zusammengelagert sind, so müssen diese Unterschiede, neben denen sich noch manche andere anführen ließen, eine unmittelbare, auf alle Einzelheiten sich erstreckende Vergleichbarkeit beider Fälle ausschließen.

Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellenarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne.

Was endlich die Befruchtungerscheinungen betrifft, so beschränke ich mich in dieser Arbeit darauf, einfach die Veränderungen, die die einzelnen Bestandteile des Samenkörpers von dessen Eindringen ins Ei an erleiden, und die Beziehungen, in welche sie zu den verschiedenen Organen des Eies treten, zu schildern, ohne den üblichen Versuch zu machen, den Vollzug der Befruchtung an einen bestimmten Moment zu fixieren.

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Band XXIX.



Es hat sich mir im Laufe meiner Beschäftigung mit diesem Gegenstand die Überzeugung ergeben, daß, wenn wir in der Ergründung des Befruchtungsproblems weiterkommen wollen, vor allem aufs schärfste unterschieden werden muß zwischen Befruchtung und Vererbung, d. h. zwischen der Frage, wie sich Ei und Spermatozoon zu einer teilungsfähigen Zelle ergänzen, und jener, wie diese Zellen und ihre Nachkommen die Qualitäten beider Eltern zu reproduzieren imstande sind. Mögen auch, wie man angenommen hat, beide Erscheinungen an den gleichen Bestandteil der Zelle geknüpft sein, so erfordern doch die beiden Probleme eine ganz verschiedene Behandlung.

Die Vererbungsfrage scheint mir in ihrer gegenwärtigen Gestalt einer befriedigenden Lösung schon viel näher zu stehen als die der Befruchtung. Denn wenn auch die Art, wie die Struktur eines gewissen Organs des Zellkörpers der Zelle einen ganz bestimmten Charakter zu geben vermag, ein volles Rätsel ist, so findet doch unter der Annahme, daß das Chromatin der Vererbungsträger sei, nicht nur die Forderung gleicher Mengen von Vererbungssubstanz in den kopulierenden Geschlechtszellen durch die bisher ermittelten Thatsachen ihre Erfüllung, sondern es wird überdies durch die Erscheinungen der Karyokinese verständlich gemacht, wie die im befruchteten Ei hergestellte Kombination väterlicher und mütterlicher Qualitäten auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden kann; ja man kann sagen, daß die karyokinetische Teilung überhaupt nur unter dieser Voraussetzung einen Sinn bekommt. Damit werden wir uns einstweilen begnügen müssen, bis es vielleicht gelingt, auf experimentellem Wege auch dieser Frage eine festere Grundlage zu geben.

Anders verhält es sich mit dem Befruchtungsproblem. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir über die jetzt geltenden morphologischen Definitionen hinaus zu einer tieferen Einsicht gelangen können. Wenn wir den Begriff der Befruchtung in dem oben bezeichneten strengen Sinn nehmen, so läßt sich das Befruchtungsproblem in folgende Fassung bringen: Welches sind die Bedingungen der Kern- und Zellteilung; was fehlt hiervon dem Ei, was fehlt den Spermatozoon; wie ergänzen sich beide zu einer mit allen zur Teilung nötigen Organen und Qualitäten ausgerüsteten Zelle? In dieser einfachen Umschreibung scheint mir genau der Weg vorgezeichnet zu sein, auf welchem die Lösung der Befruchtungsfrage angestrebt werden muß, und daraus ergibt sich

... und die nächsten 10 Seiten ...  
... and the next 10 pages ...

hältnisse bedingte zeitliche Differenz in der Ausbildung der Verbindung zwischen den Fibrillen und den einzelnen Schleifen, die oft lang dauernde einseitige Beziehung eines Elements zu nur einer Kugel, die anfangs verschiedene Zahl der auf jeder Seite sich anheftenden Fädchen — alle diese Momente, denen sich noch eine Reihe weiterer hinzufügen ließe, müssen eine unendliche Variabilität in den Bildern der Spindelentstehung zur Folge haben.

