

Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der „hyalinen“ Knorpelgrundsubstanz.

Von

Dr. M. Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XI—XIV und 5 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Zelle und Zellteilung im Knorpel	205
I. Historische Übersicht	205
II. Material und Methode	211
III. Bau der ruhenden Zelle	214
IV. Indirekte Kernteilung	219
1) Prophase	219
2) Metaphase	221
3) Anaphase	223
4) Telophase	224
a. Rekonstruktion der Tochterkerne	224
b. Bildung der Scheidewand zwischen den Tochterzellen	227
5) Bemerkungen zur Frage über die Bedeutung der Nueleolen	228
V. Direkte Kernteilung	232
VI. Beziehungen zwischen der indirekten und direkten Kernteilung im Knorpel	234
Bildung der Kapselscheidewand	239
Struktur der Knorpelgrundsubstanz	241
I. Literaturangaben	241
II. Eigene Untersuchungen	244
Verzeichnis der zitierten Literatur	251
Erklärung der Abbildungen	254

Zelle und Zellteilung im Knorpel.

I. Historische Übersicht.

Die ersten Beobachtungen über den Kernteilungsprozeß in den Knorpelzellen fallen der Zeit nach mit dem Beginn der modernen Studien

über die Zellvermehrung zusammen. Schon im Jahre 1875 beschrieb STRASBURGER in seinem Buche über Zellbildung und Zellteilung neben pflanzlichen Zellen auch einige tierische, darunter Netzknorpelzellen aus der Ohrmuschel eines Kalbes. In diesen Zellen hat er die Andeutung einer äquatorialen Platte beobachtet, weiter auch Zustände, die ihm »ein begonnenes Auseinanderweichen zweier Plattenhälften zu zeigen schienen«. Zwischen den weiter auseinander gerückten Kernhälften sieht er Verbindungsfasern, die er Kernfäden nennt, und in der Mitte derselben eine Trennungsschicht, welche er als den Anfang der Zellplatte deutet (S. 187). Nach dem Schluß seiner Beschreibung bemerkt STRASBURGER ausdrücklich, daß »die Zellkerne der Knorpelzellen nicht biskuitförmig ein- und durchgeschnürt« werden, und daß, obgleich das Objekt im allgemeinen für das Studium des Teilungsvorganges ungünstig ist, so zeigt es doch keine andern Bilder der Kernteilung, als nur diejenigen, welche er auch in den Pflanzenzellen beobachtete, d. h., nach der später eingeführten Nomenclatur, die Bilder der indirekten oder caryokinetischen Teilung.

Einen andern Schluß zog BÜTSCHLI aus seinen Studien der Knorpelzellen, welcher hierüber schon im Jahre 1876 (S. 183) bemerkte, daß hier ein Modus der Kernteilung vorliege, der sich nicht mit dem von ihm und STRASBURGER beschriebenen in Zusammenhang bringen läßt.

Eine ausführlichere Arbeit über den Teilungsprozeß der Knorpelzellen publizierte BÜTSCHLI dann im nächsten Jahre, wo er seine Beobachtungen an verschiedenen Hyalinknorpeln, vorwiegend an dem des Schultergerüstes von *Triton taeniatus* und sehr jungen Individuen von *Rana esculenta* schildert. Im Gegensatz zu STRASBURGER, nach welchem die Scheidewand zwischen beiden Tochterzellen »simultan in der ganzen Trennungsfläche angelegt wird« (75, S. 187), findet BÜTSCHLI, daß diese Scheidewand in Zusammenhang mit der Zellkapsel an der einen Seite der Zelle hervorzuwachsen beginnt. Weiter schreitet sie »in dem Maße, als sich die Teilung des Zellprotoplasmas vollzieht, nach der andern Seite fort, um sich schließlich an der ihrem Ursprung entgegengesetzten Seite mit der Zellkapsel zu vereinigen, und so, nach gänzlicher Durchschnürung des Zellenleibes, eine völlige Scheidewand zwischen den Tochterzellen herzustellen« (77, S. 210).

Entsprechend diesem einseitigen Vordringen der Scheidewand beschrieb BÜTSCHLI einen eigenartigen Modus der Kernteilung, der später als Amitose bezeichnet wurde. Die erste Veränderung, welche der Kern in einer »noch keine Spur des bevorstehenden Teilungsaktes verratenden Zelle« erfährt, besteht in einer Längsstreckung. In den Zellen, bei

welchen die Bildung der Scheidewand schon begonnen hat, sind die beiden Enden des Kernes mehr oder weniger angeschwollen und liegen je in einer der späteren Tochterzellen. Das die angeschwollenen Enden verbindende Kernband zerfällt in der Mitte, und so vollzieht sich die Kernteilung. Die beiden Tochterzellen bleiben nachher noch eine Zeitlang durch eine feine Plasmabrücke miteinander verbunden. Diesen Prozeß vergleicht BÜTSCHLI mit der Teilung des Macronucleus der Infusorien und hält ihn für eine Modifikation des ursprünglichen Kernteilungsprozesses.

Veranlaßt durch BÜTSCHLIS Angaben, hat auch BIGELOW (79) Untersuchungen über die Knorpelzellen an zahlreichen Objekten angestellt, deren Resultate mit den BÜTSCHLISCHEN insofern übereinstimmten, als BIGELOW auch nur eine direkte Kernzerschnürung beobachtete. Den ganzen Prozeß der Zellteilung führt er jedoch zu dem älteren, seit REMAK (58) angenommenen Schema: Zuerst streckt sich der Kern bandförmig, nimmt eine biskuitartige Form an, zerfällt in beide Tochterkerne, und erst nachher beginnt die Zellscheidewand sich zu bilden. Obgleich BIGELOW das Vorhandensein der Bilder, wo »ein Septum als halb durch den Zellenleib gehend« geschildert wird, bezweifelt, gibt er doch an, »daß das Einschneiden der Teilungsfurche weder beim Kern noch beim Zellkörper im ganzen Umfange dieser Gebilde gleich schnell vorgeht; es resultieren daraus nieren- und hufeisenförmige Kern- und Zellenformen« (79, S. 461).

Etwa zu derselben Zeit haben zwei weitere Autoren, MAYZEL und SCHLEICHER, ihre Untersuchungen über die Knorpelzellteilung veröffentlicht, deren Ergebnisse sich jedoch mehr an diejenigen von STRASBURGER anknüpfen lassen. In ihren fast gleichzeitig erschienenen Arbeiten wurde ein Kernteilungsprozeß in den Knorpelzellen beschrieben, welcher dem von STRASBURGER und BÜTSCHLI in den übrigen tierischen und pflanzlichen Geweben entdeckten entsprach und seither mit dem von SCHLEICHER eingeführten Namen Caryokinesis bezeichnet wurde.

Der Begriff Caryokinesis umfaßt jedoch nach SCHLEICHER nicht den ganzen Prozeß der Kernteilung, sondern nur »die mannigfaltigen Erscheinungen des gesonderten, zur eigentlichen Teilung sich anschickenden Kernes« (79, S. 265), d. h. nur die Vorbereitungsstadien zur eigentlichen Teilung. Diese Caryokinesis besteht darin, daß die stark glänzenden Stäbchen und Körner, in welche der sämtliche Kerninhalt samt dem Nucleolus und der Membran zerfallen ist, verschiedenartige Anordnung, darunter manchmal eine sternförmige, annehmen. Dabei bewegt sich auch die ganze Kernmasse, indem sie langsam und meist

unregelmäßig durch das Plasma, von einem Pol der Zelle zum andern, hinschwimmt. Eine dritte Bewegungserscheinung stellen die rechtwinkeligen Umdrehungen des differenzierten Kernes dar, die jedoch nur selten vorkommen, und deren Aufgabe darin bestehe, die sich zur Teilung vorbereitende Kernmasse in eine bequemere Lage zu bringen.

Die Bilder, welche SCHLEICHER bei seinen Untersuchungen vorwiegend an lebenden Knorpelzellen bekommen hatte, waren jedoch ziemlich undeutlich, so daß er seiner Caryokinesis keinen Charakter von Regelmäßigkeit zuschreiben vermochte (79, S. 269).

Was die eigentliche Kernteilung angeht, so konnte SCHLEICHER diesen sich rasch vollziehenden Prozeß nur ungenügend studieren. In einigen günstigeren Fällen bemerkt er, »daß in der caryokinetischen Masse die Stäbchen sich plötzlich parallel legen, im ganzen eine elliptische Form bildend, und daß sich dann sofort die Trennung einstellt« (S. 275). Dabei hat er aber sowohl die Protoplasmastrahlungen und Verbindungsfasern zwischen den beiden getrennten Kernpartien, als auch die Kernspindel (obgleich nur ein einziges Mal) beobachtet.

Hinsichtlich der Rekonstruktion der Tochterkerne hob SCHLEICHER folgende Momente hervor: Zuerst werden die Bestandteile jedes Tochterkernes miteinander mehr oder weniger vollständig vorschmelzen, nachher zerfällt diese geschmolzene Masse von neuem in einige Körnchen und Stäbchen, welche verschiedenartige Bewegungen ausführen. Aus einigen solchen Stäbchen wird die Kernmembran gebildet, die andern zerfallen in Körner, so daß im Kerne »schließlich nur noch einige Fädchen und Körner sichtbar« sind (S. 281). Inzwischen entsteht auch der Nucleolus, dessen Zustandekommen SCHLEICHER jedoch nicht beobachten konnte.

Die Scheidewand zwischen den Tochterzellen bildet sich nach SCHLEICHER simultan durch die ganze Breite der Mutterzelle aus »feinen, seitlich aneinander gelegenen« Protoplasmafädchen (S. 283). Diese Scheidewand spaltet sich in zwei gleich dicke parallele Blätter, welche später auseinander weichen, indem zwischen ihnen die Knorpelgrundsubstanz gebildet wird. Die Bilder BÜTSCHLIS, die von den seinen so stark abweichen, erklärt SCHLEICHER ohne weiteres für »einfache Artefakte« (S. 295).

Ich bin auf diese ersten Angaben über die Knorpelzellteilung etwas näher eingegangen, weil die Meinungsdivergenz, welche zwischen BÜTSCHLI und BIGELOW einerseits, MAYZEL und SCHLEICHER andererseits ausgebrochen ist, auch bis zur neuesten Zeit bestehen blieb.

Für die caryokinetische oder indirekte Kernteilung in den Knorpelzellen hat sich FLEMMING in seinem Werke von 1882 ganz entschieden

ausgesprochen. Er beschrieb da zwar nicht den ganzen Prozeß der Knorpelzellteilung, sondern bemerkte nur, daß dieser Prozeß unter sein allgemeines Schema paßt, daß also bei der Kernteilung folgende Stadien zu beobachten sind: Knäuel- und Sternform des Mutterkernes, weiter die sog. Metakinesis oder Äquatorialplatte und schließlich Stern- und Knäuelform der Tochterkerne (S. 195). In bezug auf eine direkte Zellteilung bemerkt FLEMMING, daß eine solche nur bei amöboiden Zellen und gar nicht bei fixen Gewebszellen vorkommt (S. 347).

Dementsprechend beurteilte FLEMMING den Teilungsmodus der Knorpelzellen auch im Jahre 1892 in seiner Publikation über Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. »Die Befunde von BÜTSCHLI und BIGELOW über Teilung von Knorpelzellen«, schreibt er dort, »welche auf einen entweder rein direkten, oder doch — die ersteren — auf einen von der Mitose weit abweichenden Kernteilungsmodus hinauszulaufen schienen, waren nur scheinbare; in SCHLEICHERS und meinen gleichzeitigen Arbeiten war gezeigt, daß auch für die Knorpelzellen die Vermehrung mit Mitose gilt, und daß die Kernteilungsfiguren bei den Arbeiten der genannten beiden Forscher entweder übersehen, oder vermöge der Behandlung unkenntlich geblieben sein mußten« (S. 49).

Was jedoch die Bildung der Scheidewand anbetrifft, so ist FLEMMING in dieser Frage mit BÜTSCHLI ziemlich einverstanden, indem er angibt, daß die Scheidewand in den Knorpelzellen »in Form einer schmalen Furche auftritt, die einseitig beginnt, allmählich herumgreift und ohne Erweiterung tiefer eindringt, ähnlich wie es z. B. bei der Furchung des Amphibieneies der Fall« (82, S. 249).

Eine weitere Bestätigung für das Vorhandensein der mitotischen Kernteilungsfiguren in den Knorpelzellen finden wir in den Arbeiten VAN DER STRICHTS. In seinen »Recherches sur le cartilage hyalin« (87) bildet er zwei Kerne ab (Fig. 24), von denen der eine im Stadium des Knäuels, der andre in dem der Kernplatte sich befindet. Die Figuren sind allerdings nur mit wenigen Strichen angedeutet, und im Text erwähnt VAN DER STRICHT gar nichts vom Modus der Knorpelzellteilung.

In seiner späteren Abhandlung vom Jahre 1892 bildete VAN DER STRICHT ziemlich genau einige Stadien der caryokinetischen Zellteilung in den Knorpelzellen verschiedener Tiere ab und beschrieb den Centralkörper mit der Attraktionssphäre sowohl in den ruhenden Zellen als auch im Laufe der Kernteilung. In dieser Arbeit aber, welche speziell »à l'étude de la sphère attractive« gewidmet ist, schildert er den eigent-

lichen Prozeß der Kernteilung nur skizzierend und spricht gar nichts von der Bildung der Zellenscheidewand.

In demselben Jahre gab SIEVEKING (92) einige Abbildungen der mitotischen Kernteilungsfiguren in den Knorpelzellen des Kaninchen- und Mäuseohrs, ohne sie jedoch genauer zu beschreiben.

Neben diesen Arbeiten, deren Studium zur Überzeugung führt, daß die Knorpelzellen sich ausschließlich auf mitotischem Wege vermehren können, existieren aber einige Publikationen über den Knorpel, in welchen allein von einer direkten Kernteilung die Rede ist.

Ausführliche Angaben über die Vermehrung der Knorpelzellen machte HAMMAR in seiner Arbeit über den feineren Bau der Gelenke (94). Er findet namentlich in der oberflächlichsten Region des Gelenkknorpels, sowohl vom Menschen als auch vom Pferd, Kuh, Hund und Katze »ganz ausgeprägt lobierte Kerne«. »Was die innere Beschaffenheit des Kernes betrifft,« sagt HAMMAR (S. 852), »so war diese sehr wechselnd. Nur eins war konstant: die Abwesenheit aller Anzeichen einer mitotischen Teilung. Der Kern hatte stets den Charakter eines Kernes im ‚Ruhezustand‘: eine deutliche Kernmembran, ein mehr oder weniger feinfaseriges Kernnetz und (in einigen Fällen) typische Kernkörperchen entweder nur eines oder nicht selten zwei.« Manche Zellen waren außerdem »durch ein hervorragendes Septum unvollständig geteilt«. Diese Bilder, deren Ähnlichkeit mit den Figuren von BÜTSCHLI und BIGELOW auffallend ist, veranlaßten HAMMAR, die obenerwähnten Angaben FLEMMINGS über die Teilung der Knorpelzellen zu bezweifeln und das Vorhandensein der amitotischen Kernteilung in den oberflächlichen Knorpelzellen für wahrscheinlich zu halten.

STUDNICKA bemerkt bei seiner Beschreibung der mehrkernigen Zellen im Knorpel von *Petromyzon*, daß er keine Kernteilungen aufgefunden habe, meint aber, daß es sich in diesen Zellen »sicher nur um Resultate von Kernfragmentierungen (Amitose)« handelt, welche er in dem Vorknorpel von *Myxine* direkt beobachten konnte (97, S. 621).

In SCHAFFERS (01) Arbeit finden wir folgende Bemerkung in bezug auf den Flossenstrahlenknorpel eines $9\frac{1}{2}$ cm langen *Ammocoetes*. »Als sehr auffallend muß ich erwähnen«, schreibt er (S. 129): »daß es mir trotz achtamen Suchens . . . an diesen Objekten niemals gelungen ist, in den Knorpelzellen eine Mitose zu entdecken. Eine einzige fand ich im Perichondrium. Dagegen stößt man auf Kernformen, welche zur Annahme einer direkten Kernteilung zwingen.«

Ebenso bildet HANSEN (05), der sich allerdings mit der Kernteilung speziell nicht beschäftigt, in seinen Fig. 11 und 12 gelappte Kerne von

Knorpelzellen ab, welche er, der Beschreibung HAMMARS folgend, als »ein Zeichen der Amitose« auffaßt (S. 803).

Eine Zusammenstellung der oben angeführten Literaturangaben läßt von vornherein schon vermuten, daß im Knorpelgewebe sowohl mitotische als amitotische Kernteilungen vorkommen dürften. Einer solchen Annahme ist auch H. RABL geneigt, welcher jedoch dabei bemerkt, daß er eine Teilung des Zellkörpers »in keinem Falle mit Sicherheit nachweisen« konnte (95, S. 422).

Bei meinen Studien über den jugendlichen Knorpel von Amphibien und Reptilien konnte ich beobachten, daß die Zellen bei der ersten Anlage des Knorpels sich ausschließlich caryokinetisch vermehren, im Laufe des weiteren Wachstums aber an der Oberfläche des Knorpels einige amitotische Kernteilungsfiguren auftreten, deren Zahl immer bedeutender wird, so daß im älteren Knorpel die direkte Kernteilung über die indirekte ganz beträchtlich dominiert. Ich will jedoch erst später auf die Beziehungen dieser beiden Teilungsmodi zueinander etwas näher eingehen, nachdem ich die Einzelheiten der beiden Prozesse besprochen habe.

II. Material und Methode.

Als Untersuchungsmaterial diente mir vorwiegend der Kopfkorpel der Embryonen von *Lacerta muralis* ebenso wie der Wirbel- und Schultergürtelknorpel junger Frösche, sowie Tritonen- und *Bombinator*-Larven. Nebenbei hatte ich auch Gelegenheit, einige Präparate von *Ammocoetes* und *Spinax niger* zu studieren. Der Knorpel von *Lacerta muralis*, dessen Elemente sich wegen ihrer geringen Größe zu einem genaueren Studium nicht besonders eignen, war für mich insofern von Bedeutung, als ich bei diesem Objekt, von dem mir mehrere Entwicklungsstadien zu Gebote standen, die Beziehungen zwischen der indirekten und direkten Kernteilung am sichersten feststellen konnte. Die besten caryokinetischen Bilder konnte ich im Knorpel von *Bombinator*-Larven beobachten. Die Größe der Zellkerne übertrifft in diesem Knorpel, wie die nachfolgende Tabelle zeigt, die der sämtlichen andern von mir untersuchten Objekte, sogar die der in dieser Hinsicht nach den cytologischen Untersuchungen FLEMMINGS so berühmt gewordenen Elemente der Salamanderlarve.

Durchschnittliche Größen der Knorpelzellkerne (Durchmesser):

<i>Ammocoetes branchialis</i> (55 mm lang).	3 μ ,
<i>Spinax niger</i> (alter Embryo)	6—9 μ ,

<i>Triton taeniatus</i> (Larve)	6— 8 μ ,
<i>Salamandra maculosa</i> (Larve)	8—11 μ ,
<i>Bombinator pachypus</i> (Larve)	9—12 μ ,
<i>Rana esculenta</i> (junges Tier)	5— 8 μ ,
<i>Lacerta muralis</i> (Embryo)	4— 5 μ .

Die von mir untersuchten Tiere wurden entweder in einer konzentrierten wässrigen Sublimatlösung oder in HERMANN'Scher Flüssigkeit fixiert, welche beide Mittel gleich gute Resultate ergaben. Die kleineren Objekte, Larven und Embryonen, waren in toto konserviert, dagegen habe ich die größeren Tiere, wie z. B. junge Frösche, gewöhnlich nach vorsichtiger Chloroformierung sezirt und den auspräparierten Knorpel allein fixiert.

