

Zelle und Zellkern.

Bemerkungen zu Strasburger's Schrift: „Ueber Zellbildung und Zelltheilung.“

Von

Prof. Dr. Leopold Auerbach.

Wenn ein Vertreter der Zoo-Histologie sich erlaubt, an diesem Orte einige kritische Erörterungen in phytologischen Angelegenheiten vorzubringen, so hat er dazu nicht bloß einen persönlichen Anlass in dem Umstande, dass seine seit einigen Jahren auf dem Gebiete der Zelltheorie entwickelten Ansichten in der oben genannten wichtigen Schrift eines Botanikers zwar eingehende Berücksichtigung aber trotz äusserlicher Uebereinstimmung mancher Befunde doch im Kern der Sache entschiedene Angriffe erfahren haben, sondern er entnimmt eine höhere Berechtigung daraus, dass es sich in diesem Conflict um fundamentale Fragen handelt, welche beide Lager der biologischen Forschung gleich sehr interessiren müssen, ja sogar um eine Verständigung über die Grundbegriffe der Zellenlehre, über welche man vielleicht einen Zwiespalt der Meinungen nicht für möglich gehalten hätte.

Wer von der genetischen Einheit der organischen Welt überzeugt ist, oder wer auch nur in abstracterer Weise einen wesentlichen Zusammenhang der pflanzlichen und der thierischen Lebensgesetze anerkennt und dabei berücksichtigt, dass divergirende Entwicklungsrichtungen doch von einer gemeinschaftlichen Grundlage ausgehen müssen, wird zugeben, dass auf biologischem Gebiete in fundamentalen Dingen Uebereinstimmung vorhanden sein, und wo sie für den Augenblick verloren scheint, der Wissenschaft wieder gewonnen werden muss.

Es gab eine Zeit, wo die Forschung dieses Ziel auf ihre Fahne schrieb, jene Zeit nämlich, da die Lehre von den Elementartheilen der thierischen Organismen als eine jüngere Schwester der pflanz-

lichen Zellenlehre ans Licht trat und das berühmte Werk Schwann's geradezu den Titel trug: „Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.“ Das Streben nach Einklang war damals so gross, dass sich mit dem in raschem Anlaufe erlangten Einblicke in die Formähnlichkeit der Elementargebilde sogar die nämlichen Irrthümer in Betreff ihrer Entwicklung verbanden, welche indessen auf beiden Seiten allmählich in gleichem Sinne berichtigt wurden durch die Erkenntniss des Protoplasma als der primären und wesentlichen Grundsubstanz der Elementargebilde und der Theilung der Zellen als der überaus vorherrschenden Art ihrer Vermehrung. Auch in diesen Punkten wieder war die botanische Forschung immer um einen Schritt der zoologischen voraus, welchem aber letztere in ihrer Art rasch folgte.

Mühsamer kämpften sich einige andere Analogieen durch, in welchen die Thierphysiologie der pflanzlichen Vorbild und wohl von anregendem Einflusse auf diese gewesen ist. So vor Allem der Parallelismus im Prozesse der geschlechtlichen Befruchtung in beiden Reichen, welcher für das grosse Gebiet der Kryptogamen durch die Entdeckung der in diesem überall vorkommenden selbstbeweglichen Sperma-Elemente fast zur Identität sich erhob. Indem man ferner die Aufnahme von Sauerstoff durch die Pflanzen als einen wesentlichen Factor ihres Stoffwechsels verstehen lernte und an den insectivoren Pflanzen die Fähigkeit constatirte, Eiweiss-Substanzen ganz wie Thiere zu verdauen, wurde selbst in Betreff des Chemismus die Kluft zwischen beiden Naturreichen mehrfach überbrückt.

Freilich mussten auch andererseits im selbständigen Entwicklungsgange beider Zweige der Wissenschaft manche der anfangs angenommenen, namentlich manche histologische Parallelismen wieder geopfert werden oder sich doch wesentliche Modificationen gefallen lassen. Während z. B. von Schwann und noch lange nach ihm die capillaren Lymph- und Blutgefässe der Thiere ihrer Entwicklung und ihrem Bestande nach, ganz analog den pflanzlichen Gefässen, als communicirende Hohlzellen angesehen wurden, ergaben sich jene der späteren Forschung als Interecellulargänge, welche unmittelbar von herumliegendem Gewebe begrenzt, nämlich durch dünne, aber aus platten, kernhaltigen Zellen zusammengefügte Wände eingehüllt sind. Während ferner die pflanzlichen Elementartheile, so weit sie Gewebe constituiren, durchweg Zellen im ursprünglichen Sinne des Worts sind, nämlich von festen oder membranösen Wänden eingefasste Kammern, hat es sich gezeigt, dass im thierischen Organismus die Mehrzahl der so genannten Zellen nackte Protoplasmakörper

bleiben. Und während im Bau der Pflanzen Intercellularsubstanzen nur eine geringe Rolle spielen, liefern im thierischen Körper für den Aufbau ganzer Organsysteme und weit verbreiteter Gewebe, wie der Knochen, der Knorpel, des Bindegewebes u. a. m., Intercellularsubstanzen die Hauptmasse und machen sich neuerdings nicht als Ausscheidungen der Zellen, sondern als unmittelbare Umbildungen der peripherischen Schichten des Zellprotoplasma geltend. Auch andere, für spezifische Functionen bestimmte Umwandlungen des Protoplasma finden sich im Thierkörper in einer Häufigkeit und Mannigfaltigkeit, welche dem einfacheren pflanzlichen Organismus abgehen, und nehmen wichtige Studien für sich in Anspruch.

Solche und andere Verschiedenheiten des Materials, die fortschreitende Theilung der Arbeit und die Vertiefung in specielle Probleme, namentlich aus dem an Mannigfaltigkeiten reichen Gebiete der höheren Entwicklungen, haben, wie es scheint, allmählich eine schädliche Entfremdung zwischen beiden Lagern der organischen Naturforschung begünstigt. Die fruchtbare Wechselwirkung ist seit längerer Zeit ziemlich sparsam gewesen, und man dürfte bei den einzelnen Forschern selten viel Interesse selbst für die wichtigsten Arbeiten der Schwesterdisciplin finden.

Eine um so erfreulichere Erscheinung ist in dieser Hinsicht das oben genannte neue Werk Strasburgers, insofern es durch die Berücksichtigung der gemeinsamen Wurzel pflanzlichen und thierischen Lebens und durch vergleichende Untersuchungen über analoge Prozesse auf beiden Gebieten charakterisirt ist. Auch dies Mal freilich ist der Anstoss von zoo-histologischer Seite ausgegangen. In meinen Studien über die thierischen Zellkerne war ich zu einer Reihe von Erfahrungen und Ansichten über die Entwicklung und die Lebensgeschichte dieser Gebilde gelangt, welche von den in der Histologie herrschenden Vorstellungen in vielen wichtigen Punkten wesentlich abwichen, während es sich fand, dass sie in mancher Hinsicht mit denjenigen Vorstellungen übereinstimmten, welche über pflanzliche Zellkerne Hofmeister gewonnen und in theilweise entsprechender Art auch Sachs in seinem Lehrbuche niedergelegt hat. In meiner bezüglichen Schrift¹⁾ verfehlte ich nicht auf diese Uebereinstimmung sowie auch auf andere botanische Beobachtungen (Wanderungen der Kerne, Hautschicht des Protoplasma und ihre Beziehungen zur Bildung der Zellmembran) und deren Analogieen mit

¹⁾ Auerbach. Organologische Studien, 1tes und 2tes Heft, Breslau 1874 bei Morgenstern.

meinen Ergebnissen nachdrücklich aufmerksam zu machen. Diese Hinweisungen fanden nun einen raschen, wenn auch nicht ganz consonirenden Wiederhall in Strasburger's Schrift, aus welcher ich freilich, ebenso wie aus sonstigen mir gewordenen Mittheilungen, ersehen musste, dass die Ansichten Hofmeister's, auf die ich mich berufen hatte, in der Botanik keineswegs durch eine allgemeine Anerkennung fixirt sind. Zu besserem Zusammenklange gaben gleichzeitig noch anderweitige zoologische Beobachtungen Veranlassung. Einige Zeit nach meinen erwähnten Publicationen hatte Bütschli¹⁾ vorläufige Andeutungen bekannt gemacht über eine von ihm bei der Theilung thierischer Zellen in der Kernregion derselben gefundene Structurerseheinung, welche gänzlich ähnlich ist derjenigen, die bei Pflanzen kurz zuvor Tschistiakoff²⁾ als Pronucleus beschrieben hatte, und die ungefähr gleichzeitig Strasburger in vielen Fällen beobachtet und zu einem Hauptgegenstande der Darstellung in seiner bezeichneten Schrift gemacht hat. Durch diese mehrfachen Berührungen verschiedenseitiger Forschungen sah sich Strasburger veranlasst, nicht blos auf die bezüglichlichen Ergebnisse der Zoologen aufmerksame vergleichende Blicke zu werfen, sondern sogar selbst einen Excurs auf das Gebiet zoologischer Beobachtung zu machen. Namentlich hat er Untersuchungen über die Furchung der Eier von *Phallusia mammillaris* angestellt, und seiner Schrift eine Darstellung derselben einverleibt, in welcher besonders diejenigen Vorgänge, welche die Kerne betreffen, wesentlich conform seinen Ergebnissen an Pflanzen erscheinen.

