

IX.

# Studien über die Zellentheilung

von

PROF. GUSTAF RETZIUS

in Stockholm.

Mit Tafel XII—XIII.

## I.

Im Anschluss an die vortrefflichen Forschungen EBERTH's, FLEMMING's, MAYZEL's, PEREMESCHKO's, KLEIN's u. A. nahm ich im vergangenen Frühling und Sommer eine Untersuchung der Erscheinungen bei der Theilung der thierischen Zellen vor. Ich wählte zum besonderen Gegenstande die Epithelzellen an dem sehr durchsichtigen Schwanze der Larve von *Triton punctatus*. Obwohl die Ergebnisse meiner Studien in dieser Hinsicht grösstentheils nur eine Bestätigung der schönen, bei der Larve von *Salamandra maculata* ausgeführten Untersuchungen FLEMMING's, vor Allem seiner zuletzt veröffentlichten, darstellen, finde ich, in Anbetracht der Bedeutung dieser Fundamentalfrage der Biologie, es gleichwohl angemessen, wenigstens einen kurzen Bericht der Befunde abzustatten, um so mehr, als dieselben bei einer anderen Thierart, als der von FLEMMING untersuchten, gewonnen wurden.

Ausser Darlegung der allgemeinen Erscheinungen des Theilungsprocesses stellte ich mir auch die Frage, in wie weit dieser Process vom Lichte abhängt, ob er an eine gewisse Zeit des Tages oder der Nacht gebunden ist oder wenigstens eine gewisse Zeit bevorzugt, ferner, ob er durch gefärbtes Licht (Roth, Grün, Blau, Gelb, Braun) behindert wird oder vielleicht mit Vorliebe bei demselben vor sich geht.

Die Theilungserscheinungen wurden in ihren verschiedenen Phasen theils am lebenden Objekt bei denselben Zellen verfolgt, theils bei ver-

schiedenen Zellen im fixirten Zustande studirt. Als Präparationsmethode benutzte ich entweder die ausgezeichnete, von FLEMMING empfohlene Behandlung mit Chromsäure (oder Pikrinsäure) mit nachfolgender Färbung in Hämatoxylin, Saffranin oder Dahlia und Einlegen in Damarharz, wodurch man sehr schöne und dauerhafte Präparate erhält;<sup>1</sup> oder ich behandelte die lebenden Thiere mit 1—2 % Ameisensäuremischung oder auch mit 0,5—1 % Salpetersäure und bewahrte die Präparate in Glycerin auf. Diese letztere Methode, besonders mit der Ameisensäure, ist mir sehr nützlich gewesen, theils weil die Präparation so äusserst schnell und leicht vorsieht und dabei doch sehr gute und getreue Bilder liefert, theils weil mir in mehrerer Hinsicht das Aufbewahren in Glycerin (oder Acet. kalicus) besser erscheint, als das Einlegen in das so stark aufhellende Damarharz. Oft habe ich auch eine Mischung von Ameisensäure und Ueberosmiumsäure oder eine Nachbehandlung mit der letzteren angewandt. Auch mit dieser allein erhielt ich ziemlich brauchbare Präparate; sie sowohl als die Alkoholpräparate schienen mir jedoch nie so instructiv zu sein. Essigsäure scheint mir die Präparate etwas zu stark anzugreifen. Citronensäure und Weinsäure können auch gute Präparate geben, wirken aber langsamer als die Ameisensäure. Goldchlorid färbt die Kernfäden nicht oder wenigstens nicht einzeln. Die 0,5—1 % Salpetersäure giebt schöne Präparate von den Zellentheilungen; letztere treten jedoch deswegen weniger scharf hervor, weil das Kerngerüst in den umgebenden ruhenden Zellkernen dadurch ebenfalls sehr scharf hervorgerufen wird; durch die Ameisensäure wird das Gerüst dieser ruhenden Kerne zwar auch deutlich, erscheint aber blasser und concurrirt nicht mit den prachtvoll hervortretenden Theilungsfiguren.<sup>2</sup>

In Betreff der Abbildungen habe ich mich bemüht, alle wichtigeren Variationen der verschiedenen Phasen der Kerntheilung auszuwählen, sowie die betreffenden Kernfiguren möglichst naturgetreu und in einer und derselben Vergrößerung (Hartnack's Imm. Obj. 12 + Ocul. 3, ausgezog. Tubus) wiederzugeben. Die gewöhnlichen Epithelzellen der Amphibienhaut, besonders die der äusseren Schicht, sind vorzugsweise geeignet, den Vorgang zu veranschaulichen, weil sie mit ihren Kernen, im Ganzen sehr abgeplat-

<sup>1</sup> Es scheint mir jedoch oft, als ob die Kernfäden bei der Behandlung mit Chromsäure-Damarharz etwas schrumpfen.

<sup>2</sup> Nachträglich erfahre ich, dass auch FLEMMING Salpetersäure, aber in sehr starker (etwa 40 %) und ALTMANN in 3,5 % Mischung für Kerntheilungspräparate angewandt haben. Nach abermaliger Prüfung dieser stärkeren Mischungen muss ich wenigstens für mein Material (Tritonlarven) der von mir benutzten 0,5—1 procentigen Säure den Vorzug geben, weil sie weniger schädlich auf die Zellenstruktur einzuwirken scheint.

tet, scheibenartig sind. Ich studirte denselben auch bei anderen Gewebsarten, bei den quergestreiften Muskelfasern, den Knorpelzellen, den Bindegewebszellen, den Gefässwandungen, den Nervenzellen des Gehirns, den Retinazellen und dem Cylinderepithel des Verdauungsrohres sowie bei den Schleimzellen der äusseren Haut der Tritonlarve; bei diesen Geweben kann man ebenfalls sehr schöne Präparate erhalten, nie aber in solcher Menge, wie bei dem gewöhnlichen Hautepithel. Bei dem letzteren kann man beim Vorhandensein von ein paar Hundert Larven mehrere Tausende von Kerntheilungen Revue passiren lassen und bekommt eine Uebersicht des ganzen Processes, wie sie sonst so leicht kaum zu gewinnen ist.

Die Larven von *Triton cristatus* wurden von mir auch vergleichungsweise studirt, scheinen aber wegen ihrer bedeutenden Grösse und Dicke den Larven von *Triton punctatus* etwas nachzustehen. Die Larven von *Rana* und *Bufo* bieten wegen der Kleinheit der Epithelzellen und ihrer Kernfiguren ein viel schlechteres Material dar, als die fraglichen Urodelen. Die Larven von *Triton punctatus* (und *cristatus*) sind im Frühling leicht zu erhalten. Man sammelt gleich nach dem Verschwinden des Winteres die mit Fleischstückchen zu ernährenden männlichen und weiblichen Thiere in kleinen, mit Wasser gefüllten Gefässen und lässt sie die Eier an kleinblättrigen Wasserpflanzen absetzen. Die befruchteten Eier bringt man dann am besten in besondere Gefässe, wo die Thierchen nach ein paar Wochen ausschlüpfen; die noch im Ei befindlichen Larven lassen zwar, nachdem sie herausgenommen, die Kerntheilung an sich studiren; die zahlreichen Dotterkörner stellen aber ein beträchtliches Hinderniss dar. Schon in den ersten Tagen nach dem Herausschlüpfen aus dem Ei verschwinden diese Körner, und man bekommt von jetzt an die schönsten Präparate. Wenn man den Theilungsvorgang bei der lebenden Zelle studiren will, sind eben diese jungen Larven die lebenskräftigsten; nach Abschneiden des Kopfes (mit dem Herzen) lebt der Kopf noch lange. Ich hielt sogar solche dicht hinter den Kiemen abgeschnittenen Köpfe in täglich erneuertem Wasser 2—3 Wochen lebend; die Wunde heilte bald, und der übrige Blutkreislauf setzte sich mit einer sparsamen Zahl von Blutkörperchen fort; sie starben zuletzt aus Mangel an Nahrung. Die Schwänze aber lebten nur einige Stunden bis höchstens einen Tag, was jedoch hinreicht, die Theilung der Zellen zu studiren. Es geschieht dieses viel besser in gewöhnlichem Wasser, als in der einprocentigen Kochsalzlösung (nach PEREMESCHKO). Ich versuchte auch die unbeschädigten Thiere in solcher Kochsalzlösung lebendig zu halten. Sie lebten darin ziemlich gut einen bis

mehrere Tage; die Zellentheilung schien mir nicht deutlicher hervorzutreten, sie hörte allmählig auf, konnte jedoch noch am Ende des zweiten Tages (sogar bei von selbst verendeten Thieren) wahrgenommen werden.