Was die Färbungsmethoden anbetrifft, welche sowohl beim Studium der Zellteilungsfiguren, als auch des feineren Baues der Knorpelgrundsubstanz eine so wichtige Rolle spielen, so habe ich verschiedenes ausprobiert. Die besten Bilder der caryokinetischen Teilungsfiguren erzielte ich auf Objekten, die mit HERMANN'Scher Flüssigkeit konserviert und auf dem Objektträger entweder mit $\frac{1}{2}$ %igem wässrigen Hämatoxylin und 1%iger Lösung von neutralem chromsauren Kali oder mit Safranin und einer 0,01%igen Lösung von triphenylosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung (BLOCHMANN'Sche Flüssigkeit) behandelt wurden. Die letztere Methode eignete sich auch sehr zum Studium des Centralkörpers. Ich halte die Schnitte etwa 24 Stunden in einer Safraninlösung (1 g Safranin auf 100 ccm Wasser und 250 ccm 95%igen Alkohol), worauf sie nach kurzem Auswaschen in BLOCHMANN'Sche Flüssigkeit auf 20—40 Minuten übertragen wurden; nach nochmaligem kurzen Auswaschen im Wasser werden sie rasch durch Alkohole steigender Konzentration und durch Xylol in Kanadabalsam übergeführt. In den auf diese Weise behandelten Präparaten erscheinen alle Kernelemente stark rot, das Zellplasma, der Centralkörper und die Grundsubstanz intensiv blau gefärbt (Fig. 73). Dieselben Schnitte, besonders wenn sie nicht im Kanadabalsam, sondern im Wasser eingeschlossen werden, eignen sich sehr gut zum Studium der Strukturen der Grundsubstanz.

Die im Sublimat fixierten Objekte habe ich zur Untersuchung ruhender Kerne mit einer Lösung von Jodgrün-Säurefuchsin nach ERLANGER (LEE-MAYER, Grundzüge der mikrosk. Technik. Berlin 1901. S. 322) behandelt. Diese Flüssigkeit färbt nach kurzer Einwirkung (einige Minuten) die chromatische Kernsubstanz grün und die Nucleolen

rot. Zum Studium der earyokinetischen Figuren, insbesondere zum Zählen der Chromosomen, ist jedoch die Färbung mit Eisenhämatoxylin am geeignetsten. Neben der von HANSEN (05) empfohlenen Methode zur Untersuchung der Knorpelgrundsubstanz (Methylenblau, Pikrinsäurefuchsin, Essigsäure), welche jedoch für den embryonalen Knorpel nicht besonders geeignet ist, weil nach dieser Methode die Schnitte fast ausschließlich eine blaue Farbe annehmen, habe ich mit gutem Erfolge die Dreifachfärbung mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon und Bismarckbraun angewendet. Im Boraxkarmin wurden die Objekte in toto für längere Zeit (etwa 24 Stunden) gelassen und nachher etwa 30 Minuten lang in einer $\frac{1}{2}\%$ igen HCl-Lösung in 70° igem Alkohol extrahiert. Die aus solchem Material angefertigten Schnitte wurden zuerst mit $\frac{1}{2}\%$ iger alkoholischer Lösung von Bleu de Lyon und dann mit $\frac{1}{2}\%$ iger wässriger Bismarckbraunlösung behandelt (in beiden Flüssigkeiten einige Minuten bis $\frac{1}{4}$ Stunde). Manchmal übertrug ich die Schnitte nachher nochmals für einige Minuten in Bleu de Lyon. Ich brauche kaum zu bemerken, daß nach der Behandlung der Präparate mit jeder Farbe ein kurzes (einige Sekunden) Auswaschen notwendig ist (nach Bismarckbraun im Wasser, nach Bleu de Lyon in 50 — 70° igem Alkohol). Die so behandelten Schnitte zeigen sehr klare, differente Bilder des hyalinen Knorpels. Die Zellkerne werden rot, das Protoplasma auf gut gelungenen Präparaten — blau, und die Grundsubstanz des jungen Knorpels — braun. In dem älteren Knorpel jedoch, wo eine partielle chemische Umbildung der Grundsubstanz auftritt, werden die ungebildeten Regionen («collagene Fasern» HANSENS) blau gefärbt, welcher Umstand sie von der übrigen braunen Grundsubstanz sogar bei schwächerer Vergrößerung ohne Schwierigkeit zu unterscheiden erlaubt.

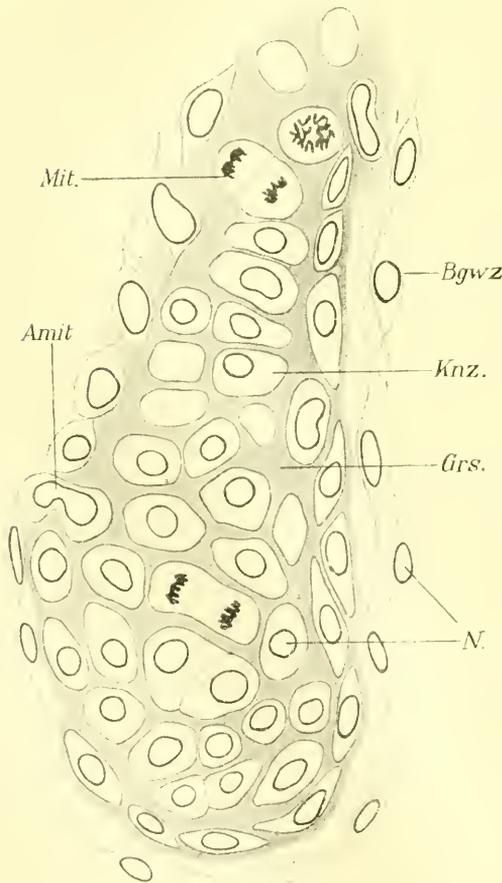
Ich habe sowohl in Paraffin als in Celloidin eingebettet. Die erste Methode hat sich für den jüngeren, noch ganz weichen Knorpel als recht geeignet erwiesen. Dagegen war es sehr schwer, ordentliche Paraffinschnitte von dem schon ziemlich harten Knorpel junger Frösche zu erhalten. Der Druck des Mikrotommessers erzeugt hier später zu erwähnende Kunststrukturen, so daß zur Kontrolle solcher Präparate Celloidinschnitte nötig sind.

An dieser Stelle ergreife ich die Gelegenheit, Herrn Prof. O. BÜTSCHLI für seinen hilfreichen Beistand bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. A. SCHUBERG zu besonderem Dank verpflichtet für die freundliche Überlassung von gut konserviertem Material von *Bombinator pachypus*,

sowie einiger von seinen Schnittserien. Nach diesen vortrefflich gefärbten SCHUBERGSchen Präparaten sind die meisten Figuren meiner Taf. XI ausgeführt. Herrn Dr. N. KOLTZOFF, der mir das Entwicklungsmaterial von *Lacerta muralis* überließ, bin ich auch zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

III. Bau der ruhenden Zelle.

Vor Beschreibung des Teilungsprozesses möchte ich einige Beobachtungen über den Bau der ruhenden Knorpelzelle mitteilen. Die



Textfig. 1.

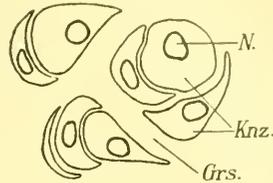
Wirbelknorpel aus einem Querschnitte durch die Larve von *Bombinator pachypus*. Vergr. 450. *Amit*, amitotische Teilungsfigur; *Bgwz*, Bindegewebszelle; *Grs*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *Mit*, mitotische Teilungsfigur; *N*, Zellkerne.

Formen der Zelle sind, wie es die beigegebene Textfig. 1 zeigt, sehr mannigfaltig. Neben fast kugelrunden trifft man eckige, ovale und, besonders oft an der Peripherie des Knorpels, stark abgeplattete Zellen (siehe auch CHATIN 04). Wie aus der Betrachtung der Zellteilungsfiguren folgt, können die in der Mitte des Knorpels gelegenen Zellen, welche also von einer dickeren Lage der Grundsubstanz umgeben sind, auch ihre Form verändern. Die Zellen, die sich im Zustand intensiver Vermehrung befinden, sind demzufolge oft gruppenweise angeordnet. Die neugebildeten Zellen einer jeden Gruppe sind voneinander durch feine Scheidewände getrennt, zwischen den ganzen Gruppen ist dagegen die Grundsubstanz bedeu-

tend dicker. Die Zwischenwände im Knorpel der Amphibien und Reptilien verlaufen immer gerade oder nahezu gerade (Textfig. 1); ich konnte hier niemals beobachten, daß eine Knorpelzelle eine andre halbmondförmig umgibt, wie es von STUDNICKA (97, Taf. XXXI, Fig. 2) und SCHAFFER (06) bei Cyclostomen gefunden wurde. Im Kopfkorpel von *Ammocoetes* habe ich jedoch ebenfalls ähnliche Zellgruppen beobachtet, von denen ich auf Textfig. 2 drei besonders charakteristische wiedergebe. Entgegen der Annahme von SCHAFFER (06, S. 199), nach welchem es sich hier um das Zugrundegehen einzelner Zellen handeln soll, hervorgerufen durch das energische Wachstum einer Nachbarzelle, möchte ich es für wahrscheinlicher halten, daß die halbmondförmigen Zellen schon bei der Zellteilung als solche entstehen, indem die Scheidewand in einer stark gebogenen Linie angelegt wird. Da ich aber keine genauere Untersuchung hierüber anstellte, kann ich nichts entscheidendes sagen, nur möchte ich hervorheben, daß solche Zellgruppen, besonders dann, wenn die halbmondförmigen Zellen die größere Zelle von mehreren Seiten umgreifen, recht lebhaft an die Teilungsbilder der Scheitelzelle von Pteridophyten erinnern (wenn man eine solche Scheitelzelle mit den sie umgebenden Segmentzellen von oben betrachtet).

Der Plasmareichtum der Knorpelzellen ist verschieden, und zwar besitzen die jüngeren Zellen (Fig. 24, 25) in der Regel viel mehr Protoplasma als die älteren (Fig. 26—42), wo der Zellinhalt eine den Pflanzenzellen ähnliche Beschaffenheit annimmt. Die Zellwand nämlich sowie die Kernoberfläche werden hier gewöhnlich nur von einer dünnen protoplasmatischen Lage bedeckt, zwischen welcher mehr oder weniger dicke protoplasmatische Stränge oder Lamellen (Fig. 73 P) sich ausspannen. Der übrige Zellraum besteht aus Vacuolen (v).

Bezüglich der Protoplasmastruktur bemerke ich, daß nach FLEMING (82, S. 21—24) und einigen andern Autoren die Knorpelzellen der Amphibien (*Salamandra*) ein sehr schönes Beispiel für die faserige Plasmastruktur bilden, während in der früheren Literatur andre, abweichende Meinungen ausgesprochen wurden. Um einige davon zu nennen, will ich zuerst eine ältere Angabe von FROMANN (79) anführen. Dieser Autor findet sowohl in fixierten als auch in lebenden Knorpel-



Textfig. 2.

Kopfkorpel aus einem Sagittalschnitte durch *Ammocoetes branchialis*. Vergr. 1000. Grs, Knorpelgrundsubstanz; Knz, Knorpelzellen; N, Zellkern.

zellen von *Salamandra maculosa* »in großer Zahl und dichter Stellung feine und kurze Fäden, die sich zu einem das Zellinnere durchziehenden, sehr engmaschigen Netz verbinden. . . . Die Körnchen des Protoplasmas erscheinen dann als etwas derbere Knotenpunkte der Fäden, welche zur Bildung der Maschen zusammentreten« (79, S. 4). Die Netze sind manchmal so fein, daß sie sogar bei 900facher Vergrößerung kaum wahrnehmbar sind. Auch LEYDIG beschreibt eine netzige Beschaffenheit des Protoplasmas in den Knorpelzellen von Urodelen und Säugtieren (85, S. 4). Von neueren Angaben kann ich die von SCHAFFER anführen, welcher im Protoplasma der Knorpelzellen von *Myxine* »einen ziemlich grobwabigen oder schwammigen Bau« findet »mit teilweise radiär vom Kern gegen die Kapsel ziehenden Strängen« (06, S. 161). Nach der Beschreibung SCHAFFERS ist es jedoch nicht klar, ob sein »grobwabiger Bau« im Sinne der BÜTSCHLISCHEN Wabenstruktur aufzufassen sei, oder ob seine Waben nur die oben von mir beschriebenen Vacuolen darstellen. Die Größenangabe von FROMANN kann jedoch darauf hindeuten, daß die von ihm gesehenen Netze nichts anderes sind als die später von BÜTSCHLI (92) in vielen Zellen beobachtete Wabenstruktur.

Meine in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte zeigen in den oben erwähnten, durch die Vacuolen ziehenden Plasmasträngen einen (anscheinend) faserigen Bau (Fig. 73). Wenn ich jedoch dieselben Schnitte bei stärkster Vergrößerung im Wasser betrachtete (Fig. 65), erschienen die Plasmastränge an geeigneten Stellen deutlich wabig. Die dünneren, faserartigen Stränge bestehen dabei aus einer bis einigen Reihen von Waben. Manchmal zeigen auch die reihenweise angeordneten Knotenpunkte der Waben oder etwas verdickte Wabenwände eine gewisse Ähnlichkeit mit Fibrillen, wie es auf meiner Fig. 65 dargestellt ist. Das äußere, die Kapsel berührende Protoplasma besteht in seiner Dicke oft nur aus einer einwabigen Lage, wie es z. B. Fig. 64 (P) zeigt.

In den meisten der von mir untersuchten Knorpelzellen finde ich stark lichtbrechende Kügelchen oder Tröpfchen, welche entweder im Protoplasma selbst oder in Vacuolen eingelagert sind. Diese Gebilde wurden auch von früheren Forschern erwähnt. FLEMMINGS (82) und HAMMARS (94) Angaben jedoch, daß es sich um Fetttropfchen handelt, kann ich nicht bestätigen, da die Tröpfchen in den mit Äther behandelten Schnitten erhalten sind und sich mit Osmiumsäure nicht stärker als das umgebende Plasma schwärzen. Ich bin auch mit SCHAFFER (06, S. 162) nicht ganz einverstanden, wenn er bemerkt, daß diese Kügelchen sich mit Methylenblau färben, und sie daher als basophil

bezeichnet. Ich beobachtete, daß die Kügelchen in manchen Fällen auch ausgesprochen acidophil sind. Auf Präparaten z. B., die mit Jodgrün-Säurefuchsin behandelt wurden, ist die Knorpelgrundsubstanz grün, die Kügelchen dagegen sind wie das Protoplasma intensiv rot gefärbt. Andererseits kann man eine gewisse Farbendifferenz auch zwischen dem Plasma und den Kügelchen auf den mit Boraxkarmin, Bismarekbraun und Bleu de Lyon tingierten Schnitten beobachten. Nach längerer Einwirkung von Bleu de Lyon werden sowohl das Protoplasma als auch die Kügelchen gleichmäßig bläulich (Fig. 69 unten rechts). Bleiben aber die Schnitte nur kurz in Bleu de Lyon, so wird das Zellplasma braun, die Kügelchen aber erscheinen gewöhnlich blau (Fig. 69). Ihre Größe ist sehr verschieden; neben kaum sichtbaren finden sich auch größere, sogar solche, die nur wenig kleiner sind als der Zellkern (Fig. 69 *b*). In den größeren Kügelchen bemerkte ich oft eine Struktur (Fig. 73 *b*), welche darauf zu deuten scheint, daß sie durch Zusammenfließen einiger kleinerer entstanden. In andern Fällen beobachtete ich Vereinigung der Kügelchen zu stäbchenartigen Gebilden (Fig. 69). Die Angabe SPÜLERS (95), nach welchem die Kügelchen zum Aufbau der Grundsubstanz dienen sollen, werde ich in einem späteren Kapitel besprechen.

Der Centrialkörper und die Attraktionssphäre, welche in den Knorpelzellen, soweit mir bekannt, zuerst von VAN DER STRICHT (92) aufgefunden wurden, sind sowohl in den sich teilenden, als auch in vielen ruhenden Zellen zu erkennen. Ich konnte sie am deutlichsten auf Schnitten durch eine *Bombinator*-Larve beobachten, die nach HERMANN fixiert und mit Safranin und BLOCHMANN'Scher Flüssigkeit gefärbt waren (Fig. 73 *ck, sph*). Bei dieser Methode, ebenso wie bei der Kombination der letztgenannten Farbe mit Boraxkarmin, erscheint der Centrialkörper neben dem rot gefärbten Kern tief blau. Ich finde auf meinen Präparaten sehr selten einen einzigen ruhenden Centrialkörper (Fig. 23 *ck*), meist ist er in Teilung begriffen (Fig. 26, 73 *ck*) oder in Zweizahl vorhanden (Fig. 10 *ck*), ein Zeichen dafür, daß eine Verdoppelung des Centrialkörpers der Kernteilung lang vorangeht. In einigen Fällen (Fig. 10 *ck*) gelang es, festzustellen, daß jeder Centrialkörper aus mehreren Körnchen besteht, daß er also im Sinne HEIDENHAIN'S ein »Microcentrum« (94 S. 463) darstellt.

Die sog. Attraktionssphäre (Fig. 23, 73 *sph*) erscheint um die ruhenden und sich teilenden Centrialkörper in Form einer Anhäufung dichteren Protoplasmas, in welchem ich keine oder nur kaum bemerkbare Spuren von Strahlung bemerkte (Fig. 26 *sph*). Letztere tritt jedoch in späteren

Stadien, wo die beiden geteilten Centrankörper voneinander weiter getrennt sind, deutlich hervor (Fig. 10 *sph*). Oft bemerkt man hier um die Centrankörper auch einen hellen Hof, von dessen Peripherie die Strahlen der Sphäre entspringen.

Die Kerne der Knorpelzellen sind entsprechend der Form der letzteren verschiedenartig gestaltet. Die rundlichen Zellen besitzen kugelige Kerne, in den abgeplatteten sind auch die Kerne scheibenförmig. Die Kernmembran ist ziemlich dick (Fig. 73 *m*) und färbt sich mit Hämatoxylin, Boraxkarmin und Safranin ebenso intensiv wie die chromatischen Elemente des Kernes. In der Kernhöhle (Fig. 1, 4, 5, 6) unterscheidet man ein mehr oder weniger weitmaschiges Netz schwach färbbarer Substanz (*achr*), in welchem chromatische Körnchen verschiedener Größe (*chr*) eingelagert sind. Die achromatischen Netzfäden haben ein mehr oder weniger deutlich perlschnurförmiges Aussehen. Ein in den Zellen der *Bombinator*-Larve besonders auffallendes Gebilde ist der Nucleolus. Seine bedeutende Größe (Fig. 1 *n*) läßt ihn ohne Schwierigkeit von den größeren Chromatinkörnchen und seine regelmäßige Kugelgestalt von den Anhäufungen der letzteren unterscheiden. Der Nucleolus enthält in seiner Mitte eine größere oder kleinere Vacuole (Fig. 2, 3), so daß er als ein Bläschen mit dicken Wänden erscheint. Die Oberfläche ist manchmal höckerig, und man sieht in optischen Durchschnitten nicht selten, daß die Wand des Bläschens von radiär zu seiner Oberfläche gestellten dunklen Linien durchsetzt wird, wodurch das Bild einer alveolären Struktur entsteht (Fig. 2).

Dieses Kernkörperchen, das nach FLEMMING als Hauptnucleolus bezeichnet werden soll, ist fähig, sich durch eine Zerschnürung zu vermehren (Fig. 4—6 *n*). Zuerst nimmt der Nucleolus eine ovale Form an, wobei seine Vacuole verdoppelt wird. Weiter erfolgt die Zerschnürung; die beiden Tochtergebilde bleiben jedoch eine Zeitlang durch ein dünnes Hälschen verbunden. Endlich werden sie voneinander vollständig getrennt. Es scheint mir ganz sicher zu sein, daß es sich hier wirklich um eine Teilung und nicht etwa um eine Verschmelzung zweier Nucleolen handelt. Ich beobachte nämlich oft, daß die jüngeren, vor kurzem geteilten Kerne nur ein Kernkörperchen enthalten, die älteren dagegen, d. h. solche, die sich zur Caryokinese vorbereiten, durch das Vorhandensein von zwei Kernkörperchen charakterisiert werden.

