zu beantworten. Das Interesse für diese Studien ist durch die wichtigen Arbeiten Eimer's über Eidechsen, Schmetterlinge und Säugetiere fortwährend gewachsen und die Untersuchung der Zeichnung — die früher höchstens als Spielerei höherer Kategorie gegolten haben mag — dürfte in nicht allzuferner Zeit eine neue zoologische Disziplin bilden.

Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich.

Von **H. E. Ziegler**,
Dr. ph., Prof. extraord. der Zoologie, Freiburg i. B.

W. Flemming schreibt in seiner neuesten Arbeit [1]) Folgendes: „Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass man sich über die Fragmentierungen der Leukocytenkerne — und über die amitotische Kernteilung überhaupt — auch folgende Anschauung bilden könnte. Die Leukocyten finden ihre normale physiologische Neubildung gleich den Zellen anderer Gewebe durch Mitose; nur die auf diesem Wege neuentstandenen erhalten das Vermögen länger fortzuleben und auf demselben Wege ihres Gleichen zu erzeugen. Fragmentierung des Kerns, mit und ohne nachfolgende Teilung der Zelle, ist überhaupt in den Geweben der Wirbeltiere ein Vorgang, der nicht zur physiologischen Vermehrung und Neubildung von Zellen führt, sondern wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentierung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem zellulären Stoffwechsel zu dienen hat. Wenn sich also Leukocyten mit Fragmentierung ihrer Kerne teilen, so würden hiernach die Abkömmlinge dieses Vorgangs nicht mehr zeugungsfähiges Material sein, sondern zum Untergang bestimmt, obwohl sie zunächst noch lange in den Geweben und Säften weiterleben können."

Obgleich Flemming diese Sätze nicht als bewiesene Resultate, sondern nur als wahrscheinliche Hypothesen hinstellt, so sind sie doch von großer Wichtigkeit und die Ausführungen Flemming's werden viel dazu beitragen, die richtige Beurteilung der amitotischen Kernteilung [2]) zur allgemeinen Anerkennung zu bringen. Ich habe seit mehreren Jahren hinsichtlich der biologischen Bedeutung der

---

1) W. Flemming, Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Archiv f. mikr. Anatomie, 37. Bd., 1891.

2) Die amitotische Kernteilung umfasst nach der Arnold'schen Terminologie die „direkte Segmentierung", die „direkte Fragmentierung" und die „indirekte Fragmentierung". Ich sehe von den Arnold'schen Bezeichnungen ganz ab, weil sie, wie mir scheint, auf einer unnatürlichen Einteilung beruhen.

amitotischen Kernteilung eine derartige Ansicht gehegt, wie sie in den obigen Sätzen Flemming's ausgedrückt wird, und habe dieselbe seither durch alle Fälle amitotischer Kernteilung, welche mir in der Litteratur zu Gesicht kamen, bestätigt gefunden; daher glaube ich, dass die amitotische Kernteilung, wo immer sie auftritt, im Sinne der oben zitierten Darlegungen zu deuten ist.

Das Studium der im Periblast der Knochenfische befindlichen Kerne war für mich der Ausgangspunkt solcher Ueberlegungen gewesen [1]). „Die Kerne des Periblastes der Knochenfische teilen sich zur Zeit der Furchung durch Karyokinese, wie dies von vielen Autoren übereinstimmend angegeben wird; später aber nehmen sie einen eigentümlichen Habitus an [2]) und zeigen die Bilder direkter Kernteilung.“ Ich führte damals weiter aus, dass „sich in sehr verschiedenartigen Fällen eigentümliche Kernformen finden, die man den Periblastkernen der Knochenfische an die Seite stellen kann, und dass diese Erscheinungen ein für die Naturgeschichte des Zellkerns überhaupt wichtiges Kapitel bilden.“ „Es würde passend erscheinen, wenn man den Ausdruck Fragmentation im Tierreich (und zwar zunächst nur bei Metazoen) für die morphologisch und physiologisch zusammengehörigen Fälle gebrauchen würde, welche in folgender Weise charakterisiert sind. Die Kerne sind beträchtlich größer als gewöhnliche Kerne desselben Tieres und zeigen anormale Armut an

1) E. Ziegler, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikr. Anatomie, 30. Bd., 1887, S. 160.