Von grösster Bedeutung zeigte sich sogleich, wie FLEMMING hervorhebt, eine hinreichende Nahrungszufuhr, obwohl in den ersten acht Tagen die Zellentheilung ohne dieselbe gut vor sich zu gehen scheint. Die Larven der Tritonen werden am besten mit kleinen Crustaceen (Cyclops, Daphnia, Cypris) gefüttert; es kommt viel darauf an, dass diese letzteren nicht zu gross sind, damit sie in den Mund der Larven hineinschlüpfen können. Bei gleicher Nahrungszufuhr füttern sich die Larven jedoch sehr verschieden, so dass man nach einiger Zeit unter Thieren gleichen Alters einige viel grösser als die übrigen findet. Dies scheint aber auch in der freien Natur der Fall zu sein; man trifft in derselben Wasseransammlung solche, die dreimal grösser als andere neben ihnen lebende sind, welche aller Wahrscheinlichkeit nach ungefähr dasselbe Alter haben. Noch spät im August erhielt ich solche Larven, die kaum mehr als einen Centimeter maassen und neben solchen von 3—4 Centimeter gelebt hatten. Es erklärt sich dies jedoch durch das Naturgesetz, dass von derselben Thierart einige mehr befähigt sind, die Nahrung zu ergreifen und deswegen schneller wachsen und die übrigen schwächeren verdrängen. Wenn man die Larven mehrere Tage hungern lässt, wird die Zellentheilung immer sparsamer (wahrscheinlich auch langsamer vor sich gehend) und hört endlich ganz auf, so dass man keine einzige sich theilende Zelle aufzufinden vermag. Nach erneuerter Nahrungszufuhr treten die Zellentheilungen wieder auf. Uebrigens trifft man auch hin und wieder neben Larven mit reichlichen Theilungen solche, bei denen gelegentlich keine einzige sich entdecken lässt. Nach welchem Gesetz die Zellentheilungen dem Raume nach sich vertheilen, kann ich nicht angeben; scheinbar gehen sie ganz unregelmässig vor sich. Bald trifft man zwischen den Zellen mit »ruhenden« Kernen (FLEMMING) eine einzelne Zelle mit sich theilendem Kern, bald kommen sie gruppenweise, sogar zuweilen, obwohl selten, dicht neben einander, bald in ziemlich gleichstehender, bald in verschiedenen Phasen vor. Am hinteren Ende und am dorsalen und ventralen Rande des Schwanzes, wo man sie am zahlreichsten zu finden glaubt, sind sie verhältnissmässig nur selten vorhanden. Im Ganzen scheinen die sich theilenden Zellen ganz unregelmässig zerstreut zu sein; hoffentlich werden zukünftige Untersuchungen auch hier im Stande sein, das für den Wachstumsprocess hochwichtige Gesetz der räumlichen Vertheilung der Zellentheilung zu entdecken.

a. Die Erscheinungen bei der Theilung der gewöhnlichen Epithelzellen in der Haut der Larve von *Triton punctatus*.

(Taf. XII Fig. 1—32, Taf. XIII Fig. 1—6.)

Ich gehe jetzt zur kurzen Darstellung der eigentlichen Erscheinungen bei der Theilung der gewöhnlichen Hautepithelzelle der fraglichen Tritonlarve bei weissem Licht (directer oder indirecter Sonnenbeleuchtung) über. An dem abgeschnittenen Schwanz einer jungen Larve lassen sich, wie FLEMMING und PEREMESCHKO nachgewiesen haben, die Theilungserscheinungen oft ziemlich gut beobachten. In der Regel nimmt man sie jedoch im lebenden oder überlebenden Zustande verhältnissmässig undeutlich wahr, und, wie der Zusatz einer fixirenden Flüssigkeit, z. B. Ameisensäure, lehrt, bemerkt man so bei Weitem nicht alle die sich theilenden Zellen, nur hier und da treten sie oder richtiger die Kerne hervor, die übrigen lassen sich ebenso wenig wie die ruhenden Kerne beobachten. Bei einigen Thieren nimmt man sogar keine wahr, obwohl nach Fixirung sich theilende Zellen hervortreten; bei anderen Thieren sind sie verhältnissmässig klar und reichlich wahrnehmbar. Man trifft sie in allen Stadien der Theilung, wie sie die genannten Forscher beschrieben haben. Die allerersten Stadien sind relativ schwer zu verfolgen, die letzten dagegen viel leichter. Eine genaue Erkenntniss des Theilungsprocesses bekommt man wegen der nicht scharf hervortretenden Bilder bei den lebenden Zellen nicht; diese Präparate sind jedoch von grosser Wichtigkeit für die Bestimmung der richtigen Reihenfolge der einzelnen Stadien. Es gelang mir zwar nicht bei einer einzelnen Zelle alle Stadien zu verfolgen, obwohl dies bei guter Einrichtung gewiss nicht unmöglich wäre; dagegen beobachtete ich bei manchen Zellen grössere oder kleinere Abtheilungen des Vorganges, wie derselbe von PEREMESCHKO und noch richtiger von FLEMMING beschrieben worden ist. Im Ganzen stimme ich den geehrten Forschern auch hinsichtlich der von ihnen für die Zellentheilung angegebenen Zeit bei; es scheint mir, als ob sie 2 bis 3 Stunden beanspruche, indem sie bald etwas schneller, bald etwas langsamer vor sich geht; auf die Dauer der einzelnen Stadien komme ich unten noch etwas zurück. Ich gehe deswegen zu der Schilderung der fixirten Präparate über und schliesse mich dabei so viel als möglich der Darstellung FLEMMING'S sowohl in Betreff der Eintheilung als der Benennung der Erscheinungen an.

Der ruhende, noch nicht in Theilung begriffene Zellenkern, welcher bei der lebenden Zelle nicht sichtbar ist, zeigt nach Behandlung mit 1 % Ameisensäure, Salpetersäure, Chromsäure oder Pikrinsäure nach einer oder einigen Minuten (Tafel XII Fig. 1) eine körnig-faserige Zusammensetzung.

Es treten, wie vor Allem FLEMMING dargelegt hat, eine Anzahl von zerstreuten, etwas grösseren Körnern (Kernkörperchen, FLEMMING) hervor, die sich nach der Chromsäurebehandlung mit Hämatoxylin, Safranin, Dahliablau u. s. w. ziemlich stark färben und scheinbar in den Knotenpunkten eines undeutlich hervortretenden und schwächer gefärbten feinen Gerüst- oder Netzwerkes liegen. Die übrige Substanz des Kerns erscheint feiner körnig-streifig und färbt sich entweder gar nicht oder bei dickeren Kernen scheinbar diffus. Dass ein wirkliches zusammenhängendes Gerüst die Substanz des ruhenden Kerns bei diesen Zellen durchzieht, lässt sich wie HEITZMANN, FROMMANN, KLEIN und FLEMMING gezeigt haben, und ich in der folgenden Abhandlung näher besprechen werde, sicher darlegen. Die äussere Grenze des Kerns, die sog. Kernmembran, ist gegen das Zellenprotoplasma scharf abgesetzt.

Wenn nun eine Zelle sich zur Theilung bereitet und in die *Anfangsphasen* (Taf. XII Fig. 2 a, b) übergeht, sammelt sich unter Vergrösserung und Verdickung des ganzen Kerns, wie FLEMMING zeigte, die färbbare Kernsubstanz, das Chromatin, zu einem immer deutlicheren, sehr feinen, in verwickelten Windungen gehenden Fadengerüst, wobei die grösseren Körner, die sog. Kernkörperchen, ihre distincte Kornnatur vollständig aufgeben und in das Gerüst eingezogen werden. Von nun an sieht man in der Kernsubstanz mit ausgezeichneter Schärfe, dass sie aus zwei Theilen besteht: eine unfärbbare, ganz helle (das Achromatin FLEMMING's) und die das Fadengerüst darstellende färbbare Substanz, das Chromatin. Die noch sehr feinen Maschen des Gerüst- oder Netzwerkes (Taf. XII Fig. 2 b.) sind sehr schmal, aber gleich dick, scharf contourirt, ziemlich dicht gedrängt und glänzend und scheinen einem einzigen, vielfach gewundenen Faden anzugehören, obwohl es noch nicht möglich ist, diesen Faden durch seine Windungen weit zu verfolgen. Bei diesem Stadium trifft man jedoch, wie FLEMMING angiebt, keine sichere Unterbrechungen. Ebenso sieht man keine wirkliche freie Körner, obwohl die optischen Durchschnitte des gewundenen Fadens solche vortäuschen können; die helle Zwischensubstanz zeigt offenbar keine Körnchen. Die äussere Begrenzung der Kernsubstanz gegen das Zellenprotoplasma ist noch distinct, entweder dadurch, dass die helle achromatische Substanz mit scharfem Rande, aber ohne besondere