Bei den übrigen von mir untersuchten Species sind die Kernkörperchen zum Studium weniger geeignet, als bei der *Bombinator*-Larve. Mit Hilfe sowohl des Jodgrün-Säurefuchsin als auch anderer Färbungs-

methoden konnte ich nur feststellen, daß die Knorpelzellen von *Lacerta muralis* (Fig. 26, 37) und *Rana esculenta* (Fig. 61, 62), ähnlich wie *Bombinator*, uninnucleoläre Kerne besitzen, d. h. Kerne mit einem oder höchstens zwei Kernkörperchen, die Kerne der urodelen Amphibien dagegen (*Triton* [Fig. 68] und *Salamandra*) multinucleolär sind. In letzteren konnte ich bis acht Kernkörperchen zählen.

IV. Indirekte Kernteilung.

Den caryokinetischen Prozeß habe ich an den Knorpelzellen von *Bombinator*-Larven und den Embryonen von *Lacerta muralis* studiert. Die Verhältnisse bei *Lacerta* sind jedoch wegen der geringen Kerngröße wenig deutlich, so daß ich im folgenden hauptsächlich die Kernteilung der *Bombinator*-Larve beschreiben werde. Der Übersichtlichkeit wegen teile ich den ganzen Prozeß nach E. WILSON (00) in folgende vier Phasen: 1) Prophase oder vorbereitende Veränderungen, 2) Metaphase, deren wesentliches Moment die Teilung der Chromatinsubstanz bildet, 3) Anaphase oder Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und 4) Telophase, die Rekonstruktion der Tochterkerne und Bildung der Zellscheidewand.

1. Prophase.

Wir haben schon oben eine Veränderung im Innern des Kernes kennen gelernt, nämlich die Verdoppelung des Nucleolus. Ich will aber nicht mit Sicherheit behaupten, daß eine solche Verdoppelung der Kernteilung stets unmittelbar vorhergeht. Die eigentliche Vorbereitung zur Teilung besteht darin, daß die meisten Chromatinkörnchen sich an der Oberfläche des Kernes ansammeln (Fig. 7, 28 *chr*). Dabei bewahren die beiden Nucleoli, wie ich es bei der *Bombinator*-Larve beobachten konnte, ihre frühere Stellung im Innern des Kernes (Fig. 7 *n*). Die achromatischen Fäden (*achr*) sind jetzt in geringerer Zahl vorhanden, dafür aber dunkler tingierbar als im ruhenden Kern. Ihr perlschnurförmiger Charakter tritt nun viel deutlicher hervor. Sie bleiben, wie früher, mit den Nucleolen in Verbindung; in ihren Knotenpunkten führen sie einige Chromatinkörnchen. In den Zellkernen von *Lacerta muralis* ist dies Stadium (Fig. 28) insofern von Interesse, als hier die Chromatinkörnchen (*chr*) sich nicht gleichmäßig an der Kernoberfläche sammeln, sondern sich in Gruppen vereinigen, von denen jede vermutlich zum Aufbau eines späteren Chromosoms dient. Auf diesem Stadium ist der Umfang des Kernes schon bedeutend vergrößert (vgl. Fig. 6 und 7 oder 26 und 28), und sein früher kugeliges Umriß wird oval.

Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 8) ist die Kernhöhle von Chromatinkörnchen fast völlig frei; letztere (*chr*) bilden nun eine dichte Lage an der Kernoberfläche, unmittelbar unter der Kernmembran. Durch die Kernhöhle ziehen auch hier noch Fäden (*achr*), welche jedenfalls den achromatischen entsprechen, jetzt aber ungefähr ebenso dunkel färbbar sind wie die Chromatinkörnchen. Diese Fäden werden immer dicker und glattrandiger. Die Nucleoli beginnen jetzt undeutlicher zu werden, und zwar, wie es scheint, dadurch, daß sie ihre Substanz allmählich an die mit ihnen in Verbindung stehenden achromatischen Fäden abgeben. Darauf, sowie auf longitudinaler Verschmelzung einzelner Fäden beruht ihre Verdickung.

Ein ganz eigenartiges Aussehen bieten diese Fäden im Knäuelstadium. Auf den Fig. 9 und 9a ist ein und derselbe Kern abgebildet, und zwar auf Fig. 9 seine Oberfläche und auf Fig. 9a der optische Durchschnitt. Der Kern ist schon ziemlich stark abgeplattet, und die Fäden des dichten Knäuels (*Kn*) verlaufen an seiner Oberfläche vorwiegend in einer bestimmten Richtung (auf Fig. 9 von oben nach unten). Dieser regelmäßige Verlauf wird noch deutlicher auf einem späteren Stadium. Dann sieht man, wie die Fäden des sog. lockeren Knäuels (Fig. 44 *Rana esculenta Kn*) meridional angeordnet sind, wobei eine kreisförmige Partie der Kernoberfläche, das sog. Polfeld, frei von Fäden bleibt (*p*). Diese Bilder entsprechen vollkommen denen, auf welche C. RABL (85) seine Theorie der Polarität der Kerne begründet hat. Die Höhle des Kernes (Fig. 9a) wird von den früher erwähnten, aus dem achromatischen Netz gebildeten Fäden durchzogen (*achr*), welche nun in ihrem Aussehen den chromatischen Knäulfäden ähnlich sind, mit dem Unterschied jedoch, daß sie nicht geschlängelt verlaufen, wie die letzteren, sondern ganz gerade. Sie bilden zusammen eine verästelte Figur, in deren Knotenpunkten man Reste der Nucleolen (Fig. 9a *n*) bemerken kann.

Zu derselben Zeit, wo einzelne Chromatinkörnchen sich in Knäulfäden vereinigen, vollzieht sich auch die Auflösung der Kernmembran, welche, wie ich oft beobachten konnte, in kleine Körnchen zerfällt und sich so wohl auch an der Bildung der Knäulfäden beteiligt (Fig. 28).

In den Zellkernen von *Lacerta muralis* konnte ich die verästelten Fäden, welche die Höhle des Kernknäuels durchziehen, nur selten und unvollkommen beobachten. Der Grund hierfür ist wohl, daß die genannten Fäden wegen des kleineren Kernumfanges von den Knäulfäden kaum zu unterscheiden sind.

Während der Zeit, da die chromatische Kernsubstanz sich zum Knäuel umbildet, weichen auch die beiden Microcentra (Fig. 10 *ck*) mit

ihren Attraktionssphären (*sph*) auseinander. Nach gänzlichem Schwinden der Kernmembran dringen sie in die Region des Kernes hinein (Fig. 11), wo sie an die beiden gegenüberstehenden Enden des letzteren treten. Eine ähnliche Bildung des Amphiasters aus dem Cytoplasma und sein Eindringen in die Kernregion wurde auch bei andern Amphibien beobachtet, z. B. von MEVES (97) in den Hodenzellen von *Salamandra*.

Die Knäueifäden sind inzwischen zu Chromosomen oder, wie sie von O. HERTWIG (06) bezeichnet werden, Kernsegmente, zerfallen (Fig. 11 *ks*), welche im Centrum des ehemaligen Kernes und der Zelle dicht und unregelmäßig zusammengetreten sind. Jetzt beginnt eine Verkürzung der Chromosomen sowie ihre Anordnung zu einer Äquatorialplatte. Gleichzeitig bildet sich die Spindelfigur aus, welche in den Zellen der Eidechse (Fig. 30—33 *spn*) besonders klar hervortritt. Die Spindelachse fällt nicht immer mit der Längsrichtung der Zelle zusammen. Manchmal stellt sich die Spindel quer (Fig. 31) oder schief (Fig. 12) zur Zellachse ein. Da jedoch die späteren Teilungsfiguren gewöhnlich der Länge der Zelle nach orientiert sind, so muß man annehmen, daß die zuerst quer oder schief angelegten Spindeln entsprechende Umdrehungen machen, wie es auch SCHLEICHER (79) in den lebenden Zellen beobachtete. Die Centrankörper erscheinen auf diesem Stadium als homogene Kügelchen, deren Tinktionsfähigkeit viel schwächer ist als die der Chromosomen (Fig. 12, 30 *ck*). Die Polstrahlen, welche ebenso wie die Spindelstrahlen in ihrem Verlaufe knotenförmige Verdickungen zeigen (Fig. 13 *sph*), verästeln sich an ihren Enden und gehen auf diese Weise ohne scharfe Grenzen in das Zellprotoplasma (*P*) über.

2. Metaphase.

Die Metaphase, deren wesentliches Merkmal darin besteht, daß die Chromatinfäden sich längsspalteln, greift bei manchen Zellarten in die Prophase hinein, indem die Zerspaltung schon in dem Knäuelstadium vor sich geht. Bei meinen Objekten scheint dies jedoch nie der Fall zu sein; ich beobachtete wenigstens die erste Andeutung der Spaltung entweder im Monasterstadium (Fig. 32 *ks*) oder kurz vor demselben (Fig. 12 *ks*).

Die Zahl der Chromosomen ist in den Knorpelzellen von *Bombinator pachypus* viel geringer als bei den übrigen Amphibien. Durch vielfache Zählung der Chromosomen sowohl in den Mutter- als Tochtersternen habe ich die Überzeugung gewonnen, daß diese Zahl nur sechs beträgt. Bilder, wie Fig. 14, wo ganz deutlich zwölf paarweise angeordnete

Chromosomen (*ks*) zu sehen sind, entsprechen meiner Ansicht nach der Zeit, wo das Auseinanderweichen der gespaltenen Kernsegmente schon begonnen hat. Eine so stark abweichende Chromosomenzahl (in den somatischen Zellen von *Salamandra* und *Rana* beträgt sie 24) kann uns jedoch nicht sehr befremden, da auch in andern Tierabteilungen solch aberrante Fälle erwiesen wurden. In der von WILSON (00. S 206—7) zusammengestellten Tabelle finden wir, daß bei den Anneliden die Gattung *Thalassema* 24, die Gattung *Ophryotrocha* dagegen nur vier Chromosomen der Körperzellen bildet. Ebenso besitzt die *Mus musculus* 24, *Mus decumanus* wahrscheinlich 16 Chromosomen. Weitere ähnliche Beispiele sind in der Tabelle zu finden.

Die Zahl der Chromosomen der Knorpelzellen von *Lacerta agilis* war viel schwieriger festzustellen. Ich kann nur angeben, daß sie zwischen fünf und zehn betragen muß.

Die Chromosomenschleifen sind auf den meisten Stadien, abgesehen vom Beginn der Anaphase (Fig. 15 *ks*), in Gestalt und Länge recht verschieden. Von den sechs typischen Schleifen, bzw. den sechs Paaren solcher, lassen sich jedoch sofort zwei weitere chromosomenartige Gebilde unterscheiden (Fig. 13, 14 *ks*¹). In einer jüngeren Kernplatte besitzen sie die Gestalt kurzer Stäbchen, die mehr oder weniger gebogen sein können, jedoch keine Schleifen bilden (Fig. 13). Im Laufe der weiteren Entwicklung runden sie sich mehr und mehr ab (Fig. 14). Ihre gewöhnliche Lage ist in der Mitte des Sternes.

Der Zergliederungsprozeß der Knäueifäden in Kernsegmente ist sehr schwer zu beobachten, weil die Fäden sich dabei klumpenartig vereinigen (Fig. 11 *ks*). Deswegen konnte ich auch keine direkte Beobachtung über die Herkunft der beiden kurzen Kernsegmente anstellen. Wenn man aber das Knäuelstadium, wie ich es auf Fig. 9 und 9*a* abgebildet habe, mit dem Stadium der Äquatorialplatte (Fig. 13, 14) vergleicht, so drängt sich der Gedanke auf, daß die beiden kurzen Segmente nichts anderes sind, als Produkte der in Fig. 9*a* dargestellten, das Kerninnere durchziehenden Fäden, die ihrerseits durch Verschmelzung der Nucleolen mit dem achromatischen Kernnetz gebildet sind. Sowohl die abweichende Form der kurzen Kernsegmente, sowie ihre mittlere Lage in der Äquatorialplatte, als auch ihr späteres Schicksal, wie wir noch sehen werden, sprechen für eine solche Vermutung.

Ich kann mich der Meinung von FLEMMING durchaus nicht anschließen, welcher in den Äquatorialplatten einzelne viel kürzere, Chromosomen als die übrigen, findet und vermutet, »daß die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixierenden Reagenzien beruht«

(82, S. 236). Eine gewisse Ähnlichkeit besitzen die beiden kürzeren Kernsegmente von *Bombinator* mit dem sog. accessorischen Chromosom der Geschlechtszellen einiger Insekten, welches nach den neueren Untersuchungen von WASSILIEFF (07) ebenfalls aus dem Nucleolus hervorgeht. Dieses accessorische Chromosom, das gewöhnlich nur in Einzahl vorkommt, geht während des Teilungsprozesses in eine der Tochterzellen ungeteilt über, um später zugrunde zu gehen. In dieser Hinsicht unterscheidet es sich von unsern kurzen Kernsegmenten, welche auf späteren Stadien wieder in Form von Nucleolen auftreten.

3. Anaphase.

In dieser Phase der mitotischen Kernteilung, welche von FLEMING als Dyaster bezeichnet wurde, erfolgt das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Der Prozeß ist für *Lucerta muralis* auf den Fig. 33, 34 und 25, für *Bombinator pachypus* auf Fig. 15 und 16 dargestellt. Die Chromosomenschleifen wenden sich jetzt mit ihren Winkeln den Polen zu (Fig. 15 *ks*), und in dieser Lage entfernen sich die beiden Tochtersterne voneinander (Fig. 34). Ich erhielt manchmal den Eindruck, daß die Chromosomen zu dieser Zeit wieder länger würden (Fig. 15 *ks*), um bei der Annäherung an den Centrankörper (Fig. 16) sich von neuem zu verkürzen. Durch die Annahme eines passiven Auseinanderziehens der Chromosomen seitens der Spindelfasern ließe sich diese nochmalige Ausdehnung der Chromosomen eventuell erklären.

Es gelingt manchmal, auch in den Tochtersternen, ein kleines ovales Kernsegment aufzufinden, welches auf Fig. 16 (*ks*¹) etwa in der Mitte der chromatischen Sternfigur, neben dem Centrankörper liegt.

Zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen bilden sich die sog. Verbindungsfäden (Fig. 16, 34 *Vf*), die bei *Bombinator* in der äquatorialen Ebene Verdickungen zeigen (Fig. 16).

An einigen Zellen bemerke ich schon auf diesem Stadium eine schwache einseitige Einbuchtung der Knorpelgrundsubstanz in die Zelle (Fig. 16 rechts).

Die Strahlen der Attraktionssphäre werden nun undeutlicher und verschwinden allmählich bei der Annäherung der Tochterchromosomengruppen an die Centrankörper.

4. Telophase.

In der letzten Phase der mitotischen Kernteilung unterscheidet man gewöhnlich zwei parallel verlaufende Prozesse: Die Rekonstruktion der Tochterkerne und die Bildung der Scheidewand.

a. Das erste Stadium der Kernrekonstruktion war auf manchen meiner Präparate durch ein mehr oder weniger vollständiges Zusammenschmelzen der Tochterchromosomen charakterisiert (Fig. 17, 37, 38). Nachdem aber schon FLEMMING (82, S. 238—40) den Nachweis erbracht hat, daß es sich hier um keine wirkliche Verschmelzung handelt, und da auf einigen meiner Präparate (Fig. 36, 40 *TN*) die Chromosomenmasse keinen einheitlichen Klumpen bildet, so möchte ich ebenfalls annehmen, daß die Kernsegmente auf diesem Stadium nur in eine sehr nahe Berührung treten, was bei Verwendung gewisser Reagenzien ihre Verschmelzung bedingt. Eigenartig ist dabei eine Tatsache, welche ich bei *Bombinator* beobachtete. Hier treten nämlich je zwei Tochterchromosome miteinander in innigere Berührung, als mit den andern. Demzufolge unterscheidet man in jedem sich neubildenden Kerne gewöhnlich drei Abschnitte. Auf Fig. 17 bemerkt man in jedem Tochterkern nur zwei solche Abschnitte, weil der dritte etwas tiefer gelegen ist. Die untere Zelle der Fig. 19 (*TN*) zeigt die drei Kernabschnitte ziemlich deutlich; am besten sind sie aber dann zu sehen, wenn sie durch irgend eine mechanische Wirkung (Mikrotommesserdruck) etwas auseinandergerissen sind, wie es auf Fig. 19 (*TN*) in der oberen Zelle dargestellt ist. Beim Betrachten eines sich rekonstruierenden Tochterkernes von der Polseite (Fig. 18 *TN*), kann man ebenfalls zwölf Schleifenenden zählen, von denen je vier eine von den übrigen mehr oder weniger abgesonderte Gruppe bilden. Auf demselben Stadium nimmt das Cytoplasma eine deutlich strahlige Anordnung um den Tochterkern an (Fig. 18 *P*).

In jedem der drei Abschnitte eines Tochterkernes bemerke ich eine kleine Vacuole (Fig. 17 *vc*), die allmählich wächst (Fig. 19 *vc*) und schließlich sich zu einem Hohlraum ausbildet, welcher von den inzwischen in das Knäuelstadium übergegangenen Tochterkernsegmenten umgeben wird (Fig. 20 *TN*). Hier ist die Dreiteiligkeit des Kernes noch ganz deutlich erhalten. Die beiden Kerne der Fig. 20 sehen auf dem Schnitte ganz gleich aus; ich habe den oberen Kern bei einer höheren, den unteren bei einer tieferen Tubuseinstellung gezeichnet, um die drei Teile möglichst klar zum Ausdruck zu bringen. In den späteren Stadien der Kernrekonstruktion sind Spuren der Dreiteiligkeit ebenfalls zu bemerken (Fig. 21); sie verschwinden erst bei Kernen, wo die Bildung der Chromatinkörnchen bereits angefangen hat (Fig. 22).

Mir sind keine bestimmten Literaturangaben über eine solche Mehrteiligkeit der sich rekonstruierenden Tochterkerne in den Gewebszellen von Amphibien bekannt. Ein ähnlicher, obgleich mit dem oben geschilderten nicht ganz identischer Prozeß wurde jedoch nicht selten

bei den Kernteilungen in verschiedenen Eiern beobachtet. Schon im Jahre 1876 hat BÜTSCHLI folgendes darüber mitgeteilt: »Es differenzieren sich«, sagt er: »ursprünglich nicht einer, sondern mehrere kleine Kerne, so namentlich bei *Cucullanus elegans*, ursprünglich auch bei *Nepheleis* und vielleicht auch bei den Schnecken. Eine genaue Feststellung der ersten Momente dieses Vorganges ließ sich bis jetzt durch Beobachtung nicht gewinnen. Man kann sich die Sache so vorstellen, daß die Elemente der Kernplatte sich nicht zu einem gemeinsamen Körper, sondern zu mehreren vereinigen, von welchen dann jeder für sich zu einem bläschenförmigen Kern sich differenziert. Bei *Nepheleis* haben diese Kernchen nur sehr kurze Zeit eine gesonderte Existenz, indem sie sehr bald verschmelzen; bei *Cucullanus* hingegen vereinigen sie sich erst relativ spät und nachdem sie bedeutend herangewachsen sind, zu einem Kern« (76, S. 197).

In neuerer Zeit beschreibt auch WILSON (00, S. 71), daß in den Furchungseiern von *Toxopneustes* jedes Chromosom bei der Kernrekonstruktion ein hohles Bläschen bildet, und daß diese Bläschen sich später sämtlich zu einem Tochterkern vereinigen.

Die oben von mir beschriebenen kurzen Kernsegmente sind im Prozesse der Kernrekonstruktion, wo die Chromosomen sehr nah aneinander liegen, nur selten sichtbar. Daß aber diese Gebilde den Tochterkernen nicht fehlen, daß also in jeden Tochterkern ein kurzes Segment übergegangen ist, beweisen am besten Polansichten der Tochterkerne (Fig. 18 *T.N.*). Hier liegt das ovale Körperchen (*ks*¹), ebenso wie in der Anaphase, etwa in der Mitte zwischen den übrigen Kernsegmenten. Im Knäuelstadium des Tochterkernes bemerke ich dasselbe Körperchen wieder in der Mitte zwischen den drei Kernabschnitten (Fig. 20 *n*). Hier scheint es in seinem Umfange etwas vergrößert zu sein. Das Studium der weiteren Stadien der Kernrekonstruktion (Fig. 21, 22, 23) überzeugte mich, daß dies Körperchen, dessen Entstehen aus dem Nucleolus und der achromatischen Kernsubstanz ich schon früher für höchstwahrscheinlich erklärt habe, sich wieder in den Nucleolus (*n*) umwandelt. Seine längliche Gestalt (Fig. 21 *n*) wird kugelig (Fig. 22 *n*), und in seinem Innern bildet sich eine Vacuole (Fig. 23 *n*). In dem bereits fertigen Tochterkern von *Lacerta muralis* finde ich gewöhnlich auch ein deutliches Kernkörperchen (Fig. 42 *n*).