Aus dieser Mannigfaltigkeit können nur wenige spezielle Fälle herausgegriffen und mit Rücksicht auf die erkannten Kräfte näher betrachtet werden. Dabei werden sich einige weitere Folgerungen ergeben, die durch gewisse noch nicht besprochene Verhältnisse der Abbildungen ihre Bestätigung finden.

Setzen sich an eine Schleife nur Fibrillen von einer Kugel an, so werden, wenn diese Fädchen sich möglichst kontrahiert haben, die Anheftungsstellen alle gleich weit von dem Centrosoma entfernt sein; die noch unbesetzten Abschnitte der Schleife werden infolge ihres Zusammenhangs mit den angehefteten nachgezogen, bis auch an sie Fädchen herantreten, wodurch sie dem Zentralkörperchen ebenso genähert werden, wie jene. Dieses Resultat sehen wir in den Monasterfiguren (Fig. 62, 63) erreicht.

Ist eine Schleife von beiden Centrosomen gleich weit entfernt und mit beiden Polen durch die gleiche Zahl von Fibrillen verbunden, so wird dieselbe, wenn die Fädchen sich kontrahieren, in senkrechter Richtung gegen die Verbindungslinie der Zentralkörperchen bewegt; sie wird, in gleichem Abstand von beiden Polen, zur Ruhe kommen, wenn die attrahierenden Fädchen möglichst mit dieser Geraden zusammenfallen. Wäre die Verbindung mit jeder Kugel nur durch ein einziges Fädchen vermittelt, so wäre die Ruhelage des Elements dann erreicht, wenn diese beiden Fibrillen genau in eine Gerade, nämlich in die Spindelachse, fielen. In dieser Geraden müßten selbstverständlich auch die angehefteten Punkte der Schleife liegen, während die Lage aller übrigen Abschnitte gleichgültig wäre. Ist dagegen das Element beiderseits in ganzer Ausdehnung von Fibrillen besetzt, so muß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Polen gleich weit entfernt sein; außerdem müssen die einzelnen Abschnitte — vorausgesetzt, daß nur ein einziges Element vorhanden wäre — zur Spindelachse symmetrisch gestellt sein.

Ist die Ruhelage der Schleife erreicht, so muß eine weitere Kontraktion der Fibrillen, falls dieselben hiezu Kraft genug besitzen, eine Annäherung der beiden Kugeln bewirken. Daß eine

solche in den meisten Fällen erfolgt, läßt sich durch eine Vergleichung der Entwicklungsstadien mit den fertigen Spindeln mit voller Sicherheit feststellen. So sind z. B. in Fig. 59 (Taf. XXI) die beiden Kugeln, die vor ihrer strahligen Umwandlung stets beträchtlich auseinandergerückt sind (Fig. 37 und 38), einander so sehr genähert, als der ursprüngliche Radius der Kugel und die Dicke der Äquatorialplatte dies zuläßt. Allerdings scheint diese Verkürzung der karyokinetischen Figur erst zu einer Zeit zu erfolgen, wo die beiden Radiensysteme unter Vermittlung der chromatischen Elemente schon durch eine große Zahl von Fibrillen miteinander in Verbindung stehen.

Ist eine Schleife dem einen Pol bereits möglichst nahe gezogen und von dem anderen weit entfernt, und treten jetzt erst von dem letzteren Fibrillen an das Element heran (solche Fälle haben wir in extremster Form in den Monasterfiguren kennen gelernt), so genügt von diesem Pol schon eine geringere Zahl von Fädchen, als auf der anderen Seite angeheftet sind, um die Schleife ihm anzunähern und von dem anderen wegzuziehen; ist die Zahl der Fibrillen auf beiden Seiten gleich, so wird das Element bis in die Äquatorialebene herübergezogen, eine größere Zahl von Fädchen von seiten des anfangs entfernteren Poles bewirkt ein Überschreiten dieser Ebene gegen diesen Pol hin. Bedürfte es noch eines Beweises, daß die Spindelbildung nicht durch eine in die Ferne wirkende Attraktion bedingt ist, so könnte diese Erscheinung: daß der entferntere Pol eine stärkere Wirkung ausüben vermag als der nähere, den letzten Zweifel hieran beseitigen. Die stärkere Kraft der entfernteren Kugel kann nur durch die Muskelaktion erklärt werden.