Grenzsehieht endet oder auch durch eine Gruppierung der Fadensehlingen dem äusseren Rande parallel. An dem einen Längsrande des Kerns bemerkt man, wie bei dem ruhenden Kern, sehr oft einen Einschnitt, einen Hilus, in welchen das Protoplasma hineinschiebst. Von nun an beginnt die besonders von FLEMMING genauer beschriebene *Auflockerung, Verdickung und Verkürzung des Fadengerüsts*. Der geehrte Forscher hat den Vorgang mit der Zusammenziehung eines gestreckten elastischen Bandes verglichen, und gewissermassen lässt sich, unter Reservation, wie er gethan hat, ein soleher Vergleich aufstellen. Man bemerkt deutlich, sowohl am lebenden Kern als durch Zusammenstellung der vielen Formen bei den fixirten Präparaten, dass die chromatisehe Substanz, d. h. der bisher feine enggewundene Faden, sich immer mehr verkürzt und zu gleicher Zeit verdickt, so dass er an seinen Sehlingen entlang nunmehr viel leichter zu verfolgen ist (Taf. XII Fig. 3). Wie FLEMMING hervorhebt, ziehen die Schlingen, obwohl in gewundenem Verlaufe, grösstentheils und in der Regel quer über den Kern, also ziemlich senkrecht gegen seine Längsaxe. Die Fadenschlingen zeigen in demselben Kern in bestimmtem Stadium immer ungefähr dieselbe Dicke, sind glänzend, seharf contourirt; man kann zuweilen schon ein oder zwei Enden wahrnehmen, sie scheinen aber die äussersten Enden des Fadens darzustellen; sonst bemerkt man an letzterem noch keine Unterbrechungen. Im optischen Durchschnitt ist der Faden rund, cylindrisch. Alle Schlingen färben sich stark in den oben genannten Färbemitteln. Die achromatische Zwischensubstanz bleibt fortwährend ganz hell, ungetrübt und ungekörnt; ihre äussere Grenze gegen das Zellenprotoplasma wird immer undeutlicher. Der oben erwähnte Hilus lässt sich oft noch bemerken.

Allmählig tritt nun der wichtige Process ein, welchen FLEMMING die *Segmentirung der Kernfäden* genannt hat. Man sieht (Taf. XII Fig. 5) zuerst an einer Stelle, dann an mehreren, den gewundenen Faden der Quere nach unterbrochen werden und die entstandenen Enden etwas auseinander ziehen. Dieser Vorgang setzt sich immer mehr fort (Fig. 6, 7), so dass zuletzt der ganze Faden in eine Anzahl kurzer, ziemlich, aber nicht ganz gleich langer Abschnitte zerfallen ist. Diese Fäden liegen zu Anfang ihrer Entstehung ganz ungeordnet neben und über einander; ihr gewundener Verlauf geht immer mehr in einen gestreckten über, indem sie sich noch mehr verkürzen und gerade legen. Ganz gerade werden sie jedoch nicht, sondern behalten immer eine Biegung, welche sich gewöhnlich in der Nähe ihrer Mitte, zuweilen aber auch gegen das eine Ende zu befindet, so dass sie wie Haken oder Fischangeln erscheinen. Man bekommt in diesem

Stadium sehr unregelmässige Bilder, indem die Fäden ganz zerstreut liegen (Taf. XII Fig. 8, 9). Die Zwischensubstanz bleibt hell, ungekörnt, unfärbbar, ohne deutliche äussere Grenze, so dass es den Anschein hat, als ob Kernsubstanz und Zellenprotoplasma nicht mehr scharf getrennt wären.

Von nun an fangen die Fäden an, sich zur *Sternform* umzuordnen. Es scheint, als ob im Centrum des Kerns eine Kraft vorhanden wäre, welche gerade den gebogenen Theil jedes Fadens, die «Fadenschleife» (FLEMMING), an sich zieht. Schon an den in Fig. 9 und 10 dargestellten Kernfiguren sieht man eine Andeutung zu dieser Umordnung. Sie nehmen dabei entweder eine einfache flache Sternform (Taf. XII Fig. 13) oder, wenn der Raum es zulässt, eine nach allen Richtungen ausstrahlende an (Fig. 14). Dabei können einzelne Fäden (Fig. 14) noch lange peripherisch liegen bleiben, als ob die anziehende Kraft auf sie nicht hinreichend wirksam sei. Oft sieht man auch in der Mitte des Sterns eine helle, oder etwas getrübt, rundliche, zuweilen deutlich begrenzte Partie, um welche die winklig gebogenen Fäden gesammelt stehen (Fig. 13). Die Fäden färben sich stets stark in den Färbemitteln, die achromatische Zwischensubstanz bleibt hell, ungetrübt und verliert sich nach aussen ohne scharf bestimmbare Grenze gegen das Zellenprotoplasma.

Ich versuchte oft die Zahl der abgetrennten Fäden oder Schleifen bei den einzelnen Zellen zu bestimmen. Dieselbe wechselt zwar und ist nur ausnahmsweise mit voller Sicherheit berechenbar, als Mittel glaube ich aber 12—16 Fäden angeben zu können.

Jetzt tritt in der Regel die von FLEMMING entdeckte merkwürdige *Längsspaltung der Fäden* ein. Anfangs bemerkt man an den dickgewordenen, sternförmig angeordneten Fäden gleichsam eine Längsstreifung, die als eine sehr starke doppelte optische Brechung gedeutet werden könnte. Später — und dieses lässt sich ganz sicher auch bei der lebenden Zelle wahrnehmen — wird diese Längsstreifung immer deutlicher (Taf. XII Fig. 16). Am optischen Querschnitt der Fäden findet man sie abgeplattet und offenbar aus zwei dicht neben einander liegenden, feinen, cylindrischen Fäden bestehend. Besonders an den Enden der Fäden tritt dann eine immer deutlichere Zweitheilung auf (Taf. XII Fig. 15, 16, 17). Diese Zweitheilung setzt sich weiter auf alle übrige Fäden fort (Fig. 18, 19). Die allem Anscheine nach gleich dicken und langen und auch sonst gleich gebauten Zwillingsfäden liegen anfangs neben einander (Fig. 19 unten, Fig. 20), wie parallele Schleifen. Die beiden Schenkel jeder Schleife sind, wie FLEMMING hervorhebt, bei der Sternform ziemlich gleich lang, obwohl



auch Ausnahmen vorkommen, und die Schleifen einer Kernfigur haben ungefähr gleiche Länge. Ebenso wenig wie derselbe Forscher bei der Salamanderlarve, konnte ich bei der von Triton punctatus die von PEREMESCHKO angegebenen abwechselnden Verlängerungen und Verkürzungen, Verfeinerungen und Verdickungen der Fäden wahrnehmen.

Ich kann also die wichtige Entdeckung FLEMMING's von dieser eigenthümlichen Längsspaltung der Fäden auch beim Hautepithel des Triton punctatus vollständig bestätigen. Die Bedeutung dieser Erscheinung bleibt aber räthselhaft. Falls es sich so verhielte, wie FLEMMING früher annahm, dass nämlich das Fadengerüst eine Kranzform annimmt, deren Schlingen ziemlich bald, sowohl aussen als innen unterbrochen werden, so liesse sich die später entstehende Verbindung der inneren Enden durch eine von aussen eingetretene Spaltung der Fäden erklären. Dies ist aber nicht der Fall. Der geehrte Forscher hat ja selbst in einer späteren Mittheilung die Annahme von dem inneren Unterbrochenwerden der Fäden aufgegeben, und meine Beobachtungen bestätigen vollauf die letztere Angabe: «die centralen Umbiegungen der Fäden in der Kranz- und Sternform trennen sich überhaupt nicht». Nun möchte ich gerne die ganze Kranzform, wenigstens als eine typische, aufgeben. Ich sah überhaupt keine solche Zwischenform zwischen dem lockeren Gerüst und der Sternform, sondern, wie oben beschrieben wurde, eine Zertheilung des Gerüstfadens in einzelne unregelmässig liegende Stücke, welche sich dann, winklig gebogen, zur Sternform anordnen. Eine Kranzform wird aber hin und wieder dadurch vorgetäuscht, dass die äusseren Enden der sternförmig angeordneten Fadenschleifen stark nach unten oder oben umgebogen sind, als ob es ihnen an Raum gebräche, sich vollständig auszustrecken; bei genauerer Betrachtung findet man dann aber die quer abgestutzten Enden dieser umgebogenen Fäden. Gegen die Ansicht eines auf diesem Gebiete so erfahrenen Forschers, wie FLEMMING, will ich jedoch keine bestimmte Behauptung aufstellen. Es ist ja möglich, dass, wie er angiebt, die Abspaltung der Fäden zuweilen verzögert wird und diese sich vor derselben zu einem Kranze anordnen, um dann in die Sternform überzugehen. Jedenfalls ist dies aber keine typische Erscheinung, sondern eine Ausnahme und möchte unter den Varianten aufzuführen sein. Ausnahmsweise können ja auch einzelne Fäden beim Uebergang vom Knäuelgerüst zur Sternform noch paarweise zusammenhängen, obwohl sich die Trennungsstelle deutlich wahrnehmen lässt (Taf. XII Fig. 10).