An dieser Stelle möchte ich noch einer Erscheinung im Verlaufe der Kernrekonstruktion gedenken, die auch von H. RABL (95) ausführlich beschrieben wurde. Es ist dies die Bildung der sog. Nebenkernkerne. In den Epithelzellen der *Salamandra*-Larve stammen sie nach

RABL von aberranten Chromosomenschleifen oder aus Teilen derselben, welche beim Aufbau der Tochterkerne nicht verbraucht wurden. In den Knorpelzellen dagegen hat RABL die Bildung der Nebenkerne nur durch Knospung des Zellkernes beobachtet. Eine solche Knospung stellt eine Art der amitotischen Kernteilung dar, wobei die Teilungsprodukte jedoch in ihrer Größe voneinander sehr verschieden sind.

In den Knorpelzellen der *Bombinator*-Larve habe ich folgende Erscheinung beobachtet, deren wesentliche Momente oft in einer und derselben Zelle zu verfolgen sind. In dem Stadium des Tochterknäuels nämlich, auf welchem die Chromosomen sich an der Oberfläche des neuen Kernes anordnen, ragt manchmal ein Schleifenende über diese Oberfläche hervor (Fig. 20 untere Zelle rechts). An andern Stellen beobachtet man, daß solche Chromosomenpartikelchen vom Kern abgetrennt werden (dieselbe Zelle links *NN*), und ferner, daß sie in Bläschen mit dünnen Wänden und einigen feinen Körnchen in der Mitte umgewandelt werden (Fig. 20 obere Zelle *NN*). Das sind die Nebenkerne, welche in den Knorpelzellen von *Bombinator* nicht durch direkte Knospung, wie H. RABL meint, sondern im Laufe der mitotischen Kernteilung gebildet werden können. Sie sind durch ihre intensive Tinktionsfähigkeit mit Kernfarbstoffen von andern Plasmaeinschlüssen sofort zu unterscheiden. In einer und derselben Knorpelzelle liegen manchmal mehrere solche Nebenkerne zusammen; auch können sie bedeutend größer sein, als ich auf Fig. 20 (*NN*) dargestellt habe.

In bezug auf die Bildung der Kernmembran hat SCHLEICHER (79, S. 281) beobachtet, daß die Chromosomenschleifen bei diesem Prozesse eine gewisse Rolle spielen. Die Bildung der Kernmembran aus chromatischen Fäden wird auch von STRASBURGER (06, S. 22) angenommen. Bei der Rekonstruktion der Kerne von *Bombinator pachypus* finde ich, wie früher gesagt, daß die Tochterchromosomen zuerst ganz dicht aneinander liegen. Infolge des Anwachsens der drei Kernvacuolen werden die Chromosomen jedes der drei Kernabschnitte ausgedehnt und auseinander gedrängt, was zur Bildung des Tochterknäuels führt. Schon auf diesem Stadium bemerkte ich die erste Anlage der Kernmembran, welche hier zwischen den KnäueLfäden ausgespannt wird (Fig. 20 obere Zelle und Fig. 21 *m*). Dieser Umstand legt mir die Annahme nahe, daß die Kernmembran eine dünne Schicht der chromatischen Substanz darstellt, welche beim Auseinanderweichen der KnäueLfäden zwischen denselben bleibt. Meine Beobachtungen an ruhenden Zellkernen, wo die Membran eine vom Zellplasma ganz abweichende tinktorielle Beschaffenheit zeigte (Fig. 73 *m*), ebenso wie diejenigen an Anfangsstadien der

Caryokinese, wo sie in Chromatinkörnchen zu zerfallen schien, stehen mit obiger Auffassung in Übereinstimmung.

Der Vollständigkeit wegen sei hier noch bemerkt, daß der Centralkörper und die Attraktionssphäre, welche beim Beginn der Kernrekonstruktion noch deutlich zu sehen waren (Fig. 19 *ck, sph*), im Laufe der letzteren immer undeutlicher werden (Fig. 20 *ck*). Nach Beendigung der Kernrekonstruktion erscheinen sie in Form eines stark färbbaren Körperchens, welches in einem Klumpen dunkleren Protoplasmas liegt (Fig. 23 *ck, sph*).

b. Die Bildung der Scheidewand zwischen den Tochterzellen verläuft im Knorpel der beiden von mir näher untersuchten Species verschieden. Bei *Bombinator pachypus* erfolgt die Zellteilung mittels einer Zellplatte, ähnlich dem, was zuerst von STRASBURGER an pflanzlichen Objekten beobachtet und nachher von HOFFMANN und andern auch bei manchen tierischen Formen festgestellt wurde. Die erste Anlage einer Zellplatte findet man auf dem Stadium, wo die Tochterchromosomen auseinander gewichen sind (Fig. 16), in Form von Verdickungen an den mittleren Partien der Verbindungsfasern (*Vf*). Durch gegenseitige Verschmelzung dieser Verdickungen entsteht die sog. Spindelplatte (HOFFMANN, 98, S. 395), welche nachher durch peripherisches Wachstum, oder nach HOFFMANN durch das Hinzufügen einer Cytoplasmaplatte zu einer die beiden Tochterzellen vollständig trennenden Zellplatte (Fig. 17, 19 *Schw*) sich entwickelt. Die Bildung der Zellengrenze schreitet hier also vom Centrum zur Peripherie fort. Das Wachstum der Scheidewand in umgekehrter Richtung, d. h. von der Peripherie zum Centrum, beobachten wir dagegen in Knorpelzellen von *Lacerta muralis*. Der Prozeß der Zellteilung verläuft hier folgendermaßen: Auf dem Stadium, wo die Tochterchromosomen den Spindelpolen genähert sind, breiten sich die Verbindungsfasern so stark aus, daß sie in der äquatorialen Zellebene mit den seitlichen Zellwänden in Berührung treten. Bei Oberflächenbetrachtung einer solchen Zelle (Fig. 36) sieht man, daß die Verbindungsfasern (*Vf*) in der ganzen Breite der Zelle regelmäßig verlaufen. Wenn man dagegen den Tubus etwas senkt, d. h. auf die Mittelebene der Zelle einstellt (Fig. 38), so bekommt man das Bild eines großen vacuolenartigen Raumes (*vel*), welcher beiderseits von Verbindungsfasern umgeben ist. Sowohl die im Sublimat als auch die in HERMANN'Scher Flüssigkeit konservierten Schnitte zeigten die Vacuole mit gleicher Deutlichkeit. Dieser Umstand, ebenso wie das Fehlen irgendwelcher Vacuolen zwischen den Verbindungsfasern andrer,

ähnlich fixierter Tierformen (z. B. *Bombinator pachypus*), dürften beweisen, daß es sich hier nicht um Kunstprodukte handelt.

Die Vacuole wird auf späteren Stadien allmählich schmaler, wobei die sie umgebenden Verbindungsfasern, welche früher mit der Zellwand in Berührung standen, sich jetzt von dieser mehr und mehr entfernen. Bei ihrer Ablösung bleibt jedoch zwischen der Zellwand und den Fasern eine ringförmige Verbindungsplatte (Fig. 37, 39), welche entsprechend dem weiteren Zusammenziehen der Vacuole mehr und mehr centralwärts wächst und schließlich die Mutterzelle in zwei Abschnitte teilt (Fig. 40, 41 *Schw*). Auf dem Stadium, wo die Verbindungsfasern in der Zellteilungsebene X-förmig eingeschnürt sind (Fig. 40, 41), bilden sie in dieser Ebene das dunkel färbbare, sog. FLEMMINGSche Zwischenkörperchen. Nachher werden sowohl dieses Körperchen als auch die Verbindungsfasern undeutlich; die Zellgrenze erscheint zu dieser Zeit vollständig ausgebildet (Fig. 42 *Schw*).

5. Bemerkungen zur Frage über die Bedeutung der Nucleolen.

Die äußerst mannigfaltigen Angaben der Autoren über die Bedeutung der Nucleolen sind von HAECKER (99, S. 114—118) in drei Gruppen eingeteilt worden. Die Angaben der ersten Gruppe bezeichnet HAECKER mit dem Namen *Transportationstheorie*, »da nach derselben die Substanz der Nucleolen zu Beginn der Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen und bei der Rekonstruktion der Tochterkerne den Tochterschleifen wieder entnommen wird«. Daß diese Theorie nicht allgemein gültig sein kann, folgt nach HAECKER aus folgenden zwei Umständen. Erstens sind die Färbungsreaktionen, durch welche diese Theorie bewiesen werden soll, bei manchen Objekten »nicht oder wenigstens nicht rein und entscheidend ausgefallen.« Zweitens existieren Beispiele (*Aequorea*, *Myzostoma* u. a.), »in denen der Nucleolus noch während des ganzen Teilungsaktes und geraume Zeit später in beinahe unverändertem Zustand erhalten bleibt«.

Eine andre Gruppe von Erscheinungen, vorwiegend bei pflanzlichen Objekten, hat STRASBURGER zur Aufstellung einer *Reservestofftheorie* geführt. STRASBURGER »nimmt auf Grund zeitlicher Beziehungen zwischen dem Schwund der Nucleolen und dem Auftreten der Spindelfasern und andererseits zwischen der Abnahme der Färbbarkeit des ‚Kinoplasmas‘ und dem Wiederauftreten der Nucleolen an, daß die Nucleolarsubstanz einen Reservestoff repräsentiert, aus dem das Kinoplasma nach Bedarf schöpft und durch dessen Aufnahme seine Tätigkeit erhöht wird« (HAECKER, 99, S. 116). Gegen eine solche

Theorie kann man jedoch, nach HAECKER, eine Reihe von Beispielen anführen, wo die Nucleolarsubstanz neben einer ausgebildeten Spindel »in beinahe unverminderter Masse fortbesteht.«

Diesen beiden Theorien gegenüber stellt HAECKER seine Kernsecrettheorie auf, welcher er eine allgemeine Bedeutung zuschreiben möchte. Nach dieser Theorie sind die Nucleolen »Abspaltungsprodukt oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels, welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Secret aus dem Kernraum entfernt wird.«

Zu einer mit HAECKER übereinstimmenden Auffassung gelangt in der neueren Zeit auch ROHDE (03, S. 620), nach dessen Meinung »der Hauptnucleolus der uninucleolären Zellen offenbar ein dem Zellkörper und Zellkern gleichwertiges Organ der Zelle von wahrscheinlich vorwiegend secretorischer Funktion« darstellt. Auch MONTGOMERY (99, S. 536) vermutet, daß der Nucleolus »in intimate connection with the phenomena of nutrition of the nucleus« steht.

Andererseits bezweifelt WILSON (00, S. 128, 130) die Richtigkeit der Kernsecrettheorie, indem er mehr zu Deutung der Nucleolen als einer Reserveansammlung gewisser Stoffe geneigt ist. Ebenso zeigt EISEN, daß sowohl »Lininoplaste« oder echte Nucleolen als auch »Chromoplaste« (Chromatinnucleoli) Vorratsstoffe »storage reservoir«, darstellen, die ersteren für Linin-, die zweiten für Chromatinkörnchen (99, S. 134).

Meine eignen Untersuchungen über die Kernkörperchen beziehen sich, wie schon früher gesagt, fast ausschließlich auf die Knorpelzellen von *Bombinator*-Larven. Die Kerne dieser Zellen sind, nach ROHDES Nomenklatur uninucleolär und enthalten keine Nebennucleolen, so daß meine folgenden Auseinandersetzungen nur die sog. Hauptnucleolen betreffen.

Zuerst möchte ich bemerken, daß ich an diesen Kernkörperchen keine Bilder beobachtet habe, die im Sinne einer Secretionstätigkeit aufgefaßt werden konnten. In ganz jungen, eben ausgebildeten Tochterkernen (Fig. 21, 22 *n*) sind die Nucleolen beinahe so groß wie in den ruhenden und sich zur Teilung anschickenden Kernen (Fig. 1—8 *n*). Handelte es sich hier um ein Abspaltungsprodukt, so sollten die Kernkörperchen zuerst als ganz winzige Gebilde auftreten und in der Zeit zwischen zwei Kernteilungen allmählich in ihrer Größe zunehmen. Andererseits finde ich auch nie die von ROHDE beschriebenen Bilder des Austretens eines Nucleolus aus dem ruhenden Kern. Ich begegnete

allerdings einigen Fällen, wo der Nucleolus außerhalb des Kernes lag; man kann sich aber in solchen Fällen ohne Schwierigkeit überzeugen, daß der Kern beim Schneiden beschädigt und der Nucleolus, ebenso wie einige Chromatinkörnchen durch das Mikrotommesser aus dem Kern gewaltsam entfernt worden sind.

Wie wir aus der von mir gegebenen Beschreibung des Baues von ruhenden und sich mitotisch teilenden Kernen ersehen konnten, stehen die Nucleolen überall in naher Beziehung zu der achromatischen Kernsubstanz. Die Färbungsversuche mit Jodgrün-Säurefuchsin, die sowohl von früheren Autoren als auch mit Tritonen- und Froschzellkernen von mir selbst gemacht wurden, bestätigen diese Auffassung. Im Gegensatz zu den grün gefärbten Chromatinkörnchen erscheinen dabei die Nucleolen und das achromatische Netz rötlich gefärbt. Diese Doppelfärbung konnte ich allerdings beim Studium der caryokinetischen Figuren der *Bombinator*-Larve nicht anwenden, weil mir ausschließlich mit HERMANNSScher Flüssigkeit konserviertes Material zur Verfügung stand¹. Die Beobachtungen ROHDES (03) und anderer Forscher zeigen jedoch, daß die chemische Zusammensetzung und damit auch die Affinität zu sauren und basischen Farbstoffen in den Bestandteilen des Kernes veränderlich sind, so daß die Färbungsreaktionen für die Beurteilung der Natur dieser Bestandteile nicht ausschlaggebend sind. Ebenso lehren die Beobachtungen von R. HERTWIG (98, 99) an *Actinosphaerium*, »daß zwischen Plastin- und Chromatinnucleoli gar keine scharfe Grenze existiert. Je mehr erstere Chromatin aufstapeln, um so mehr nehmen sie die Charaktere der letzteren an, und umgekehrt, je mehr letztere Chromatin abgeben, um so mehr werden sie ersteren ähnlich (99, S. 714).

Deswegen halte ich mich für berechtigt, einige Vermutungen über die Bedeutung des Hauptnucleolus, der nach R. HERTWIG als Plastinnucleolus bezeichnet werden soll, auf Grund meiner Safranin- und Hämatoxylinpräparate auszusprechen. Dieser Nucleolus stellt ein sich selbständig durch Teilung vermehrendes Kernelement dar. Seine nahe Beziehung zu der achromatischen Kernsubstanz äußert sich darin, daß er im ruhenden Kern einen Punkt (oder zwei Punkte) bildet, um welchen diese Substanz in Form von radiären, sich verästelten Ausläufern angeordnet wird. Bei Beginn der Kernteilung vereinigt er sich mit

¹ Meine Versuche, die in HERMANNSScher Flüssigkeit konservierten und mit Safranin gefärbten Schnitte noch mit Gentanaviolett nachzufärben, haben auch keine ausgesprochen differente Bilder der Kernbestandteile geliefert.

derselben Substanz¹ zur Bildung eines Balkenwerkes im Innern des Knäuels, aus welchem später zwei kurze Kernsegmente sich bilden. Bei der Kernrekonstruktion wird vermutlich achromatische Substanz in Form eines Netzes vom Nucleolus (oder richtiger vom kurzen Kernsegment) von neuem entwickelt. Die aus dem Zerfall der Chromosomen hervorgehenden Chromatinkörnchen zerteilen sich dann in diesem Netz.

Einer solchen Auffassung des Nucleolus als eines Centralpunktes der achromatischen Kernsubstanz widerspricht, meiner Ansicht nach, in keiner Weise auch die Tatsache, daß die Zellkerne einiger andrer Tierformen mehrere Hauptnucleoli enthalten. In solchen Fällen besteht die achromatische Kernsubstanz aus einigen Regionen, deren jede um einen besonderen Mittelpunkt (Nucleolus) orientiert ist.

Was die exzentrische Lage des Kernkörperchens angeht, so kann diese vielleicht mit der Polarität der Zelle in Zusammenhang gebracht werden. Mein Untersuchungsmaterial war jedenfalls zu gering, um eine solche Tatsache fest zu begründen, ich habe aber oft ruhende Kerne beobachtet (Fig. 23 untere Zelle), in welchen der Nucleolus dem Centalkörper sehr nahe in der »organischen Achse der Zelle« HEIDENHAIN'S (d. h. in der Linie, die durch die Mitte des Microcentrums und des Kernes hindurchgeht) lag. Diese Erscheinung ist natürlich nicht immer zu beobachten, weil man selten eine entsprechende Lage des Kernes trifft: ich habe aber wenigstens keine dieser Deutung vollständig widersprechenden Bilder gefunden. Die Stadien mit geteilten Nucleolen und Centalkörper (Fig. 10, 73) zeigen auch eine mehr oder weniger regelmäßig zusammenhängende Anordnung dieser Gebilde.

In bezug auf die chromatische Kernsubstanz möchte ich bemerken, daß meine obigen Auseinandersetzungen mit der BOVERISCHEN (04) Theorie der Chromosomenindividualität nicht im Einklang sind, dagegen mit den Ansichten von O. HERTWIG und WILSON in Übereinstimmung gebracht werden können, nach denen die Chromosomen keine selbständigen Individuen, sondern nur Gruppen von unzähligen kleinen Chromatinkörnchen sind, welchen letzteren allein der Wert der Individuen zukommt (O. HERTWIG, 06, S. 208). Die regelmäßige Verteilung der Chromatinkörnchen in die Kernsegmente, ebenso wie die konstante Zahl der letzteren, könnten, meiner Ansicht nach, durch

¹ Oder wenigstens mit einem Teile dieser Substanz, insofern sie auch in dem Aufbau der Chromosomen als Kittmasse für die Chromatinkörnchen verwendet wird.

eine bestimmte Anordnung der achromatischen Kernsubstanz um die Nucleolen erklärt werden.

V. Direkte Kernteilung.

In seinen theoretischen und experimentellen Beiträgen zur Kenntnis der Amitose unterscheidet WASIELEWSKI (03, 04) zwei verschiedene Modi dieser Kernteilung. Der erste Modus, welchen er Diaspase oder Distraktion nennt, »beginnt nach Teilung des Nucleolus mit einer Anhäufung der Kernsubstanz in zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kernes, gleichzeitig entfernen sich diese Partien voneinander, so daß der Kern zu einem allgemein als hantelförmig bezeichneten Gebilde sich umwandelt. Indem die Verbindungsbrücke immer schmaler wird, reißt sie endlich durch, und die Tochterkerne sind isoliert«. Der zweite Modus (Diatmese oder Dissektion) besteht darin, daß der zuerst etwas gestreckte Kern sich ungefähr senkrecht zu seiner Längsachse schnürt (03, S. 400, 1). Diese beiden Bilder der direkten Kernteilung beobachtete ich auch im Knorpel. Die Bilder des ersten Modus dominieren gewöhnlich an der Oberfläche des Knorpels und im Perichondrium (Fig. 45, 53—58), die des zweiten Modus im Innern des Knorpels (Fig. 48—50, 61 N). Man findet aber außerdem so zahlreiche Übergangsstufen zwischen beiden Formen, daß ich es kaum für berechtigt halte, sie als zwei verschiedenartige Prozesse zu unterscheiden.