2) Dieselben Erscheinungen zeigen sich nicht nur bei den im Dotter gelegenen Kernen der anderen meroblastischen Wirbeltiere, sondern auch bei den im Dotter liegenden Kernen der Arthropoden. Wie es bei der Entwicklung der meroblastischen Eier der Wirbeltiere höchst unwahrscheinlich und mindestens nicht bewiesen ist, dass die im Dotter liegenden großen Kerne in irgend einer Weise morphologisch am Aufbau des Embryo beteiligt sind, so kann dasselbe für die Kerne behauptet werden, welche bei den Arthropoden nach der Bildung des Blastoderms und der Anlage des Keimstreifs noch im Dotter verharren. Ich zitiere die bezüglichen Bemerkungen von Graber (Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschriften der k. Akademie zu Wien. Math.-naturw. Klasse, 56. Bd., 1889). „Innerhalb des Blastoderms, zerstreut im Dotter, findet man bekanntlich bei den Musciden sowie bei allen hierauf untersuchten Insekten Zellen oder mindestens Kerne, die man daher auch vielfach als Dotterzellen (Vitellophagen nach Nusbaum) zu bezeichnen pflegt. Was nun die Rolle anlangt, welche diese vielbesprochenen Zellen beim Aufbau des Embryos spielen, so ist die gegenwärtig weitaus verbreiteste Ansicht die, dass sie bloß die Assimilierung des Dotters befördern und dass sie, obwohl gemeinsamen Ursprungs mit den Blastodermzellen, insbesondere keine gewebebildenden und in die Kategorie der eigentlichen Keimblätter einzuordnenden Elemente sind“. Die Vitellophagen der Musciden sind Kerne ohne Plasmahof und erscheinen „als im Allgemeinen sehr unregelmäßig umgrenzte oder amöboide Gebilde von relativ riesiger Größe“.

Chromatin oder anormale Verteilung desselben. Die Kerne vermehren sich durch direkte Kernteilung; häufig wird die Teilung nicht bis zur Trennung der Teilstücke durchgeführt, so dass die Kerne knospenähnliche Fortsätze und unregelmäßige Ausläufer zeigen, oder dass sie durch Einschnürungen zerteilt erscheinen. Die Fragmentation kommt vor in Zellen, welche sich nicht mehr teilen oder in Protoplasmamassen, welche durch unvollständige Zellteilung (d. h. durch Kernteilung ohne zugehörige Zellteilung) entstanden sind. Das Auftreten der Fragmentation hängt damit zusammen, dass die Zelle sich spezialisiert, sich an eine bestimmte physiologische Funktion angepasst hat, dass sie z. B. Dotter beherbergt und assimiliert, dass sie irgend einen Sekretions- oder Resorptionsvorgang besorgt u. s. w. Die Kerne sind degeneriert, insofern die Zelle keiner Teilung mehr fähig ist und folglich sich an dem weiteren Aufbau des Embryo oder an Regenerationsvorgängen nicht mehr morphologisch beteiligen kann; wenn man die Kerne in diesem Sinne als degeneriert bezeichnet, so schließt dies nicht aus, dass sie ihre physiologische Funktion mehr oder weniger lange Zeit hindurch erfüllen. Es gibt einfachere Modi der Degeneration, welche zu raschem Untergang führen, die Fragmentation tritt nur dann auf, wenn die Kerne erst eine spezialisierte Funktion übernehmen und dann zu Grunde gehen."