Bis jetzt war nur von einer monocentrischen Anordnung die Rede. Sehr oft kommen jedoch Bilder zum Vorschein (Taf. XII Fig. 11, 12),

welche schon vor der Längsspaltung auf eine gewisse Gruppierung in zwei Partien hindeuten. Anfangs war ich geneigt, diese Kernfiguren als die auf die Sternform regelmässig folgenden zu betrachten. Später wurde ich aber zweifelhaft, theils weil ich Kerne fand, wo noch einzelne zerstreute Fäden peripherisch lagen (Fig. 11), theils weil ich die noch vor sich gehende Längsspaltung bei ihnen sah (Fig. 17). Deswegen will ich es unentschieden lassen, ob sie vielleicht nur eine äusserst häufige Variante der Sternform oder eine, obwohl nicht immer, auf sie folgende ziemlich typische Form darstellt. Die Beobachtung der lebenden Zellen liess mich hier im Stich, obwohl ich oft die fragliche Figur kurz vor der wirklichen dicentrischen Gruppierung wahrnahm. Bei der Sternform bleibt die achromatische Zwischensubstanz, wie vorher, hell, ungetrübt und ungekörnt, sowie ohne ganz bestimmte äussere Grenze; sie scheint sich sogar nach aussen, gegen das Zellenprotoplasma hin, erweitert zu haben.

Abgesehen von dieser Vorstufe einer dicentrischen Anordnung tritt nun nach der durch Längsspaltung entstandenen feinstrahligen Sternform das für die Zellentheilung wichtige Stadium ein, wo die Kernfäden sich in zwei dauernde Gruppen zu vertheilen beginnen. Es entsteht hierdurch die Kernfigur, welche von STRASBURGER «Kernplatte», von FLEMMING «Acquatorialplatte» genannt wurde. Diese Benennungen scheinen mir nicht besonders zutreffend zu sein. In Betreff der Deutung des morphologischen Vorganges bei ihrer Entstehung kann ich, entgegen den Erklärungen anderer Forscher, mich der von FLEMMING im vorigen Jahre gegebenen Theorie vollständig anschliessen. Bei diesem Process entsteht zwar oft ein so verwickeltes Fadengewirr, dass man an der lebenden Zelle die Zusammensetzung nicht sicher wahrzunehmen vermag; aber auch bei den fixirten Zellen ist gewöhnlich das Bild so intricat, dass es sich nur schwer entziffern lässt (Taf. XII Fig. 22, 23). Hin und wieder trifft man jedoch Zellen, bei denen der Vorgang deutlich vorliegt, und durch Zusammenstellung vieler solcher Figuren wird dieses Stadium leicht verständlich; im Ganzen stimmen auch die verwickelteren Bilder hiermit überein. Im Anfang des Processes (Taf. XII Fig. 21) beginnen einzelne Fadenschleifen mit ihren centralen Winkelbiegungen sich vom Centrum des Sterns etwas zu entfernen. Schon hierdurch fängt die Sternform an etwas verworren zu werden. Dieser Process setzt sich dann in derselben Weise weiter fort; einige der Schleifen richten ihre Winkel immer mehr nach einer, die übrigen nach entgegengesetzter Seite, gleichsam nach zwei Polen hin, wodurch das verworrene Bild entsteht. Man findet hierbei (Taf. XII Fig. 22, 23) die Fadenschleifen ver-

schieden weit auf dieser ihrer Wanderung angelangt. Die Winkel gehen gewöhnlich mehr central, die Schenkelenden peripherisch, aber in etwas unregelmässiger Weise; einzelne Schleifen bleiben sogar auf dem Wege etwas zurück; hie und da sieht man optische Durchschnitte der Fäden. Im Ganzen genommen ist die Figur gedrungen, gleichsam von zwei Enden zusammengedrückt. Die Schleifenwinkel richten sich immer deutlicher in zwei Partien nach entgegengesetzter Richtung hin und ordnen sich immer regelmässiger zu zwei Gruppen. In ähnlicher Weise wie bei der oben geschilderten Sternform die Schleifenwinkel nach einem gemeinsamen Centrum radienartig gezogen wurden, werden sie hier nach zwei verschiedenen Centren, gleichsam durch eine für unser Auge unsichtbare Kraft, gezogen. In der That ist die vorliegende Sternform zweigetheilt: aus einem Stern sind nunmehr zwei Sterne entstanden, statt einer monocentrischen Kernfigur liegt eine *dicentrische* vor. Die Schleifen scheinen sich in zwei ungefähr gleich grosse Gruppen zu vertheilen; in welcher Weise dies geschieht, bleibt uns bis auf Weiteres ebenso räthselhaft, wie die trennende oder anziehende Kraft selbst. Durch die Annahme, dass sich die durch die FLEMMING'sche Längsspaltung der Fäden entstandenen feinen Fadenschleifen zu zwei solchen verschiedenen Gruppen anordneten, liesse sich Einiges erklären; es liegen aber noch keine directe Beweise dafür vor, dass die zwei Zwillingsfäden jedes Mutterfadens nach den beiden entgegengesetzten Centren sich trennen und ziehen lassen.

Die durch den beschriebenen Vorgang entstandenen *beiden Sterne* liegen aber in der Regel nicht der Fläche nach ausgebreitet, sondern kehren beide ihre Mitte nach aussen, nach entgegengesetzter Richtung hin; bei dem gewöhnlichen Anblick dieser Epithelzellen, von der Fläche her, sieht man deswegen die beiden Tochtersterne mehr von ihrem Rande. In der fast immer stark abgeplatteten Epithelzelle können sie jedoch ihren Rand nach oben und unten hin nicht ungestört erstrecken; hierdurch werden diese Ränder ziemlich niedergedrückt und, von der Kante der Zelle gesehen, erscheinen die Sterne deswegen nicht wenig abgeplattet. Sie liegen einander noch sehr nahe, gleichsam gegen einander gedrückt, so dass sie mit den Enden ihrer Schleifenschenkel von beiden Seiten her noch übereinander greifen oder sich kreuzen (Taf. XII Fig. 24). In keiner Periode dieser Phase sah ich ein allgemein vorkommendes Verschmelzen der Fadenenden, sondern sie ragen frei neben einander hervor. Die achromatische Zwischen-substanz verhält sich während der ganzen Zweitheilung der Sternfigur wie vorher: sie ist hell, ohne Körnchen und ohne deutliche äussere Grenze

gegen das Zellenprotoplasma. — Nun tritt die Phase ein, in welcher die beiden Tochtersterne auseinander gehen — oder gezogen werden, was sich an der lebenden Zelle oft schön beobachten lässt. FLEMMING hat bei der Salamandralarve eine wiederholte diastolische und systolische Bewegung der Sterne beschrieben. Ich muss gestehen, dass ich bei Triton (*punctatus* und *cristatus*) diese Erscheinung nie wahrnehmen konnte. Die beiden Sterne zogen immer verhältnissmässig sehr schnell auseinander nach entgegengesetzten Enden der Zelle. Hierdurch entsteht anfangs die bekannte Kerntonne, indem die freien Enden der Schleifen der beiden Sterne einander berühren oder ganz nahe stehen. Dann trennen sie sich vollständig und es entsteht zwischen beiden Sternen ein heller Raum, von der achromatischen Kernsubstanz gefüllt; ich sah hier keine äquatoriale Körnchenreihe. Hin und wieder kommt es aber hierbei vor, dass einzelne Schleifenschenkel der zwei Sterne zusammenhängen und bei dem Auseinanderrücken derselben fadenförmig ausgezogen werden (Taf. XII Fig. 26); in welcher Weise dieser Zusammenhang entsteht, ob durch späteres Verwachsen oder in früheren Perioden nicht eingetretene Abtrennung, lässt sich vorläufig nicht entscheiden; jedenfalls ist die Erscheinung nicht typisch sondern nur sporadisch vorkommend.

Die beiden auseinander gezogenen Sterne behalten in der Regel in diesen Epithelzellen ihre angegebene Lage: mit dem Centrum gegen den Rand (den Pol) der Zelle gerichtet und den Schleifenschenkeln sonnenfederartig ausgebreitet. Zuweilen geschieht es jedoch auch bei diesen Zellen, wie es bei anderen Zellenarten gewöhnlich der Fall ist, dass die zwei Sterne mit ihren Axen in stumpfem Winkel schief gegen einander gerichtet sind, so dass bei der Ansicht der Zelle von oben die Sternform an beiden ganz deutlich hervortritt (Taf. XII Fig. 25). Bei dieser Lage der Sterne erkennt man sehr deutlich, dass sie fortwährend aus einzelnen Fadenschleifen bestehen, deren spitze Umbiegungs-Winkel dicht neben einander kranzförmig rings um eine mittlere rundliche oder ovale achromatische Partie angeordnet sind, deren Schenkel aber nach allen Seiten hin radienartig ausstrahlen. Die achromatische Zwischensubstanz ist fortwährend hell und ungekörnert sowie nach aussen hin ohne sicher definirbare Grenze.