Die Bilder der direkten Kernteilung sind in allen von mir untersuchten älteren Knorpeln zu finden. Beim Studium solcher Bilder muß man natürlich nicht außer acht lassen, wie auch FLEMMING (82, S. 150, 1) bemerkt hat, daß nicht jeder eingeschnürte Kern als Teilungsstadium aufgefaßt werden darf.

Im Perichondrium, wo die Grenzen der Zellen bei gewöhnlichen Färbungsmethoden nicht unterscheidbar sind, kann das Vorhandensein allmählicher Übergänge von einem in die Länge ausgezogenen (Fig. 58) oder biskuitförmigen (Fig. 57) zu einem fast ganz geteilten (Fig. 54, 55) Kern und endlich zu zwei nebeneinander liegenden Kernen (Fig. 51) zur Überzeugung führen, daß es sich hier um wirkliche Amitosen, und nicht bloß um polymorphe Kerne handelt. Charakteristisch ist in manchen Fällen die längsfaserige Struktur des Zwischenstückes (Fig. 56, 57), welche dem betreffenden Kern eine auffallende (jedoch nur scheinbare) Ähnlichkeit mit einem gewissen Stadium des mitotisch sich teilenden Micronucleus von *Paramaecium* verleiht. Auf dem Stadium, wo die Verbindungsbrücke zwischen beiden angeschwollenen Kernen ganz schmal geworden ist, erscheint die gewöhnlich gleichmäßig dicke

Kernmembran sehr fein (Fig. 55), was jedenfalls als Zeichen eines nahe bevorstehenden Kernzerfalles betrachtet werden kann.

Die Kernkörperchen, deren Teilung nach dem alten REMAKSchen (58, S. 183) Schema der Kernteilung vorangeht, sind in den meisten von mir gesehenen biskuitförmigen (uninucleolären) Kernen in Zweizahl vorhanden, je ein Kernkörperchen in jedem Kernende (Fig. 56, 57). Ich kann jedoch der Angabe von WASIELEWSKI (03, S. 399), daß das erste Kennzeichen eines sich zur amitotischen Teilung anschickenden Kernes in einer Verdoppelung des Nucleolus besteht, nicht beistimmen, da ich in vielen Fällen ausgesprochen hantelförmige Kerne mit einem einzigen Nucleolus (Fig. 58), in andern die Verdoppelung des Nucleolus in ziemlich fortgeschrittenen Stadien der direkten Kernteilung (Fig. 53, 54 *n*) beobachte.

Beim Studium der Amitosen im Innern des Knorpels kann man auch die verschiedensten Formen, nur wenig ausgebuchtete (Fig. 46, 47 *N*) bis zu vollständig durchgeschnürten Kernen auffinden (Fig. 48 bis 51 *N*). Eine weitere, ganz sichere Garantie dafür, daß wir es hier mit echten Amitosen zu tun haben, bietet das Auftreten der Zellenscheidewand auf dem Stadium, wo der Kern noch nicht gänzlich geteilt ist. Diese Scheidewand wird, entsprechend der mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen U-förmigen Gestalt des Teilungskernes, immer einseitig angelegt. Man sieht das natürlich am deutlichsten auf Profilbildern durch die sich teilenden Zellen (Fig. 46 *Schw*); jedoch auch in den Zellen, welche in einer andern Lage sich befinden (Fig. 50 *Schw*), kann man die Anlage der Scheidewand über dem noch nicht ganz durchgeschnürten Kern (*N*) beobachten. Die erste Anlage dieser Wand, oder richtiger der Grenze zwischen den Tochterzellen, ist gewöhnlich rein protoplasmatisch (Fig. 46, 50 *Schw*); erst nachträglich beginnt in ihr, wie ich später genauer schildern werde, die Ausscheidung der Knorpelgrundsubstanz (Fig. 47, 48 *Kschw*).

Bei solchen Amitosen verlaufen manchmal die beiden Prozesse, Kern- und Zellteilung, parallel miteinander (Fig. 46—49), in andern Fällen tritt die erste Anlage der Scheidewand erst auf, wenn der Kern schon beinahe durchgeschnürt ist. Fig. 62 zeigt ein solches Beispiel, wo die beiden späteren fast vollständig voneinander getrennten Tochterkerne (*N*) sich sogar schon zu einer neuen Amitose anzuschicken scheinen. In noch weiteren Fällen unterbleibt die Bildung der Scheidewand überhaupt, und auf diese Weise entstehen die im Knorpel so oft beschriebenen zwei- und mehrkernigen Zellen (Fig. 27, 51). Ich habe in Knorpelanlagen, wo die Zellteilung ausschließlich durch Caryokinese

vor sich geht, solche Zellen niemals beobachtet, andererseits habe ich keinen einzigen Fall gefunden, wo die mitotische Kernteilung sich ohne Scheidewandbildung vollzieht, so daß ich den Schluß für berechtigt halte, daß mehrkernige Zellen des Knorpels nur auf dem Wege der direkten Kernteilung zustande kommen.

VI. Beziehungen zwischen der direkten und indirekten Kernteilung im Knorpel.

Nachdem das Vorkommen der Caryokinese in den meisten tierischen Geweben festgestellt wurde (etwa im Anfang der achtziger Jahre), hat man angefangen, die funktionelle Bedeutung der direkten, früher für einzig möglich gehaltenen Kernteilung mehr und mehr in Abrede zu stellen. ZIEGLER behauptete im Jahre 1891, »daß die amitotische Kernteilung stets das Ende der Reihe der Teilungen andeutet« (S. 374), und VOM RATH äußerte sich noch energischer, indem er schreibt: »Wenn einmal eine Zelle direkte Kernteilung erfahren hat, so ist damit ihr Todesurteil gesprochen, sie kann sich zwar noch einige Male direkt teilen, geht dann aber bald unfehlbar zugrunde. Es ist nicht wohl denkbar, daß Zellkerne, die sich einmal amitotisch geteilt haben, sich nachher wieder mitotisch teilen sollen« (91, S. 331). Einer ähnlichen Ansicht begegnen wir in der jüngsten Zeit auch bei BOVERI, nach welchem eine direkte Kernteilung nur bei Zellen vorkommt, die »sich nur noch zu solchen ihresgleichen vermehren und nur transitorische Bedeutung haben« (04, S. 101).

Zu einer ganz andern Vorstellung über die Bedeutung der Amitose ist man auf Grund von Experimenten über künstliche Hervorrufung dieses Teilungsmodus, sowie einiger anderer Beobachtungen der neueren Zeit gekommen.

Zuerst hat GERASSIMOW (92, S. 112. 3) gefunden, daß der Einfluß der Kälte auf *Spirogyra*-Kerne die mitotischen Teilungen der letzteren hemmt, und daß dabei die Kerne zuweilen direkt durch eine einfache Durchschnürung sich zu vermehren beginnen.

Die Versuche von NATHANSON (00) an *Spirogyra* und von WASIELEWSKI (03, 04) an einigen höheren Pflanzen haben gezeigt, daß in den Zellen, deren Vermehrung vorher auf indirektem Wege geschah, unter der Einwirkung verschiedener Narcotica, Äther, Chloral, Chloroform u. a., ebenfalls Amitosen auftreten. Nach einem späteren Rückversetzen der Objekte in normale Bedingungen sollen in denselben Zellen wieder mitotische Teilungsfiguren gebildet werden. Deswegen meint WASIELEWSKI, daß die Amitose keine Senilitäts- und

Degenerationserscheinung sei, da »Degeneration auch nach mitotischer Teilung eintreten kann und nach amitotischer keineswegs einzutreten braucht« (04, S. 586).

Auch NEMEČ, obgleich er die Möglichkeit, amitotische Kernteilungen durch Chloralisierung hervorzurufen, bezweifelt, nimmt doch an, daß solche Teilungen sowohl durch Ätherisation als auch durch Verwundung zuweilen erzielt werden können (04, S. 708).

Auf dem zoologischen Gebiete liegen die Beobachtungen HAECKERS (00) vor, der durch 2—3stündige Einwirkung einer 5%igen Ätherlösung auf *Cyclops*-Eier an den Kernen derselben amitosenähnliche Bilder erzeugen konnte. »Nach Aufhebung der Ätherwirkung kehren die Kernteilungen zum normalen mitotischen Typus zurück« (S. 19).

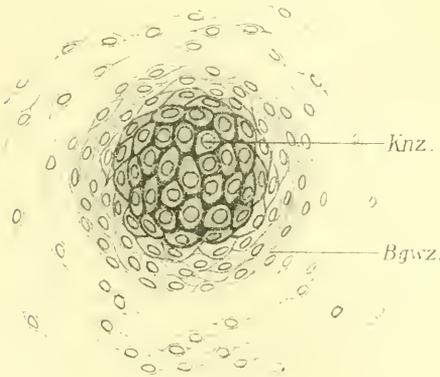
Über sehr interessante Beobachtungen von W. MAGNUS (00) und K. SHIBATA (02) berichtet STRASBURGER in seiner Zusammenstellung über die Ontogenie der Zelle (06). Bei der sog. endotrophischen *Mycorrhiza*, wo die Pilzmycelien im Innern von Wurzelzellen leben, erhalten die letzteren dadurch eine außerordentlich reichliche Nahrung. Dabei teilt sich der Kern der vom Pilz befallenen Zellen wiederholt auf direktem Wege. »Die so entstandenen Kerne verteilen sich gleichmäßig im Mycelknäuel, erhalten amöboide Gestalt und nehmen mit fortschreitender Pilzverdauung, worauf die starke Farbstoffspeicherung hindeutet, an Chromatingehalt zu. Nach beendigter Pilzverdauung verlieren sie ihre Tinktionsfähigkeit und werden wieder rundlich. Die amitotische Teilung darf dabei nicht als rückschrittliche Erscheinung gedeutet werden, sie stellt vielmehr ein schneller zum Ziele führendes Mittel dar, die Zahl der Kerne zu vermehren. Daher die caryokinetische Kernvermehrung unter denselben Umständen auch nicht ausgeschlossen erscheint« (STRASBURGER 06, S. 81).

In einem ähnlichen Sinne äußert sich auch KLEMENSIEWICZ (03, S. 92), indem er sagt, daß »der Unterschied zwischen beiden Teilungsformen hauptsächlich ein gestaltlicher sei und in der Schnelligkeit des Verlaufes seinen Grund zu haben scheine«.

Dieser Reihe der durch verschiedene Reize (thermische, chemische, traumatische, nutritorische) hervorgerufenen Amitosen möchte ich auch die direkte Kernteilung im Knorpel anschließen, wo meiner Ansicht nach die erste Veranlassung zur Amitose von einer mechanischen Ausdehnung der Zelle gegeben wird.

Ich habe schon früher kurz erwähnt, daß in verschiedenen embryonalen Stadien von *Lacerta muralis* die Verhältnisse zwischen Mitosen und Amitosen verschieden sind. Im Kopfknoorpel eines etwa 1½ cm

langen (vom Mund bis zum Schwanzende) Embryo finde ich sehr viele mitotische Teilungsfiguren. Die Amitosen fehlen hier fast vollständig. Nur in seltenen Fällen trifft man hantelförmige Kerne an der Oberfläche der Knorpelanlage. Bei Tieren, deren Länge etwa 2 cm beträgt, sind die caryokinetischen Figuren ebenfalls häufig. Daneben findet man aber auch einige Amitosen, vorwiegend am Rande, höchst selten in der Mitte des Knorpels. Auf dem dritten, von mir untersuchten Stadium (Embryo von 3 $\frac{1}{2}$ cm Länge) sind caryokinetische Bilder im Kopfknochen sehr selten, amitotische Figuren dagegen überall verbreitet. Handelte es sich hier um Amitosen, als eine Senilitäterscheinung, so sollten wohl die mittleren Knorpelzellen, welche sich früher spezifizierten, zuerst zu diesem Teilungsmodus übergehen, und nicht die dem Knochen neu hinzutretenden oberflächlichen Zellen. Dasselbe sollte ebenfalls gültig sein, wenn die Hypothese von ZIEGLER (91, S. 376) auch für unsern Fall anwendbar wäre, die Hypothese nämlich, daß



Textfig. 3.

Querschnitt durch den Zungenknorpel von *Lacerta muralis* (Embryo). Vergr. 450. *Bgwz.*, Bindegewebszellen; *Knz.*, Knorpelzellen.

bei den Metazoen »die amitotische Kernteilung bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Secretions- oder Assimilationsprozeß vorstehen«.

Die Vergrößerung der Knorpelmasse erfolgt, wie es von mehreren Forschern (SIEVEKING 92, STUDNICKA 98, SCHAFFER 01 u. a.) nachgewiesen wurde und wie ich selbst beobachten konnte, sowohl durch intussusceptionelles (Zellteilung) als auch durch appositionelles (An-

lagerung der Bindegewebszellen) Wachstum. Auf dem jüngsten Stadium der Knorpelbildung (Textfig. 3), wo die Ausscheidung der Grundsubstanz kaum begonnen hat, wandeln sich die um die Knorpelanlage angehäuften Bindegewebszellen (*Bgwz.*) allmählich in Knorpelzellen (*Knz.*) um, ohne ein deutliches Perichondrium zu bilden. Auf diesem Stadium bemerkt man weder amitotisch sich teilende Kerne, noch deformierte Zellen. Im Knochen dagegen, wo die Grundsubstanz schon gebildet ist, und wo die oberflächlichen Bindegewebszellen zu einer besonderen perichondralen Schicht (Textfig. 4 *Prch.*) vereinigt sind, treten, zuerst

in dieser oberflächlichen Lage und später immer weiter in der Mitte des Knorpels, direkte Kernteilungen hervor. Die Kerne des Perichondriums sind dabei meist stark in die Länge ausgezogen, wie es die Flächenbilder (Fig. 53—60) zeigen, und außerdem sehr stark abgeplattet, was man auf Querschnitten durch den Knorpel (Textfig. 4 *Prch*) beobachtet. Diese Bilder werden sofort verständlich, wenn wir bedenken, daß die Knorpelmasse im Innern des Knorpels sich sowohl durch Zellteilung als auch durch Ausscheidung der Grundsubstanz vergrößert, d. h. viel rascher wächst als die des Perichondriums, wo noch keine Grund-

substanz gebildet wird. Deswegen wird das Perichondrium zusammengedrückt, bzw. auch tangential gespannt, und zwar so stark, daß viele seiner Kerne unter Verschmelzung ihrer Chromatinkörnchen zugrunde gehen und von der umgebenden Protoplasma-



Textfig. 4.

Schnitt durch den Rand des Omosternums von einer jungen *Rana esculenta*. Vergr. 1000. *Bgwz.*, Bindegewebszellen; *GrS*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *N*, Zellkern; *Prch*, Perichondrium.

masse resorbiert werden, wie es auf Fig. 60 in verschiedenen Stadien (N^1 — N^4) dargestellt ist. Ein solches Verschwinden einzelner Kerne veranlaßt wohl die Nachbarkerne sich noch weiter zu verlängern, was schließlich zum Zerreißen der Kerne, also zu ihrer Teilung auf amitotischem Wege führt (Fig. 55). Manchmal beginnt dabei der Nucleolus erst auf dem Stadium sich zu teilen, wo der Kern schon hantelförmig geworden ist (Fig. 53, 54 *n*). Die Kerne, welche sich auf dem Knäuelstadium befinden, sind hier auch abgeplattet und gelappt (Fig. 59), so daß man nicht selten Bilder trifft, die als Übergangsstufen zwischen direkter und indirekter Kernteilung gedeutet werden können, in Wirklichkeit aber nur unter dem Einfluß der Dehnung deformierte, caryokinetisch sich teilende Kerne darstellen. Solch abgeplattete, vorwiegend amitotisch sich vermehrende Kerne trifft man auch in den oberflächlichen, unter dem Perichondrium liegenden Knorpelzellen. Ihre Amitosen sind offenbar auch durch eine mechanische Dehnung veranlaßt. Das Vorkommen direkter Teilungsfiguren in den tieferen Lagen des älteren Knorpels kann entweder gleichfalls auf ungleiche Wachstumsintensitäten verschiedener

Knorpelpartien zurückgeführt werden, oder eventuell auf die Unfähigkeit der sozusagen gewaltsam auseinander gerissenen Tochterkerne sich von neuem caryokinetisch zu teilen. Wäre das letztere zutreffend, so bleibt doch für diejenigen Kerne, welche von vornherein in der Mitte des Knorpels sich befanden (Textfig. 3 *Knz*), wie für solche, die im Perichondrium imstande waren, den Prozeß der Mitose durchzumachen (Fig. 60 *Kn*), die Möglichkeit vorhanden, sich auch im älteren Knorpel caryokinetisch zu vermehren.

Eine andre Auffassung der Bedeutung der abgeplatteten oberflächlichen Knorpelzellen sowie der degenerierenden Kerne hat HAMMAR in seiner Untersuchung über den Gelenkknorpel (94) vorgetragen. Er vermutet nämlich, daß an den Gelenkflächen »eine Abnutzung der Grundsubstanz des Knorpels und eine Zerstörung ihrer cellulären Elemente« stattfinde, wogegen die Regeneration ausschließlich im Innern des Knorpels vor sich gehe (S. 862, 3). Indem er weiter die von ihm in der oberflächlichen Knorpelregion gefundenen gelappten Zellkerne mit den Figuren der direkten Kernteilung, wie solche von FLEMMING in den Leucocyten beschrieben wurden, vergleicht, wirft er folgende Frage auf: »Können nicht diese anscheinend konstanten Kernformen in der Flächenschicht des Knorpels darauf hindeuten, daß die Knorpelzellen einen letzten Teilungsprozeß durchmachen, und zwar durch Fragmentierung, ehe sie in der Gelenkfläche zunächst nach und nach untergehen?« (S. 867).

Eine solche Erklärung, die vielleicht für die Oberfläche eines Gelenkknorpels, der beständigem Druck unterworfen ist, ganz plausibel erscheinen kann, ist, meiner Ansicht nach, auf den embryonalen, erst vor kurzem angelegten Knorpel kaum anwendbar. Hier findet sich kein äußerer Druck auf die Knorpeloberfläche; auch ist in einem so jungen Gewebe die Möglichkeit eines Abnutzungsprozesses kaum denkbar. Außerdem müßten bei der Anwendbarkeit der HAMMARSCHEN Ansicht auf unsre Objekte folgende Bedingungen gelten: 1) eine ausschließlich caryokinetische Kernteilung im Innern des Knorpels, 2) eine ausschließlich amitotische an der Oberfläche und 3) erschiene ein appositionelles Wachstum des Knorpels in diesem Fall ausgeschlossen. Wie wir jedoch schon oben fanden, sind alle diese Bedingungen bei der Entwicklung des von mir untersuchten Knorpels nicht erfüllt. Das gleichzeitig innerliche wie appositionelle Wachstum des Knorpels, das gleichzeitige und gleichörtliche Vorkommen von caryokinetischen und amitotischen Kernteilungsfiguren lassen HAMMARS Ansicht für unsre

Objekte ganz unannehmbar erscheinen, stehen dagegen mit der von mir oben entwickelten Anschauung in guter Übereinstimmung.

Bildung der Kapselscheidewand.

Die Einlagerung der Knorpelgrundsubstanz zwischen die Tochterzellen erfolgt entweder erst zur Zeit, wo die beiden Zellenleiber sich schon voneinander vollständig abgesondert haben (Fig. 20 und 23 *Bombinator-Larve*), oder auf dem Stadium, wo die protoplasmatische Grenze (*Schw*) zwischen den Tochterzellen noch nicht ganz ausgebildet ist, wie es bei den amitotischen Teilungen (Fig. 46, 48, 49, 62) gewöhnlich vorkommt. In den mitotisch sich teilenden Knorpelzellen von *Lacerta muralis*, wo die Bildung der Scheidewand mit dem Zusammenziehen des früher beschriebenen Kernraumes in Verbindung steht, bemerkte ich auch oft (Fig. 39), daß schon auf die erste ringförmige Anlage der Scheidewand eine Einbuchtung der Grundsubstanz (*Kschw*) in diese Scheidewand folgt.

