

ozn.  
lorób  
biec.  
J,

polz.  
5500



ÜBER DIE MECHANIK  
DER ZELLEIBSTTHEILUNG  
BEI DER MITOSE.



KRAKAU,  
UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI  
Geschäftsleiter A. M. Kosterkiewicz  
1897.

gryckie

Separat-Abdruck aus dem Anzeiger  
der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Februar 1897.



ÜBER DIE MECHANIK  
DER ZELLEIBSTTHEILUNG  
BEI DER MITOSE.

VON

K. KOSTANECKI.



KRAKAU.  
UNIVERSITÄTS-BUCHDRUCKEREI.  
1897.

1402404080

Dar Prof. dra J. Zubrzycki

QU K 751 me 1897

DRUCK DER BUCHHANDLUNG

VERLAGS-ANSTALT FÜR

BUCH-DRUCKEREI

IN KÖLN



LEHRE

UND ERZIEHUNG

Z-140114

Akc. z. l. 2024 nr 208

6. — K. KOSTANECKI. O mechanizmie podziału ciała komórkowego podczas mitozy. (*Über die Mechanik der Zelleibstheilung bei der Mitose*).

Der Verfasser untersuchte befruchtete Eier sowie Furchungszellen von *Ascaris megalocephala* und *Physa fontinalis*. Da in denselben die achromatischen Structuren besonders stark und charakteristisch hervortreten, so suchte der Verfasser Aufschluss über die Bedeutung eines Theils der achromatischen Figur zu erhalten, der bisher verhältnismässig weniger Beachtung gefunden hat, nämlich über die Verhältnisse der Polstrahlung in den einzelnen Stadien der Mitose.

Eine genauere Einsicht in die sich an der Polstrahlung dieser beiden Zellarten abspielenden Vorgänge und deren eingehendere Analyse hat manche Gesichtspunkte ergeben, die wohl eine allgemeinere Giltigkeit beanspruchen dürften.

### 1. *Ascaris megalocephala*.

Sobald in dem befruchteten Ei das vom Spermatozoon eingeführte oder, in einer der ersten Furchungszellen, das von der vorigen Mitose herübergenommene Centrosoma sich getheilt hat, und die beiden Theilhälften sich von einander entfernt haben, sieht man zwischen ihnen eine deutliche Centralspindel und um sie herum je einen protoplasmatischen Hof. Der anfangs granuliert erscheinende protoplasmatische Hof weist bald einen strahligen Bau auf. Die Strahlen, welche zunächst noch

von geringer Ausdehnung sind, gewinnen allmählig nach allen Richtungen hin an Umfang. Man sieht nun bei genauerer Betrachtung, dass die von den beiden Centrosomen ausgehenden Strahlen nicht etwa lediglich bis zu derjenigen Ebene, welche durch die Mittellinie der Centralspindel geht, verlaufen, vielmehr überschreiten sie dieselbe und kreuzen sich dann auf ihrem weiteren Verlaufe mit denen der anderen Seite. Gleichzeitig mit dem Vorrücken der Prophasen wird auch die Polstrahlung in allen ihren Theilen mächtiger und hiebei kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlungen immer deutlicher und auffälliger wird. Gegen Ende der Prophasen, wenn die beiden Polkörper bereits annähernd ihre definitive, fürs Muttersternstadium charakteristische Stellung eingenommen haben, ist schliesslich das Verhältnis derart, dass zu beiden Seiten der Centralspindel eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Polstrahlensysteme zu gewahren ist, deren einzelne Fibrillen sich deutlich bis an die Grenzschicht des Protoplasma verfolgen lassen.

Wenn man nun die gesammte Polstrahlung eines einzigen Pols allein genauer ins Auge fasst, so wird man gewahr, dass dieselbe nicht nur die zugehörige, oberhalb der nunmehr bereits festzustellenden Aequatorialebene gelegene Zellhälfte beherrscht, sondern dass sie mächtig auf die andere Zellhälfte herübergreift und dass die einzelnen Strahlen daselbst gleichfalls bis an die Zelloberfläche heranreichen.

Die gesammte um jeden Pol gruppierte Polstrahlung bildet eine förmliche Strahlenkugel, aus welcher nur der von der Centralspindel und von dem Zugfasernkegel eingenommene Sector ausfällt (Schema 1).

Bei diesem Sachverhalt ist es natürlich, dass, wenn man die beiden mächtigen Polstrahlenkugeln ins Auge fasst, man eine Kreuzung in den seitlichen Theilen der Polstrahlung gewahren muss, also: in der ganzen Polstrahlung mit Ausnahme desjenigen Theils, welcher ungefähr den s. g. cônes antipodes van Benedens entspricht (Schema 2).

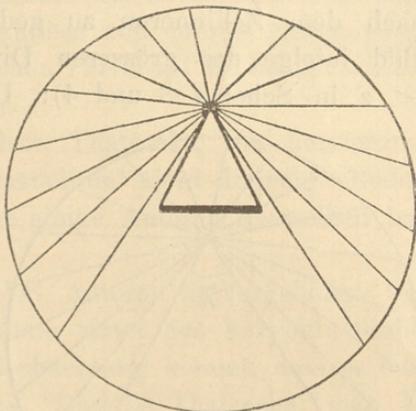
Besondere Aufmerksamkeit hat der Verfasser nun dem Muttersternstadium sowie den darauffolgenden Stadien bis zur Durchschnürung des Zelleibes gewidmet, um festzustellen, auf welche Weise die Durchkreuzung der Strahlen sich ausgleicht; denn es ist klar, dass eine genaue Scheidung des Gebiets, welches die beiden Strahlensonnen beherrschen, eintreten muss, bevor die Durchschnürung des Zelleibes erfolgen kann.

Es lässt sich nun feststellen, dass vor allem im Muttersternstadium sich jedes Strahlensystem allmähig auf die ihm zugehörige Zellhälfte zurückzieht.