Wenn, wie es wohl vorkommen kann, bei der allmählichen Vermehrung der an eine Schleife herantretenden Fädchen bald der eine, bald der andere Pol in der Zahl voraus ist, so muß das Element bald diesem, bald jenem genähert werden, dazwischen die Äquatorialebene passieren. Die Gruppierung der Schleifen zur Äquatorialplatte wird also nicht kontinuierlich von ausgedehnten Figuren zu immer flacheren führen, sondern es wird unter Umständen schon ein sehr frühes Stadium, bei Profilbetrachtung, die Elemente ziemlich flach zusammengelagert zeigen, ein späteres wieder über einen weiteren Bereich zwischen den Polen ausgedehnt, und dieser Formenwechsel kann sich mehrmals wiederholen, bis erst zuletzt, wenn jede Schleife die definitive Fibrillenzahl erhalten hat, die regelmäßige endgültige Lagerung in der Äquatorial-

ebene zustandekommt. Die Figuren 41 und 42, wenn sie auch nicht verschiedene Zustände eines und desselben Eies darstellen, können doch illustrieren, wie in dem unzweifelhaft späteren und ausgebildeteren Stadium (Fig. 42) die chromatischen Elemente bei Profilansicht einen breiteren Raum einnehmen, also der Äquatorialplatte ferner zu stehen scheinen als die des früheren. Könnte man die Entstehung der Spindel an lebenden Eiern verfolgen, so würde man wohl — abgesehen von den in der Zahl und schließlichen Anordnung der Schleifen begründeten Unterschieden — den von FLEMMING bei Salamandra an lebenden Zellen beobachteten Formenwechsel konstatieren, der auf Seite 212 des Hauptwerkes mit den Worten beschrieben ist: „Der Stern breitet sich in sehr langsamen Intervallen gleichmäßig durch den Mittelraum der Zelle aus und zieht sich dann wieder in eine flachere Form zusammen, und zwar immer so, wie die Folge lehrt, daß die Abflachung der Äquatorialebene entspricht.“ Ich halte es für möglich, daß dieser Erscheinung bei Salamandra die geschilderten Verhältnisse zu Grunde liegen.

Es kann vorkommen, daß eine Schleife, die mit einem Pol durch Fibrillen verbunden ist, diesem Pol ohne eine Thätigkeit der verbindenden Fädchen genähert wird. Dieser Fall muß eintreten: 1. wenn der betreffende Pol in der oben dargelegten Weise durch Vermittelung anderer Elemente seinem Gegenüber und dadurch auch jener Schleife genähert wird, 2. wenn eine Schleife so zu beiden Kugeln gelagert ist, daß die von beiden Seiten herantretenden Fibrillenbündel einen spitzen Winkel miteinander bilden; hier muß die Kontraktion der einen Seite allein die Schleife zunächst auch dem anderen Pol näher bringen. Sind nun die Fibrillen dieses Poles nicht imstande, sich in derselben Zeit dieser Annäherung entsprechend zu verkürzen, so müssen sie gebogen werden, und zwar im letzteren Fall immer gegen den anderen Pol hin. Eine solche Krümmung ganzer Fibrillenbündel ist nun nicht ganz selten zu beobachten; sowohl in Fig. 56 (Taf. XXI) als auch in Fig. 41 (Taf. XX) ist dieselbe sehr ausgeprägt zu erkennen. Ich glaube, daß sie in beiden Fällen in der an zweiter Stelle genannten Weise zu erklären ist. Daß in Fig. 41 der Winkel, den die in Frage kommenden Fibrillenbündel miteinander bilden, kein spitzer zu sein scheint, rührt daher, daß das Element, an welches sie herantreten, ziemlich weit vor der Ebene, welche der Zeichnung zu Grunde liegt, seine Lage hat.