Die beiden Sterne rücken, wie eben erwähnt, schnell auseinander und bleiben nachher in verschiedenen Partien der Zelle liegen. Wie sich hierbei die achromatische Zwischensubstanz im Raum zwischen den Sternen verhält, ist schwer zu entscheiden, da ihre äussere Grenze so undeutlich ist. Die Schleifenwinkel legen sich immer näher an einander, so dass es

am lebenden Object den Anschein hat, als ob sie unter sich zusammenschmelzen; dies ist aber nicht der Fall, denn man erkennt bei fixirten Präparaten, besonders gut an den mit Ameisensäure behandelten, dass die Schleifen deutlich getrennt sind, nur dicht beisammenliegen. Zu gleicher Zeit verkürzen und verdicken sich die Schenkel der Schleifen, so dass die beiden Tochterkerne immer mehr die schöne ausgesprochene Sternform verlieren. Bei den fraglichen platten Epithelzellen, deren getheilte Kernsterne, wie erwähnt, in der Regel von der Kante gesehen werden und deswegen an ihrem oberen und unteren Rande zusammengedrückt und abgeplattet sind, erhält jeder Tochterstern, von der Fläche der Zelle gesehen, gewissermassen das Aussehen eines gebogenen Kammes. Es bleibt nämlich an der Polseite desselben eine grössere oder kleinere Einbuchtung, ein Hilus, welcher bis auf Weiteres von der achromatischen Substanz ausgefüllt zu sein scheint. Rings um diese Einbuchtung stehen die Biegungswinkel der Schleifen (Taf. XII Fig. 26, 27, 28, Taf. XIII Fig. 35). Dann legen sich diese Schleifenwinkel immer näher an einander; und allmählig biegen sich auch die Schenkel mit ihren freien Enden nach innen um; die Tochterkerne werden kleiner und erhalten dabei eine immer deutlichere äussere Begrenzung. Endlich bekommen die früheren Schenkelfäden immer mehr gebogene Formen und beide Tochtersterne, bei welchen der ganze Process gleichzeitig vor sich geht, erhalten die von FLEMMING beschriebene Knäuelform (Fig. 30) mit gebogen verlaufenden Fäden, wogegen die von ihm selbst nunmehr aufgegebene Kranzform nicht als typisches Vorkommniss — meiner Ansicht nach ebensowenig wie bei dem Mutterkern — aufgeführt werden kann. Es ist hierbei höchst wahrscheinlich, dass, wie FLEMMING annimmt, die Enden der Schleifenfäden mit einander verschmelzen; dies ist aber wegen der Kleinheit der Figur und der dichten Lage der Fäden schwierig darzulegen. Ebenso wenig habe ich etwas gesehen, was die Vermuthung des geehrten Forschers von einer der früheren Längsspaltung der Fäden des Mutterkerns entsprechenden Längsverschmelzung der Fäden der Tochtersterne, bestätigen konnte.

Darauf geht jeder der beiden Tochterkerne, dem FLEMMING'schen Schema gemäss, immer mehr zu der Structur und Gestalt des Mutterkerns vor der Theilung zurück, indem die chromatischen Fadengerüste immer feiner und dichter werden, so dass sie sich zuletzt grösstentheils der sicheren Beobachtung entziehen und nur eine feinkörnige, aussen scharf begrenzte, scheinbar diffus färbbare Substanz mit einzelnen stärkeren und kräftiger färbbaren Netzmaschen hinterlassen, in welchen etwas grössere färbbare Körnchen (sog. Kernkörperchen) eingefügt liegen. Die beiden Kerne haben

entweder eine ovale oder eine nierenförmige, abgeplattete Gestalt (Taf. XII Fig. 31, 32), je nachdem der seitliche Einschnitt, der Hilus, mehr oder weniger entwickelt ist. Die Einschnitte jedes Tochterkernpaares erhalten sich in der Regel, wenigstens bei der oberen Epithelschicht, dauernd auch bei den ausgewachsenen Kernen und bleiben in derselben entgegengesetzten Lage zu einander, die sie bei dem Theilungsvorgange bekommen hatten (Fig. 32). Man kann deswegen oft an den ruhenden ausgewachsenen Kernen gerade durch die Lage dieses «Theilungseinschnittes» bestimmen, welche Nachbarzellen einmal die Zwillinge einer Mutterzelle waren. Bei allen diesen Einschnitten findet man aber, dass sie nicht mit Kernsubstanz, sondern mit Zellenprotoplasma ausgefüllt sind. Dieses Verhältniss weist darauf hin, dass auch in den eigentlichen Theilungsstadien, in welchen die Einschnitte vorkommen, dieselben von Protoplasma und nicht von der achromatischen Zwischensubstanz des Kerns eingenommen sind.

Bisher habe ich in der Beschreibung fast nur die Vorgänge bei dem chromatischen Fadengerüst des Kerns besprochen. Bei Pflanzenzellenkernen waren indessen schon lange eine andere Art feiner Fadenbildungen bekannt, welche bei ihnen viel deutlicher hervortreten, als bei den meisten bisher untersuchten thierischen Zellen. In seinen späteren Arbeiten hat FLEMMING auch diese von ihm bei den Salamanderzellen gefundenen Fäden berücksichtigt und gezeigt, dass sie achromatisch sind. Er hat sie, obwohl jedoch nur zuweilen, sowohl in der monocentrischen Sternplatte als bei der Aequatorialplatte und beim Doppelstern gesehen. Ich habe mich bemüht, diese achromatische Fadenfigur bei den Hautepithelien der Tritonlarve zu verfolgen, muss aber gestehen, dass es mir nur in einzelnen Fällen gelungen ist, deutliche Bilder von ihr zu erhalten. In der monocentrischen Sternfigur sah ich hin und wieder eine ziemlich scharf begrenzte rundliche, stärker glänzende und etwas gestreifte Partie in der Mitte des Sterns liegen (Taf. XII Fig. 13). Dann sah ich zuweilen bei den dicentrisch sich abtrennenden Sternen (Aequatorialplatte) zwei polar angeordnete, in stumpfem Winkel zugespitzte oder gegipfelte achromatische Partien, je eine polarwärts von ihrem Stern, an welcher eine von der Spitze nach dem Stern hin radiirende Streifung sich wahrnehmen liess (Taf. XII Fig. 24); wie sich diese Partien und ihre Streifen im eigentlichen Bereich der Sterne verhalten, konnte ich nicht sehen. Endlich fand ich in einzelnen Fällen bei den auseinander weiter dicentrisch gezogenen Tochtersternen eine Reihe sehr feiner gerader Linien oder Fäden (Taf. XII Fig. 26), welche die Sterne gewissermassen mit einander verbanden.

Dies ist im Ganzen, was ich bei den Zellen des Triton punctatus von der achromatischen Fadenfigur gesehen; ohne weitere Befunde werde ich nicht versuchen, eine Erklärung des räthselhaften Gebildes zu geben.

---

Im Obigen wurde nur das Verhalten des Kerns bei der Zellentheilung berücksichtigt. Soviel man bisher weiss, betreffen in der That die Theilungserscheinungen grösstentheils den Kern. Das Zellenprotoplasma scheint sich wenigstens während aller der früheren und mittleren Stadien der Kerntheilung passiv zu verhalten. Man hat indessen auf die Vergrösserung des Kerns und das scheinbare Verschwinden seiner äusseren Grenze hingewiesen, um auch ein Theilnehmen des Zellenprotoplasma, eine theilweise Aufnahme desselben in die Kernsubstanz bei dem Theilungsvorgange voraussehen zu können; es liegen aber bis jetzt zu wenige Anhaltspunkte für eine solche Annahme vor.

Gegen das Ende des Theilungsprocesses tritt aber auch der Moment für die Betheiligung des Zellenprotoplasma ein. Nachdem, wie von anderen Forschern hervorgehoben wurde, die Theilungserscheinungen des Kerns im Stadium der Knäuel- und noch mehr der Sternform sehr langsam verlaufen waren, dann aber das Stadium der sog. Aequatorialplatte und die Anordnung zu zwei Tochtersternen schnell vorüberging, findet man, bei der Ansicht von oben nach dem Auseinanderrücken der zwei Sterne, jederseits, wie FLEMMING und PEREMESCHKO nachgewiesen haben, am Rande der Zelle, im Zwischenraum zwischen den Sternen, einen seichten Einschnitt, welcher jedoch wahrscheinlich mehr oder weniger rings um die Zelle geht. Bei diesem Vorgang (Taf. XIII Fig. 33—38), welcher an der lebenden Zelle leicht zu beobachtet ist, wächst dann dieser Einschnitt schnell, so dass die Zelle die Form einer unregelmässigen Acht (Taf. XII Fig. 28, Taf. XIII Fig. 36) annimmt. Die Einschnitte werden von einer hellen, klaren, intercellulären Flüssigkeit erfüllt, welche bekanntlich (FLEMMING, PFITZNER) zwischen den Epithelzellen in den immer vorhandenen intercellulären Lücken erscheint und sich hin und wieder stärker ansammelt.<sup>1</sup> Oft tritt der mit der Flüssigkeit gefüllte Einschnitt viel stärker entwickelt an einer Seite der Zelle auf (Fig. 35), um erst später auch an der anderen zu entstehen. Diese Einschnitte werden immer tiefer, so dass nur

<sup>1</sup> Ueber die intercellulären Saftbahnen des Rete Malpighii, die von A. KEY und mir beim Menschen von den Safräumen der Cutis her reichlich injicirt wurden, siehe: Nord. Medic. Arkiv 1876, Bd. VIII., Nr. 5, II., hier oben in deutscher Uebersetzung als Nr. VIII. dieses Buches mitgetheilt.

eine immer schmaler werdende Brücke der Zellensubstanz die beiden Zellenhälften vereinigt (Fig. 37). Endlich verschwindet auch diese, indem die Einschnitte immer tiefer, aber zugleich enger werden, so dass bei der vollständigen Theilung in zwei Tochterzellen nur ein schmaler, von der hellen Flüssigkeit gefüllter intercellulärer Raum dieselben trennt (Taf. XII Fig. 29, Taf. XIII Fig. 38); letzterer Raum verengt sich dann noch mehr, so dass die beiden verhältnissmässig kleinen, polygonalen Tochterzellen nunmehr mit ihrem neu entstandenen Rande dicht neben einander liegen. Der ganze Proceß der eigentlichen Theilung des Zellenprotoplasma geht schnell vor sich; ich sah ihn mehrmals in einer Viertelstunde verlaufen.