Hinsichtlich der oft diskutierten Frage, ob die Kapselscheidewand in die Zelle einseitig einwächst, oder ob sie sich von Anfang an als eine ringförmige Platte bildet, halte ich sowohl das eine als auch das andre für möglich. Den ersteren, viel häufigeren Fall finde ich gewöhnlich bei allen sich direkt teilenden Zellen (Fig. 48, 52, 62 *Kschw*) und ebenso bei den mitotisch sich vermehrenden Zellen der *Bombinator-Larve* (Fig. 23 *Kschw*). Zur sicheren Feststellung dieser Verhältnisse sind selbstverständlich genaue Profilbilder der Zellen erforderlich. Die Existenz des zweiten Modus scheint mir bei den caryokinetischen Teilungen von *Lacerta muralis* (Fig. 39 *Kschw*) sehr wahrscheinlich zu sein. In vielen von mir beobachteten Knorpelzellen dieser Eidechse finde ich auf dem Stadium der Tochterkernrekonstruktion eine mehr oder weniger tiefe ringförmige äquatoriale Einschnürung (Fig. 39, 42), welche nach der vollzogenen Kernrekonstruktion weiter centralwärts fortschreitet (Fig. 26 *Kschw*).

Eine junge, einseitig in die Mutterzelle vordringende Grundsubstanzlage ist gleichmäßig dünn (Fig. 48, 52 *Kschw*) oder sieht auf Durchschnitten etwas keilförmig aus (Fig. 23 *Kschw*). Ihr freier Rand ist gewöhnlich scharf, ihre Basis verbreitert, so daß sie ganz allmählich in die übrige Knorpelgrundsubstanz übergeht. Bilder, welche die Grundsubstanz in Form eines breiten Dreiecks in die Zelle vorragend zeigen (Fig. 49), beruhen zum Teil wohl darauf, daß die Scheidewand nicht genau längs, sondern schief zu ihrer Fläche geschnitten wurde. Andererseits finde ich aber auch ganz sichere Beispiele dafür, daß die

Knorpelzelle durch das Einwachsen einer recht dicken Grundsubstanzlage geteilt wird (Fig. 45).

Eine interessante Beziehung konnte ich in manchen Zellen zwischen der einseitigen Kapselscheidewand und der Lage des Zellkernes feststellen. Die Kerne der Tochterzellen liegen hier beiderseits ganz nahe an der Scheidewand (Fig. 23, 52 *N*). Dies macht gewissermaßen den Eindruck, als ob solche Scheidewände unter dem direkten Einfluß der Zellkerne angelegt würden und sich nur so weit in die Zelle erstreckten, als dieser Einfluß reicht. HABERLANDT hat ähnliche Bilder in pflanzlichen Geweben beobachtet, und ist dabei zum Schlusse gekommen, daß der Kern »meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle sich befindet, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht, oder am längsten andauert. Dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut« (87, S. 98, 9). Durch die Annahme einer näheren Beteiligung des Kernes an der Bildung der knorpeligen Scheidewand erklärte sich erstens die Tatsache, daß diese Scheidewand nicht durch die ganze Zellenbreite auf einmal angelegt wird und zweitens die charakteristische **U**-förmige Gestalt der amitotisch sich teilenden Kerne. Die beiden noch durch eine Zwischenbrücke miteinander verbundenen Endanschwellungen eines solchen Kernes (Fig. 48, 49, 61 *N*) strecken sich nämlich möglichst nah zur Anlagestelle der Scheidewand, welche auf diese Weise zwischen den beiden Schenkeln des **U**-förmigen Kernes zur Ausbildung kommt

Es ist mir nicht gelungen, den eigentlichen Prozeß der Kapselwandbildung direkt zu verfolgen. Ich glaube aber, daß die von mir oben beschriebenen, im Protoplasma der Knorpelzellen zerstreuten Kügelchen dabei irgend eine Rolle spielen. Sie sind auf den Schnitten durch jüngere, intensiv wachsende Knorpel besonders zahlreich. SPULER (95) hat schon ähnliche Körnchen beobachtet und meint, daß sie zum Aufbau der Grundsubstanz dienen. »Diese«, sagt er, »würde also in einem bestimmten Organ der Knorpelzelle gebildet, in Form kleiner Körnchen nach außen transportiert und dort abgeschieden, vermutlich verwandeln sich diese Körnchen dann unter Wasseraufnahme in die Grundsubstanz« (95, S. 8). Ähnliche Prozesse sind auch in andern tierischen Geweben beschrieben worden. So besteht der Bildungsprozeß der Chordascheide von Teleostiern nach Ussow darin, »daß in der plasmatischen Schicht eines undifferenzierten Epithels sich Tropfen einer Substanz entwickeln, welche, indem sie zusammenfließen, die (anfänglich) homogene Substanz der faserigen Scheide liefern«

(00, S. 18). Ich habe ferner bei einer Phyllopoce, *Limnadia lenticularis*, beobachtet, daß die Eischalensubstanz in den sog. Secretzellen des Ovarialepithels in Form kleiner Tröpfchen gebildet wird, welche entweder einzeln, oder nachdem mehrere Tröpfchen einer und derselben Zelle zu einer größeren Secretmasse vereinigt werden, die Zelle verlassen, um an der Oberfläche des Eies sich anzukleben und zur Schale zu vereinigen (05, Fig. 4, 7 ovs).

Der Prozeß der Grundsubstanzbildung im Knorpel scheint mir jedoch nicht so einfach zu verlaufen. Abgesehen davon, daß ich eine unmittelbare Anlagerung der Kügelchen an die Grundsubstanz und ihre Verschmelzung mit letzterer niemals sicher beobachten konnte, sprechen gegen die Annahme einer direkten Ausscheidung aus den Knorpelzellen erstens die bedeutende Größe mancher Kügelchen (Fig. 69b) und zweitens ihre Färbungsreaktionen. Wie ich schon bei der Beschreibung der ruhenden Knorpelzelle erwähnte, färben sich die Kügelchen bei der Behandlung mit Jodgrün-Säurefuchsin rot, die Grundsubstanz dagegen grün; bei der Behandlung mit Bleu de Lyon und Bismarekbraun unterscheiden sich oft die Kügelchen durch ihre blaue Farbe von der braun gefärbten Grundsubstanz und dem braunen Protoplasma. Da dieses Tinktionsverhalten der Kügelchen auch für das Collagen spezifisch ist, und da weiter die Untersuchungen von MÖRNER, SCHMIEDEBERG und HANSEN (siehe HANSEN 05, S. 568) eine Zusammensetzung der jungen Knorpelgrundsubstanz aus 1) einer echt collagenen Masse und 2) Chondroitinschwefelsäureverbindungen mit Eiweißstoffen, »hauptsächlich wohl in der Form von Chondromucoiden« bewiesen haben, so möchte ich annehmen, daß die erwähnten Kügelchen nur eine Reserve des Collagens darstellen, welches zum Aufbau der Grundsubstanz mit einem ebenfalls in der Knorpelzelle sich bildenden Chondromucoid in Verbindung treten soll.

Struktur der Knorpelgrundsubstanz.

I. Literaturangaben.

In den meisten neueren Arbeiten über den hyalinen Knorpel (VAN DER STRICHT 87, SPRONCK 87, SOLGER 88, HAMMAR 94, STUDNICKA 97, 98, 05, SCHAFFER 01, 05, HANSEN 05 u. a.) wird in der Grundsubstanz desselben das Vorhandensein einer faserigen oder fibrillären Struktur angenommen. Auf diesen fibrillären Bau werden auch verschiedenartige, von früheren Autoren beschriebene Strukturen zurückgeführt. So faßt z. B. VAN DER STRICHT die »Saftkanälchen« von BUDGE als Fibrillenbündel auf (87, S. 62). SOLGER (88) betrachtet

jedoch diese Gebilde, ebenso wie die BUBNOFFSchen »Linien« und die SPINASchen »radiären Bälkchen« als Verdichtungsstreifen, »die allerdings die Folge von Schrumpfungsvorgängen sind«, anderseits aber auf dem Vorhandensein echter feiner Fibrillen in der Grundsubstanz beruhen sollen. Diese Angabe SOLGERS ist auch von STUDNÍČKA (05) bestätigt worden. Die typische hyaline Knorpelgrundsubstanz besteht nach HANSEN (05, S. 665) »aus zum größten Teile fibrillär differenzierten weißem collagenen Bindegewebe, eingelagert in eine gewöhnlich chondroitinschwefelsäurehaltige amorphe Mischung verschiedener Eiweißstoffe« (Chondromucoide MÖRNER). Schon VAN DER STRICHT (87, S. 51) behauptete, daß die fibrilläre Struktur oft durch die hyaline Substanz maskiert werde. Ebenso können nach HANSEN (05, S. 666) die Chondromucoide und die Chondroitinschwefelsäureverbindungen das Collagen des Knorpels mehr oder weniger maskieren und dadurch die fibrilläre Struktur verbergen. In solchen Fällen vermochte HANSEN die fibrilläre Struktur durch eine vorsichtige Behandlung seiner Objekte mit schwachen Alkalien hervorzurufen, wobei nach seiner Angabe die Chondroitinschwefelsäure entfernt, bzw. deren Verbindung mit dem Collagen aufgehoben oder gelockert wird.

Abgesehen aber von dem fibrillär differenzierten Collagen nimmt HANSEN auch an, daß es in einem amorphen Zustand vorhanden sein könne. »In verschiedenen ganz jungen fötalen Knorpeln.« sagt er, »z. B. denen der Salamanderlarven, gelang es mir nicht, selbst nicht mit den besten optischen Hilfsmitteln und unter den günstigsten Bedingungen in betreff der Färbung, des Lichtes usw., überall in der Grundsubstanz unzweifelhafte Knorpelfibrillen zu gewahren« (05, S. 719). Weiter bemerkt er, daß die Fibrillen, wo sie auf solchen Präparaten wahrzunehmen sind, oft aus Körnchenreihen bestehen. Dieser embryonale, noch wenig differenzierte Knorpel, dessen Untersuchung dem obengenannten Autor so unsichere Resultate geliefert hat, scheint mir jedoch besonders geeignet zu sein zur Aufklärung der primitiven, typischen Grundsubstanzstruktur, von welcher auch die später sich entwickelnden komplizierteren Strukturen abgeleitet werden können. Doch ehe ich zu den Ergebnissen meiner eignen Beobachtungen übergehe, will ich einiger Literaturangaben gedenken, nach denen die Grundsubstanz des Knorpels nicht aus Fibrillen besteht.

Ich bin mit HANSEN vollkommen einverstanden, wenn er das HEITZMANNSche (72) Netzwerk in der Grundsubstanz für eine Pseudostuktur erklärt. Dieses Netz, welches nach HEITZMANN von Verästelungen der radiären Ausläufer der Knorpelzellen herkommen soll, ist

zu grob und unregelmäßig, um im Sinne einer später zu beschreibenden Wabenstruktur gedeutet werden zu können.

LEYDIG (85, S. 74) hat beobachtet, daß die Grundsubstanz des jüngeren Knorpels, der in den Ligamenta intervertebralia aus der Halsgegend einer neugeborenen Katze zwischen dem Bindegewebe und dem älteren wirklichen Knorpel sich befindet, eine feinkörnige oder richtiger schwammige Struktur besitzt. Diese Struktur geht auch in die Grundsubstanz des eigentlichen Knorpels über, welche »einstweilen für uns ganz hell und homogen bleibt«. Dadurch ist LEYDIG geneigt »auch die rein homogen erscheinende Natur der Grundsubstanz für eine fein durchbrochene zu halten«.

Eine interessante Bemerkung macht SPULER (95, S. 10) bei seiner Beschreibung des hyalinen Teiles des Arytänoidknorpels von einem jungen Rinde. »Die ganze Grundsubstanz«, sagt er, »ist von einem äußerst zarten und dichten Netzwerk erfüllt. Unmittelbar um die Zellen ist es dichter, bei verschiedenen Zellen verschieden viel.« Da jedoch die Größe der Netzmaschen von SPULER nicht angegeben wird, und seine Arbeit keine Abbildungen enthält, so kann ich nicht beurteilen, ob seine Netze als optischer Ausdruck einer Wabenstruktur betrachtet werden können.

BÜTSCHLI hat in seinen Untersuchungen über Strukturen neben den verschiedenartigsten organischen und anorganischen Objekten auch die Grundsubstanz des hyalinen Rippenknorpels des Kalbes und des Kopfknorpels von *Sepia officinalis* studiert (98, S. 337—344). Die Knorpelstücke wurden dabei allmählich entweder in absoluten Alkohol oder in ein Gemisch von Alkohol und Äther oder in Xylol übergeführt und dann im Vacuum ausgetrocknet. Aus diesen trockenen, kreideweißen Stücken wurden feine Schnitte angefertigt, welche nachher in geschmolzenem, schnell erhärtendem Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Die auf solche Weise gefertigten Präparate zeigen in der Knorpelgrundsubstanz eine deutliche feinwabige Struktur, welche »praechtvoll hervortritt, weil die Wabenrümchen von Luft erfüllt und daher viel schwächer lichtbrechend sind als die Gerüstsubstanz«¹. Die Anordnung der Waben in der Grundsubstanz ist hier entweder eine schief kreuzstreifige, welche BÜTSCHLI auch in den gedehnten Fäden von Gelatine,

¹ Ich brauche hier kaum hervorzuheben, daß ein solches Wabenwerk mit dem von andern Autoren (SCHAEFFER 01 u. a.) beschriebenen »Waben- oder Alveolenwerk«, unter welchem ein System der durch dünne Grundsubstanzlamellen voneinander abgeordneten Zellenhöhlen zu verstehen ist, nicht verwechselt werden darf.

Gummi usw., in den Cellulosemembranen und Hornfasern von Spongien beobachtete, oder eine mehr unregelmäßig faserige, wobei die scheinbaren Fasern oft um die Knorpelzellen radiärstrahlig oder konzentrisch orientiert sind. Alle solche Fasern erweisen sich bei genauerer Untersuchung als Züge der aneinander gereihten Wabenräumchen. »Die Grenzschicht der Grundsubstanz gegen die Knorpelzellenhöhle wird«, nach BÜTSCHLI, »von einer Lage radiär gerichteter Wabenräumchen gebildet«, welche auf diese Weise eine Art Alveolarsaum bilden und »als die einfachste Andeutung einer sog. Knorpelkapsel angesehen werden dürfen«.

Daß es sich dabei um wirkliche, allseitig abgeschlossene Alveolen und nicht etwa um ein netziges oder schwammiges Gerüst handelt, beweist BÜTSCHLI unter anderm durch folgendes Experiment. Wenn »ein luftgefülltes, im Vacuum ausgetrocknetes Knorpelstückchen in angeriebene chinesische Tusche gebracht wird, welche bekanntlich aus ungemein feinen Partikelchen besteht, deren Kleinheit ihnen das Eindringen in die Hohlräumchen der Grundsubstanz gestattete, so tritt Wassererfüllung und Aufquellung ein, doch dringt keine Spur der Tusche in das Innere«.

Neuerdings hat HANSEN (05, S. 795) gegen die BÜTSCHLISCHE Methode Einwände erhoben, indem er die von BÜTSCHLI photographierten Wabenwerke der Knorpelgrundsubstanz für Schrumpfungerscheinungen und Pseudostrukturen erklärt. Wie man jedoch aus dem folgenden erschen wird, ist es mir gelungen, auch mit andern Methoden, welche die Möglichkeit einer Schrumpfung wohl gänzlich ausschließen, die Wabenstruktur in der Knorpelgrundsubstanz nachzuweisen.

II. Eigne Untersuchungen.

Zum Studium der Strukturen, welche an der Grenze der Sichtbarkeit stehen, ist die Anwendung der stärksten Vergrößerungsmittel (Apochromat 2 mm und Ocular 12, 18) unentbehrlich, deswegen braucht man dazu, wie schon BÜTSCHLI (98, S. 9) hervorgehoben hat, auch eine möglichst intensive Beleuchtung. Ich erhielt diese von einer Auerglühlampe, deren Strahlen mittels einer Schusterglocke mit schwach bläulich angefärbtem Wasser auf dem Mikroskopspiegel konzentriert wurden. Eine zweite, höchst wichtige Bedingung ist, nach BÜTSCHLI »die Verwendung möglichst parallelen Lichtes, d. h. einer sehr engen Blende«. Ich habe oft beobachtet, wie ein deutliches Strukturbild sofort verschwindet, wenn man die Blende weiter öffnet. Aber auch bei diesen Bedingungen gelingt es nicht überall eine Struktur nachzuweisen, wenn

die Schnitte im Kanadabalsam eingeschlossen sind. Die Grundsubstanz eines ganz jungen Knorpels erscheint dann ganz homogen. Nur die Untersuchung der fixierten und stark gefärbten Schnitte in schwächer lichtbrechenden Medien, am besten im Wasser, zeigt den wabigen Bau dieser Grundsubstanz (*Grs* Fig. 63 *Rana esculenta*, Fig. 64 *Bombinator-larve*, Fig. 66 *Lacerta muralis*).

Die Anordnung der durchschnittlich $0,3\text{--}1\ \mu$ großen Alveolen ist in der jungen Grundsubstanz ziemlich gleichmäßig; man bemerkt hier noch keine Zugdifferenzierungen, welche von BÜTSCHLI und andern Autoren beschrieben wurden und welche wohl in einem älteren Stadium des Knorpelwachstums hervortreten. Nur die innerste, mit den Knorpelzellen in Berührung tretende Lage der Grundsubstanz ist durch radiäre Anordnung der Wabenwände (Fig. 63, 67 *als*), wie es auch in den plasmatischen Alveolarsäumen der Fall ist, charakterisiert. Die Meinung HANSENS (05, S. 795), daß dieser auch von BÜTSCHLI beschriebene Alveolarsaum mit seinem Retraktionskammerwerk, d. h. mit einem System radiärer Plasmazüge, welche sich zwischen der Zelhöhlenwand und dem durch schlechte Fixierung zusammengezogenen Protoplasma ausspannen, identisch sein soll, ist vollkommen unrichtig. Diese Retraktionskammerwerke bestehen aus Protoplasma, der von BÜTSCHLI beschriebene Alveolarsaum gehört dagegen unzweifelhaft der Grundsubstanz an. Ich habe Retraktionskammerwerke auch nicht selten beobachtet (Fig. 61 *rkw*), finde aber in ihnen keine Ähnlichkeit weder mit Alveolarsäumen der Knorpelgrundsubstanz noch mit solchen des Zellprotoplasmas überhaupt.

Die Grenze zwischen der Grundsubstanz und der Knorpelzelle tritt immer sehr scharf, in Form einer dunkel gefärbten pelliculaartigen Linie hervor (Fig. 63, 64, 66, 67). Die auf meinen Präparaten manchmal vorkommenden Übergangsbilder zwischen den beiden Substanzen (Fig. 69, 71 *x*) beruhen darauf, daß die Zelle beim Schneiden tangential getroffen wurde und die erwähnte Grenzlinie dadurch undeutlich wird.

Im Knorpel mit etwas stärker entwickelter Grundsubstanz bemerkt man schon zwei (Fig. 66 *Kk*) bzw. auch mehrere (Fig. 68 *Kk*) Reihen radiär zu der Zelloberfläche gestellter Wabensäume, welche in Form von konzentrischen Kreisen deutlich hervortreten und gewöhnlich als Kapsel bezeichnet werden. Da die Knotenpunkte solcher reihenweise angeordneter Waben in einer Linie liegen, sind die letzteren gewöhnlich durch bedeutendere Dicke und intensivere Färbung von der übrigen Struktur ausgezeichnet.

Eine zwischen zwei Tochterzellen eben ausgebildete Kapselscheide-

wand besteht zunächst nur aus einer einreihigen Lage von oft mehr oder weniger abgeplatteten Waben (Fig. 63, 66 *Kschw*). Diese Lage stammt jedenfalls von beiden Zellen, welcher Umstand zugunsten der Hypothese spricht, daß die Grundsubstanz von den Knorpelzellen ausgeschieden wird (SCHAFFER, 01) und nicht ein Umwandlungsprodukt der äußersten Zellenschicht darstellt (TENDERICH 93, WALDEYER 00). Auf einem späteren Entwicklungsstadium erscheint die Scheidewand auf Querschnitten dreireihig (Fig. 67). Hier hat also jede Tochterzelle noch eine weitere Lage von Grundsubstanzalveolen ausgeschieden. Die mittlere, ursprünglichere Wabenlage bleibt manchmal auch in dem älteren Knorpel durch ihre hellere Beschaffenheit ausgezeichnet, wie es auf Fig. 68 (*Ztg*) an einigen Stellen zu sehen ist; dadurch entsteht eine Andeutung der von mehreren Forschern (neuerdings auch von SCHAFFER 06, S. 217) beobachteten Zellterritorien in der Knorpelgrundsubstanz. In den meisten von mir untersuchten Fällen verwischt sich aber der Unterschied zwischen den ersten und den späteren Alveolenlagen vollständig (Fig. 63, 66 *Grs*), so daß daraus die Angaben anderer Autoren (z. B. HANSEN 05), welche das Vorkommen von Zellterritorien verneinen, auch verständlich werden.