Es wurde oben schon hervorgehoben, daß jedes einzelne Element infolge der Kontraktion der sich beiderseits festsetzenden Fädchen möglichst in die Umgebung der Spindelachse hereingezogen wird; denn jeder Abschnitt einer jeden Schleife hat das Bestreben, mit dieser Geraden zusammenzufallen. Kann dieses Bestreben auch nicht realisiert werden, so müssen doch gewisse Konsequenzen desselben in der fertigen Äquatorialplatte sichtbar sein. Zunächst müssen die vier Schleifen möglichst nahe um die Spindelachse zusammengedrängt werden. Wir haben bei der Betrachtung der fertigen Spindel schon gesehen, daß dies in der That der Fall ist. Denn wenn auch die Elemente und die einzelnen Abschnitte eines und desselben Elements einen gewissen Abstand voneinander innehalten, so ist es doch, sobald man diesen Abstand als unüberschreitbar annimmt, ganz offenbar, daß sich die Elemente einander möglichst zu nähern suchen. Niemals findet man größere Lücken zwischen den einzelnen Abschnitten, sondern stets sind die vier Schleifen so ineinander geschmiegt, daß sie die durch die peripher gelegenen Punkte umgrenzte Fläche in ganz gleichmäßiger Verteilung ausfüllen. Weiterhin folgt aus der Kontraktibilität der Spindelfasern, daß die peripher gelegenen Abschnitte in einer gegen die Spindelachse senkrechten Richtung auf die zentralen einen Druck ausüben — derselbe muß sich über die Abstände zwischen den Elementen fortpflanzen — der um so stärker ist, je weiter ein Abschnitt von der Spindelachse absteht. Steht einem solchen Teil auf der entgegengesetzten Seite nicht ein ebenso stark nach innen drängender Abschnitt gegenüber, so wird jener erstere der Spindelachse sich nähern und die in dieser Richtung gelegenen Schleifenabschnitte so weit auf der anderen Seite hinausdrücken, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Aus diesem in der Äquatorialplatte herrschenden, von allen Seiten radial gegen die Spindelachse gerichteten Druck ergibt sich notwendig jenes oben schon betonte Verhalten, daß in der fertigen Spindel die annähernd kreisförmige Äquatorialplatte in ihrem Zentrum von der Spindelachse geschnitten wird.

Es fragt sich, wie es kommt, daß die Schleifenenden stets die Peripherie der Äquatorialplatte einnehmen. Einmal mag hierzu der Umstand beitragen, daß die ersten Spindelfasern sich sehr häufig an den mittleren Abschnitt der Schleife anheften, so daß dieser von Anfang an der Spindelachse am nächsten kommt, und zweitens könnte die beträchtliche Verdickung der Schleifenenden und deren deshalb größerer Widerstand gegen den Zug der Fibrillen



für die in Rede stehende Anordnung von Bedeutung sein. Ob diese Erklärung ausreicht, lasse ich dahingestellt sein.