---

Im Anschluss an die Beschreibung der Theilung bei den gewöhnlichen Zellen des Hautepithels bespreche ich kurz den gleichen Vorgang in den Leydig'schen Schleimzellen der Tritonlarve. Man findet hier, wie FLEMMING schon erwähnt hat, dieselben Erscheinungen, indem der in dem hellen, klaren, nur sparsam von Fäden durchzogenen Inhalt liegende Kern ganz dieselben Phasen durchläuft. Im Ganzen lassen sich gerade bei diesen grossen hellen Zellen, besonders an denen des Kopfes, diese Erscheinungen sehr gut studiren, obwohl sich die Kernfäden wegen der mehr kugeligen Gestalt des Kerns nicht so schön flächenhaft ausbreiten, wie bei den gewöhnlichen Epithelzellen. Ich finde es überflüssig, eine Beschreibung des Theilungsvorganges bei den Schleimzellen zu geben, sondern lasse hier nur einige Bilder davon folgen (Taf. XIII Fig. 39—42).

Auch bei dem Epithel des Verdauungsrohres der Tritonlarve sah ich, wie HAGER (s. FLEMMING), eine Reihe von Zellen in den charakteristischen Theilungsformen.

#### b. Die Theilung der Endothelzellen.

An den schmalen neugebildeten Blutgefässen der Larve von Triton punctatus beobachtete ich ferner, wie u. A. FLEMMING, sehr schöne Theilungsfiguren in den Kernen der Gefässwand. Sie stimmten vollständig mit denen der Epithelzellen überein.

#### c. Die Theilung der Knorpelzellen.

(Taf. XIII Fig. 43—45.)

Bei den Knorpelzellen der Extremitätenanlagen der fraglichen Tritonlarve fand ich ebenfalls, wie SCHLEICHER und FLEMMING, besonders deutlich ausge-



prägte Theilungsfiguren. Diese Zellen scheinen ganz dieselben Phasen wie die Epithelzellen zu durchlaufen. Einige habe ich hier abgebildet (Taf. XIII Fig. 43—45).

#### d. Die Theilung der Kerne der quergestreiften Muskelfasern.

(Taf. XIII Fig. 46—49.)

Bei den Muskelzellen, organischen wie animalen, hat FLEMMING die Theilungsercheinungen beobachtet und eine Knäuelform aus der Darmmuskulatur abgebildet; er giebt davon keine Beschreibung, meint aber, obwohl er nicht alle Einzelformen gesehen, annehmen zu können, dass auch hier nichts wesentlich abweicht.

Bei den quergestreiften Muskelfasern der Larve von *Triton punctatus* habe ich die Theilungsercheinungen weiter verfolgt und eine Reihe von Bildern gefunden, welche die Annahme FLEMMING'S vollständig bestätigen. Von diesen theile ich hier vier Abbildungen (Taf. XIII Fig. 46—49) mit. Man sieht aus denselben, dass der sich theilende Kern zuerst Knäuelform annimmt, dann der Faden sich in gewöhnlicher Weise segmentirt, die Schleifen sich in Sternform anordnen, sich der Länge nach spalten, auseinander ziehen und sich um zwei Centren gruppieren, wonach sie wieder die Knäuelform annehmen und als zwei Tochterkerne in die Ruheform übergehen. Bei diesen dünnen scheibenförmigen Kernen lassen sich die Theilungsercheinungen sehr gut studiren. Auf der Unterlage der quergestreiften Substanz erscheinen übrigens die Kernfiguren sehr eigenthümlich, vornehmlich weil um sie so sehr wenig Zellenprotoplasma vorhanden ist. Im Ganzen schien mir immer die Zahl der Schleifen der Sterne nur gering zu sein.

#### e. Die Theilung der Nervenzellen.

(Taf. XIII Fig. 50—60.)

Beim Nervengewebe hat, soweit ich weiss, bisher nur PEREMESCHKO Zellentheilung wahrgenommen. Seine Beobachtung bezieht sich jedoch nicht auf wirkliche Nervenzellen, sondern auf die der Schwann'schen Scheide inwendig anliegenden Kerngebilde. Bei ächten Nervenzellen blieb also der betreffende Vorgang noch zu finden, und ich hatte mir die Aufgabe gestellt, gerade bei den grossen Nervenzellen der Spinalganglien die Theilungsercheinungen zu studiren, und zwar, da bei denselben Aufschlüsse über das Verhalten der dort so schön entwickelten Kernkörperchen zu erwarten waren. Bei Tritonlarven sowohl als bei neugeborenen Kaninehen suchte ich

jedoch vergebens nach Theilungsfiguren in diesen Zellen. Dagegen gelang es mir bald in der grauen Rindenschicht des Gehirns der Larven von *Triton punctatus* zahlreiche Theilungen der Nervenzellen in verschiedenen Phasen aufzufinden. Ich benutzte zur Darstellung derselben sowohl die Flemming'sche Kernfärbungsmethode, als besonders die 1 % Ameisensäure. Durch Zusammenstellung einer grösseren Zahl von Theilungsfiguren lässt sich beweisen, dass der Vorgang in gleicher Weise verläuft, wie bei den Epithelzellen, obwohl wegen der mehr kugeligen Gestalt der Kerne die Erscheinungen schwerer zu verfolgen sind. Sie lassen sich mithin kurz so zusammenfassen, dass das beim ruhenden Kern (Fig. 50) vorhandene, mit dickeren Knoten versehene Gerüst bei gleichzeitiger Vergrößerung des Kerns deutlicher fadenförmig hervortritt und als wahre Knäuelform erscheint (Fig. 51, 52), um dann durch Querspaltung zu kurzen Fadenschleifen segmentirt zu werden (Fig. 53, 54), welche sich um ein Centrum zur Sternform gruppieren (Fig. 55). Dann tritt auch hier die Längsspaltung der Schleifen ein (Fig. 56), wonach sich letztere um zwei Centren anordnen (Fig. 57—59); die Tochtersterne liegen oft etwas schief einander gegenüber (Fig. 58) und können im Ganzen nicht weit von einander abrücken; wenn man sie von den Polen betrachtet, deckt der eine Stern den anderen; vor dem Auseinanderrücken geben sie, von der Seite gesehen, ein geripptes Aussehen (Fig. 57). Endlich spaltet sich die ganze Zelle zu zwei getrennten Zellen, jede mit ihrem Kern, welcher sich gleichzeitig knäuelförmig umgestaltet (Fig. 60) und in die Ruheform zurückkehrt. Wie sich hierbei die Zellenfortsätze verhalten, konnte ich nicht sehen.

Beim neugeborenen Kaninchen fand ich ebenfalls an den Nervenzellen der grauen Rindenschicht der Grosshirnhemisphären ziemlich zahlreiche Theilungsfiguren, welche mit den eben beschriebenen übereinstimmen.

---

## II.

Oben wurde der Theilungsproeess beschrieben, wie er bei gewöhnlichem Sonnenlichte vor sich geht. Ich versuchte aber, wie erwähnt, auch festzustellen, ob er gewisse Tageszeiten verlangt oder im Gegentheil auch während der Nacht stattfindet. Es erwies sich dabei durch eine grössere Reihe von Versuchen, dass der Proeess an keine bestimmte Zeit gebunden ist, sondern ebenso während der Nacht wie zu jeder Zeit des Tages vor sich zu gehen scheint.

Dann versuchte ich, ob überhaupt der Einfluss des Lichtes nothwendig ist. Ich setzte Wassergefässe mit einer Anzahl von Larven in dicht geschlossene, dicke und sogar schwarz gestrichene Holzschränke, und prüfte nach bestimmter Zeit den Theilungsvorgang bei den verschiedenen Thieren. Es zeigte sich bei einer grossen Anzahl untersuchter Larven, dass dieselben nach einem Aufenthalt von 12, 24 bis 48 Stunden, ja sogar nach 8—10 Tagen in vollständigem Dunkel noch reichliche Zellentheilungen in den Hautepithelien darbieten — vorausgesetzt jedoch, dass hinreichende Nahrung vorhanden war. Auch bei diesen Untersuchungen erwies sich, dass der Process an keine bestimmte Zeit des Tages gebunden ist.