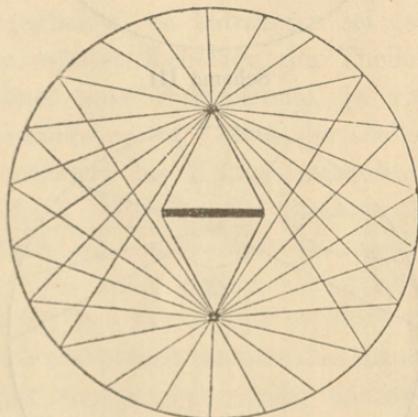
Wenn dem aber so ist, so ist es klar, dass, wenn in diesem Stadium die Strahlenbündel, die von dem Centrosoma ausgehend in die Aequatorgegend ziehen, immer weniger auf die andere Zellhälfte herübergreifen, dadurch in jeder Zellhälfte nach dem

Zellinneren hin ein von Polstrahlen freier Kegel bleibt, dessen Scheitelwinkel nunmehr entsprechend der grösseren Divergenz der Strahlen grösser ist, und demgemäss der ganze Kegel ein grösseres Volumen hat, als im Anfang des Mutterstadiums

Ebenso wie vorhin werden diese beiden Kegel von der Centralspindel, den beiden Zugfasernkegeln und ihre gemeinsame Basis von den Chromosomen eingenommen. Während aber früher alle diese Theile auf einen engeren Raum entspre-

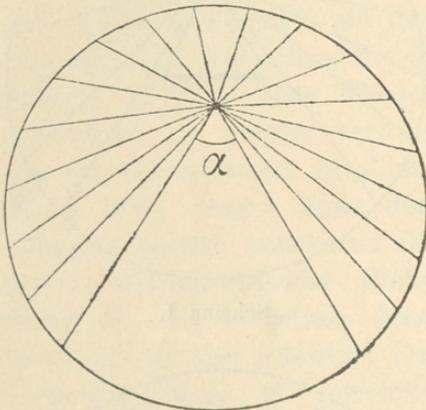


Schema I.

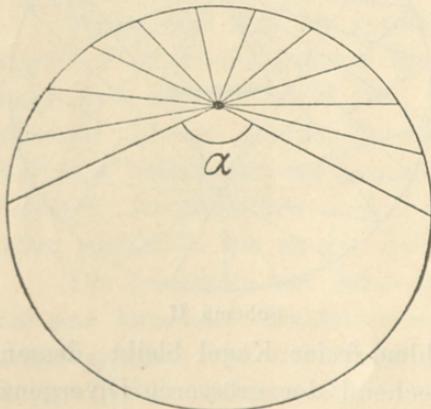


Schema II.

chend der Anordnung der Polstrahlen gewissermassen zusammengedrängt waren, und dadurch die Spindel zierlicher und schlanker erschien, die Chromosomen verhältnismässig mehr nach dem Zellinneren zu gedrängt waren, ändert sich das Bild infolge des grösseren Divergenzwinkels der Polstrahlen ( $< \alpha$  in Schema 3 und 4): Die ganze Spindel wird breiter.



Schema III.



Schema IV.

Vor allem gibt sich dies an der Chromosomenfigur kund: die Chromosomen breiten sich bequem und behaglich in der Aequatorialebene aus, und demgemäss bilden auch die Zugfasern mehr auseinander-gespreizte Fächer. Durch die Ausbildung dieses verhältnismässig „radienförmigen Doppelkegels“ sind auch viel günstigere Verhältnisse für die demnächst eintretende Metakinese der Chromosomen geschaffen worden; dieselben werden bequem ihre Bewegung in dem überwiegend vom Zellsaft ausgefüllten Raume vollziehen können.

Da diese Umlagerung der Strahlen, durch welche die Kreuzung aufgehoben wird, ganz allmählig erfolgt, so ändert auch die ganze Spindel dem entsprechend erst allmählig ihre Gestalt in

der angegebenen Weise, und man sieht deswegen zwischen dem frühen Muttersternstadium mit schlanker Spindel und dem späten Muttersternstadium mit breiter Spindel alle möglichen Übergänge.

Der Verfasser stellt fest, dass während des Stadiums des Muttersterns unaufhörlich Bewegungen, und zwar nur langsam ausführbare Bewegungen, innerhalb des Mitoms der Zelle stattfinden, die eine möglichst minutiöse und subtile gleichmässige Vertheilung der protoplasmatischen Theile auf die beiden zukünftigen Tochterzellen bezwecken.

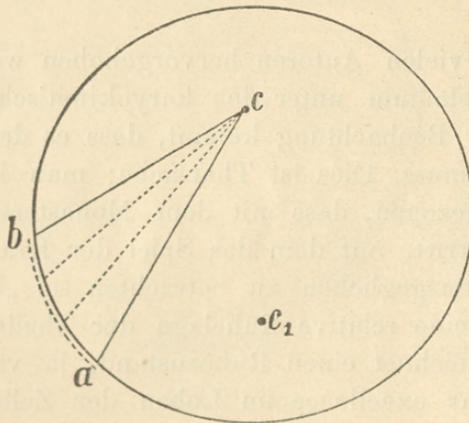
Der Verfasser betont diese Thatsache, um hervorzuheben, dass er dem Muttersternstadium nicht diejenige Bedeutung zuschreiben kann, welche einige Autoren demselben beizumessen geneigt sind.

Es ist nämlich von vielen Autoren hervorgehoben worden, dass das Muttersternstadium unter den karyokinetischen Figuren am häufigsten zur Beobachtung kommt, dass es demnach am längsten dauern muss. Dies ist Thatsache; man hat aber daraus den Schluss gezogen, dass mit dem Monasterstadium ein Ruhestadium eintritt, auf dem das Spiel der Kräfte für einige Zeit als völlig ausgeglichen zu betrachten sei „ein Zustand der Stabilität“ „eine relative Ruhelage der Theile“. „Die Aequatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle“.

Gerade dadurch, dass während des Muttersternstadiums die in den Prophasen begonnene Umlagerung der Strahlen sich weiter vollzieht, was sogar auch auf die Gestalt der Spindel und der chromatischen Figur, wie oben erörtert, von Einfluss ist, ferner dadurch, dass diese Zurückziehung der Strahlen auf die zugehörige Zellhälfte, da sie individuell verschieden schnell erfolgt, bisweilen noch in die Metaphasen reicht, bisweilen aber schon im Muttersternstadium abgeschlossen sein kann, lässt es sich, wenn man nicht lediglich die Spindel selbst, sondern die ganze mitotische Figur berücksichtigt, feststellen, dass das Muttersternstadium eine Phase der Mitose darstellt, welche keine scharfen Grenzen hat.