Schließlich bliebe noch zu untersuchen, ob die Nebeneinanderlagerung der Elemente in der Äquatorialplatte, welche für eine reguläre Teilung unerlässlich ist, durch die im Vorstehenden dargelegten bei der Spindelbildung wirksamen Faktoren erklärt werden kann, oder ob eine bestimmte Einrichtung angenommen werden muß, welche jene Anordnung garantiert. Diese Frage läßt sich mit Bestimmtheit dahin beantworten, daß eine solche Einrichtung nicht existiert. Denn es kommen, wenn auch sehr selten, Eier zur Beobachtung, wo in der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte eine Kreuzung zweier Schleifen wirklich besteht. Ein solcher Fall findet sich bei VAN BENEDEN in Fig. 22 (Taf. XIX<sup>bis</sup>), und wenn sich von diesem auch nicht mit Bestimmtheit angeben läßt, ob die Ausbildung der Fibrillen schon so weit gediehen ist, um diese Lagerung zu einer definitiven zu machen, so kann ich dies um so sicherer für ein von mir beobachtetes und in Fig. 61 (Taf. XXI) abgebildetes Ei behaupten, wo die Kreuzung zweier Schleifen in der fertigen Äquatorialplatte, also nach Ausbildung aller Spindelfasern zu sehen ist. Es ist einleuchtend, daß eine geregelte Verteilung der Tochterelemente dieser beiden Schleifen nicht möglich ist. Betrachten wir die Äquatorialplatte von dem einen Pol, so kann zu diesem nur das von der höher gelegenen Schleife stammende Tochterelement gelangen, zu dem unteren nur das von der tiefer gelegenen; die beiden anderen, d. h. von der oberen Schleife das dem unteren Pol, von der unteren das dem oberen Pol bestimmte Element halten sich gegenseitig fest und können ohne Zerreißen des einen nicht an ihren Bestimmungsort geführt werden. Es läßt sich nun einsehen, daß eine solche abnorme Anordnung auch ohne die Annahme besonderer hindernder Kräfte nur ausnahmsweise eintreten kann. Dieselbe setzt eine bestimmte Lagerung der beiden Elemente sowohl untereinander als gegen die beiden Archoplasmakugeln, und außerdem ein räumlich und zeitlich ganz spezifisches Verhalten der ersten sich festheftenden Fibrillen voraus, d. h. ein Zusammentreffen verschiedener Umstände, das sich nur sehr selten verwirklichen wird. Die Kreuzung kann nämlich nur dann eintreten, wenn die Fibrillen des einen Poles an ein Element zunächst in zwei getrennten Zügen herantreten, wenn weiterhin dieses Element zwischen den beiden Anheftungsstellen der Fibrillen von einem anderen dem Pol näher gelegenen gekreuzt wird, und wenn endlich an dieses von dem anderen Pol

zwei Fibrillenbündel herantreten, welche das erstere Element zwischen sich fassen. Schon der Umstand, daß die Verbindung der Fibrillen mit den Schleifen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich zunächst an einem einzigen Punkt ausbildet und von hier successive nach beiden Seiten weiterschreitet, muß die Kreuzung zweier Elemente in der Äquatorialplatte im allgemeinen unmöglich machen.

Nachdem wir die karyokinetische Figur bis jetzt für sich allein in ihrer allmählichen Ausbildung verfolgt haben, erübrigt noch, dieselbe in ihren räumlichen und dynamischen Beziehungen zum ganzen Eikörper zu betrachten. Wie oben erwähnt, liegen die beiden Archoplasmakugeln zur Zeit ihrer radialen Differenzierung der Oberfläche des Eies meistens sehr nahe (Fig. 39) und sind ungefähr gleich weit von derselben entfernt. Aus dieser oberflächlichen Lagerung folgt die anfangs häufig so stark ausgeprägte einseitig exzentrische Gruppierung der chromatischen Elemente zur Verbindungslinie der beiden Centrosomen. Während der Ausbildung der Spindel rücken die beiden Kugeln stets etwas tiefer ins Eiinnere vor, eine Verschiebung, die wahrscheinlich auf den Einfluß der sich kontrahierenden Spindelfasern zurückzuführen ist. Relativ selten fällt die Achse der ausgebildeten Spindel mit einem Durchmesser des Eies zusammen; die gewöhnliche Lagerung ist etwa die in Fig. 67 (Taf. XXII) von einem späteren Stadium dargestellte. Die Entfernung der Centrosomen von der Oberfläche ist auch in der fertigen Spindel meistens eine gleichmäßige (Fig. 44 a); die Äquatorialplatte fällt in einen größten Kreis des Eies. Ausnahmsweise allerdings findet sich der eine Pol der Oberfläche beträchtlich genähert, wodurch eine ungleiche Größe der beiden primären Furchungskugeln bedingt ist.