Wenn man nun die Befunde Strasburger's über die Furchung von *Phallusia mammillaris*, abgesehen von aller Deutung, wie sie als positive Erseheinungen in seinen Abbildungen sich darbieten, in Betracht zieht, so zeigt sich leicht, dass sie sich fast vollständig mit denjenigen decken, welche ich von den Eiern der *Nematoden* beschrieben habe. Die Hauptdifferenzen sind die, dass schon bei der Bildung des ersten Kerns eine strahlige Anordnung der Dotterkugeln sich zeigt, und dass der Mittelstiel des Gebildes, welches ich karyolytische Figur genannt habe, etwas mehr spindelförmig aussieht und eine meridionale Längsstreifung zeigt, Thatsachen, von deren Richtigkeit ich mich in diesem Herbst selbst durch Untersuchung desselben Objects überzeugt habe, olme sie mit meinen früher ausgesprochenen Ansichten in Widerspruch zu finden.

1) Ztschr. f. w. Zool. Bd. XXV. (1875). S. 201—213 u. S. 426—411.

2) Bot. Zeitg. 1875, No. 1—7.

Dennoch ist Strasburger auf Grund sowohl dieser wie seiner pflanzlichen Befunde in den die Kerne betreffenden Hauptfragen zu gänzlich den meinigen entgegengesetzten Resultaten gekommen, und zwar hauptsächlich einerseits in Betreff des Processes der Neubildung der Kerne, andererseits in Betreff der Art ihrer Vermehrung.

Ich muss nun diesen Angriffen gegenüber auf meinen früheren Ansichten beharren. Diese in extenso darzulegen und zu rechtfertigen ist indessen hier nicht meine Absicht, um so weniger, als meine eigenen Untersuchungen sich bisher fast nur auf zoologischem Gebiete bewegt haben. Nur in so weit möchte ich meine Ansichten hier vertheidigen, als ich eine Reihe triftiger Gründe für dieselben aus einem genauen Studium der Schrift Strasburger's selbst entnehmen zu können glaube, und werden daher die folgenden Bemerkungen vorzugsweise einen kritischen Charakter tragen. Diese werden aber nicht bloß die eben bezeichneten Probleme, sondern noch eine wichtige Differenz in den praeliminären Begriffen berühren müssen. Es handelt sich dabei um nichts Geringeres, als um die Frage: Was ist in einem gegebenen Objecte als Zelle, was als Kern, was als Nucleolus anzusehen? Man wird zugeben, dass diese Bezeichnungen heute nicht mehr in einem ganz allgemeinen, bloß formalen Sinne gebraucht werden dürfen, dass man nicht mehr, wie in der Kindheit der mikroskopischen Anatomie, jedes beliebige Bläschen als eine Zelle, jeden festen Innenkörper derselben als Kern ansehen und gelegentlich etwa, wie das wohl vorgekommen ist, sagen darf, ein *Amylumkorn* oder ein *Chlorophyllkorn* vertrete die Stelle des Zellkerns, dass vielmehr jene Worte Ausdrücke sein müssen für typische Substrate und Organe des Lebens, deren jedes hinsichtlich seiner Substanz, Anlage und Bestimmung überall ursprünglich identisch ist, so sehr sich auch im Laufe weiterer Entwicklungen Metamorphosen einstellen mögen. Da indessen diese Charakteristika bisher noch sehr ungenügend erforscht sind, so beruht die Anwendung jener Begriffe noch in gewissem Grade auf subjectiver Anschauung, und ist vorläufig noch keineswegs in ihrer Richtigkeit so gesichert, wie vielfach angenommen zu werden scheint. In der That wird sich eben so wohl aus dem hier Vorzubringenden ergeben, wie es auch aus der Betrachtung anderer einschlägiger Arbeiten zu entnehmen sein würde, dass in der Auffassung und dem Gebrauch jener Grundbegriffe bedeutende Incongruenzen vorkommen. Diese fallen nun nicht gerade dem einzelnen Forscher zur Last, und ich möchte keineswegs in den folgenden Bemerkungen dem Autor des besprochenen Werkes irgend welche Vorwürfe machen. Wenn ein

Kenner und Forscher wie Strasburger in den bezeichneten Punkten Fehler gemacht haben sollte, so muss ihn der gegenwärtige Stand seiner Wissenschaft gewissermaassen dazu berechtigt haben, und wenn ich selbst mit meinen Einwendungen nicht Recht behalten sollte, so hoffe ich doch wenigstens discussionsbedürftige Fragen berührt und damit zu einer künftigen Klärung und Sicherstellung der Begriffe beigetragen zu haben. Die Sache ist folgende.

In Betreff einer ursprünglichen Neubildung von Zellkernen, wie sie namentlich im Anfange aller embryonalen Entwicklungen unzweifelhaft vorkommt, hatte ich behauptet: Vor der Neubildung eines Kerns ist das Zellplasma durchtränkt von einem eigenthümlichen Saft, dem Kernsaft. Indem dieser sich an einem Punkte zu einem Tropfen ansammelt, ist die erste, einfachste, oft lange als solche bestehende Form des Kerns gegeben. Der Kern ist also bei seiner Entstehung eine Art Vacuole, d. h. eine tropfenförmige Ansammlung einer vom eigentlichen Protoplasma verschiedenen, dickflüssigen, hellen und homogenen Substanz in einer anfangs wandungslosen, d. h. nicht durch eine besondere Schicht eingeschlossenen Höhle des Protoplasma. Nachträglich verdichtet sich eine der Oberfläche des Tropfens anliegende Grenzschicht des Protoplasma zu einer besonderen Wandung, der Kernmembran. Die Kernhöhle ist also das Primäre am Kern, seine Membran ein äusseres Accidens. Nachträglich auch, und zwar oft noch vor der Bildung der Membran, treten im Innern der Höhle ein oder mehrere Nucleoli auf, sich bildend, wie ich an Froscheiern sehen konnte, durch allmähliche Zusammenballung feinsten Kügelchen. Da die Nucleoli sich in ihrer weiteren Entwicklung als Protoplasma-körper erweisen, so nahm ich an, dass es entweder gleich bei der Aussonderung des Kerntropfens in diesen mit fortgerissene, oder nachträglich von der noch weichen Grenzschicht abgelöste Protoplasma-Molecüle seien, welche anfangs in dem Kernsaft zerstreut, später zusammenrückend die Nucleoli constituiren. Noch füge ich um des Folgenden willen hinzu, dass die Nucleoli der thierischen Zellen, wenn sie grösser heranwachsen und in lebhaftere Thätigkeit gerathen, auch die Aehnlichkeit mit dem Zellprotoplasma zeigen, dass sie gern Vacuolen in ihrer Substanz entwickeln.

Zu völlig entgegengesetzten Ansichten nun ist Strasburger gelangt, so dass er sich schliesslich zu dem Ausspruche veranlasst sieht: „Gegen die Behauptung Auerbachs, dass die Zellkerne Tropfen seien, wendet sich unsere ganze Erfahrung.“ Nach ihm ist vielmehr der Zellkern nach seiner Entstehung, und so lange er überhaupt eine Thätigkeit in der Zelle ausübt, nur ein mehr oder weniger scharf abgegliederter Theil des Zellprotoplasma selbst, in dessen Innerem sich, „wenn der Zellkern seine Aufgabe grösstentheils vollbracht hat und zur Ruhe kommen soll,“ Vacuolen und Nucleoli differenziren können. Er sagt daher: „Auerbach hat die in den Kernen sich bildenden Vacuolen jedenfalls für die Kerne selbst gehalten.“

Letztere Unterstellung nun ist jüngst schon von O. Hertwig¹⁾ auf Grund unbefangener Wiederholungen meiner Beobachtungen wie auch auf Grund seiner eigenen, sehr eindringlichen Untersuchungen über die Befruchtung und Furchung von Seeigel-Eiern entschieden zurückgewiesen worden, und ist überhaupt auf die an thierischen Eiern zu beobachtenden Erscheinungen so wenig anwendbar, dass ich in dieser Beziehung nur auf meine bezüglichen, theils schon vorliegenden, theils nächstens zu publicirenden Arbeiten zu verweisen brauche.

Auch eine andere Meinung Strasburger's, nämlich, dass bei thierischen, im Besonderen bei Ascidien-Eiern der Kern ein abge schnürtes und in's Innere der Zelle gelangendes Stück der Hautschicht des Protoplasma sei, ist schon von Hertwig als nicht genügend motivirt bezeichnet worden, und gehe ich darauf hier nicht näher ein.