Aus dem Umstande, dass während all dieser Umlagerungen die einzelnen Fibrillen der beiderseitigen Strahlungen sich stets ganz regelmässig bis an die Zelloberfläche verfolgen liessen und niemals etwa frei im Inneren des Zelleibes aufhörten,

zieht der Verfasser den Schluss, dass die Strahlen während ihrer Umlagerung die Verbindung mit der Zelloberfläche nicht verlieren, sondern es ergibt sich nur die einzige Möglichkeit, dass die Strahlen allmähig ihren Insertionspunkt an der Zelloberfläche verlegen, dass sie also mit ihrem peripheren Ende an der Zelloberfläche entlang gleiten. Jeder einzelne Strahl würde also diejenige Strecke zurücklegen, welche in dem beigefügten Schema 5 gezeichnet ist, in welchem  $c$  das Centrosoma,



Schema V.

$ca$  den anfänglichen Verlauf eines solchen Strahls,  $cb$  seine spätere Lage und die durch die punktierte Linie bezeichnete Strecke  $ab$  den Weg bezeichnet, den das periphere Strahlenende zurückgelegt hat.

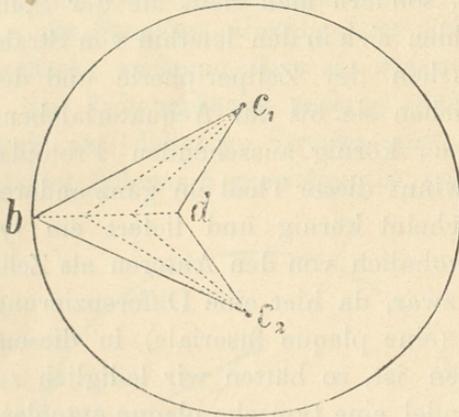
Der Verfasser hebt hervor, dass individuelle Variationen hier sehr häufig und in sehr breiten Grenzen vorkommen. Es braucht demnach die Kreuzung der Strahlen sich noch keineswegs zurückgebildet haben, sie kann noch in voller Blüte wahrzunehmen sein, trotzdem aber die Mitose innerhalb der Spindel selbst viel weiter vorgeschritten sein, nämlich es kann bereits (durch Verkürzung der Zugfasernkegel) die Metakinese der Chromosomen in vollem Gange sein.

Dadurch nun, dass sich diejenigen Strahlen, welche vorhin auf die gegenüberliegende Zellenhälfte hinübergreifen, auf den äquatorialen Bezirk zurückgezogen haben, wird es ermöglicht, dass allmähig sämtliche Polstrahlen sich so gruppieren, dass sie nur die ihnen zugehörige Zellhälfte einnehmen. Währenddessen sieht man aber den Verlauf der Strahlen, welche vom Centrosoma in unmittelbarer Umgebung der Spindel ab-

gehen und in die Aequatorialgegend ziehen, sich allmählig ändern. Die Strahlen gehen nicht mehr an die Zellperipherie im aequatorialen Bezirk, sondern man sieht die der Spindel zunächst gelegenen Strahlen sich in den letzthin von Strahlen mehr freien Raum zwischen der Zellperipherie und der Spindel vorschieben; hier ziehen sie bis zur Aequatorialebene und hören da plötzlich in einer körnig aussehenden Protoplasmaschicht auf. Dadurch gewinnt dieser Theil ein ganz anderes Aussehen, als vorhin, er erscheint körnig und liefert ein typisches Bild dessen, was gewöhnlich von den Autoren als Zellplatte bezeichnet wird, und zwar, da hier eine Differenzierung innerhalb der Centralspindel (eine plaque fusoriale) in diesem Stadium noch nicht zu sehen ist, so hätten wir lediglich zu beiden Seiten der Centralspindel eine typische plaque cytoplasmique, plaque complétive (Carnoy), lame de fractionnement (van Bambeke).

Und wenn man diesen Abschnitt bezüglich seiner Structur näher prüft und mit den anderen Theilen des Zelleibes genauer vergleicht, so wird man sofort gewahr, dass diese körnige Platte, welche gewissermassen einen neutralen Bezirk darstellt, in dem die Strahlen von beiden Seiten zusammentreffen, dasselbe Structurbild bietet, wie die Grenzschicht des Zelleibes, in welcher wir vorhin die gesammte Polstrahlung enden sahen. Diese Structurähnlichkeit der beiden Theile scheint dem Verfasser aber auch in causalem Zusammenhange zu stehen. Wenn man wiederum die verschiedenen Übergangsbilder betrachtet, so erscheint die Erklärung des Zustandekommens dieser körnigen Platte und der Endigung der Strahlen in derselben nur auf einem Wege möglich: der Verfasser glaubt, dass jeder Strahl den Weg zurücklegt, wie der Strahl  $c_1 b$  im Schema 6, der, um in die Lage  $c, d$  zu gelangen mit seinem peripheren Ende die Strecke  $bd$  zurücklegen musste. Dabei ist es wiederum undenkbar, dass jeder Strahl sich bei diesem Process mit seinem peripheren Ende von der Zelloberfläche loslöse und nun als „freier“ Strahl in die definitive Lage hinübrücke, sondern der Verf. glaubt, dass die bei

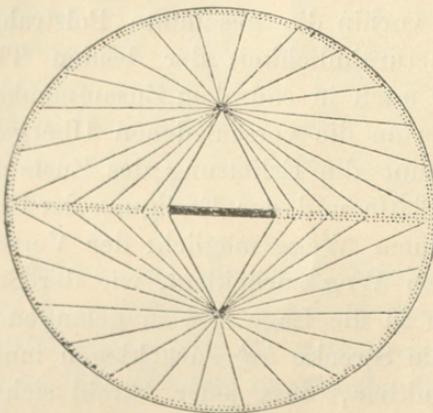
derseitigen Strahlen, also der Strahl  $c_1 b$  und  $c_2 b$ , welche anfänglich in demselben Punkte des Aequatorialringes inserierten,



Schema VI.

Die Strahlen verkürzen sich und ziehen die Grenzschicht selbst mit sich. Dadurch, dass ringsherum ganze Bündel von Strahlen in derselben Weise kleine Verschiebungen der protoplasmatischen Grenzschicht veranlassen, kommt es allmählich in der ganzen Äquatorialebene (mit Ausnahme des von der Centralspindel eingenommenen Theils) zur Bildung einer, anfänglich noch den beiden Zellen zugehörigen, Grenzschicht, die dann bestimmt ist, durch Differenzierung und durch Spaltung die Zelloberfläche der beiden zukünftigen Tochterzellen zu vervollständigen.

Mit diesem Stadium ist die eigentliche „innere“ Zelltheilung vollendet, die folgende Durchschnürung der beiden Tochterzellen ist nur ein Vorgang, welcher die beiden Tochterhälften freimacht, dieselben sich trennen u. selbstständig werden lässt.