In der einheitlichen Figur, die durch die Verbindung der beiden Radiensysteme vermittelt der dazwischen eingeschalteten chromatischen Elemente entstanden ist, tritt ein spezifisch ausgebildeter Hauptteil hervor, der, nachdem wir durch VAN BENEDEN und NEYT die „cônes antipodes“ (siehe oben) kennen gelernt haben, sich als ein Kompositum aus vier Kegeln darstellt, deren Achsen in eine nach VAN BENEDEN und NEYT gekrümmte, schließlich, wie ich vermute, jedoch stets gerade Linie fallen. Ich habe diese aus den ursprünglich nach allen Richtungen gleichartig entwickelten Radiensystemen in bestimmter Weise differenzierten Sektoren mit

Benützung der Angaben der genannten Forscher in Fig. 64 (Taf. XXI) schematisch dargestellt. Die beiden inneren Kegel: die Spindelhälften, stoßen mit ihrer Basis aneinander, die beiden äußeren: die cônes antipodes, berühren mit ihrer Grundfläche die Membran des Eies; je ein innerer und ein äußerer sind mit ihrer Spitze in einem der beiden Centrosomen aneinandergesetzt. Alle vier Kegel stehen in einem kontinuierlichen Zusammenhang: je ein innerer und ein äußerer sind nur entgegengesetzt gerichtete, stärker entwickelte Sektoren eines und desselben Archoplasmasystems, die beiden inneren sind miteinander durch die chromatischen Elemente verbunden. Die Polkegel (cônes antipodes) sind mit ihrer Basis an die Membran des Eies festgeheftet, was sich mit Sicherheit daraus ergibt, daß dieselben hier eine zirkuläre Furche erzeugen (VAN BENEDEN und NEYT; an meinen Eiern, die in ihrer Form nicht gut erhalten sind, ist dieselbe nicht deutlich ausgeprägt). Die Furche beweist, daß die Stellen, an welche die Fibrillen der Polkegel sich anheften, unter einem gewissen in der Richtung dieser Fädchen wirkenden Zug stehen. Da ein solcher nicht von einem beschränkten Teil der einheitlichen Figur ausgehen kann, sondern sich in deren ganzer Länge von einem Ende zum anderen gleichmäßig fortpflanzen muß, so folgt aus der Existenz der beiden Polfurchen (cercles polaires der belgischen Forscher), daß der zwischen denselben sich erstreckende fibrilläre Körper in einem Zustand gleichmäßiger Spannung sich befindet. Die Fibrillen der Polkegel sind wohl als Muskelfibrillen zu betrachten, gerade wie die Spindelfasern, mit einer ihrer Ausdehnung und Menge entsprechenden Kontraktionskraft ausgestattet. Indem dieselben mit ihrem einen Ende an der Oberfläche des Eies befestigt sind, mit dem anderen die Spindel zwischen sich fassen, werden sie durch ihr Kontraktionsbestreben die Spindelpole voneinander zu entfernen suchen, und diese Tendenz muß jedenfalls die Wirkung haben, daß die Spindelachse länger ist, als sie es ohne das Vorhandensein der Polkegel sein würde. Je stärker diese ausgebildet sind, um so höher muß die Spindel werden, und vielleicht sind die Variationen, die wir in dieser Hinsicht kennen gelernt haben, auf Rechnung einer verschieden starken Entwicklung der cônes antipodes zu setzen. Eines aber muß, wie gesagt, aus der ganzen Anordnung folgen: daß alle an der Figur teilnehmenden Fibrillen, wie die Sehne eines Bogens, in einem gewissen Grade von Spannung gehalten werden, daß sie sich, mit anderen Worten, mehr oder weniger stark kontrahieren würden, wenn sie nicht

untereinander zu einem einheitlichen Strang verbunden wären und dieser nicht mit seinen Enden an der Membran der Zelle befestigt wäre. Könnte man die Figur in irgend einem Punkt durchschneiden, so würden die Teilstücke ihrem Kontraktionsbestreben Folge leisten und sich in der Richtung der Achse gegen die Membran des Eies zurückziehen.