Was aber die Pflanzen anbetrifft, so erscheinen Strasburger die Zellkerne, wo er eine Neubildung derselben beobachten konnte, einfach als im Innern der Zelle auftretende, anfangs kugelförmige, dunklere, also verdichtete Partien des Protoplasma, kaum scharf abgegrenzt, und als solche sich längere Zeit erhaltend. Es wird somit diejenige ältere, viel verbreitete Vorstellung von Neuem vorgetragen, welche ich in meinen Schriften bekämpft habe.

Worauf gründet sich aber diese Ansicht Strasburger's? Ich finde in seinem Werke nur zwei Beobachtungen, welche in seinem Sinne jene Auffassung klar zu demonstrieren scheinen, nämlich die gleich im Anfange seiner Schrift niedergelegten Untersuchungen über die ersten Embryonal-Processe im befruchteten Ei von *Ephedra*

¹⁾ Zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb., Bd. I., 1875., 5. 347—434.

altissima und von *Phaseolus multiflorus*. Sehen wir uns also dieselben etwas genauer an.

In dem „befruchteten Embryosack“ von *Phaseolus multifl.* entstehen, wie Strasburger annimmt, nach Auflösung des ursprünglichen Zellkerns an zerstreuten Punkten des schaumigen, feinkammerigen Protoplasma durch freie Neubildung eine Anzahl junger, anfangs sehr kleiner Endosperm-Zellen, und zwar sofort in der Gestalt kugelförmiger Bläschen mit einem hellen Inhalte und mit einem punktförmigen, sehr dunkeln Kern in ihrem Centrum, so dass es offenbar ist, dass Zelle und Kern gleichzeitig entstehen. Diese bläschenförmigen Zellen wachsen im Ganzen und in allen ihren einzelnen Bestandtheilen allmählich immer mehr heran, und je mehr sie wachsen, desto mehr erweist sich ihre Wandung als eine hautschichtähnliche Protoplasma-Membran, desto deutlicher erkennt man im Innern radiäre, netzförmig verbundene Protoplasmastränge, welche von der Hautschicht zum Kerne gehen. Letzterer erweist sich mehr und mehr als ein grosser, dunkler Protoplasmakörper, welcher einige Vacuolen in sich entwickelt und später seine kugelige Form aufgibt, indem er durch zipfelförmige Fortsätze in die radiären Stränge übergeht. Weiterhin werden diese Stränge, theilweise zerreissend und verschmelzend, an die Wandschicht der Zelle herangezogen und mit ihnen auch der Kern. Durch ihr fortschreitendes Wachstum nähern sich diese Zellen einander immer mehr; und wenn sie dadurch beinahe bis zu gegenseitiger Berührung gelangt sind, scheiden sie an ihrer Oberfläche Cellulose aus, womit das erste Endosperm-Zellgewebe hergestellt ist. So Strasburger.

Aber sind denn die Gebilde, welche er als Zellen und Zellkerne schildert, auch mit Recht als solche anzusehen? Auf diese Frage giebt mir die Betrachtung seiner Abbildungen, Fig. 5 bis 16 seiner Tafel V, eine für mich unzweifelhafte Antwort; und zwar muss ich auf Grund zahlreicher, auf thierischem Gebiete gewonnener Anschauungen bis auf bessere Belehrung jene Frage entschieden mit Nein beantworten. Von meinem Standpunkte aus muss ich sagen: Was hier Strasburger für Zellen ausgiebt, sind Kerne, und was er für die Kerne jener Zellen hält, sind die Nucleoli jener Kerne. In demjenigen Aussehen, welches diese Gebilde gleich nach ihrer Entstehung darbieten, und welches in den Figuren 5—8 wiedergegeben ist, dürften sie wohl Jedem sofort in dem von mir bezeichneten Sinne imponiren. Auch Strasburger selbst hat das wohl bemerkt; denn er fühlt sich gedrungen, ausdrücklich zu sagen: „Dass aber der zarte Kreis nicht etwa

die Peripherie eines kugligen Kerns, der centrale Punkt nicht etwa ein Kernkörperchen darstellt, das zeigen die folgenden Zustände.“ Allein gerade diese späteren Zustände machen die Charakteristik der betreffenden Gebilde als Kerne mit Nucleolis nur noch vollständiger; sie entsprechen durchaus denjenigen Erscheinungen, welche sehr heranwachsende, zu bedeutendem Volumen gelangende Zellkerne, wenigstens in thierischen Organismen, sehr häufig zeigen, und ich glaube nicht, dass irgend ein erfahrener Zoo-Histologe, der sich das Aussehen vergegenwärtigt, welches in vielen Fällen die Kerne reifer thierischer Eier, welches die Kerne vieler Drüsenzellen der Insectenlarven, welches die Kerne mancher Ganglienzellen darbieten, zögern wird mir beizustimmen.

Für's Erste sind die sogenannten Kerne Strasburger's so charakteristische Nucleoli wie nur möglich. Letztere sind zunächst in kleinen Zellkernen immer dunkle solide Kügelchen im Centrum des hellen Kernraumes, wachsend aber machen sie genau die von Strasburger seinen Kernen zugeschriebenen Metamorphosen durch. In allen zu bedeutender Grösse heranwachsenden Kernen thierischer Zellen nämlich stellen sie sich genau so dar, wie jene von Strasburger als Kerne angesehenen Körper, nämlich als relativ dunkle, aus einer festweichen, gleichsam plastischen Masse bestehende, häufig unregelmässig zipflig geformte, einige Vacuolen in sich entwickelnde Körper. Und während die Nucleoli anfangs immer und oft lange Zeit hindurch als dunkle Körper in einem hellen Hohlraume schweben, zeigen sich nach übereinstimmenden Beobachtungen alle jungen, eben entstandenen Kerne als helle Körper in dunklerer protoplasmatischer Umgebung.

Das Gesamtgebilde aber, welches Strasburger als Zelle bezeichnet, kann meines Erachtens gerade deshalb keine Zelle sein, weil es von vorn herein als ein Bläschen sich zu erkennen giebt. Ein durch freie Neubildung entstandener Elementarorganismus ist ja sonst nirgends von vorn herein ein Hohlbläschen, sondern anfangs immer ein einfacher Protoplasmakörper. Dieses Hauptresultat der neueren Reform der Zellenlehre dürfte wohl nicht bloß für die thierischen Organismen gelten. In diesen freilich entwickeln sich überhaupt fast nie eigentliche Zellhöhlen, selbst dann nicht, wenn eine Zellmembran an der Peripherie des Protoplasma sich differenzirt hat¹⁾. Wenn nun hingegen in gereiften Pflanzenzellen die Zell-

¹⁾ Gewisse, namentlich aus rapiden Zelltheilungen hervorgegangene junge Zellen des thierischen Körpers sind allerdings, formal betrachtet, oftmals wirkliche Bläschen, nämlich dann, wenn der bläschenförmige Kern relativ sehr

höhle eine sehr gewöhnliche Erscheinung ist, und bei der Theilung häufig auch nicht verloren geht, sondern in die Tochterzellen mit hinüber genommen wird, so ist es doch wohl für die meisten Fälle der sogenannten freien Zellbildung wesentlich anders, und sind z. B. alle auf solchem Wege in eclatanter Weise entstehenden Schwärmzellen oder Zoosporen der Kryptogamen nackte, durch und durch protoplasmatische Körper, welche erst zur Zeit der Keimung eine Membran ansetzen und nachträglich durch verschmelzende Vacuolen im Innern eine Höhlung entwickeln. Wohl aber erweisen sich andererseits alle Zellkerne sehr frühzeitig als dünnwandige Bläschen mit einem hellen Inhalte. Ich kann mich hier, wenn ich den Vorwurf einer *petitio principii* vermeiden will, nicht vorzugsweise auf meine Ergebnisse berufen, nach welchen sogar in dem oben angegebenen Sinne die Höhle des Kerns das Primäre an ihm ist. Aber ganz abgesehen von diesem Punkte ist doch nach vielseitigen übereinstimmenden Beobachtungen über die ersten Embryonal-Processes in thierischen Eiern das gewiss, dass die Zellkerne sehr kurze Zeit nach ihrer Entstehung als zartwandige Bläschen mit einem hellen Inhalte sich erweisen¹⁾, und weiterhin das, dass alle Kerne lebenskräftiger Zellen solche Bläschen sind.

Nun scheint aber vielleicht der Auffassung Strasburger's eine andere Thatsache zu Hilfe zu kommen, nämlich die radiären, zum Theil netzförmigen Stränge einer blassen weichen Substanz, welche von der Wand der in Rede stehenden Bläschen zu ihrem Innenkörper hinziehen. Strasburger sieht die Substanz dieser Stränge für Protoplasma an, und es läge somit hier dasselbe Verhältniss vor, welches so viele pflanzliche Zellen auszeichnet, nämlich eine strang- oder netzförmige Ausbreitung des Protoplasma, welche die Wand-schicht mit dem Kerne in Verbindung setzt. Wenn nun aber auch diese Aehnlichkeit mehr als eine äusserliche sein sollte, so kann sie

gross und nur von einer schmalen Protoplasmasehicht umhüllt ist, welche den Zellenleib darstellt. Wesentlich ist aber dabei, dass die innere Höhlung nicht eine Zelhöhle, sondern die Kernhöhle, d. h. nicht eine zwischen der Oberfläche des Kernes und der Zellperipherie sich ausbreitende, sondern eine im Kernraume gelegene Höhle ist, und dass ein etwaiger Innenkörper in dieser Höhle nicht ein Zellkern, sondern ein Nucleolus ist. Dass dem so ist, lehrt sowohl die Vorgeschichte wie die weitere Entwicklung solcher Zellen.