Schema VII.

Wenn in der Zelle jetzt um die beiden Centrosomen zwei selbstständige Systeme von organischen Radien gegeben sind, welche nach der gleichen Länge streben, also den von ihnen beherrschten Zellbezirk ab-

sich verkürzend die Lage  $c_1 d - d c_2$  einnehmen und dabei Theile der Grenzschicht selbst mit sich ziehen werden. Dadurch, dass ringsherum ganze Bündel von Strahlen in derselben Weise kleine Verschiebungen der protoplasmatischen Grenzschicht veranlassen, kommt es allmählich in der ganzen

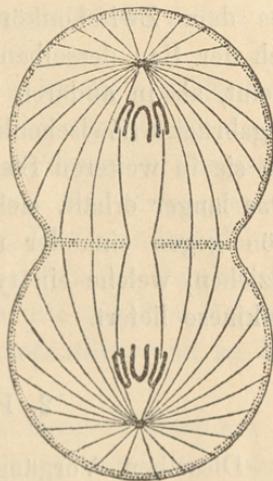
Äquatorialebene (mit Ausnahme des von der Centralspindel eingenommenen Theils) zur Bildung einer, anfänglich noch den beiden Zellen zugehörigen, Grenzschicht, die dann bestimmt ist, durch Differenzierung und durch Spaltung die Zelloberfläche der beiden zukünftigen Tochterzellen zu vervollständigen.

Mit diesem Stadium ist die eigentliche „innere“ Zelltheilung vollendet, die folgende Durchschnürung der beiden Tochterzellen ist nur ein Vorgang, welcher die beiden Tochterhälften freimacht, dieselben sich trennen u. selbstständig werden lässt.

Wenn in der Zelle jetzt um die beiden Centrosomen zwei selbstständige Systeme von organischen Radien gegeben sind, welche nach der gleichen Länge streben, also den von ihnen beherrschten Zellbezirk ab-

zurunden bemüht sind, so wird zunächst eine Modification desjenigen Zellabschnittes angestrebt, welcher der Abrundung das hauptsächlichste Hindernis in den Weg stellt; es wird also innerhalb des Mitoms die Tendenz vorherrschen, die aequatoriale Abplattung aufzuheben und die aequatoriale Plasmaschicht, welche bereits in ihrem Bau der Grenzschicht der Zelle entspricht, in eine wirkliche Zelloberfläche zu verwandeln. Der Verfasser glaubt, dass als actives Moment lediglich die Contraction der gegen die granulirte Aequatorialplattenschicht ziehenden Strahlen in Anspruch genommen zu werden braucht.

Wenn diese Durchtrennung und die Einschnürung zunächst durch die am meisten gedehnten peripheren aequatorialen Strahlen erfolgt ist, so werden die folgenden nach dem Zellinneren gelegenen Strahlen die relativ am meisten gedehnten sein und das Fortschreiten desselben Processes nach Innen zu veranlassen, und dies wird sich so oft wiederholen, bis sämmtliche nach dem Aequator hinziehende Strahlen sich definitiv auf die ihnen zugehörige Tochterzelle zurückgezogen und dadurch eine Trennung der beiden Tochterzellen bewerkstelligt haben.



Schema VIII.

Für das Zustandekommen der Abschnürung der beiden Tochterzellen ist ein sehr förderndes Moment darin gegeben, dass während der Metakinese auch noch eine Entfernung der beiden Pole eintritt. Diese Entfernung der Pole erhöht den Dehnungsgrad der von ihnen nach der Aequatorialgegend ziehenden Strahlen, erhöht aber dadurch zugleich die Leistungsfähigkeit dieser Strahlen und erleichtert somit, bei der eintretenden Contraction derselben, die Einschnürung des Zelleibes.

In dem von der Einschnürungsfurche eingefassten Theil der Centralspindel kann man, wenn auch weniger typisch als bei anderen Zellen, eine aequatoriale Differenzierung in Gestalt von leichten Verdickungen der Centralspindelfasern (plaque fusoriale) wahrnehmen; bei der nun noch weiter erfolgenden Einschnürung des Zelleibes, für welche der Verfasser die Spannungsverhältnisse innerhalb der Zelle selbst und Nachlassen der Spannung innerhalb der Centralspindel glaubt verantwortlich machen zu müssen, wird dieser Theil dicht zusammengedrängt, und es kommt dadurch ein Gebilde zu stande, welches dem Zwischenkörper anderer Zellen entspricht, wenn auch der Bau desselben weniger compact und einheitlich erscheint, als in anderen Zellen. Meist geht wohl diese Verbindungsbrücke (Zwischenkörper) bald verloren, wenigstens sieht man sie in weiteren Stadien nicht. Bisweilen, wenn sie sich etwas länger erhält, sieht man die beiden Tochterzellen sehr schön gegen einander um den Zwischenkörper die Drehung vollziehen, welche ein typisches Bild der M. Heidenhainschen Telokinese liefert.

## 2. *Physa fontinalis*.

Dieselben Vorgänge, welche der Verfasser bei *Ascaris* verfolgen konnte, suchte er nun sofort auch bei *Physa fontinalis* zu prüfen, da dort die, sämtliche inneren Zellvorgänge begleitende Strahlung mit so unendlicher Deutlichkeit hervortritt. Hierbei waren zunächst die analogen Entwicklungsphasen, wie bei *Ascaris* zu prüfen, also: die Mitose in dem befruchteten Ei, sodann die Mitose in den Furchungszellen. Lehrreiche Ergebnisse boten aber ausserdem auch die Vorgänge bei der Ausstossung der Richtungskörper sowie auch an der Spermastrahlung, welche bekanntlich während ihrer Wanderung gegen ihren Bestimmungsort (den Eikern) eine sehr frühe Zweitheilung erfährt und bereits sehr schnell eine mächtige Entwicklung zeigt. Die hierbei wahrgenommenen Thatsachen lassen sich dahin zusammenfassen, dass überall

da, wo ein monocentrisches Strahlensystem in ein dicentrisches System übergeht, zu beiden Seiten der zwischen den Centrosomen sich ausbildenden Centralspindel stets eine mächtige Durchkreuzung der Strahlen zu sehen ist, und dass diese Durchkreuzung sich dann erst in ganz analoger Weise wie bei *Ascaris* rückbildet und ausgleicht.