Das Stadium der Äquatorialplatte, des „Aster“ (FLEMMING), ist, wie überall, so auch bei unserem Objekt die weitaus am längsten dauernde Phase der Karyokinese, diejenige, die man in den Präparaten am häufigsten antrifft<sup>1)</sup>. Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase“ nennen dürfen, nachdem FLEMMING<sup>2)</sup> diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präzisiert hat, daß es „das Wesen einer Phase ist, daß sie keine scharfen Grenzen hat“. Denn das Stadium der Äquatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso scharf bestimmten auf. Die Äquatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle. Sie ist erreicht, wenn die chromatischen Elemente eine solche Lage angenommen haben, daß die von entgegengesetzten Seiten ziehend auf dieselben wirkenden Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Der Moment ihres Anfangs ist also ein ganz bestimmter, wenn er sich auch in der abgetöteten Zelle nicht mit Sicherheit fixieren läßt. Ebenso scharf, ja in gewisser Hinsicht noch schärfer ist die Abgrenzung unseres Stadiums nach der anderen Seite.

Die Äquatorialplatte ist das Resultat bestimmter Eigenschaften und Kräfte der an der Karyokinese beteiligten Zellenorgane und stellt den Endpunkt einer Bewegung dar, die kontinuierlich zu ihr hinführt. Ist die Äquatorialplatte erreicht, so ist die Bewegung zu Ende, es ist ein Zustand der Stabilität eingetreten, der

---

1) Wenn FLEMMING (Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. An. Band XXIX) für die heterotypische Teilung der Spermatoocyten von Salamandra angiebt, daß hier die „Metakinese auffallend lange dauert“, daß „die Tonnenformen fast die Hälfte der Mitosen ausmachen“ (p. 412), während der Aster wenig typisch ist (p. 406), so rührt dies, wie ich unten zeigen werde, daher, daß diese sog. Metakinese der Spermatoocyten mit der sonst „Metakinese“ benannten Phase nicht identisch ist, sondern der Äquatorialplatte des Ascariden-eies, dem Aster der Epidermiszellen von Salamandra entspricht.

2) An dem sub 1) citierten Ort, p. 459.



in infinitum bestehen bleiben müßte, wenn nicht ein Faktor, der bisher gar keine Rolle gespielt hat, hinzuträte und von neuem Bewegung in die Figur brächte. Dieses neue Moment ist die Längsspaltung der chromatischen Elemente. Indem dieselbe so erfolgt, daß, wie VAN BENEDEN schon erkannt hat, von den beiden Tochterelementen einer Schleife jede nur mit der einen Spindelhälfte in Zusammenhang bleibt und somit die Verbindung zwischen den beiden Archoplasmasystemen, die ja durch die chromatischen Elemente vermittelt war, gelöst wird, erfährt der einheitliche zwischen den Polfurchen ausgespannte fibrilläre Körper eine vollständige Unterbrechung, und es muß nun jene Bewegung der beiden Hälften eintreten, die wir oben für eine solche „Durchschneidung“ aus den Eigenschaften der Archoplasmafibrillen abgeleitet haben. Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente und des Wiederbeginns einer allerdings von der vorigen ganz verschiedenen Bewegung bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte.

Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung gehalten waren, müssen sich kontrahieren. Die ersteren, viel mächtiger entwickelt, sind dem Zustand möglicher Verkürzung bereits weit näher als die letzteren.