1) Einzelne, scheinbar widersprechende Beobachtungen, wie diejenigen, welche jüngst Schwalbe (Bem. über die Kerne der Ganglienzellen, Jen. Ztschr. f. Med. u. Naturw. 1875 S. 25) über gewisse Nervenzellen der Retina geborener Kälber veröffentlicht hat, dürften mit der Zeit sich besser einreihen, als es zunächst scheinen mag.

doch keinesfalls gegen die Deutung der fraglichen Bläschen als Kerne entscheidend sein. Denn mancherlei unzweifelhafte Zellkerne thierischer Organismen bieten genau dieselben Erscheinungen dar, und besonders deutlich solche, welche, wie die hier besprochenen, zu relativ bedeutender Grösse gedeihen, nur dass man natürlich sagen muss: die Stränge gehen von der Kernwandung zum Nucleolus. Hier stehen in erster Linie die Keimbläschen mancher thierischer Eier, d. h. wie ihre Bildungsgeschichte lehrt, die Kerne der Eizellen. Ich verweise in dieser Beziehung beispielsweise auf die Beschreibung und die Abbildungen, welche Flemming¹⁾ von dem reifen Keimbläschen der *Anodonta*, ferner auf diejenigen, welche O. Hertwig²⁾ über dasjenige eines Seeigels, *Toxopneustes lividus*, geliefert hat. Aber auch andere Zellen zeigen Aehnliches, wie denn z. B. neuerdings Schwalbe³⁾ Entwicklungsstadien gewisser Nervenzellen beschreibt, in welchen er an ihren Kernen ganz Entsprechendes beobachtet hat. Ich bin freilich für unsere Fälle nicht der Meinung, dass die erwähnten Stränge von derselben Substanz sind, wie Nucleolus und Kernmembran und mit diesen in innigem continuirlichen Zusammenhange stehen, so dass der Kern zeitweise oder, wie einige Autoren meinen, immer nur eine schwammförmig durchbrochene Protoplasma-Masse wäre. Vielmehr habe ich reichlich Gründe anzunehmen, dass jene Stränge aus einem von der Nucleolarsubstanz verschiedenen Stoffe bestehen, nämlich demselben, welcher sich in anderen Kernen in Form discreter Kügelchen, der von mir sogenannten Zwischenkügelchen zeigt. Dies ist jedoch eine Frage, welche hier nicht entschieden zu werden braucht und sich am Wenigsten an Alkohol-Präparaten entscheiden lässt, wie sie Strasburger benützt hat. Jedenfalls bieten unzweifelhafte Zellkerne, und namentlich, wenn mit Reagentien behandelt, oftmals so genau dieselben Bilder, wie die Bläschen in den erwähnten Figuren der Taf. V, dass daraus eine Homologie, nicht aber eine wesentliche Verschiedenheit hervorgeht.

Ich frage aber weiter: Wenn die Wandung eines jeden dieser Bläschen die Hantschicht einer Zelle wäre, wie liesse sich dann die weitere Entwicklung zur Herstellung des Endosperm-Gewebes erklären? Um jene Membranen herum liegt ja noch überall das Protoplasma der Mutterzelle, und wenn sich auch die Bläschen durch ihre

1) Entwicklung der Najaden, Sitz.-Ber. der Wiener Akad. d. W. Bd. LXXI., Taf. I., Fig. 17 und 18.

2) l. c. Tafel X., Fig. 1.

3) l. c.

Vergrößerung sehr einander nähern, so geschieht dies doch nicht bis zur Berührung; es bleibt immer noch zwischen ihnen protoplasmatische Grundsubstanz übrig, und in der Mitte der letzteren scheidet sich schliesslich die Cellulose-Schicht aus. Man müsste also annehmen, dass sich hier noch Protoplasma von aussen an die Hautschicht anlegt, und dass die Cellulose-Membran in einer gewissen Entfernung von der Hautschicht entsteht. Das dürfte kaum mit allem sonst Bekannten und auch nicht mit den von Strasburger selbst über die Hautschicht entwickelten Vorstellungen in Einklang zu bringen sein.

Nach alle dem muss ich also diese Zellen Strasburger's für Kerne und ihre Innenkörper für Nucleoli halten.

Wenn man aber eine solche Umdeutung pflanzlicher Beobachtungen von Seiten eines Nicht-Botanikers für allzu kühn erachten sollte, so bin ich in diesem Falle in der glücklichen Lage, auf phytologischer Seite, wenigstens für die ersten der hier besprochenen Stadien, einen Genossen meiner Auffassungen vorzufinden, und zwar in keinem Geringeren als in Hofmeister, welcher denselben Gegenstand untersucht hat und zu folgendem Resultate gelangt ist: „In dem Protoplasma des Embryosacks treten freie Zellkerne in Anzahl auf. Bei ihrem ersten Sichtbarwerden sind die Kerne der Endospermzellen bläschenähnliche Gebilde, ohne feste Bildungen im Innern. Ihre Grösse übertrifft erheblich diejenige der später in ihnen entstehenden Kernkörperchen. Um jeden Zellkern häuft sich ein Ballen dichteren Protoplasma's, dessen Peripherie die Beschaffenheit einer Hautschicht besitzt, und der so eine Primordialzelle darstellt.“ (Lehre v. d. Pfl.-Z. S. 116.) Diese ältere Auffassung Hofmeister's halte ich nun gegenüber derjenigen Strasburger's entschieden für die richtigere. Sie stimmt ganz zu dem, was ich bei der Kernneubildung im thierischen und zwar im lebendigen Protoplasma zum Theil unter meinen Augen geschehen sah.

Hieran ist noch eine andere Bemerkung anzuknüpfen. Strasburger kommt zu dem Schlusse, dass Zelle und Kern gleichzeitig entstehen. Das würde nun jetzt so umzudeuten sein, dass der Kern vom ersten Anfange an einen Nucleolus zeigt. Allein auch das könnte ich nicht für erwiesen betrachten, am Wenigsten als allgemeines Gesetz gelten lassen. Nach meinen Erfahrungen auf zoologischem Gebiete sind eben neugebildete Kerne anfangs immer enucleolär, d. h. sie zeigen kein Kernkörperchen, und dieses bildet sich erst nachträglich in ihnen. Dass aber das Nämliche auch bei Pflanzen wieder zu finden sein dürfte, dafür bietet die oben citirte Beob-

achtung Hofmeisters einen Anhalt. Es wird die Annahme erlaubt sein, dass diejenigen Bilder, welche Strasburger als die frühesten gefunden und in seinen Figuren 5 und 6 der Tafel V dargestellt hat, nicht wirklich den jüngsten Zuständen, wenigstens im lebendigen Zustande des Objects entsprechen, sei es, dass er das jüngste Stadium überhaupt nicht getroffen hat, oder dass der von ihm angewandte Alkohol diejenigen Niederschläge oder Verdichtungen künstlich beschleunigt hat, welche im lebendigen Zustande langsamer zur Herstellung eines Nucleolus und einer Kernmembran führen.

Danach aber würde sich die wirkliche Entwicklung des Endosperm-Gewebes von *Phascolus* folgendermassen gestalten: In dem schaumigen Protoplasma der Mutterzelle entstehen an zerstreuten Punkten durch freie Neubildung Zellkerne. Diese haben anfangs das Ansehen einfacher Vacuolen. Nach Kurzem aber concentrirt sich in ihrem Mittelpunkte ein Nucleolus, während zugleich die Grenzschicht des Protoplasma zu einer Kernmembran sich verdichtet. Die jetzt bläschenförmigen Kerne wachsen dann allmählich zu sehr bedeutender Grösse heran, auf Kosten des umgebenden Protoplasma, welches so als eine immer weniger voluminöse und wegen überwiegender Abgabe von Flüssigkeit an die Kerne als eine mehr und mehr verdichtete Zwischensubstanz der Kerne erscheint. Wegen letzteren Umstandes erfahren die kugligen Bläschen an denjenigen Punkten, wo sie einander am nächsten kommen, einen grösseren Widerstand und wachsen deshalb von einem gewissen Zeitpunkte an nicht mehr gleichmässig nach allen Seiten, sondern stärker in die massigeren Parteen der Grundsubstanz hinein, d. h. sie werden mehr polyedrisch mit abgerundeten Kanten und Ecken. Hierdurch wird die protoplasmatische Grundsubstanz auf plattenförmige, winklig an einander stossende Reste reducirt (Strasb. Fig. 16). In der Mittelebene jeder solchen Platte wird eine Celluloseschicht ausgeschieden. Indem diese Cellulose-Wände natürlich winklig an einander stossen, formiren sie ein vollendetes Zellgewebe, grenzen um jeden der colossalen Kerne einen schmalen Protoplasma-Mantel als Zellenleib ab und individualisiren so den lebendigen Inhalt einer jeden der Kammern zu einem Elementarorganismus. Diese Zellen haben zwar eine jede im Innern eine grosse Höhle, aber letztere ist nicht eine Zellhöhle, sondern die Kern-Höhle. Wenn eine Zellhöhle sich später bilden sollte, so kann sie nur dadurch entstehen, dass der Kern, sei es durch zurückbleibendes Wachstum relativ oder vielleicht auch absolut wieder kleiner wird, während das ihn umgebende Protoplasma von verschmelzenden Vacuolen durchbrochen wird. Einen solchen

Zustand stellt die Figur 17 dar. Indessen sind das wohl durch Theilung aus denen der Fig. 16 entstandene Tochterzellen; denn sie erscheinen bei derselben Vergrößerung viel kleiner. Jedenfalls ist ihr Bau so sehr von jenen verschieden, dass sie nicht unmittelbar, sondern nur durch eine Reihe von Zwischenstufen aus ihnen abgeleitet werden können.