Da in allen wesentlichen Punkten eine völlige Übereinstimmung mit *Ascaris* sich ergibt, so sollen hier nur einige Punkte hervorgehoben werden, während bezüglich des Genaueren auf die demnächst erscheinende ausführliche Arbeit verwiesen werden mag.

Die Prophasen der Mitose werden für die erste Embryonalzelle, was die achromatische Figur betrifft, durch die an der Spermastrahlung sich abspielenden Prozesse dargestellt, in welcher man, sobald ihre Centrosomen sich etwas von einander entfernt haben, zu beiden Seiten der Centralspindel eine äusserst ausgeprägte, sofort in die Augen fallende Durchschneidung und Durchkreuzung der Strahlen, die mit dem Anwachsen der Strahlung sich immer mehr verdeutlicht und an Umfang gewinnt, gewahrt.

In den späteren Stadien werden einige Differenzen innerhalb der Polstrahlung der ersten Furchungsspindel durch spezifische Verhältnisse der Deutoplasmamassen, also durch den besonderen Typus des Eies der Physe bedingt, welches gegen Ende des Befruchtungsvorgangs selbst den Typus eines Eies mit ungleichmässig vertheiltem Dotter aufweist. Dadurch gestaltet sich namentlich der Verlauf der Strahlen gegen den animalen Pol, also in der vorwiegend protoplasmatischen Zellhälfte, viel regelmässiger, typischer, als am vegetativen Pol, wo die in colossaler Menge angesammelten Deutoplasmamassen den Verlauf der Strahlen modificieren. Dadurch ist auch die charakteristische Kreuzung der Strahlen nach dem animalen Pol zu viel auffallender und charakteristischer. Es ist auch ganz natürlich, dass späterhin die Verschiebung der Strahlen an der animalen Zellhälfte viel leichter von statten geht, als

an der vegetativen, weshalb dort auch die Kreuzung der Strahlen schon ganz ausgeglichen sein kann, während sie in der vegetativen Zellhälfte noch in weitem Umfange wahrzunehmen ist. Als eine natürliche Folge dieser Thatsache erscheint wiederum der Umstand, dass die Einschnürung der Zelle am animalen Pol viel früher beginnt und die völlige Durchschnürung viel schneller erfolgt, als am vegetativen.

Dasselbe Bild der Strahlenkreuzung und ihrer allmäligen Umlagerung hat der Verfasser auch stets bei den Furchungszellen vom Anbeginn der Mitose durch alle Phasen bis zur Einschnürung des Zelleibes gefunden. Die Verhältnisse sind ebenso typisch wahrnehmbar bei den ersten Furchungszellen von bedeutenden Dimensionen, als auch bei den späteren kleineren Generationen. Bei den ersten paar Generationen der grossen Furchungszellen muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Tochterzellen nach Ablauf der Mitose und auch in entsprechenden Stadien der nachfolgenden Mitose nicht ebenso frei und unbeschränkt wie bei *Ascaris* sich abrunden können, da bekanntlich das Ei der Physe von einer Gallert-hülle von collossalen Dimensionen (im Verhältnis zur Grösse des Eies) umgeben ist, die dem Ei dicht anliegend die freie Formveränderung seiner Theilprodukte beschränkt.

Es kann hier also, ebenso wie bei vielen anderen Zellen derart, nach der durch Umlagerung der Strahlen vollzogenen „inneren Theilung“ der Zelle für die definitive Sonderung der Theilprodukte nicht dasjenige Moment in Anspruch genommen werden, das wir sonst zur Geltung kommen sehen, nämlich die Wirkung der nach der gleichen Länge strebenden organischen Radien der Zelle; vielmehr kommt hier für die Sonderung der beiden Tochterzellen vor allem die Differenzierung innerhalb der Zellplatte in Betracht, die unter dem Einflusse der in ihr endenden beiderseitigen Strahlensysteme eine structurelle Modification, eine förmliche innere Spaltung erfährt und aus den beiden Spalthälften die Grenzschicht der beiden Theilhälften hervorgehen lässt. Dieser Vorgang erinnert lebhaft,

ist geradezu ein förmliches Analogon zur Bildung der Zellplatte bei den Pflanzenzellen.

Der Verfasser erörtert sodann die aequatoriale Differenzierung der Centralspindel in der Form von länglichen Anschwellungen jeder einzelnen Faser, und die aus der Annäherung der Verdickungen entstehende Bildung des Zwischenkörpers, der sich als ein aus Stäbchen gebildeter Ring darstellt. An vielen Präparaten sieht der Verfasser den Ring (Zwischenkörper) in zwei Theile gespalten, was er auf eine innere Differenzierung der Centralspindelfasern selbst zurückführt. Die Telokinese ist bei den Furchungszellen von *Physa* wegen der Deutlichkeit des Zwischenkörpers sehr charakteristisch.

Bei der Ausstossung des I. Richtungskörpers unterscheiden sich die Prophasen durch nichts von denen einer gewöhnlichen Mitose; im Stadium des Muttersterns sieht man noch die karyokinetische Figur genau im Centrum des Eies gelegen und die Polstrahlung ganz gleichmässig von beiden Polkörpern aus die beiden Zellhälften beherrschen, wobei auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme ganz typisch und sogar bedeutend ist. Darauf erst beginnt sich eine Ungleichmässigkeit in dem Verbreitungsgebiete der beiden Polstrahlungen auszubilden. Die um den Richtungskörperpol gruppierten Strahlen werden immer schwächer, kürzer und kleiner, während umgekehrt die Polstrahlung an dem gegen das Zellinnere gerichteten Pol an Mächtigkeit gewinnt.

Der Verfasser glaubt, dass die Masse, in welche die Substanz der Mitomfäden bei Verkümmern der Polstrahlen aufgeht und aus der das Material für die Verlängerung und für das Wachstum der anderen Polstrahlung geschöpft wird, in der Grenzschicht des Protoplasma gesucht werden muss.

Abgesehen von dieser Ungleichheit der beiderseitigen Polstrahlungen spielen sich hier die analogen Vorgänge an der Polstrahlung ab: man sieht schon sehr früh eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Polstrahlensysteme, diese gleicht sich allmählig, entsprechend dem Vorrücken der Richtungsspindel gegen die Oberfläche aus, und man sieht auch

hier nach Abschluss der Metakinese, wenn die eine Hälfte der Richtungsspindel bereits über die Eioberfläche hinaus verdrängt ist, erst allmähig die beiderseitigen Polstrahlungen in der die Centralspindel halbierenden Ebene aufhören.