Dann wurde geprüft, ob gefärbtes Licht einen Einfluss auf die Theilungserscheinungen ausübt. Ich setzte kleinere, eine Anzahl Larven enthaltende Wassergefässe in grössere und füllte den Zwischenraum mit einer gefärbten Flüssigkeit (*Gelb*-Lösung von saurem chromsaurem Kali, *Roth*-Fuchsinlösung, *Blaugrün*-Methylgrünlösung), oder es wurden Gefässe aus gefärbtem Glas (*violett*, *grün*, *gelbbraun*) oder mit Asphalt bestrichene Gläser angewandt: alle wurden mit ähnlich gefärbten oder ganz undurchsichtigen Deckeln geschlossen. Bei Untersuchung der in dieser Weise in verschieden gefärbtem Lichte während zwei Wochen aufbewahrten Larven zeigte sich, dass der Theilungsprocess durch das betreffende Licht nicht behindert wird, sondern, so weit ich beobachten konnte, fast ebenso gut wie bei weissem Lichte vor sich geht, in sofern nämlich hinreichende Nahrung vorhanden ist. Nur bei tiefbraunem Lichte (Asphaltfarbe) schien mir ein etwas hindernder Einfluss stattzufinden. In Betreff der einzelnen Lichtsorten konnte ich auch keinen verschiedenen Grad der Einwirkung feststellen. In Anbetracht des Interesses der Frage will ich jedoch in dieser Hinsicht keine ganz bestimmte Behauptung wagen, sondern diese Untersuchungsreihe nur als eine vorläufige ansehen, um hoffentlich auf sie ein anderes Mal bei noch besserer Einrichtung und gleichzeitig mit einer Untersuchung über den Einfluss der Wärme, der Electricität u. s. w. auf die Erscheinungen der Zellentheilung zurückkommen.

---

Da es wegen der stark lichtbrechenden Beschaffenheit der chromatischen Fäden mir von Interesse zu sein schien, ihre Polarisationsverhältnisse zu untersuchen, habe ich dieses gethan. Wie a priori anzunehmen war, da

die ruhenden Kerne nicht anisotrop sind, fand ich auch die verschiedenen Fadenfiguren der sich theilenden Kerne stets isotrop.

Aus der oben gegebenen Darstellung von den Erscheinungen der Zellentheilung im Epithelgewebe, Knorpelgewebe, Muskelgewebe und Nervengewebe der Larven von *Triton punctatus* lassen sich folgende **Ergebnisse** zusammenstellen:

1. Die Zellentheilung verläuft im Ganzen nach dem von FLEMMING, vorzugsweise nach Untersuchungen an der Larve von *Salamandra maculata* aufgestellten Schema, wobei besonders seine späteren Angaben zutreffend erscheinen. Die Tochterkerne machen also in den späteren Stadien der Theilung Prozesse durch, welche gewissermassen denen des Mutterkerns in umgekehrter Ordnung entsprechen.

2. Von den Theilungsformen FLEMMING's lässt sich jedoch die Kranzform weder bei dem Mutterkern noch bei den Tochterkernen als typisch nachweisen.

3. Die vom genannten Forscher entdeckte Längsspaltung der Fadenschleifen des Mutterkerns findet immer und in ausgeprägter Weise statt.

4. Eine von FLEMMING vermuthete entsprechende Längverschmelzung der Fadenschleifen der Tochterkerne lässt sich bei *Triton punct.* nicht nachweisen und ist im Ganzen kaum wahrscheinlich.

5. Die Abgrenzung des sich theilenden vergrösserten Kerns verliert während des Vorgangs an Schärfe, die Kernsubstanz vermischt sich aber nicht direct mit dem Zellenprotoplasma, sondern die Kerngrenze lässt sich, obwohl viel undeutlicher, noch mehr oder weniger sicher wahrnehmen.

6. Statt in die acht Theilungsphasen FLEMMING's lässt sich der ganze Process, nach den biologisch wichtiger erscheinenden Vorgängen im Kern, angemessen in folgende Phasen theilen:

- a. Das Hervortreten eines deutlichen gewundenen Gerüsts von untereinander gleich dicken, allmähig stärker werdenden und weniger dichten Fäden = Knäuelform des Kerns.
- b. Die Segmentirung oder Querspaltung des Fadengerüsts zu kurzen Schleifenstücken.
- c. Die Anordnung der Fadenschleifen um ein Centrum (mit den Schleifenwinkeln nach innen) = Muttersternform oder monocentrische Sternfigur.

d. Die Längsspaltung der Fadenschleifen.

e. Die Umordnung der gespaltenen Fadenschleifen um zwei Centren = Tochtersternform oder dicentrische Sternfigur.

f. Knäuelbildung der Tochterkerne und Rückkehr zur Ruheform.

7. Die von FLEMMING beschriebenen mehrmals wiederholten Bewegungen (Systole und Diastole) der Tochtersterne konnten bei der Tritonlarve nicht wahrgenommen werden; die sog. Aequatorialplatte entspricht dem Anfang des Stadiums, in dem die Fadenschleifen sich dicentrisch, also als Tochtersterne, anordnen, um dann dauernd auseinander zu ziehen.

8. Die Anzahl der Fadenschleifen des Muttersterns und mithin auch jedes der Tochtersterne scheint bei den Hautepithelzellen ungefähr 12 bis 16 zu sein.

9. Die bei den Tochtersternen der Epithelzellen besonders häufig vorhandene polare Einbuchtung bleibt bei den daraus entstandenen ruhenden Kernen sehr oft als eine entsprechende Einbuchtung oder Hilus zurück und ist in den Anfangsstadien der folgenden Theilung derselben Kerne noch lange Zeit wahrnehmbar.

10. Bei den Nervenzellen des Gehirns findet der Theilungsproecess in derselben Weise (indirecte Theilung) statt, wie bei den Epithelzellen, Knorpelzellen, Muskelzellen u. s. w.

11. Die Zellentheilung vollzieht sich während der Nacht ebenso gut, als am Tage.

12. Die Zellentheilung geht bei hinreichender Nahrungszufuhr in vollständigem Dunkel und im Ganzen auch in gefärbtem Lichte ohne merkbare Behinderung vor sich.

---

## Nachtrag.

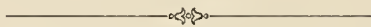
Nachdem der Druck dieser Arbeit schon begonnen war, kamen mir, durch gütige Zusendung des Verfassers, zwei eben erschienene Abhandlungen von PFITZNER in die Hände. In der ersteren<sup>1</sup> theilt er mit, dass er bei Jungen von *Salamandra maculata* die Zellentheilung bei verschiedenen Geweben und u. A. auch in den Nervenzellen der Centralorgane beobachtet hat; er giebt indessen keine weitere Beschreibung und keine Abbildungen davon.

<sup>1</sup> W. PFITZNER, Beobachtungen über weiteres Vorkommen der Karyokinese. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 20, 1881.

In der zweiten Arbeit<sup>1</sup> liefert er die höchst interessante Angabe, dass er besonders nach Behandlung mit Goldchlorid bei den sich theilenden Zellen desselben Thieres, an den Fäden des Gerüstes eine Zusammensetzung aus perlenschnurartig an einander gereihten Körnern oder Chromatinkugeln (Molekule) gefunden; vor der Längsspaltung bestehen die Fäden aus zwei Längsreihen von Körnern, nach derselben nur aus einer solchen Reihe.

Nach dem Erhalten dieser Arbeit habe ich mich sogleich bemüht, diesen wichtigen Befund, durch welchen eine Erklärung der Kernfiguren vermittelt «Umordnung der Molekule» viel leichter zu finden wäre als vorher, zu bestätigen. Leider stehen mir nunmehr, im Herbste, keine passende Tritonlarven zur Verfügung, um die Behandlung mit Goldchlorid wieder zu prüfen. Dagegen habe ich meine vorigen Präparate, v. A. die sehr schönen mit Chromsäure-Saffranin behandelten von Neuem mit den besten Linssystemen ( $\frac{1}{18}$  von Zeiss, Oelimmersion) genau durchmustert. Obwohl ich wie vorher zuweilen an den Fäden eine Andeutung zu feinkörniger Zusammensetzung und zuweilen auch unebene, zackige Ränder sah, muss ich gestehen, dass ich die Ansicht PFITZNER'S bis auf Weiteres nicht zu bestätigen vermag. Das Saffranin färbt die ganze Fadensubstanz und nicht nur eine Reihe von Kugeln. Die Sache ist indessen von besonderer Wichtigkeit und bedarf fortgesetzter Prüfung. Diese Auffassung lässt sich aber mit dem Verhältniss beim «ruhenden» Kern, wo das Chromatingerüst oft so ausserordentlich fein wird, kaum vereinigen, wenn man nicht annehmen will, dass sich die Chromatinkugeln selbst während des Theilungsactes höchst bedeutend vergrössern.