Wenn ich aber in Voranstehendem Strasburger eine Verwechslung von Nucleolis mit Zellkernen zugemuthet habe, so will ich doch nicht verfehlen hinzuzufügen, dass ganz ähnliche Schwankungen des Urtheils in entsprechenden Fällen öfters, sowohl auf phyto- wie auf zoologischem Gebiete vorkommen. Dass die Klärung über diese Dinge eben noch nicht vollendet ist, mag noch aus dem folgenden Beispiele hervorgehen.

Vor mehr als zwanzig Jahren hatte ich in einer Untersuchung über *Amoeben*¹⁾ nachgewiesen, dass in vielen Species dieser Protisten jedes Individuum einen Kern besitzt, welcher einem voll entwickelten Zellkerne gänzlich ähnlich und homolog ist. Ich hatte dabei besonders darauf aufmerksam gemacht, dass der kuglige, dunkle, solide, oder höchstens mit einer oder ein Paar inneren Vacuolen ausgestattete Körper, welcher bei der Auffindung der Kerne zuerst in die Augen fällt, nicht der Kern selbst ist, sondern der Nucleolus, dass dieser letztere immer in einem Bläschen mit übrigens hellem Inhalte, dem wirklichen Kerne, eingeschlossen ist, und dass je nach der relativen Grösse des Nucleolus der lichte Zwischenraum zwischen diesem und der Bläschenwandung schmal oder auch sehr breit erscheinen kann. Es war mir gelungen, diese bläschenförmigen Kerne mit ihrem Nucleolus in vielen Fällen aufs Klarste zur Anschauung zu bringen, ja sogar in einzelnen Fällen sie durch Austreiben aus dem Amoebenkörper zu isoliren und in abgestorbenen Exemplaren sie auf natürlichem Wege isolirt zu finden, so dass die vollständige Gleichheit mit vollentwickelten Zellkernen in meinen Präparaten und Abbildungen klar zu Tage lag. Seitdem ist nun, gegenüber einzelnen sehr heftigen Anfechtungen jener Identificirung²⁾ im Allgemeinen zwar angenommen, dass die eigentlichen Amoeben einen Kern besitzen, welcher einem Zellkern homolog ist; indessen ist doch die besondere Charakterisirung und Unterscheidung, welche ich eben erwähnt habe, kaum beachtet und noch weniger ausdrücklich anerkannt worden. Noch in jüngster Zeit glaubte ein in Rhizopoden-Studien besonders erfahrener Forscher,

1) Auerbach: Ueber d. Einzelligkeit d. Amoeben. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

2) z. B. seitens Claparède und Lachmann. Et. s. les Infusoires. S. 429.

F. E. Schulze¹⁾, bei einer Untersuchung über eine neue Amoeben-Gattung, *Mastigamoeba aspera*, in Angelegenheit des Kerns sich die Frage vorlegen zu müssen, ob der dunkle, in einem helleren Hofraume gelégene protoplasmatische Innenkörper als Kern oder als Nucleolus zu betrachten sei. Er neigt allerdings zu letzterer Ansicht und bezeichnet in nächst verwandten Gattungen denselben Körper immer ohne Weiteres als Nucleolus, das Gesamtgebilde aber mit Einschluss des hellen Hofes als Kern. So wird in dieser Angelegenheit diejenige Ansicht, welche ich schon vor langer Zeit klar bewiesen zu haben meinte, wenn auch nach einigem Zögern, allmählich mehr und mehr anerkannt, und auch in anderen Fällen wird sich die richtige Unterscheidung zwischen Nucleolus und Kern noch durchzuarbeiten haben. Uebrigens habe ich die Freude, in den erwähnten Beobachtungen Schulze's noch für einen anderen Theil meiner von Strasburger angegriffenen Ansichten Bestätigung anzutreffen. In diesen sehr niedrig stehenden Amoeben-Gattungen sind nämlich nach Schulze's Darstellung die hellen Kernräume nicht von besonderen Membranen eingefasst, stellen also, wenigstens zeitweise, nur vacuolenähnliche Räume im Protoplasma dar, eine Unterstützung für meine bezüglichen Annahmen, wie ich sie nicht besser wünschen kann. —

Indem ich nun zu der zweiten hier in Frage kommenden Untersuchung übergehe, nämlich derjenigen über die erste Zellbildung im befruchteten Ei von *Ephedra altissima*, so muss ich gestehen, dass ich mich dieser gegenüber nicht ganz so im Klaren befinde, wie bei der erst besprochenen. Die von Strasburger hier gelieferten Bilder bieten zwar, namentlich in den mittleren Stadien, sehr viel Aehnlichkeit mit denjenigen von *Phaseolus*, so dass man vielleicht mit Recht geneigt sein kann, sie ganz eben so zu beurtheilen, wie dort, nur mit dem Unterschiede, dass bei *Ephedra* nicht das ganze Mutter-Plasma in der Bildung der jungen Zellen morphologisch aufgehen, sondern zum Theil als eine Inter-cellularsubstanz zurückbleiben würde, welche erst nachträglich allmählich schwinden müsste. Dennoch wage ich es nicht, auf diesen Fall ohne Weiteres dieselbe Deutung anzuwenden, die ich für den vorigen vertheidigte. Erstens nämlich sind die über *Ephedra* vorliegenden Abbildungen nicht ganz so klar wie diejenigen über *Phaseolus*, ein Umstand, der vermuthlich nur durch eine etwas verschiedenartige Einwirkung des Alkohols auf die beiderlei Objecte

¹⁾ Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI., S. 583 (1875).

bedingt ist. Zweitens aber bietet das Verhalten in den späteren Stadien, wie es im Texte geschildert wird, eine Schwierigkeit. Danach nämlich bildet sich unmittelbar an der Grenze der noch kugligen und noch weit von einander abstehenden Blasen je eine Cellulosehaut. Wenn nun diese Bläschen Kerne sein sollten, so wäre die Hilfsannahme nöthig, dass trotz des anderen Anscheines dennoch eine, wenn auch sehr schmale Protoplasma-Schicht zwischen der Cellulosehaut und der Oberfläche des Kernraumes eingeschlossen wird, welche nachträglich durch Stoffaufnahme von aussen in die Dicke wächst, eine Annahme, welche mir um so mehr zulässig erscheint, als nach meiner Ansicht die Kernmembran selbst überall nur eine mehr oder weniger differenzirte und nach aussen hin zuweilen gar nicht scharf abgeschiedene Grenzschicht des Protoplasma ist. Indessen mag das dahingestellt bleiben, und will ich mich für eine Weile in so weit der Auffassung Strasburgers anschliessen, dass ich dasjenige, was er an diesen Objecten für Zellen und was er für die Kerne dieser Zellen hält, eben so ansehe. Auch dann aber kann ich seine Schlussfolgerung in Betreff des Processes der Kernbildung nicht anerkennen, sondern muss aus seinen Figuren eine andere Vorstellung ableiten. Er hält die in seiner Fig. 7 hervortretenden dunklen runden Flecke für die Anlagen der Kerne, welche nachträglich sich aushöhlen. Allein wenn ich mir diese Fig. 7 genau ansehe, so finde ich, dass in jeder dieser dunkeln Kugeln im Centrum schon ein sehr kleines Bläschen steckt, welches sogar von einem besonderen Grenz-Schatten eingefasst ist, und wenn ich dann die Fig. 8 betrachte und nachsehe, was in dieser letzteren von dem Autor als Kern bezeichnet wird, so zeigt sich, dass dieser Kern nicht dem dunklen Fleck der Fig. 7 sondern dem kleinen centralen Bläschen in diesem Fleck entspricht, dass auch in Fig. 8 der bläschenförmige Kern von einem breiten schattigen Hofe umgeben ist, dass also in der Zwischenzeit nichts geschehen ist, als ein ziemlich gleichmässiges Wachsthum aller Bestandtheile der fraglichen Gebilde. Strasburger hat allerdings für die dunklen Höfe um die Kerne seiner Fig. 8 eine andere Erklärung in Bereitschaft. Er sagt: „Inzwischen ist die helle Zone um die Kernanlage immer mehr gewachsen, und es lässt sich meist in derselben eine Sonderung verfolgen, so zwar, dass diese Zone um die Kernanlage dichter, in gewisser Entfernung weniger dicht wird.“ Das erscheint mir als eine willkürliche und unnöthige Hilshypothese. Da die Entwicklung nicht direct und continüirlich verfolgt werden konnte, sondern nur getrennte Stadien in Alkohol-Präparaten untersucht wurden, so sind wir auf eine unbefangene und möglichst