Nach dem heutigen Stand der Forschung darf man behaupten, dass die amitotische Kernteilung stets das Ende der Reihe der Teilungen andeutet. Wo dieser Teilungsmodus auftritt, da finden nur noch eine beschränkte Zahl von Teilungen oder nur noch ganz wenige oder gar keine Teilungen mehr statt, während die durch Mitose sich teilenden Kerne für die ganze Lebensdauer des Individuums eine unbegrenzte Vermehrungsfähigkeit besitzen. Es ist schon a priori wenig wahrscheinlich, dass Kerne, welche durch amitotische Teilung entstanden sind, sich jemals wieder durch Mitose teilen; denn bei der amitotischen Kernteilung findet die Verteilung des Chromatins in einer rohen und meist sehr ungleichmäßigen Weise statt; infolge dessen hätte die Mitose, welche eine gesetzmäßige und durchaus gleichmäßige Teilung des Chromatins bewirkt, nachher gar keine Bedeutung und keinen Wert mehr, oder sie würde wenigstens ganz unverständlich bleiben.

Flemming (l. c.) zeigt bei der amitotischen Teilung der Leukocytenkerne, dass bei der Kernzerschnürung eine Teilung der Attraktionssphäre und ihres Centralkörpers nicht stattfindet[1]). Mit dem Ausbleiben dieser Teilung kann vielleicht

1) Diese Beobachtung gibt eine wichtige Stütze für die Ansicht, dass die Vorgänge der amitotischen Kernteilung und der Verzweigung der Kerne mit einander verwandt sind und in einander übergehen; auch die außergewöhnliche Größe trifft bei den verzweigten, wie bei den amitotisch sich teilenden Kernen zu. Korschelt („Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zell-

die Thatsache in Verbindung gebracht werden, dass der amitotischen Kernteilung in der Regel die Zellteilung nicht nachfolgt. Wie Flemming sagt, werden weitere Untersuchungen zu entscheiden haben, ob in den Fällen, in welchen die amitotische Teilung von einer Zellteilung begleitet ist, eine Teilung der Attraktionssphäre auftritt.

Nach allen vorliegenden Beobachtungen steht fest, dass die Kerne, welche sich amitotisch teilen, stets durch besondere Größe ausgezeichnet sind[1]). Diese Eigentümlichkeit

kerns". Zool. Jahrbücher, Abteilung für Anat. und Ontogenie, Bd. IV, 1889) hat in zusammenfassender Weise gezeigt, dass verzweigte Kerne häufig in solchen Zellen vorkommen, in welchen eine intensive Sekretion stattfindet. Die Verzweigung der Kerne deutet darauf hin, dass die Kerne in hohem Maße an die spezialisierte physiologische Funktion sich angepasst haben, und diese weitgehende Anpassung zieht nach kürzerer oder längerer Zeit den Untergang der Kerne nach sich. — Dass die amitotische Teilung und die Verzweigung der Kerne physiologisch und morphologisch zusammengehörige Erscheinungen sind, geht auch daraus hervor, dass sie häufig neben einander vorkommen; z. B. sah ich an einigen Präparaten des in toto eingelegten Darmkanals von *Porcellio scaber* (welche mir Herr Dr. vom Rath freundlichst zur Untersuchung überließ), dass die Kerne des Epithels in der hinteren Hälfte des Mitteldarms mannigfache Verzweigungen zeigten und da und dort die Bilder direkter Teilung gaben. Beiläufig möchte ich bemerken, dass solche Kernformen, wie man sie hier findet, von van Bambeke (Des déformations artificielles du noyau. Archives de Biologie, T. VII, 1887) beschrieben und abgebildet sind, dass ich aber auf diese Arbeit nicht genauer eingehen kann, weil mir nicht ganz klar geworden ist, was van Bambeke unter Déformation artificielle verstehen will. —

Es wird vielleicht zu empfehlen sein, aus denjenigen Fällen amitotischer Kernteilung, welche gemeinsam mit der Verzweigung der Kerne auftreten, eine Unterabteilung derselben zu machen. —