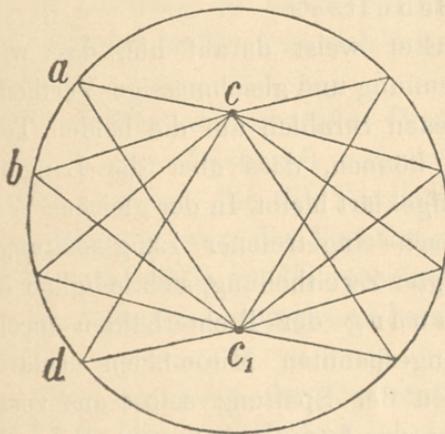
Das gleiche gilt sodann für die II. Richtungsspindel.

Analoge Verhältnisse bezüglich der Durchkreuzung der Polstrahlen fand der Verfasser in der Literatur nur bei wenigen Autoren erwähnt oder abgebildet (Platner, Zimmermann, van der Stricht, Mead, Wilson, Mathews, Drüner, Braus, Meves).

Im zweiten allgemeinen Theile seiner Arbeit macht der Verfasser darauf aufmerksam, dass, falls es zweifelhaft sein sollte, ob die beiden Strahlensysteme, welche sich anfangs durchkreuzen, diese Umlagerungen durchmachen können, eine Analogie in den, seit Hermanns Arbeit bekannten, Vorgängen an den beiden Zugfasernkegeln zu erblicken ist.

Wie nun für diese Spindelfasern von einigen Autoren eine Theilung durch Längsspaltung der einzelnen Fibrillen angenommen wird, so glaubt der Verfasser auf Grund der oben beschriebenen Befunde an der Polstrahlung eine gleiche Entstehungsweise für die beiden um die Tochtercentrosomen gruppierten Polstrahlensysteme annehmen zu müssen, d. h., dass dieselben aus der Längsspaltung der Polstrahlen der Mutterzelle entstanden sein müssen. *Omnis radius a radio*. Man kann in den Stadien, wo die Strahlendurchkreuzung mächtig entwickelt ist, von einem und demselben Punkte der Zelloberfläche ganz deutlich einen feinen Strahl zu dem einen wie zu dem anderen Centrosoma verlaufen sehen. Denkt man sich die Entfernung der Centrosomen und die Entwicklung der Centralspindel rückgängig und nähert man die Centrosomen  $c$  und  $c_1$ , so

werden die Strahlen  $ca$  und  $c_1a$ ,  $cb$  und  $c_1b$ ,  $cd$  und  $c_1d$  zusammenfallen und das Bild liefern, welches den Ausgangspunkt für die beiden Tochterstrahlensysteme gegeben hat.



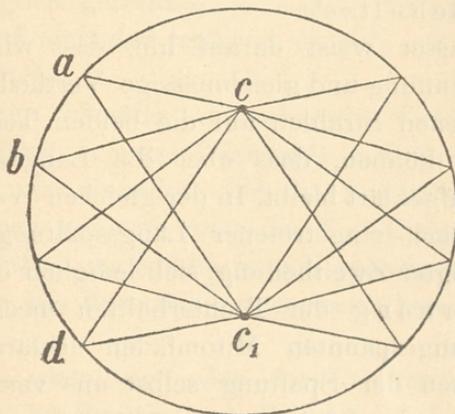
Schema IX.

Der Verfasser glaubt nicht, dass bei der Mitose die bereits bestehenden Radian nur quantitativ gleichmässig auf die beiden Tochterhälften des Centrosoma vertheilt werden.

Denn selbst wenn während der Zellenruhe schon durch Spaltung der Radian eine zahlenmässige Zunahme derselben erfolgen sollte, so wäre dies zunächst ein Vorgang, welcher keineswegs eine völlig gleiche Zweitheilung des ganzen Mitoms der Zelle, mithin des ganzen Zelleibes überhaupt, garantieren könnte; und sodann ist es klar, dass „bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei, ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defect auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer ihm zugehörigen im Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis“. (Boveri).

Der Verfasser glaubt, dass bei der Mitose die Spaltheilten der Strahlen derart auf die beiden Centrosomen vertheilt

werden die Strahlen  $ca$  und  $c_1a$ ,  $c\bar{b}$  und  $c_1b$ ,  $cd$  und  $c_1d$  zusammenfallen und das Bild liefern, welches den Ausgangspunkt für die beiden Tochterstrahlensysteme gegeben hat.



Schema IX.

Der Verfasser glaubt nicht, dass bei der Mitose die bereits bestehenden Radien nur quantitativ gleichmässig auf die beiden Tochterhälften des Centrosoma vertheilt werden.

Denn selbst wenn während der Zellenruhe schon durch Spaltung der Radien eine zahlenmässige Zunahme derselben erfolgen sollte, so wäre dies zunächst ein Vorgang, welcher keineswegs eine völlig gleiche Zweitheilung des ganzen Mitoms der Zelle, mithin des ganzen Zelleibes überhaupt, garantieren könnte; und sodann ist es klar, dass „bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei, ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defect auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer ihm zugehörigen im Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis“. (Boveri).

Der Verfasser glaubt, dass bei der Mitose die Spalthälften der Strahlen derart auf die beiden Centrosomen vertheilt



werden, dass die eine Tochterhälfte des längsgespaltenen Strahls an dem einen, die andere an dem anderen Centrosoma angeheftet bleibt. Diese Annahme knüpft an eine aus rein theoretischen Gründen postulierte Hypothese Roux' sowie an eine Hypothese O. Schultze's.

Der Verfasser weist darauf hin, dass wir lediglich die Entfernung, Trennung und gleichmässige Vertheilung der innerlich zwiegespaltenen Strahlen auf die beiden Tochterzellen näher untersuchen können, dass aber die Langsspaltung selbst mechanisch unaufgeklärt bleibt. In der gleichen Weise wie für die Chromosomen nach eingetretener Längsspaltung, für Centrosomen nach erfolgter Zweitheilung, sich lediglich die Trennung und die Entfernung der Tochterhälften mechanisch durch Wirkung der angespannten Mitomfäden erklären lässt, während die Ursachen der Spaltung selbst uns verschlossen sind. Mit der Annahme der Längsspaltung der Polstrahlen dürfte, — glaubt der Verfasser, — die ganze Mitose für uns vielleicht complicierter bezüglich der structurellen Verhältnisse, aber wesentlich einfacher und einheitlicher bezüglich der sie bedingenden Kräfte erscheinen.