Die Strukturbilder der Knorpelgrundsubstanz sind sowohl nach Sublimat- als auch nach HERMANN'Scher Fixierung einander ziemlich gleich. Ich habe auch die Grundsubstanz des lebenden Knorpels zu studieren versucht. Zu diesem Zweck präparierte ich an einem chloroformierten Frosch möglichst rasch Stückchen des Schultergürtelknorpels ab und untersuchte sie in physiologischer Kochsalzlösung (natürlich mit stärkster Vergrößerung). Solche Knorpelstückchen, obgleich von einem ganz jungen Frosch genommen, sind doch ziemlich dick, welcher Umstand für das genauere Strukturstudium große Schwierigkeiten bietet. Es gelingt aber mitunter, an günstigen dünneren Stellen bei der Erfüllung der früher erwähnten Bedingungen der Beleuchtung auch in der Grundsubstanz des lebenden Knorpels Andeutungen der Netze wahrzunehmen, welche den Bildern der fixierten Grundsubstanz entsprechen.

Auf Schnitten durch einige ältere Knorpel bin ich imstande eine mehr oder weniger klar ausgesprochene Wabenstruktur der Grundsubstanz auch in dem Falle zu unterscheiden, wenn die betreffenden Schnitte (möglichst dünne¹ und stark gefärbte) im Kanadabalsam

¹ Die Untersuchung der Struktur vom Knorpel bietet wesentliche Schwierigkeiten dadurch, daß aus diesem Gewebe sehr dünne Schnitte ohne Beschädigung der Grundsubstanz unmöglich zu erzielen sind. Es gelingt mir, die Tiere, deren Knorpelgrundsubstanz spärlich, nur eben ausgebildet ist, in brauchbare Schnitte

eingeschlossen sind. Fig. 68 zeigt einen solchen Schnitt durch den Wirbelknorpel einer etwa 3 cm langen Tritonenlarve. Hier sieht man um die Zellen sogenannte Kapseln (*Kk*), die aus mehreren konzentrischen Schichten bestehen. Zum Teil tritt in diesen Schichten eine radiäre Anordnung der Wabenquerwände recht deutlich hervor, zum andern Teil sieht man Querverbindungen in den Kapselschichten nur sehr schwer oder gar nicht, wodurch ein scheinbares Bild von konzentrisch um die Zellen verlaufenden Fibrillen entsteht.

Andersartige, ebenfalls scheinbare Faserbilder habe ich im Zungenbeinknorpel junger Frösche beobachtet. Dieser Knorpel wird beim Schneiden oft beschädigt (Fig. 72), indem in seiner Grundsubstanz (*Grs*) mehr oder weniger breite Spalten (*sp*) auftreten. Daß diese Spalten nicht das Resultat der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit sind, sondern durch den Druck des Mikrotommessers hervorgerufen werden, folgt aus ihrer regelmäßigen, der Lage des Messers stets parallelen Anordnung. Bei der Betrachtung solcher Stellen mit schwacher Vergrößerung kann man leicht den Eindruck bekommen, daß es sich hier entweder um eine Art von »Saftkanälchen« oder um eine jedenfalls ziemlich grobe Faserstruktur handelt. Diese Struktur gehört zur Kategorie der von SOLGER, STUDNICKA, HANSEN u. a. eingehend besprochenen Pseudostrukturen. Bei starken Vergrößerungen kann man jedoch auch an solchen Stellen Spuren der echten Struktur beobachten. Man sieht nämlich, daß die dunkel gefärbten Partien der Grundsubstanz (*Grs*), welche zwischen den Spalten liegen, aus Alveolen, in diesem Falle von unregelmäßiger Größe, Gestalt und Anordnung, bestehen. Von den Wänden dieser Alveolen entspringen in die Spalträume feine Fortsätze — Reste der zerrissenen Waben.

Auf denselben, in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitten tritt die Wabenstruktur der Grundsubstanz an einigen andern, unbeschädigten Stellen (Fig. 71) beinahe ebenso deutlich, wie in den übrigen Knorpeln nur auf Wasserpräparaten, hervor. Die Waben sind hier ebenfalls konzentrisch um die Zellen und mehr unregelmäßig in den mittleren Partien der Grundsubstanz angeordnet.

In demselben Zungenbeinknorpel von jungen Fröschen habe ich noch eine Erscheinung, welche für die Beurteilung der Grundsubstanzstruktur von großer Bedeutung sein dürfte, beobachtet, nämlich eine

von 5μ , den älteren Knorpel dagegen mit reichlicherer Grundsubstanz nur in solche von 10μ Dicke zu zerlegen. Aber auch an diesen Schnitten wird die Oberfläche etwas beschädigt, so daß man nur durch die Einstellung des Mikroskoptubus auf die mittlere Schnittfläche ein richtiges Strukturbild bekommen kann.

chemische Umwandlung der mittleren, also älteren Partien der Grundsubstanz.

Die Grundsubstanz eines sehr jungen Knorpels erscheint nach der Färbung mit Bismarckbraun und Bleu de Lyon ganz braun, nach der Färbung mit Methylenblau, Säurefuchsin, Pikrinsäure (nach HANSEN) — blau. »Die gewöhnliche junge Knorpelgrundsubstanz«, sagt auch HANSEN (05, S. 673), »ist in ihrem ganzen Umfang stark basophil, mithin überall stark chondroitinschwefelsäurehaltig.«

Auf meinen Schnitten durch älteren Knorpel bemerke ich nun, daß einige Wabenwände der mittleren Regionen der Grundsubstanz, nach der Behandlung mit Bismarckbraun, Bleu de Lyon, eine blaue, für das Collagen charakteristische Farbe annehmen (Fig. 71 *Grs*¹). Zahlreiche Übergangsstufen zwischen den braunen und blauen Wabenwänden beweisen, daß die chemische Umwandlung hier ganz allmählich vor sich geht. Nicht selten trifft man auch Bilder, wo die Grenze zweier Wabenreihen auf eine kürzere oder längere Strecke blau gefärbt wird (Fig. 71 links), auf welche Weise eine Art »Fibrillen« entsteht, die gerade oder gebogen verlaufen und deren Dicke ziemlich großen Schwankungen unterliegt. Manchmal sind diese »Fibrillen« sogar mit den stärksten Vergrößerungen kaum wahrnehmbar. An einigen Stellen werden nicht nur solche, in einer Linie gelegene, sondern auch andre Wabenwände chemisch umgewandelt, so daß dadurch verschiedenartig verästelte blaue Figuren auf braunem Grunde entstehen (Fig. 71 rechts). Auch kommen dabei Waben vor, deren sämtliche Wände blau gefärbt sind und solche, bei denen sogar die Innenräume etwas bläulich aussehen. Diese blauen, in einer Reihe angeordneten Waben können bei schwächerer Vergrößerung sehr leicht das Bild einer dickeren Faser vortäuschen.

Die chemisch umgewandelten Partien der Grundsubstanz sind an einigen Stellen meiner Schnitte von bedeutenderem Umfang und bilden in ihrem Zusammenhang eine Art Trabekelwerk zwischen den Zellgruppen (Fig. 69 *Grs*¹). Betrachtet man solche Stellen mit einer sogar ziemlich starken Vergrößerung (Apochr. 2 mm, Oc. 4), so bekommt man den Eindruck eines faserigen Baues der Grundsubstanz. Die blau gefärbten Lamellen des Trabekelwerkes scheinen auf ihren Querschnitten (Fig. 69 oben) aus sehr dicht angeordneten, auf Flächenschnitten (Fig. 69 unten) aus lockeren, welligen und manchmal netzartig geflochtenen Fibrillen zu bestehen.

Diese Bilder entsprechen ganz genau der Beschreibung von HANSEN, nach welchem die den Knorpelzellen angrenzenden Gebiete der Grundsubstanz am meisten chondroitinschwefelsäurehaltig, mithin auch am

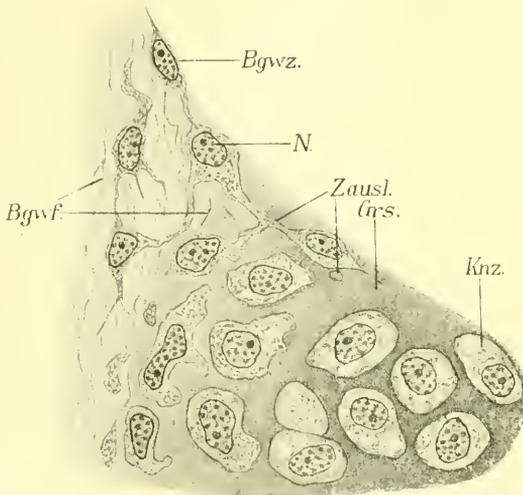
homogensten aussehend sind. Die Fibrillenzüge, welche zwischen diesen Gebieten in verschiedenartiger Anordnung verlaufen, bestehen nach ihm aus dem unmaskierten Collagen. Sie fehlen dem ganz jungen Knorpel, sind da also maskiert, und werden erst in einem späteren Alter durch das Entfernen der Chondroitinschwefelsäure freigelegt. Durch einen immer weiter fortschreitenden Prozeß der Entfernung der genannten Säure aus den älteren Partien der Grundsubstanz sollen die aus Fibrillen bestehenden Trabekel größer und zahlreicher werden (HANSEN 05, S. 680 usw.).

Wenn man jedoch eine solche Knorpelgrundsubstanz mit den stärksten Vergrößerungen (Oc. 12 oder 18) betrachtet, so tritt an Stelle der homogenen und fibrillären eine ganz deutliche Wabenstruktur hervor. Man bekommt dabei (Fig. 70) ein dem auf Fig. 71 dargestellten ganz ähnliches Bild, nur ist hier die Zahl der blau gefärbten Wabenwände viel größer (*Grs*¹). Auch hier kann man alle möglichen Farbenübergänge zwischen den braunen und blauen Wänden beobachten. Es scheint mir berechtigt zu sein, auf ähnliche Umwandlungen der chemischen Zusammensetzung der Alveolenwände (vielleicht auch des Alveoleninhalts) die ganze Mannigfaltigkeit der Färbungsreaktionen in verschiedenen Partien der Grundsubstanz, wie sie z. B. HANSEN (05) und SCHAFFER (06) in älteren Knorpeln dargestellt haben, zurückzuführen.

Ich möchte noch hinzufügen, daß die eben geschilderte Wabenstruktur mit dem von HANSEN (05) beschriebenen (S. 796) und abgebildeten (Fig. 23) »Maschenwerk« keine Ähnlichkeit besitzt. Dieses Maschenwerk wird nach HANSEN im älteren Knorpel dadurch gebildet, »daß Kalk sich in Verbindung mit der Kittsubstanz unter der Form größerer oder kleinerer Körnchen in den Knorpel einlagert«. Die Größe der Maschen (welche nach meiner Messung an HANSENS Fig. 23 etwa 3—10 μ bildet), ebenso wie ihre unregelmäßige Form und Anordnung verraten sofort eine sekundär entstandene Struktur.

Zur richtigen Beurteilung der Grundsubstanzstruktur ist die Frage über das Vorhandensein oder Fehlen von Zellenausläufern im Knorpel von großer Wichtigkeit. Die netzige Struktur von HEITZMANN (72) und die schwammige von LEYDIG (85) sollen, nach diesen Autoren, von Verästelungen der radiären Knorpelzellausläufer herrühren. In der neueren Literatur sind jedoch die meisten früher beschriebenen Zellverästelungen des Knorpels auf Pseudostrukturen zurückgeführt worden. Schon VAN DER STRICHT (87, S. 70) nimmt das Vorhandensein unzweifelhafter Zellenfortsätze nur für den Knorpel von Cephalopoden, Selachiern und in einigen Gelenkknorpeln von Säugetieren an. Dieselbe Angabe finden

wir auch bei HANSEN (05, S. 774). Ich habe den letzterwähnten Knorpel nicht untersucht; in dem Kopfknochen von Cephalopoden (*Eledone moschata*) finde ich aber ganz deutliche verästelte Zellenausläufer. Dagegen bin ich nicht imstande gewesen, irgendwelche Spur von solchen Ausläufern im ausgebildeten Knorpel der Reptilien und Amphibien, als auch der Cyclostomen und Selachier zu beobachten. Bei allen diesen Tierformen sind die Knorpelzellen durch eine ganz scharfe, ununterbrochene Grenze von der Grundsubstanz getrennt. Nur an der Oberfläche des Knorpels, wo das Wachstum desselben durch Apposition



Textfig. 5.

Wirbelknorpel aus einem Querschnitt durch die Larve von *Bombinator pachypus*. Vergr. 500. *BgwF.*, Bindegewebsfasern; *Bgwz.*, Bindegewebszelle; *Grs.*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz.*, Knorpelzelle; *N.*, Zellkern; *Zausl.*, Zellenausläufer.

von Bindegewebszellen geschieht, behalten (wie es auch HANSEN bemerkt hat) die in den Knorpel aufgenommenen Bindegewebszellen eine Zeitlang ihre Verästelungen. An solchen Stellen (Textfig. 5) beobachtet man, daß die Ausläufer (*Zausl.*) der Bindegewebszellen (*Bgwz.*) desto vollkommener verschwinden, je mehr Grundsubstanz die Zellen absondern, je mehr sie sich also in typische Knorpelzellen (*Knz.*) umwandeln.

Ebenso konnte ich auf

¹ Während die vorliegende Arbeit schon im Druck war, bekam ich Gelegenheit auch den Gelenkknorpel zu beobachten. Ich untersuchte nämlich Schnitte durch die Gelenke von Femur, Tibia und Fibula junger Mäuse. In

Ob das Verschwinden der Zellausläufer durch ihr Zurückziehen in den übrigen Protoplasmaleib der Zelle nach Art der Amöbenpseudopodien vor sich geht, oder durch ihre Auflösung bzw. »Maskierung« in der Grundsubstanz, ist schwer zu entscheiden. Die Textfig. 5, deren Konturen mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen sind, macht den Eindruck, daß der Prozeß sich auf dem ersteren Wege vollzieht. Das betrifft allerdings nur die Zellausläufer (Textfig. 5 *Zausl*); die feinen, fadenförmigen Bindegewebsfasern (*Bgwf*) werden als solche in die Knorpelgrundsubstanz aufgenommen, wo sie allmählich undeutlicher werden, um schließlich ganz zu verschwinden bzw. maskiert zu werden. Solche Fasern sind jedoch nicht imstande einen wesentlichen Einfluß auf die Struktur der Knorpelgrundsubstanz auszuüben. Bei der Histogenese einiger Knorpel (Textfig. 3) fehlen sie nämlich vollständig, bei der der andern (Textfig. 5) ist ihre Anzahl sehr gering. Die Fasern werden vermutlich zwischen den Wabenreihen der Grundsubstanz eingeschlossen, und ihr Vorhandensein im Knorpel verursacht vielleicht den Anfang der oben beschriebenen chemischen Umwandlung der Grundsubstanz.

Heidelberg, im September 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

79. W. S. BIGELOW, Notiz über den Teilungsvorgang bei Knorpelzellen sowie über den Bau des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI.
80. TH. BOVERI, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
76. O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellschaft. Bd. X.
77. — Zur Kenntnis des Teilungsprozesses der Knorpelzellen. Diese Zeitschr. Bd. XXIX.
92. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. das Protoplasma. Leipzig.
98. — Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nicht-zelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig.

bezug auf die Verästelung der Knorpelzellen habe ich hier dieselben Verhältnisse, wie in dem Wirbelknorpel von Amphibien (Textfig. 5) gefunden. Die echten, innerhalb des Knorpels liegenden Zellen sind nie verzweigt. Diejenigen dagegen, welche an der Knorpeloberfläche liegen und ein Übergangsstadium zwischen den Bindegewebs- und Knorpelzellen darstellen, sind, entsprechend der Abbildung HANSENS (05), mit verästelten Ausläufern versehen.

04. J. CHATIN, Sur la morphographie comparée de la cellule cartilagineuse. *Compt. rend. de l'Acad. des Sciences. Paris.* T. CXXXIX.
99. G. EISEN, The Chromoplasts and the Chromioles. *Biolog. Centralbl.* Bd. XIX.
82. W. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
92. — Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. *Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch.* Bd. II.
79. C. FROMMANN, Über die Struktur der Knorpelzellen von *Salamandra maculata*. *Sitzungsber. d. Jenaisch. Gesellsch. f. Med. u. Naturw.*
92. J. J. GERASSIMOW, Die kernlosen Zellen der Conjugaten. *Bull. de la Soc. Imp. des Natural. Moscou.* T. VI.
87. G. HABERLANDT, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena.
99. V. HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena.
00. — Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. *Anatom. Anz.* Bd. XVII.
94. J. A. HAMMAR, Über den feineren Bau der Gelenke. II. Der Gelenkknorpel. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLIII.
05. F. C. C. HANSEN, Untersuchungen über die Gruppe der Bindsbstanzen. I. Der Hyalinknorpel. *Anatom. Hefte.* Bd. XXVII.
94. M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLIII.
72. C. HEITZMANN, Studien am Knochen und Knorpel. *Wiener Medizin. Jahrb.*
06. O. HERTWIG, Allgemeine Biologie. Jena.
98. R. HERTWIG, Über die Bedeutung der Nucleolen. *Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. München.* Heft 1.
99. — Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eieihorni*. *Abhandl. d. Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. Mathem.-physik. Classe.* Bd. XIX. III. Abt.
98. R. W. HOFFMANN, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. *Diese Zeitschr.* Bd. LXIII.
03. R. KLEMENSIEWICZ, Über Amitose und Mitose. Untersuchungen an Wanderzellen, Eiterzellen und freilebenden amöboiden Zellen. *ZIEGLERS Beiträge zur pathol. Anatomie.* Bd. XXXIII.
85. F. LEYDIG, Zelle und Gewebe. Bonn.
97. F. MEVES, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLVIII.
99. TH. H. MONTGOMERY, Comparative Cytological Studies, with Especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. *Journ. of Morphology.* Vol. XV.
00. A. NATHANSOHN, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. XXXV.
04. B. NEMEC, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. XXXIX.
05. M. NOWIKOFF, Untersuchungen über den Bau der *Linnadia lenticularis* L. *Diese Zeitschr.* Bd. LXXVIII.
85. C. RABL, Über Zellteilung. *Morpholog. Jahrb.* Bd. X.
95. H. RABL, Über das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven, ein Beitrag zur Lehre von der Amitose. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLV.