einfache Vergleichung seiner Präparate angewiesen. Eine solche nun lässt das Bild der Figur 8 als eine einfache Wachstumsvergrößerung derjenigen Verhältnisse erscheinen, welche schon in Fig. 7 enthalten sind. Danach aber sind die Kerne des frühen Stadiums der Fig. 7 schon Hohlgebilde, und was die Hauptsache ist, die dunklen Kugeln, welche Strasburger für die Anlage der Kerne hält, werden bei der Bildung der Kerne nicht aufgebraucht, sie stellen vielmehr den protoplasmatischen Mutterboden dar, in dessen Innerem ein kleiner Kern von vorn herein als ein Hohlgebilde differenzirt wird; und es ist kein Grund vorhanden, zu vermuthen, dass dies in anderer Weise geschehe, als in solchen günstigeren Fällen, wo der Process direct zu beobachten ist. Es würde also, falls die eben entwickelte Auffassung der Sache angemessen wäre, Strasburger bei *Ephedra* in entgegengesetzter Richtung von der wahren Deutung abgewichen sein, als bei *Phaseolus*. Während er bei letzterem *partem pro toto*, nämlich den Nucleolus für den Kern und den Kern für eine Zelle nahm, würde er bei *Ephedra* als Kern angesehen haben, was mehr als dieser ist, nämlich einen Protoplasmabezirk mit einem in dessen Innerem entstehenden Kerne.

Ich muss indessen nochmals betonen, dass ich auf die zuletzt dargelegte Deutung für diesen speciellen Fall nicht in positivem Sinne Werth lege. Ich habe sie hauptsächlich vorgebracht, um damit im Allgemeinen auf einen Fehler hinzuweisen, welcher bei solchen Untersuchungen leicht begangen werden kann. Ein sich neubildender Kern differenzirt sich ja immer aus dem Protoplasma. Zuweilen nun ist die Stelle seiner Entstehung durch nichts von dem übrigen Protoplasma der Zelle zu unterscheiden. Wenn aber der grössere Theil des Zellplasma entweder sehr schaumig oder sehr körnig, oder durch innere Structuren für spezielle Zwecke differenzirt ist, so kommt es vor, dass an der Stelle, wo der Kern entstehen soll, vorher eine entweder verdichtete oder vergleichsweise homogene Quantität Protoplasma's angesammelt ist, welche sich von der Umgebung auffällig abhebt, und dasselbe ist der Fall, wenn der Kernneubildung unmittelbar eine Karyolyse vorangegangen ist. In solchen Fällen kann dieses besonders hervortretende Protoplasma, welches gleichsam die Matrix für den zu bildenden Kern ist, sehr leicht für diesen selbst genommen werden. Das ist in der That hüben wie drüben mehrfach geschehen, und ich werde denselben Kampf, wie hier, auch auf zoologischem Gebiete noch weiter auszufechten haben.

Jedenfalls dürften die obigen Erörterungen gezeigt haben, dass
Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Band II. Heft I. 2

die Pfeiler, auf welche Strasburger seine Ansicht von der Neubildung der Zellkerne gestützt hat, nicht so fest gefügt sind, wie er wohl glaubte, indem er im Schlussworte seiner Schrift sagte: „Gegen die Behauptung Auerbachs, dass die Zellkerne Tropfen seien, wendet sich unsere ganze Erfahrung,“ und in diesem Gefühle der Sicherheit annehmen zu dürfen glaubte, ich hätte „in den Kernen sich bildende Vacuolen jedenfalls für die Kerne selbst gehalten.“ Seine Erfahrungen lassen eben andere Auffassungen zu, welche ich hier der Prüfung der Botaniker vorzulegen mir erlaubt habe.

Wenn sich übrigens an die eben erwähnten Sätze noch eine andere Kritik meiner Ansicht anschliesst, mit den Worten: „Wir haben die Gestalt der Kerne als den Ausdruck in ihrem Innern wirkender Kräfte kennen gelernt. Sind doch die Zellkerne nicht einmal stets kugelförmig, vielmehr zeigen sie oft andere Gestalten, die dann meist in Beziehung zu der Gestalt ihrer Zelle stehen. Auf Oberflächenspannung also kann ihre Form nicht beruhen, sonst müssten sie ja immer kugelförmig sein,“ so wird dagegen wohl die Bemerkung genügen, dass auch in jedem Flüssigkeitstropfen innere Kräfte wirken, nämlich seine innere Cohäsion, dass gleichwohl jeder Tropfen unter der Einwirkung äusserer Kräfte, wie der Schwere oder des ungleichen Widerstandes umgebender Körper, in mannigfacher Weise von der Kugelgestalt abweichen kann, und dass aus dem letzteren Grunde in der That die Vacuolen im Protoplasma sehr häufig nicht kugelförmig, sondern auch abgeplattet, eiförmig, spindelförmig oder selbst etwas polyedrisch gestaltet erscheinen.

Strasburger hat indessen für seine und gegen meine Ansichten noch andere Gründe, welche er an der eben erwähnten Stelle in die Worte zusammenfasst: „Auch könnten die Strukturverhältnisse und die complicirten Vorgänge, die wir an den in Theilung begriffenen Kernen beobachtet, unmöglich in einer Flüssigkeit auftreten.“ Hiermit sind diejenigen auch von Tschistiakoff und Bütschli beobachteten Erscheinungen gemeint, auf welche ich Eingangs dieser Blätter hindeutete. Dass nun diese Erscheinungen in einer Flüssigkeit auftreten könnten, muss ich selbst für unwahrscheinlich halten. Indessen wird es sich andererseits noch fragen, ob denn das Object, an dem sie vorkommen, auch wirklich einfach der Zellkern ist. Die Antwort auf diese Frage fällt in den zweiten Theil meiner Entgegnungen und wird in dem Folgenden enthalten sein.

Ich muss nämlich jetzt zu den Erscheinungen bei der Zelltheilung übergehen.

Bei jeder Zelltheilung verdoppelt sich bekanntlich auch der Zellkern, und es frägt sich, auf welche Weise dies geschieht. In dieser Beziehung habe ich im zweiten Theil meiner Org. Studien zunächst eine besondere Art der Kernvermehrung beschrieben, welche meiner Auffassung nach im Wesentlichen auf denselben Vorgang hinausläuft, den zuerst, und zwar vor langer Zeit, Reichert in einer Beobachtung über Eifurchung angenommen hatte, ohne damit Anklang zu finden, und welchen dann Hofmeister für pflanzliche Zellen begründete, nämlich auf eine Auflösung des alten Kerns und Neubildung junger Kerne, ein Process, welcher indessen nach meinen Ermittlungen unter sehr eigenthümlichen, sowohl an sich merkwürdigen, wie auch meines Erachtens über die Hauptfragen einige Aufschlüsse liefernden Erscheinungen verläuft. Wegen des Genaueren muss ich auf meine genannte Schrift¹⁾ und demnächst zu publicirende weitere Mittheilungen verweisen. Hier seien nur in Kürze folgende Hauptpunkte meiner Ergebnisse hervorgehoben, welche in Folgendem bestehen. Bei Beginn des Processes geht zunächst die Kernmembran, wenn eine solche überhaupt vorhanden war, durch Erweichung und Rückbildung in gewöhnliches Protoplasma verloren, und zugleich lösen sich im Innern die Nucleoli auf, so dass dann der Kern nur durch eine mit einem hellen Saft gefüllte Höhle des Protoplasma dargestellt ist. Durch Contractionen des letzteren wird die Höhle spindelförmig. An den Spitzen dieser Spindel beginnt dann der Kernsaft in die Umgebung zu diffundiren und zwar in der Art, dass er in schmalen, divergirenden Bahnen intermoleculär in das Protoplasma eindringt, alle Körnchen des letzteren auf seinen Bahnen verdrängend, welche hierdurch als helle Strahlen hervorleuchten und übrigens an ihrer Basis zu einem rundlichen hellen Felde verschmelzen. In der Mittelgegend des Kerns geschieht die Vermischung des Kernsafts mit dem Zellplasma vorzugsweise in der Art, dass das letztere von allen Seiten unter Aufsaugung des Kernsafts, gleichsam quellend, in die Kernhöhle eindringt, bis diese ganz davon erfüllt, und damit der letzte Rest des Kerns verschwunden ist. Indem dieser

1) Organol. Studien, 2tes Heft.