Für die oben erörterte Umlagerung der Polstrahlung ist eine nothwendige Vorbedingung die Entfernung der Pole selbst; dadurch lediglich können die neuen auf die beiden Polkörper centrierten, aus der Zwiespaltung der einheitlichen Strahlung entstandenen Strahlensysteme sich allmähig zu selbstständigen Systemen herausdifferenzieren. Es ist somit klar, dass die Kraft, welche die Entfernung der beiden Polkörper und der Spalthälften der Strahlen selbst bedingt, unmöglich in der Polstrahlung selbst ihren Sitz haben kann.

Der Verfasser glaubt, dass für die ganzen Prophasen die, die Bewegung und Entfernung der Pole von einander bewirkende Kraft in dem Wachstum der Centralspindel gesucht werden muss, wie es Drüner zunächst in consequenter Weise durchgeführt hat, und dessen Deutung bereits von mehreren Autoren, Flemming, Boveri, Meves, und auch Heidenhain angenommen wurde.

Für sämtliche von ihm untersuchten Objekte betont der Verfasser, dass von Anfang an zwischen den sich entfernenden Centrosomen stets eine deutliche einheitliche Centralspindel zu sehen ist, und dass sie nicht erst dadurch entsteht, dass zwei ursprünglich getrennte je einem Pol angehörige Fasern im Winkel auf einander treffen und sich mit einander in Bogenform verbinden.

Die junge allmählig anwachsende Centralspindel wirkt also von Anfang an als Triebkraft auf die Entfernung der Centrakörper von einander, für die Bestimmung der Richtung derselben kommen aber die Verhältnisse der Polstrahlung in Betracht. „Jedenfalls ist die spezifische Richtung dieser Bewegung aus dem Spannungsgesetz herzuleiten“ (M. Heidenhain).

Dadurch, dass um jedes der Centrosomen von Anfang der Mitose an ein System von Radien angebracht ist, welche nicht nur die zugehörige Tochterzellenhälfte beherrschen, sondern auch auf die andere Zellhälfte herübergreifen und bis an ihre Oberfläche sich verfolgen lassen, ferner dadurch, dass diese Strahlen sich erst allmählig durch die oben beschriebenen Vorgänge auf die zugehörige Zellhälfte zurückziehen, sehen wir eine Einrichtung gegeben, welche den ganzen Process der Mitose langsam und allmählig, aber desto regelmässiger, desto gesetzmässiger sich vollziehen lässt. Der Verfasser glaubt, dass für die Prophasen in der Polstrahlung nicht ein die Bewegung der Pole bewirkender, sondern grossentheils ein ihre allzu rasche Entfernung behindernder, zugleich aber ihre Richtung bestimmender Apparat gegeben ist.

Da im Sinne des Heidenhain'schen Identitätsprinzips alle um ein Centrosoma angebrachten Strahlen nach der gleichen Länge streben, und da wiederum in Anbetracht ihrer oben angenommenen Genese unter den beiden Polstrahlensystemen eine vollkommene morphologische und physiologische Gleichheit herrscht, so muss, bei dem von allen Seiten gleichmässig ausgeübten Zuge, schliesslich eine centrale Einstellung der Spindel zustandekommen.

Und wenn die beiden in jeder Beziehung gleichwertigen Strahlensysteme genöthigt sind, sich durch allmälige Verschiebungen gleichmässig zu vertheilen, so ist die Kugelgestalt der Zelle mit einer zu beiden Seiten des Aequators gleichen Anordnung aller geformten Bestandtheile die *einzig e U b e r g a n g s f o r m* welche bei dem gegenseitigen Spiel der Kräfte herauskommen *k a n n*, falls keine nebensächlichen Momente mitwirken. Es *m u s s* auch schliesslich der Zustand resultieren, wo die beiden Strahlensysteme in einer indifferenten Protoplasmaschicht im Aequator der Zelle zusammenkommen.

Der Verfasser glaubt, dass dadurch, dass die beiderseitigen Strahlen Theile der protoplasmatischen Grenzschicht nach der Aequatorialebene befördert haben, welche durch weitere Umbildung wirklich die Grenzschicht der beiden Tochterzellen vervollständigt, uns auch die Vergrösserung und das Wachstum der Zelloberfläche, welche bei der Trennung der Tochterzellen nothwendig einzutreten hat, ganz natürlich erscheinen dürfte.

Wenn die beiden Pole durch den in der ganzen Polstrahlung herrschenden Tonus und durch die Resistenz der Centralspindel festgestellt sind, und wenn in der Aequatorialebene eine der Grenzschicht der Protoplasma analoge Substanz angebracht ist, die fähig ist, die Zellenoberfläche zu vervollständigen, dann dürfte das „Spannungsgesetz allein genügen, um den Zellenleib zur Durchtheilung zu bringen“ (M. Heidenhain). Die protoplasmatische Grenzschicht braucht sich nicht erst bei diesem Vorgang „einzustülpen“, um die beiden Tochterzellen von einander zu scheiden. Auch kommt es hier sicher nicht zur Bildung eines durch circular an der Oberfläche verlaufende Mitomfäden gebildeten „Schnürrings“, der sich zusammenzöge.

Dass sogar die Kräfte, welche die Einschnürung und Durchschneidung des Zelleibes bewirken, nicht in der *E i n s t ü l p u n g* der protoplasmatischen Grenzschicht gesucht werden können, und dass nicht erst durch die sich „einstülpende“ Grenzschicht des Protoplasma der aequatoriale Theil der Centralspindel zusammengedrängt, zusammengerafft wird, lehrt ei-

ne gerade vom Standpunkte der Mechanik der Mitose sehr interessante Beobachtung, welche Herr E. Godlewski im hiesigen Laboratorium gelegentlich der Untersuchung der Spermatogenese bei den Mollusken gemacht hat. Bei den Spermatogonien und Spermatocyten kann hier bekanntlich öfters, bisweilen in mehreren auf einander folgenden Generationen, nach erfolgter Kerntheilung die Zelltheilung unterbleiben, so dass es zur Ausbildung mehrfacher mitotischer Figuren in einem gemeinsamen Zelleibe kommt.