Unter den Spindelfasern selbst besteht gleichfalls eine Differenz des Kontraktionszustandes, derart, daß die peripheren im Verhältnis ihrer Länge stärker gedehnt sind als die axialen. Die Zusammenziehung der einzelnen Fibrillen wird also keine gleichmäßige sein. Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren, und somit die Centrosomen mit ihren Spindelhälften der Fixationsstelle dieser Fibrillen an der Oberfläche des Eies beträchtlich sich nähern. Gegen diese Verkürzung kann die der axialen Spindelfasern nur eine geringe sein, demgemäß die Höhe der Spindelkegel selbst nur relativ wenig abnehmen. Die peripheren Spindelfasern dagegen, die ja, wie wir oben gesehen haben, nur durch den Zug der auf der anderen Seite des chromatischen Elements angehefteten Fasern daran verhindert waren, sich auf die gleiche Länge wie die axialen zu verkürzen, können diesem Bestreben jetzt ungehindert Folge leisten, der Kegel, den die Spindelfasern bisher darstellten, muß zum Kugelsektor werden, und die zunächst ebene Tochterplatte sich zur Kugelfläche krümmen, wie wir eine solche Anordnung in den Monasterfiguren kennen gelernt haben. Denn der ganze Vorgang, den wir hier betrachten,

ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung der Amphiasters in zwei Monasteren.

Eine Betrachtung der Teilungsfiguren bestätigt diese Folgerungen auf das vollkommste. Die Fig. 65, 67, 69 (Taf. XXII) lassen deutlich erkennen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf die entgegengesetzt gerichtete Bewegung der ganzen Spindelhäften zurückzuführen ist, daß diese selbst in ihrer Achse sich nur sehr wenig verkürzen, successive stärker dagegen nach der Peripherie zu, so daß ihre Grundflächen und damit zugleich die daran festgehefteten Tochterplatten sich konkav gegen das zugehörige Centrosoma krümmen (vergl. auch die schematische Fig. 64a, b, Taf. XXI). Es kann als eine der stärksten Stützen für die ganze Darstellung der Spindelentstehung, gleichsam als eine Probe auf die ausgeführte Rechnung gelten, daß die eigentliche Teilung, d. h. die geregelte Verteilung der chromatischen Elemente auf die beiden zu bildenden Tochterzellen sich aus dem in der Äquatorialplatte erreichten Gleichgewichtszustand und dem einzigen sichtbar neu hinzukommenden Moment: der Spaltung der Chromatinschleifen, mit Notwendigkeit ergibt.

Betrachten wir nun den Teilungsvorgang in seinen Einzelheiten.

Das erste äußere Anzeichen für die Teilung der Kernelemente giebt sich in der Umformung der anfänglich cylindrischen Knäuel-fäden in Bänder mit angeschwollenen Enden zu erkennen. Dieser Prozeß kann sich, wie wir gesehen haben, schon zu einer Zeit vollziehen, wo das Kernbläschen noch besteht (Fig. 24, Taf. XIX); spätestens tritt die Bandform der Elemente im Beginn der Spindelbildung hervor. Da die Linie, in welcher später die Spaltung des Bandes erfolgt, stets in der Mitte der Breitseite desselben verläuft, so ist schon in dem vorliegenden Stadium entschieden, welcher Bereich einem jeden der beiden Tochterelemente zu teil werden wird.

VAN BENEDEN (3) stellt den Teilungsvorgang der Chromatinschleifen so dar, daß sich die färbbare Substanz zunächst ringsum an die Oberfläche des Körpers konzentriert, also gleichsam eine Röhre formiert, deren Hohlraum von einer weniger färbbaren Substanz eingenommen wird; daß diese Röhre sich sodann in der Mitte der Breitseiten des Bandes spaltet, und daß nun die beiden Hälften sich gegen die Schmalseiten desselben zurückziehen. So entstehen zwei parallele Fäden, die durch eine schwächer tingier-