Mitteltheil mit den beiden vorher erwähnten Sonnen in Zusammenhang steht, bilden diese Theile zusammen eine helle, homogene, hantelförmige, an ihren Köpfen mit Strahlen besetzte Figur, deren Mittelstiel anfangs spindelförmig ist, später unter fortschreitender Streckung cylindrisch wird, die von mir wegen der Art ihrer Entstehung sogenannte karyolytische Figur. Bald nach ihrer Herstellung beginnt die Zelltheilung durch eine vom Rande der Zelle her senkrecht auf den Stiel der Figur vordringende Einschnürung des Protoplasma. Während dies aber geschieht, entstehen durch Neubildung die beiden jungen Kerne und zwar so, dass an zwei, nach meinen Erfahrungen immer im Stiel der Figur nahe dem Centrum der Zelle gelegenen Punkten, je eine mit Kernsaft sich füllende Vacuole im hellen Protoplasma auftaucht. Diese rückt dann, lavinenartig wachsend, in das Centrum der Tochterzelle vor, verharret in dieser Form oft lange, bekommt aber, in nicht ganz niedrig stehenden Organismen, nachträglich durch inneren Niedererschlag einen oder einige Nucleoli, eventuell auch nachträglich durch Verdichtung einer Grenzschicht des Protoplasma eine eigene Wandung, und damit ist der Zellkern in optima forma hergestellt. Wegen der in dieser Reihe von Vorgängen auf einander folgenden Kernauflösung und Kerneubildung habe ich diese Art der Kernvermehrung die palingenetische genannt.

Diesen Ergebnissen gegenüber sagt nun Strasburger auf S. 181 seiner Schrift: „Etwas der palingenetischen Kernvermehrung Aehnliches haben wir im Pflanzenreiche nicht aufzuweisen.“ Ich muss nun bekennen, dass es mir schwer verständlich ist, wie der Verfasser gegen den Schluss seines Werkes einen solchen Ausspruch thun konnte, da derselbe, auch abgesehen von meinen Ergebnissen an thierischen Eiern, nicht bloß den Erfahrungen von Hofmeister und Sachs an Pflanzen, sondern sogar den eigenen Beobachtungen Strasburger's, die im speciellen Theile derselben Schrift niedergelegt sind, offenbar widerspricht. So erzählt er selbst auf S. 20 von dem befruchteten Ei von *Picea vulg.* Folgendes: „Als bald beginnt aber der Zellkern des Eies zu schwin-
den, wobei seine Masse sich in der Substanz des Eies
vertheilt. Bei schwacher Vergrößerung sieht man ihn dann hin
und wieder als etwas helleren, mehr oder weniger elliptischen Fleck
mit dunkler Umgrenzung, der wohl der Hälfte des ganzen Eies an

„Grösse gleich kommen kann. Auf Längsschnitten des Eies „habe ich auf solchen Entwicklungszuständen oft die „Zellkernmasse radial im Ei vertheilt gesehen.“ Strasburger ist also in diesem Falle zunächst in Betreff der Karyolyse zu ganz derselben Anschauung gelangt, welche in meiner von ihm kritisirten Schrift entwickelt und begründet ist, und wenn man seine zugehörige Fig. 19 der Tafel II. ansieht, so findet man eine Zeichnung, welche so sehr meiner karyolytischen Figur, wie ich sie an Nematodeneiern und seitdem auch anderweitig beobachtete, entspricht, wie man es bei wesentlicher Identität des Processes nur irgend wünschen und erwarten kann. Wenn man nun den alten Kern hat „schwinden“ und sich weithin „vertheilen“ sehen und dann in einem späteren Stadium zwei oder mehrere neue Kerne findet, so kann man doch kaum annehmen, dass die letzteren durch Theilung des ersteren, im morphologischen Sinne genommen, sondern wohl nur, dass sie durch neue Ansammlungen, d. h. durch Neubildung, entstanden sind, womit schon dem Begriffe der palingenetischen Kernvermehrung entsprechen ist. Und wenn man überdies die frappante Aehnlichkeit der karyolytischen Figuren in Betracht zieht, wird man kaum zweifeln können, dass in allen diesen Fällen auch der Neubildungsprocess der jungen Kerne in der gleichen Weise vor sich geht, und zwar so, wie er an günstigen Objecten direct *in continuo* zu verfolgen ist.

Im Grunde genommen ergiebt sich übrigens das Nämliche auch aus allen anderen Beobachtungen Strasburger's über Zelltheilung, wenn man sie unbefangen prüft und sich namentlich nicht durch die ganz unmotivirte Deutung des bewussten spindelförmigen, längsgestreiften Wesens als Zellkern irre führen lässt, einer Erscheinung, auf welche ich bald zurückkomme. Wenn ich z. B. seine *Spirogyra* betreffenden Figuren 1—5 der Taf. III. betrachte, so entnehme ich daraus, dass das Zellprotoplasma, längs der Suspensionsfäden hingleitend, sich in grösserer Menge um den Kern angehäuft und dass in diesem Protoplasma der Kern sich aufgelöst hat. Und wenn ich dann weiter erfahre, dass nach einer tonnen- oder spindelförmigen Umgestaltung dieser Masse, an den Polen derselben zwei neue Kerne auftreten, während der Mitteltheil gar nicht zur Kernbildung verbraucht wird, so schliesse ich daraus, dass die beiden jungen Kerne sich aus jener gemischten Masse differenzirt, d. h. neu gebildet haben.

Was hat es nun aber mit jenem, anfangs spindelförmigen, dann tonnen- und weiterhin walzen- oder bandförmigen, immer aber fein meridional- oder längsgestreiften und mit dichterem, allmählich sich verschiebenden Querzonen versehenen Wesen auf sich, welches

Tschistiakoff, Bütschli, Strasburger und neuestens auch O. Hertwig¹⁾ und Mayzel²⁾ beschrieben haben?

Hier muss ich nun vor Allem auf Grund meiner Studien über diese Sache hervorheben, dass in den bezüglichen Darstellungen zweierlei mit einander verschmolzen erscheint, was auseinander gehalten werden sollte. Ein Theil der beschriebenen meridionalen Linien nämlich, besonders der an thierischen Eiern zu beobachtenden, bezieht sich nur auf Reihen dunkler, dem Zellprotoplasma eingebetteter Körnchen, welche an der Oberfläche der Spindel liegen und dem Bereiche der strahligen Ausbreitung der karyolytischen Figur angehören. In manchen Eiern nämlich, z. B. auch denen von *Phal-lusia*, verlaufen die innersten, d. h. der Achse der Figur nächsten Strahlen in nach innen concaven Bogenlinien, welche von einem Pole der Figur bis zum andern reichen, und die in den Zwischenräumen dieser Strahlen reihenförmig dicht bei einander gelagerten Dotterkügelchen können bei schwächerer Vergrößerung oder nach Anwendung zusammenziehender Reagentien wohl auch als continuirliche meridionale Linien erscheinen.

Allein nach Abzug dieses in einzelnen Fällen zu berücksichtigenden Verhaltens bleibt immer noch in der Hauptsache ein die centrale Tiefe des Objects einnehmender, sehr beachtenswerther Complex von Erscheinungen übrig, welcher in den Darstellungen der oben genannten Autoren entsprechend geschildert ist. Von der Richtigkeit dieser Befunde habe ich mich in den letzten Monaten selbst überzeugt, und zwar zuerst an pflanzlichen Präparaten, welche mir Herr Prof. Strasburger theils persönlich demonstrirte, theils zur Untersuchung übersandte, womit er mich sehr zu Danke verpflichtet hat. Denn die Sache ist in der That sehr merkwürdig und für unseren Einblick in die inneren Vorgänge des Zellenlebens gewiss von Belang. So gewiss aber diese Erscheinungen thatsächlich und wichtig sind, so kann ich ihnen doch nicht dieselbe Bedeutung zuschreiben, wie die genannten Forscher. Mir erscheinen sie in einem andern Lichte und zwar nicht im Widerspruch mit meinen bisherigen Anschauungen. In dieser Beziehung sei es mir gestattet, meine Ansichten hier für diesmal in derselben allgemeinen Form und mit ungefähr denselben Worten auszusprechen, mit welchen ich sie jüngst einem andern Leserkreise in einer vorläufigen Mittheilung darlegte³⁾:

1) Zur Kenntniss etc. Morphol. Jahrbuch, Bd. I. 1875.

2) Centralbl. f. d. medic. W. 1875 No. 50.

3) Centralbl. f. d. medic. W. 1876. No. 1.

„Ich glaube nämlich eine Lösung der Widersprüche in solchem Sinne gefunden zu haben, dass die neuerlich entdeckten Erscheinungen den von mir angenommenen Process der Karyolyse nicht umstossen, sondern vielmehr einen vollständigeren, an einem Punkte tiefer vordringenden Einblick in diesen Process vermitteln. Hier kann ich freilich meine Ansicht von der Sache nur in Kürze bezeichnen und begründen, nämlich folgendermassen:

I. Der bewusste längsstreifige Körper ist nicht der Kern, sondern der Mitteltheil der von mir so genannten karyolytischen Figur, also ein Product der Vermischung der eigentlichen Kernsubstanz mit dem umgebenden Protoplasma. Die Gründe für diese Annahme liegen in folgenden Umständen.