1) In einigen Fällen sind solche große Kerne als Riesenkerne bezeichnet worden. Es wäre angezeigt für alle bei den Metazoen vorkommenden außergewöhnlich großen Kerne (mit Ausnahme der Kerne der Genitalzellen) stets denselben Namen zu gebrauchen. Man könnte den Ausdruck Riesenkern in diesem Sinn verallgemeinern. Das Wort Makronukleus, welches bei den ciliaten Infusorien und Acineten gebraucht wird, sollte man nicht auf die Metazoen übertragen, da ja die genannten Protozoen hinsichtlich der Kernverhältnisse eine ganz aparte Stellung einnehmen. Ich möchte für den bei Metazoen vorkommenden Typus ungewöhnlich großer Kerne den Namen Meganukleus vorschlagen. Die neueren Erfahrungen lassen sich dann sehr kurz in folgenden Sätzen ausdrücken: wo Meganuklei vorkommen, da findet ein lebhafter Sekretions- oder Assimilationsvorgang statt; Meganuklei können sich amitotisch teilen und die amitotische Kernteilung kommt unter den Metazoen nur bei Meganuklei vor; die Meganuklei haben eine beschränkte Teilungsfähigkeit und gehen stets nach einiger Zeit zu Grunde. — Es würde sich empfehlen, den Kernen der Genitalzellen eine Ausnahmestellung zu geben und sie nicht unter die Meganuklei zu rechnen. Freilich erreicht der Eikern in Anpassung an die ovogenetischen Vorgänge eine außerordentliche Größe, aber er ist einer Ver-

scheint auch den amitotisch sich teilenden Leukocytenkernen zuzukommen, obgleich sie hier nicht so deutlich wie sonst hervortritt. Die ungewöhnliche Größe der Kerne hängt unzweifelhaft mit der physiologischen Funktion zusammen und man darf, wie ich glaube, die Hypothese aufstellen, dass bei den Metazoen die amitotische Kernteilung (vorzugsweise, vielleicht ausschließlich) bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder Assimilationsprozess vorstehen. Mit Rücksicht auf diese Gesichtspunkte will ich hier einige Fälle amitotischer Teilung ins Auge fassen.

Wenn Eizellen im Ovarium der Wirbeltiere zur Rückbildung kommen, so geschieht dies mit Hilfe von Leukocyten, welche in das Innere derselben hineinkriechen, und von Zellen des mehrschichtig gewordenen Follikelepithels, welche am Rande in die Zelle eindringen; die Kerne der Zellen, welche die Resorption der Eizelle bewirken, entarten unter zunehmender Vergrößerung und zeigen amitotische Teilung. Die physiologischen Verhältnisse sind hier dieselben wie bei den Kernen im Dotter der meroblastischen Embryonen der Wirbeltiere, insofern es sich darum handelt, auf das Dottermaterial eine assimilatorische Einwirkung auszuüben. Die Veränderungen, welche die Leukocyten und die Follikelzellen während der Resorption der Eizelle erfahren, insbesondere auch die Vergrößerung des Kernes, die mannigfachen Formen der amitotischen Teilung, das Vorkommen mehrkerniger Zellen und der Zerfall von Kernen sind von Ruge [1]) neuerdings bei verschiedenen Amphibien eingehend untersucht worden. Die Arbeit von Ruge gibt so viele für die vorliegende Frage bedeutsame Beobachtungen, dass ich auf dieselbe verweisen muss und nicht versuchen kann die Resultate hier mit wenigen Worten wiederzugeben.

Sehr typisch ist der Fall, welchen Chun [2]) beschrieben hat. Bei den Schwimmglocken der calycophoriden Siphonophoren findet man in den Radiärkanälen und in den netzförmig sich verzweigenden Ausläufern derselben „die abgeplatteten großen Entodermzellen mit einer Brut von Kernen erfüllt“. „Die größeren derselben zeigen selten

---

jüngung fähig; während bei einem typischen Meganukleus, so viel man weiß, niemals mehr eine mitotische Teilung stattfindet, tritt der Eikern in mitotische Teilung ein, indem aus ihm die erste Richtungsspindel hervorgeht. Bei den Kernen somatischer Zellen konnte die Anpassung an eine bestimmte physiologische Funktion so weit schreiten, dass die normale Teilungsfähigkeit darüber zu Grunde ging, bei den Kernen der Genitalzellen durfte dies natürlich nicht geschehen.