Ogleich nun die Einschnürung und Einstülpung der Zelloberfläche und demnach eine Trennung der beiden Tochterzellen unterbleibt, erfolgt trotzdem eine aequatoriale Einschnürung der Centralspindelfasern. Dieselben weisen dann sogar die charakteristischen länglichen Verdickungen an der eingeschnürten Stelle, auf, und es kommt zur Bildung eines typischen, bei den Mollusken so ausserordentlich deutlichen Zwischenkörpers, ganz als ob die Einschnürung des Zelleibes erfolgt wäre. Ja, die von diesem „Zwischenkörper“ nach dem Zellinneren ausstrahlenden Überreste der Centralspindelfasern erfahren sogar die für die Telophasen charakteristische Verlagerung, so dass die beiden Centralspindelhälften gegen den Zwischenkörper hin eine winklige Knickung erfahren, und der Zwischenkörper selbst, nach der Peripherie zu, verschoben erscheint.

Diese Vorgänge weisen ganz unzweideutig darauf hin, dass es hier lediglich darauf ankommt, dass sich im Aequator eine die beiden Tochterstrahlensysteme sonderne Protoplasmaschicht bilde, welche die „innere Zelltheilung“ zum Abschluss bringt; dass es dagegen völlig gleichgiltig ist, ob diese differente Protoplasmaschicht (Zellplatte) durch weitere Differenzierung zur Bildung einer wirklichen protoplasmatischen Grenzschicht, und durch Spaltung zur Vervollständigung der beiden Zelloberflächen verwendet wird oder nicht.

Der Verfasser hält also die eigentliche Theilung des Zelleibes für einen Differenzierungsact innerhalb der aequatorialen Zellplatte; die Sonderung und Abrundung der beiden Theilhäl-

ten dagegen für einen zweiten Process, welcher lediglich die Folge der Spannungsverhältnisse innerhalb des Mitoms der Tochterzellen ist.

Es ist bekannt, dass in den Anaphasen der Mitose eine Entfernung der beiden Pole der karyokinetischen Spindel erfolgt, was eine Dehnung der Centralspindel und vor allem eine die späteren Phasen kennzeichnende Längsstreckung des ganzen Zelleibes in der Richtung der bereits eingestellten Spindel zur Folge hat. Es wird allgemein für die Entfernung der beiden Polkörperchen die Verkürzung der die *van Beneden*-schen *cônes antipodes* zusammensetzenden Fäden verantwortlich gemacht, für welche Gruppe in den Anaphasen eine bestimmte „physiologische Erregung“ angenommen wird.

Der Verfasser glaubt, dass diese Annahme zwar die Entfernung der Pole, nicht aber die Längsstreckung des ganzen Zelleibes erklären kann; für letztere ist vor allem die gleichmässige Vertheilung der Strahlen zu beiden Seiten der Aequatorialebene massgebend. Er glaubt ferner, dass für die Erklärung der Verkürzung der den *cônes antipodes* entsprechenden Strahlengruppe nicht eine „besondere physiologische Erregung“ angenommen zu werden braucht. Das Contractionsbestreben besteht in allen Polstrahlen ganz gleichmässig, es wird an den *cônes antipodes* aber nur deswegen sich besonders äussern können, weil den *cônes antipodes* keine spezifisch antagonistische Strahlengruppe entspricht, wie den anderen Strahlentheilen. Diese Tendenz bestand auch in den früheren Stadien, nur konnte sie, solange die Durchkreuzung der Strahlen bestand, solange die der Centralspindel benachbarten Polstrahlen auf die andere Zellhälfte herübergriffen und nach Art eines mechanischen Apparates von fixierenden Strängen die Polkörper selbst festhielten, nicht zur Geltung kommen. Dies ist erst in den Anaphasen, wenn die Strahlen sich auf die ihnen zugehörige Tochterhälfte der Zelle zurückgezogen haben, und die Metakinese der Chromosomen erfolgt ist, möglich. Durch Entfernung der Polkörper werden nun aber die der Aequatorialebene zunächst gelegenen Strahlen verhält-

nismässig stark gedehnt. Zwischen den am meisten gedehnten (aequatorialen) und den am meisten contrahirten (in der Verlängerung der Spindelachse gelegenen) Strahlen vermitteln den Übergang Strahlen, welche weder verkürzt noch verlängert sind. „Durch die am stärksten gedehnten Strahlen muss der verhältnismässig stärkste Zug an der Oberfläche ausgeübt werden. Daher muss, wie ohne weiteres ersichtlich ist, der Zellkörper in einer Richtung senkrecht zur Spindelachse zusammengedrückt, beziehungsweise in einer Richtung parallel zur Spindelachse verlängert werden“. (M. Heidenhain). Da nun die Zeit, innerhalb deren die definitive Umlagerung der Polstrahlung stattfindet, sehr schwankend ist, so ist es selbstverständlich, dass die Entfernung der beiden Pole auch einmal früher, ein andermal später erfolgen kann. Dieser Wechsel in dem zeitlichen Eintritt der Entfernung der Pole hat aber eine andere Erscheinung im Gefolge: v a n B e n e d e n hat nämlich die während der Metakinese stattfindende Bewegung der Tochterchromosomen gegen die beiden Polkörper zu, durch Contraction der beiden s. g. cônes principaux (Zugfasern, Mantelspindelfasern) erklärt. B o v e r i dagegen sagt: „Die Behauptung nun, dass die Trennung der Tochterplatten durch die Contraction der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Theile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im Wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, welche die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen“.

Der Verfasser glaubt nun auf Grund seiner Präparate befruchteter Eier und Furchungszellen von *Ascaris megalocephala* beiden Factoren eine Betheiligung an der Metakinese der Chromosomen zuschreiben zu müssen, wenn auch nicht immer beide zugleich thätig zu sein brauchen. Und zwar hängt dies lediglich von der früher oder später beendeten Umlagerung der Polstrahlung und der dadurch den beiden Polen gegebenen Möglichkeit, sich von einander zu entfernen, ab. Ist nämlich die Umlagerung bereits im Muttersternstadium beendet, so kann

durch die blosse Entfernung der Polkörper selbst, die Metakinese der Chromosomen eintreten, während die s. g. Zugfasern dann in der That eine Zeit lang nur die Rolle von einfachen Bindegliedern spielen.

Meist ist aber gegen Ende des Muttersternstadiums die Umlagerung der im Aequator sich kreuzenden Strahlen noch nicht beendet, somit ist auch die Entfernung der beiden Polkörper behindert, sie wird erst bedeutend später eintreten. Trotzdem gehen die Chromosomen in Metakinese über, und dann lässt es sich durch Messung leicht feststellen, dass der Abstand zwischen den Chromosomen und den Polkörpern viel geringer geworden ist, dass somit der ganze Zugfasernkegel sich verkürzt hat.