<sup>1</sup> W. PFITZNER, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 7, 1881.



## Erklärung der Abbildungen.

### TAFEL XII.

Die Zellentheilung im Hautepithel der Larve von *Triton punctatus*.

nach ihren verschiedenen Phasen angeordnet und mit den wichtigeren Variationen dargestellt.

**Fig. 1.** Zwei Epithelzellen mit ruhenden Kernen, die linke (*a*) aus der unteren, die rechte (*b*) aus der oberen Schicht. Beh. mit Chromsäure, Dahliafärbung und Damarharz.

**Fig. 2.** Zwei Zellen in den ersten Anfangsstadien der Zellentheilung mit vergrößerten Kernen, *a* mit äusserst feinen, *b* mit etwas stärkeren Kernfäden. Beh. mit Chromsäure, Saffraninfärbung und Damarharz.

**Fig. 3.** Zelle mit gröberem, weniger gewundenem und dichtem, aber noch zusammenhängendem Kernfaden und weniger scharfer Grenze des Kerns. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 4.** Zelle in ungefähr gleichem Stadium, wie die der Fig. 3, aber mit noch weniger dichtem Kernfadengerüst. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 5.** Zelle in etwas späterem Stadium, wo der schön gewundene Kernfaden in Stücke zu zerfallen beginnt. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 6.** Zelle mit schön querliegendem, in verschiedene einzelne Schleifenstücke zerfallenem Kernfadengerüst. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 7.** Zelle mit dem ebenfalls in Schleifen zerfallenen Kernfadengerüst, Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 8.** Zelle mit dem ebenfalls in sehr distincte, frei und weit von einander liegende Schleifen zerfallenen Kernfadengerüst. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 9.** Zelle, deren Kernfadenschleifen sich zur Sternform anzuordnen beginnen. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 10.** Zelle in ungefähr demselben Stadium, wie die der Fig. 9, aber mit etwas mehr fortgeschrittener Anordnung der Kernschleifen zur Sternform. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 11.** Zelle mit Anordnung der Kernschleifen in zweigetheilter Sternform: zwei Schlingen liegen noch in der Peripherie des Kerns. Beh. mit Chromsäure, Hämatoxylin und Canadabalsam.

**Fig. 12.** Zelle mit Anordnung der Kernschleifen in zweigetheilter Sternform. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 13.** Zelle mit Anordnung der Kernschleifen in Sternform rings um eine helle, centrale Partie. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 14.** Zelle mit Anordnung der Kernschleifen in Sternform ohne helle Centralpartie; eine Schleife liegt noch peripherisch. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 15.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der Kernschleifen, an denen die beginnende Längsspaltung deutlich hervortritt. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 16.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der in Längsspaltung begriffenen Kernschleifen; eine Schleife befindet sich im Centrum. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 17.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der in Längsspaltung begriffenen Kernschleifen. Beh. mit Ameisen- und Ueberosmiumsäure.

**Fig. 18.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der schön längsgespaltenen Kernschleifen, deren Zwillingsfäden schon theilweise auseinander gewichen sind. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 19.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der Kernschleifen, deren Längsspaltung schon verlaufen ist. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 20.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der längsgespaltenen Kernschleifen, deren peripherische Enden umgebogen sind, um im Kernraum Platz zu finden. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 21.** Zelle mit sternförmiger Anordnung der Kernschleifen nach vollzogener Längsspaltung. Die Schleifen fangen an, sich umzuordnen. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 22.** Zelle, deren gespaltene Kernschleifen im Stadium der Umordnung nach zwei Centren hin begriffen sind (Stadium der »Aequatorialplatte«). Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 23.** Zelle in noch etwas weiter fortgeschrittenem Stadium der Umordnung der Kernschleifen (»Aequatorialplatte«); man sieht die Umbiegungsstellen der Schleifen auf dem Wege nach zwei Polen der Zelle begriffen. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 24.** Zelle mit den Kernschleifen, in zwei Gruppen nach entgegengesetzten Centren hin angeordnet, aber noch dicht zusammenliegend. Man nimmt hier die achromatische Fadenfigur wahr. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 25.** Zelle mit den zwei auseinander gezogenen Tochtersternen, deren Schleifen je um ein helles Centrum schön geordnet sind. Beh. mit Ameisensäure.

**Fig. 26.** Zelle mit den zwei auseinander gezogenen, auf der Seite liegenden Tochtersternen, deren helle Centren als je eine Einbuchtung erscheinen; die beiden Sterne hängen, wie zuweilen geschieht, mit je einem Schleifenschenkel zusammen. Einige Schleifen liegen, was in diesem Stadium selten ist, noch peripherisch. Beh. mit Ameisensäure.



**Fig. 27.** Zelle mit den zwei getrennten Tochtersternen in palmenblattförmiger Anordnung um je eine grosse Einbuchtung oder einen Hilus. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 28.** Zelle mit zwei kammförmig erscheinenden Tochtersternen, deren Schleifen jedoch nur scheinbar verschmolzen sind. An dem Rande der Zelle sieht man eine mittlere Einschnürung des Protoplasma. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 29.** Zwei durch Theilung einer Mutterzelle entstandene Tochterzellen, deren Kerne eine undeutlich kammförmig von dem Hilus ausstrahlende Zeichnung des Gerüsts zeigen. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 30.** Zwei durch Theilung einer Mutterzelle entstandene Tochterzellen, deren scharf begrenzte Kerne noch deutlich die verschiedenartig gebogenen, um den Hilus angeordneten, vielleicht theilweise schon mit einander verbundenen Schleifen darbieten. Beh. mit 0,5 % Salpetersäure.

**Fig. 31.** Zwei durch Theilung einer Mutterzelle entstandene Tochterzellen, deren scharf begrenzte Kerne ein unregelmässig gewundenes Kernfadengerüst zeigen. Beh. mit Chromsäure, Dahlia und Damarharz.

**Fig. 32.** Zwei durch Theilung einer Mutterzelle entstandene, vollständig entwickelte Tochterzellen, mit Kernen im Ruhezustand und beibehaltenem Theilungseinschnitt oder Hilus; vom Kernfadengerüst sieht man mehrere etwas dickere Fäden in optischem Querschnitt scharf hervortreten und zahlreiche feine undeutliche Fäden. Beh. mit 0,5 % Salpetersäure.

Alle Figuren der Tafel sind bei Hartnack's Imm. Obj. 12 + Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet.

---

### TAFEL XIII.

Die Theilung der Epithelzellen und der Schleimzellen der Haut, der Knorpelzellen, der Muskelzellen und der Nervenzellen bei der Larve von *Triton punctatus*.

**Fig. 33—38.** Die späteren Phasen des Theilungsactes einer Epithelzelle der Tritonlarvenhaut, lebend beobachtet, um das Auseinanderrücken der Tochtersterne und ihre Umbildung zur Knäuelform, sowie die Spaltung des Zellprotoplasma zu zeigen.

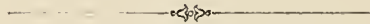
**Fig. 39—42.** LEYDIG'sche Schleimzellen aus der Kopfhaut der Tritonlarve, in verschiedenen Stadien der Theilung begriffen. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 43—45.** Sich theilende Knorpelzellen aus den vorderen Extremitäten der Tritonlarve. Beh. mit 1 % Ameisensäure.

**Fig. 46—49.** Partien von quergestreiften Muskelfasern aus den Kopf- und Kiemenmuskeln der Tritonlarve mit verschiedenen Theilungsstadien der Kerne; bei Fig. 46 Knäuelform; bei Fig. 47 monocentrische Sternform mit schon der Länge nach gespaltenen Schleifen; bei Fig. 48 zwei Fasern, von denen eine mit ruhenden Kernen, die andere mit getheiltem und dicentrisch angeordnetem Kern versehen ist; Fig. 49 Knäuelform der Tochterkerne. Beh. mit Chromsäure, Saffranin und Damarharz.

**Fig. 50—60.** Nervenzellen aus der Grosshirnrinde der Tritonlarve in verschiedenen Stadien der Theilung; Fig. 50 Zelle mit ruhendem Kern; Fig. 51—52 Knäuelform der Kerne; Fig. 53—54 Kerne mit segmentirtem Gerüst; Fig. 55 Anordnung zur monocentrischen Sternform; Fig. 56 Längsspaltung der Sternschleifen; Fig. 57—59 Anordnung der Schleifen um zwei Centren; Fig. 60 Knäuelform der Tochterkerne. Beh. mit 1 % Ameisensäure.

Alle Figuren der Tafel sind bei Hartnack's Imm. Obj. 12 + Ocul. 3 (ausgezog. Tubus) gezeichnet.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologische Untersuchungen](#)

Jahr/Year: 1881

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Retzius Gustaf Magnus

Artikel/Article: [Studien über die Zellentheilung 109-134](#)