1) G. Ruge, Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morphologisches Jahrbuch, XV. Bd., 1890.

2) C. Chun, Ueber die Bedeutung der direkten Kernteilung. Schriften der physikal.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 31. Jahrg., 1890.

rundliche Konturen; meist sind sie band- oder wurmförmig ausgezogen und mit seitlichen Höckern besetzt." „Bald zerschnüren sich hantel- oder bisquitförmige Kerne in zwei gleich große Hälften, bald ähnelt die Kernteilung mehr einer Knospung, insofern der abgeschnürte Kern bedeutend kleiner ist und gleichzeitig der größere Kern verschiedene Prolifikationen aufweist, die ebenfalls sich abzuschnüren beginnen." „In keinem Fall bedingt die direkte Kernteilung bei den Siphonophoren eine nachfolgende Zellteilung"; auf diese Thatsache legt Chun besonderen Wert, „da auch in allen Fällen, wo bis jetzt direkte Kernteilung nachgewiesen wurde, es zur Bildung von vielkernigen Zellen kommt, ohne dass mit Sicherheit eine nachfolgende Zellteilung beobachtet wurde." Es lässt sich wahrscheinlich machen, dass den von Chun beschriebenen Kernen eine energische physiologische Thätigkeit der obengenannten Art zukommt; denn die Bildung der netzförmig anastomosierenden Ausläufer der Radiärkanäle deutet darauf hin, dass das Epithel dieser Kanäle in möglichst großer Fläche mit den umgebenden Geweben in Berührung kommen soll und, wie Chun angibt, für den Stoffwechsel der zur Schwimmbewegung dienenden Muskulatur der Schwimmglocken von großer Wichtigkeit ist.

Bei vielen Insekten findet man ganz auffallend große Kerne in den Nährzellen, welche im Ovarium der Eizelle sich anlagern, um ihr Nahrungsmaterial zu liefern [1]); Korschelt [2]) hat bei solchen Nährzellen in der Endkammer der Ovarien verschiedener Wanzen die Bilder amitotischer Kernteilung gesehen.

In dem Follikelepithel, welches das Ei der Maulwurfgrille umhüllt („le tapis cellulaire qui recouvre l'oeuf de la taupe-grillon arrivé à l'état parfait"), sah Carnoy [3]) amitotische Kernteilung und mehrkernige Zellen. Da die Zellen des Follikelepithels bei der Ernährung der wachsenden Eizelle eine große Rolle spielen und da sie mit der Reife der Eizelle ihre Bedeutung verlieren, so treffen auch hier die oben betonten biologischen Verhältnisse zu.

Bei den großen Kernen der äußeren Schichte der Embryonalhülle eines brasilianischen Skorpions hat Blochmann [4]) direkte Kernteilung beobachtet. „Zu einer mit dieser Kernteilung im Zusammen-

---

1) Man vergleiche auch die Abbildung der großen Nährzellen von *Musca vomitoria* in der Schrift von Henking: „Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei". Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd 46, 1888.

2) Korschelt, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Zeitschr f. wiss. Zoologie, Bd. 43, 1886.

3) J. B. Carnoy, La Cytodiérèse chez les arthropodes. La Cellule, T. 1, 1884, S. 219.

4) Blochmann, Ueber direkte Kernteilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Morphol. Jahrbuch, X. Bd., 1885.

hang stehenden Zellteilung kommt es wohl überhaupt nie.“ Blochmann hat in keinem seiner Präparate eine Andeutung einer Zellteilung gefunden, „auch spricht für das Unterbleiben der Zellteilung die große Masse der zweikernigen Zellen, die sich in allen Teilen der Embryonalhülle finden.“ „Die Embryonalhülle ist ein vergängliches Gebilde, welches jedenfalls bald nach diesen Teilungen dem Untergang anheimfällt.“ Ob diese Embryonalhülle eine wichtige physiologische Funktion hat, ob sie etwa eine seröse Flüssigkeit abscheidet, welche den Embryo umgibt, dies ist zur Zeit nicht zu entscheiden.