91. O. VOM RATH, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. *Zoolog. Anz.* Jahrg. 14.
58. R. REMAK, Über die Teilung der Blutzellen beim Embryo. *MÜLLERS Archiv.*
03. E. RHODE, Untersuchungen über den Bau der Zellen. I. Kern und Kernkörper. *Diese Zeitschr.* Bd. LXXIII.
01. J. SCHAFFER, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. *Diese Zeitschr.* Bd. LXX.
06. — Dasselbe, II. Teil. *Diese Zeitschr.* Bd. LXXX.
79. W. SCHLEICHER, Die Knorpelzellteilung. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XVI.
92. H. SIEVEKING, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums und der Regeneration des Knorpels nach Beobachtungen am Kaninchen- und Mäuseohr. *Morphologische Arbeiten.* Bd. I.
88. B. SOLGER, Über Schrumpfungsercheinungen am hyalinen Knorpelgewebe des Menschen und deren Beziehungen zu den Fibrillen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXI.
87. C. H. H. SPRONCK, Zur Kenntnis der Struktur des Hyalinknorpels. *Anatom. Anz.* Jahrg. 2.
95. A. SPULER, Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. *Sitzungsber. der physik.-med. Societät. Erlangen.* Heft 27.
75. E. STRASBURGER, Über Zellbildung und Zellteilung. I. Aufl. Jena.
06. — Die Ontogenie der Zelle seit 1875. *Progressus rei botanicae.* Bd. I.
87. O. VAN DER STRICHT, Recherches sur le cartilage hyalin. *Archives de Biologie.* T. VII.
92. — Contribution à l'étude de la sphère attractive. *Bull. de l'Acad. royale de Belgique.* T. XXIII.
97. F. K. STUDNICKA, Über die Histologie und die Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XLVIII.
98. — Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LI.
05. — Über einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LXVI.
93. H. TENDERICH, Untersuchungen über genetische und biologische Verhältnisse der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. *VIRCHOWS Archiv.* Bd. CXXXI.
00. S. USSOW, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. *Bull. Soc. Natural. Moscou.* T. XV.
00. W. WALDEYER, Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LVII.
- 03—04. W. v. WASIELEWSKI, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd. XXXVIII, XXXIX.
07. A. WASSILIEFF, Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. LXX.
00. E. B. WILSON, *The Cell in Development and Inheritance.* Second edition. New York.
91. H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. *Biolog. Centralbl.* Bd. XI.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

<i>achr</i> , achromatische Kernsubstanz;	<i>p</i> , Polfeld des Kernes;
<i>alvs</i> , Alveolarsaum;	<i>Prch</i> , Perichondrium;
<i>b</i> , im Protoplasma der Knorpelzellen eingeschlossene Kügelchen;	<i>rkw</i> , Retraktionskammerwerk;
<i>chr</i> , chromatische Kernsubstanz;	<i>Schw</i> , protoplasmatische Scheidewand zwischen den Tochterzellen;
<i>ck</i> , Centralkörper;	<i>sp</i> , Spalte der beschädigten Knorpelgrundsubstanz;
<i>Grs</i> , Knorpelgrundsubstanz;	<i>sph</i> , Attraktionssphäre;
<i>Grs</i> ¹ , chemisch umgewandelte Knorpelgrundsubstanz;	<i>spn</i> , Spindel;
<i>Kk</i> , Knorpelkapsel;	<i>TN</i> , Tochterkern;
<i>Kn</i> , Knäuel;	<i>v</i> , Vacuole im Protoplasma der Knorpelzelle;
<i>ks</i> , Kernsegmente (Chromosome);	<i>vc</i> , Vacuole im Tochterkern;
<i>ks</i> ¹ , kurze Kernsegmente;	<i>vcl</i> , Vacuole zwischen den Verbindungsfasern;
<i>Kschw</i> , Knorpelscheidewand zwischen den Tochterzellen;	<i>Vf</i> , Verbindungsfasern;
<i>m</i> , Kernmembran;	<i>Z</i> , Knorpelzelle;
<i>N</i> , Zellkern;	<i>Ztg</i> , Grenze der Zellterritorien;
<i>N</i> ¹ — <i>N</i> ⁴ , zugrunde gehende Kerne des Perichondriums;	<i>x</i> , Stelle, wo das Protoplasma einer tangential durchgeschnittenen Knorpelzelle in die Grundsubstanz allmählich überzugehen scheint.
<i>n</i> , Kernkörperchen;	
<i>NN</i> , Nebenkern;	
<i>P</i> , Protoplasma der Knorpelzelle;	

Die Figuren sind mit Hilfe des ABBÉschen Zeichenapparates (Mikroskop von ZEISS) entworfen.

Tafel XI.

Apochr. von ZEISS 2 mm, Oc. 12. Vergrößerung auf Objektischhöhe nach meinen eignen Messungen beträgt 1950.

Alle Figuren beziehen sich auf die Zellen des Wirbelknorpels von *Bombinator pachypus* (Larve). Fixierung — HERMANNSche Flüssigkeit. Färbung: Fig. 10—12: Safranin, BLOCHMANNSches Gemisch, alle übrigen Hämatoxylin, chromsaures Kali.

Fig. 1. Ein Kern im Ruhezustand.

Fig. 2 u. 3. Nucleoli der ruhenden Kerne.

Fig. 4. Ein Kern, dessen Nucleolus sich zu teilen beginnt.

Fig. 5. Ein weiteres Stadium der Nucleolusteilung.

Fig. 6. Ein Kern mit zwei Kernkörperchen.

Fig. 7. Ein zur mitotischen Teilung sich anschickender Kern. Seine Chromatinkörnchen sammeln sich an der Oberfläche.

Fig. 8. Ein weiteres Vorbereitungsstadium zur Mitose. Die Nucleoli fangen an sich mit der achromatischen Kernsubstanz zu vermischen.

Fig. 9. Ein Kern im Stadium des dichten Knäuels von der Oberfläche gesehen.

Fig. 9a. Die Höhle desselben Kernes mit dem Balkengerüst.

Fig. 10. Eine Zelle mit zwei Centrakörpern und zwei Attraktionssphären.

Fig. 11. Eine Zelle, deren Kernknäuel in Chromosomen zerfallen ist.

Fig. 12. Eine Zelle mit einer schief gestellten Kernplatte. An einigen Chromosomen bemerkt man Längsspaltung.

Fig. 13. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium der Caryokinese. Einige Chromosomen sind der Länge nach schon gespalten.

Fig. 14. Eine Zelle, deren Kernplatte von der Polseite zu sehen ist. Die Chromosomen sind gespalten und liegen paarweise angeordnet.

Fig. 15. Eine Zelle in der Anaphase. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 16. Dieselbe Phase weiter fortgeschritten. Zwischen den auseinander gegangenen Tochterchromosomen verlaufen Verbindungsfasern. Anfang der Bildung einer Spindelplatte.

Fig. 17. Tochterkernrekonstruktion und Bildung der Zellplatte.

Fig. 18. Dasselbe Stadium wie Fig. 17. Der Tochterkern ist von der Polseite zu sehen.

Fig. 19. Eine Zelle im weiteren Stadium der Tochterkernrekonstruktion. Jeder Tochterkern besteht aus drei Teilen. Die Zellplatte ist beinahe vollständig ausgebildet.

Tafel XII.

Apochr. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1950.

Fig. 20—23 beziehen sich auf die Wirbelknorpelzellen der *Bombinator*-Larve. HERMANNSEHE Flüssigkeit. Hämatoxylin, chromsaurer Kali.

Fig. 24—43. Kopfkorpelzellen von *Lacerta muralis* (Embryo). Sublimat. Boraxkarmin, BLOCHMANN'S Gemisch.

Fig. 44. Kern einer Brustknorpelzelle von *Rana esculenta* (junges Tier). Sublimat, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Fig. 20. Zwei Tochterzellen, deren Kerne sich im Stadium der Tochterknäuel befinden. Bildung der Nebenkerne.

Fig. 21. Bildung des Kerngerüsts in einem Tochterkerne. Die Dreiteiligkeit des Kernes ist noch erhalten.

Fig. 22. Ein weiteres Stadium der Tochterkernrekonstruktion.

Fig. 23. Zwei Tochterzellen, zwischen welchen eine Scheidewand aus Grundsubstanz sich bildet.

Fig. 24 u. 25. Zwei Zellen mit Mitosen aus einem ganz jungen Knorpel (*Lacerta*-Embryo von 15 mm Länge).

Fig. 26. Vier Zellen im Ruhezustand, von einem 20 mm langen Embryo.

Fig. 27. Eine zweikernige Zelle von demselben Embryo.

Fig. 28 u. 29. Bildung des Knäuels in dem Zellkerne desselben Tieres.

Fig. 30—33. Kernplatte und Spindel in den Zellen desselben Embryos.

Fig. 34. Derselbe Embryo. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 35. Tochterchromosomen von der Polseite gesehen.

Fig. 36 u. 37. Zwei Stadien der Tochterkernrekonstruktion. Die Zellen sind von ihrer Oberfläche zu sehen.

Fig. 38 u. 39. Dieselben Stadien wie auf Fig. 36 u. 37. Der Mikroskop-tubus ist auf die Mitte der Zellen eingestellt. Man sieht eine zwischen den Ver-bindungsfasern gelegene Vacuole.

Fig. 40—42. Dasselbe, Embryo. Weitere Stadien der Tochterkernrekon- struktion und der Scheidewandbildung.

Fig. 43. Ein Stück der knorpeligen Augenkapsel von einem 35 mm langen *Lacerta*-Embryo. Zwei Tochterzellen sind voneinander abgesondert. Die Kapsel- scheidewand beginnt zwischen ihnen einseitig einzuwachsen.

Fig. 44. Stadium des lockeren Knäuels. Das Polfeld des Kernes ist deut- lich zu sehen.

Tafel XIII.

Fig. 45. *Bombinator pachypus* (Larve). Wirbelknorpel. Eine direkt sich teilende Zelle. HERMANNSche Flüssigkeit, Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 1950.

Fig. 46—50. *Lacerta muralis* (Embryo von 35 mm Länge). Sublimat, Boraxkarmin, BLOCHMANN'S Gemisch. Verschiedene Ansichten und Stadien der amitotisch sich teilenden Zellen des Kopfknorpels. Vergr. 1950.

Fig. 51. Eine Zelle von demselben Knorpel, deren Kern bereits amitotisch geteilt ist. Vergr. 1950.

Fig. 52. Zwei Paare von Tochterzellen aus demselben Knorpel. Das rechts- gelegene Paar der Zellen ist nur durch eine protoplasmatische Scheidewand von- einander getrennt, zwischen den Zellen des linken Paares ist schon zum Teil eine Kapselscheidewand ausgebildet. Vergr. 1950.

Fig. 53—58. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Omosternum. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarekbraun, Bleu de Lyon. Kerne des Perichondriums in verschiedenen Stadien der Durchschnürung. Vergr. 1300.

Fig. 59. Ein Kern desselben Perichondriums, der sich im Knäuelstadium befindet, dabei aber die Gestalt, welche für direkte Kernteilung charakteristisch ist, angenommen hat. Vergr. 1300.

Fig. 60. Flächenschnitt durch eine Partie desselben Perichondriums mit stark abgeplatteten Kernen, von denen der eine sich in dem Knäuelstadium be- findet. Man sieht hier vier Stadien (N^1 — N^4) des allmählichen Zugrundegehens einiger Kerne. Vergr. 1300.

Fig. 61 u. 62. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Omosternum. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarekbraun, Bleu de Lyon. Zwei amitotisch sich teilende Knorpelzellen. Vergr. 1950.

Fig. 63. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Epister- num, Schnittdicke 5μ . Sublimat, Boraxkarmin, BLOCHMANN'S Gemisch; Wasser. Eine zwischen drei Knorpelzellen gelegene Partie der Grundsubstanz. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 64. *Bombinator pachypus* (Larve), Querschnitt von 10μ Dicke. HER- MANN'Sche Flüssigkeit, Safranin, BLOCHMANN'S Gemisch, Wasser. Eine zwischen zwei Zellen gelegene Partie der Grundsubstanz aus dem Wirbelknorpel. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 65. Aus demselben Schnitt. Ein Teil des Knorpelzellenplasmas, auch im Wasser betrachtet. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 66. *Lacerta muralis* (Embryo von 35 mm Länge). Ein 5μ dicker

Schnitt durch den Kopfknochen. Sublimat, Boraxkarmin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit, Wasser. Zwei Zellen mit der sie umgebenden Knorpelgrundsubstanz. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 67. Aus demselben, im Wasser eingeschlossenen Schnitt. Ein Teil der Knorpelscheidewand (Grundsubstanz) zwischen zwei Zellen. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 68. *Triton taeniatus* (Larve). Querschnitt von 10 μ Dicke. Sublimat, VAN GIESONS Färbung, Kanadabalsam. Ein Teil des Wirbelknorpels. Vergr. 1950. (Apochr. 2 mm. Oc. 12.)

Tafel XIV.

Alle Figuren sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

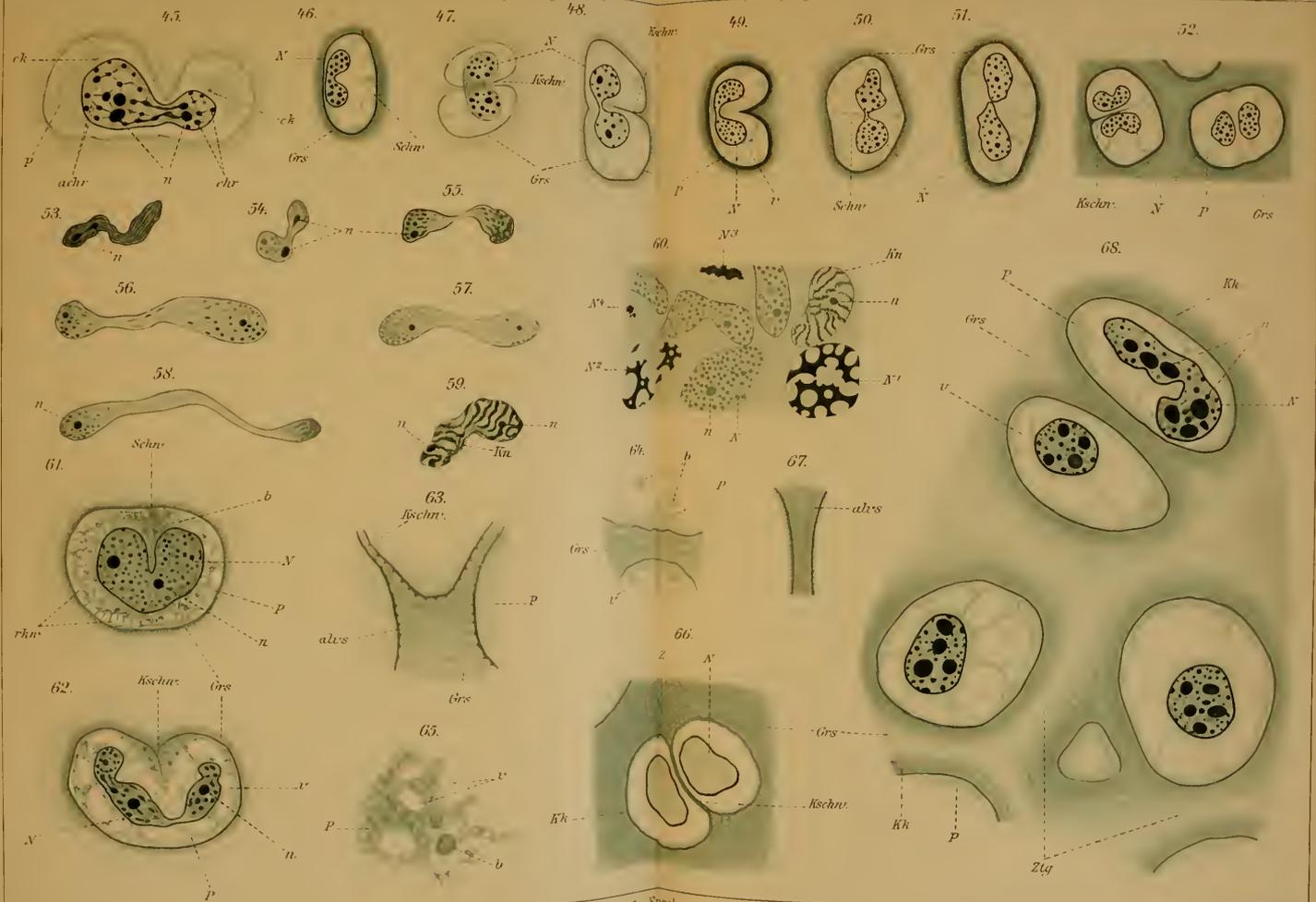
Fig. 69. *Rana esculenta* (junges Tier). Ein 10 μ dicker Flächenschnitt durch den Zungenbeinknochen. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarckbraun, Bleu de Lyon, Kanadabalsam. Ein Teil des Knorpels mit blauen Zügen der chemisch umgewandelten Grundsubstanz. Vergr. 650. (Apochr. 2 mm. Oc. 4.)

Fig. 70 u. 71. Einzelne Partien der Fig. 69. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.) Der Wabenbau der Knorpelgrundsubstanz.

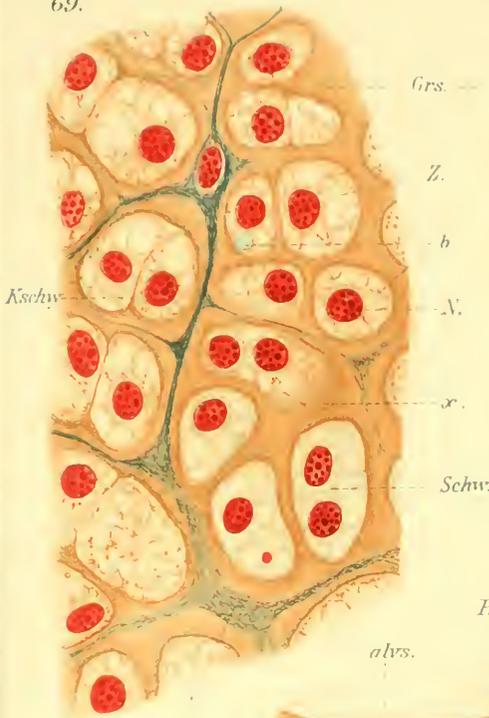
Fig. 72. Aus demselben Schnitte. Ein Teil der beschädigten Knorpelgrundsubstanz, zwischen zwei Zellen. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 73. *Bombinator pachypus* (Larve). Eine Zelle des Wirbelknorpels. HERMANNsche Flüssigkeit, Safranin, BLOCHMANNs Gemisch, Kanadabalsam. Vergr. 1950. (Apochr. 2 mm. Oc. 12.)

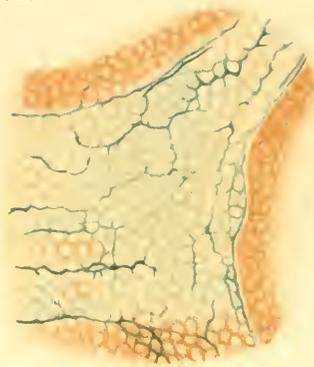




69.

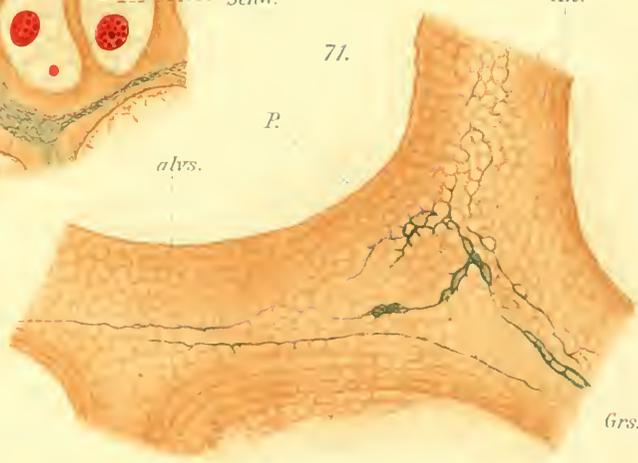


70.



Grs.!

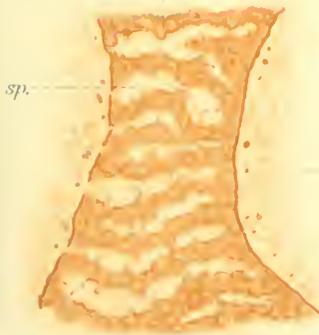
71.



Grs.!

Grs.!

72.



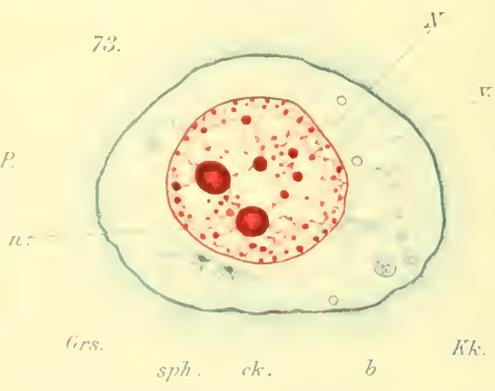
Grs.

sp.

x.

m

73.



P.

n.

Grs.

sph.

ck.

b

Kk.