1) Besagter Körper hat meistens ein grösseres, zuweilen viel grösseres Volumen als der ursprüngliche Kern. Dies geht schon aus der Betrachtung der Abbildungen Bütschli's, Strasburger's und Hertwig's hervor, während Mayzel ausdrücklich die vergleichsweise sehr bedeutende Grösse dieser von ihm als Kerne bezeichneten Gebilde hervorhebt. Auch Tschistiakoff schreibt seinem Pronucleus häufig eine beträchtliche Grösse zu und erwähnt für einzelne Fälle, derselbe verbreitete sich bis beinahe zur Peripherie der Zelle.

2) Dieses Gebilde hat nach übereinstimmenden Angaben nicht eine scharfe, sondern eine sehr verschwommene Begrenzung, was begrifflicher Weise nach meiner Ansicht sehr erklärlich ist.

3) Erst mit oder nach anscheinendem Verschwinden des alten Kerns ist der längsstreifige Körper aufzufinden. Auch dann aber ist er im natürlichen und lebendigen Zustande durchaus nicht von dem umgebenden Protoplasma zu unterscheiden und überhaupt unsichtbar, oder er erscheint höchstens als ein unbestimmt begrenzter, etwas hellerer Fleck. Es bedarf einer Behandlung mit Chemicalien, um eine Differenzierung im Innern seiner Substanz deutlich zu machen und damit diese centrale Region der Zelle aus der homogenen Umgebung hervorzuheben. Die jetzt kenntlich werdende Structurerscheinung ist aber der optische Ausdruck von gesetzmässigen Formverhältnissen, unter welchen die Vermischung und später wieder die Sonderung der beiderlei Substanzen vor sich geht, von Ungleichmässigkeiten der Vertheilung derselben, wie sie im Anfange und gegen das Ende des Processes natürlicher Weise vorhanden sein müssen, vielleicht aber auch in einem mittleren Zeitraume in gewissem Grade sich erhalten¹⁾, und zeigt

1) Dieselbe Deutung ist auch anwendbar auf die Tinctions-Bilder, welche Flemming von Eiern während der Furchung gewonnen hat. Vgl. seine

andererseits diejenigen Molecularverschiebungen an, welche mit der fortschreitenden Längsstreckung des Ganzen zusammenhängen. Im Besondern bildet sich gegen das Ende des Processes in der Aequatorial-ebene durch Auspressen des Kernsafts in der Richtung nach den beiden Polen hin eine dichtere Querschicht; diese bleibt bestehen und verhindert als Scheidewand das Zusammenfliessen der beiden jungen Kerne, welche nach meinen, von Hertwig bestätigten Beobachtungen in diesem Mittelstiel der Figur, ziemlich nahe bei einander auftauchen, und enthält zugleich in sich die Trennungsebene der Tochterzellen.

4) Dass der streifige Körper nicht ausschliesslich, ja nicht einmal vorzugsweise aus Kernsubstanzen besteht, zeigt sich auch dadurch, dass seine Hauptmasse gar nicht in die Bildung der jungen Kerne eingeht. Damit komme ich auf den zweiten Hauptpunkt.

II. Die jungen Kerne entstehen nicht durch Theilung eines Mutterkerns. Die Beobachtung lehrt nämlich, dass die Substanz des streifigen Wesens nicht in der Bildung der jungen Kerne aufgeht, dass vielmehr letztere nur an den Polen jenes Gebildes als zwei relativ kleine, kuglige, im natürlichen Zustande helle und homogene Körper sich differenziren, zuweilen deutlich aus kleineren Tröpfchen zusammenfliessend, also als Ansammlungen einer vorher vertheilt gewesenen Substanz sich kundgebend. Der grössere Rest des bewussten Gebildes aber geht nicht in die neuen Kerne, sondern als Constituens des protoplasmatischen Zellenleibes in diesen über und kommt zum Theil sogar an die Peripherie der Tochterzellen zu liegen, wo er bei Pflanzen die Cellulosemembran ausscheiden hilft. Wäre also auch der streifige Körper wirklich der Mutterkern, so wäre meines Erachtens dennoch keine Kerntheilung im morphologischen Sinne anzunehmen. Ausserdem aber sind diese Verhältnisse wohl geeignet, meine schon aus den anderen, oben betonten Punkten gezogene Schlussfolge noch mehr zu bekräftigen, dass der streifige Körper ein aus den Kernsubstanzen und dem von den Seiten her in sie eingedrungenen Zell-Protoplasma combinirtes Gebilde ist, also ein integrierender Bestandtheil, und zwar bei manchen Zellen, wie es scheint, der massigste Theil der karyolytischen Figur.

Gewiss werden zur völligen und sicheren Aufklärung dieser wichtigen Vorgänge noch viele mühsame Untersuchungen nöthig sein. Bei diesen Bemühungen dürften aber die hier vorgebrachten Bemerkungen Berücksichtigung verdienen. Sie sollen darauf aufmerksam

machen, dass die Annahmen einer Karyolyse und einer Neubildung der jungen Kerne auch jetzt noch ihre Berechtigung haben und sogar in den neuerlich ermittelten Thatsachen neue Stützen finden können.“

Für die meisten der in dieser kurzen Aussprache berührten Punkte finden sich auch in Strasburger's Schrift reichlich Belege, die in meinem Sinne sprechen, und brauche ich nur im Allgemeinen darauf zu verweisen. Die sub I. 3 vorgebrachten Bemerkungen dürften Denjenigen, welche sich mit dem Studium dieser Dinge beschäftigt haben, wohl verständlich sein. Ausführlichere Erläuterungen und Begründungen muss ich mir für einen anderen Ort vorbehalten.

Noch sei aber Folgendes hinzugefügt. Die karyolytische Figur oder — wie ich diesen meiner Meinung nach durch Auflösung des Kerns, respective durch reichliche Vermischung mit Kernsaft veränderten Theil des Zell-Protoplasma künftig der Kürze halber auch nennen werde — das Karyolyma tritt im natürlichen Zustande nur dann deutlich hervor, wenn das übrige Protoplasma zahlreiche dunklere Körnchen enthält, aus welchen sich jenes als ein blasser, homogener Bezirk hervorhebt. Ist das allgemeine Zellprotoplasma hyalin, so kann jenes, wie schon Bütschli bei einer anderen Gelegenheit richtig bemerkt hat, unsichtbar bleiben. Es ist aber in diesem Falle auch möglich, dass wegen anderer Widerstandsverhältnisse die karyolytische Figur eine andere, von der bisher charakteristischen abweichende Form annimmt. Die Gestalt könnte sehr wohl, wie bei allen organischen Bildungen, abgestuften Variationen unterworfen, z. B. die Köpfe und Strahlen der Figur sehr klein oder auf Null reducirt sein. Im letzteren Falle würde sich nur ihr Mitteltheil ausbilden und dieser unter dem Einfluss gewisser Reagentien als streifiges Gebilde erscheinende Bezirk das ganze Karyolyma repräsentiren. Es sind das Eventualitäten, welche als positive Vorkommnisse nur aus weiteren Untersuchungen hervorgehen könnten, auf welche indessen vorn herein aufmerksam zu machen, wohl nicht überflüssig ist.

Ein Paar besondere Worte verdienen übrigens die Angaben Tschistiakoff's, welcher von meiner Auffassung wenigstens insofern weniger entfernt war, als er den gestreiften Körper nicht einfach mit dem Kerne identificirte. Wenn er aber angiebt, öfters gesehen zu haben, dass dieses Gebilde sich nachträglich in einen echten „morphologischen“ Nucleus umwandelte und ihm deshalb den Namen Pronucleus giebt, so steht dies nicht im Einklange mit allen anderweitigen Beobachtungen. Diese ergeben übereinstimmend wenigstens so viel, dass der streifige Körper, welcher wegen seiner Entstehung auch ein postnucleäres Gebilde ist, gewöhnlich die Bestim-

mung hat, sich innerlich in zwei junge Kerne an seinen Polen und in einen mittleren Theil, welcher zur Bildung des Zellenleibes und der Membran der Tochterzellen mit verwandt wird, zu differenziren. Wenn es daher für diesen mittleren, unter Umständen gestreift erscheinenden Theil des Karyolyma eines besonderen Namens bedürfen sollte, so könnte derselbe, sowohl im zeitlichen wie im räumlichen Sinne, passender als Internucleus bezeichnet werden.

Schliesslich spreche ich noch den Wunsch aus, dass die obigen Erörterungen allseitig so gänzlich als sachliche, nur zur Förderung der Forschung beigebrachte aufgenommen werden mögen, wie sie meinerseits *sine ira*, wenn auch *cum studio*, geschrieben worden sind.

Breslau, im December 1875.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [2_1](#)

Autor(en)/Author(s): Auerbach Leopold

Artikel/Article: [Zelle und Zellkern 1-26](#)