Bei *Cyclas cornea* (einer kleinen im Süßwasser vorkommenden Muschel) habe ich in den Bruttaschen, welche in den Kiemen entstehen und die Embryonen umschließen, an den Kernen des Epithels auffallende Vergrößerung und eigentümliche Fragmentierung beobachtet [1]). In den Brutkapseln sammelt sich allmählich eine Flüssigkeit an; es kann daher eine sekretorische Funktion der Zellen für wahrscheinlich gehalten werden. Einzelne der Epithelzellen lösen sich von der Wand ab und werden von den Embryonen gefressen, welche innerhalb der Brutkapseln bis zur Geschlechtsreife heranwachsen.

Das Epithel der Harnblase verschiedener Säugetiere, vorzugsweise der Maus und des Hundes hat neuerdings eine eingehende Untersuchung erfahren durch A. S. Dogiel, welcher Folgendes berichtet [2]). „In ein und demselben vielschichtigen Epithel geht die Kernteilung in den Zellen der obern Schichte amitotisch, in den übrigen Schichten durch Hilfe von Mitose vor sich.“ „Die obersten Epithelzellen der Harnblase haben bei verschiedenen Säugetieren, hauptsächlich aber bei den kleinen Nagern eine außerordentliche Größe und besitzen eine große Zahl von Kernen.“ „Wir sehen, dass der Vermehrungsprozess der Kerne in den Epithelzellen der obersten Schichte ähnlich wie in den Riesenzellen, den Leukocyten, in dem Epithel der Milchdrüsen etc. vor sich geht, nämlich durch direkte amitotische Kernteilung oder sogar, richtiger gesagt, durch Knospenbildung.“ Die obersten Zellen des Harnblasenepithels haben eine sekretorische Funktion und sondern die Schleimschicht ab, „welche die Blasenschleimhaut vor der unmittelbaren Einwirkung des Harnes schützt.“ Wenn man noch bedenkt, dass bei mehrschichtigen Epithelien stets die oberste Zellenschicht einer allmählichen Degeneration unterliegt und von den tieferen Schichten aus regeneriert wird, so

1) H. E. Ziegler, Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Zeitschrift für wiss. Zoologie, 41. Bd., 1885.

2) A. S. Dogiel, Ueber das Epithel der Harnblase. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 35. Bd., 1890.

sieht man, dass in dem hier vorliegenden Fall amitotischer Kernteilung die biologischen Verhältnisse recht typische sind [1]).

In Zellen, welche typische Drüsenzellen sind, ist die amitotische Kernteilung nicht selten [2]). Drüsenzellen, in denen eine energische Sekretion stattfindet, haben stets einen großen Zellleib und in der Regel einen großen Kern [3]), welcher niemals mehr mitotische Teilungen eingeht; wenn amitotische Teilung des Kerns eintritt, so folgt gewöhnlich keine Zellteilung nach.

Bei Triton werden [nach Klein] [4]) in den großen Drüsenzellen, welche die sackförmigen Hautdrüsen auskleiden (oder richtiger gesagt ausfüllen), die Bilder amitotischer Kernteilung getroffen und kommen ebenda auch mehrkernige Zellen vor.

Bei *Anilocra* (einem Krebs aus der Ordnung der Isopoden) fand O. vom Rath [5]) in großen drüsigen Zellen, welche höchst wahrscheinlich die Speicheldrüsen des Tieres sind, sehr große Kerne, welche sich amitotisch teilen; häufig werden mehrere Kerne in einer Zelle gefunden.

Hier reihen sich die Fälle direkter Kernteilung an, welche im

---

1) Nicht allein bei Säugetieren, sondern auch bei Urodelen ist amitotische Kernteilung im Blasenepithel gefunden worden. Flemming sah dieselbe beim Salamander, ist aber geneigt das Vorkommnis nicht für ein normales, sondern für ein pathologisches zu halten (Flemming, Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 34, 1890).

2) Der Drüsensekretion verwandt ist die Milchsekretion, jedoch kann man die Milchzellen nicht als typische Drüsenzellen ansehen, denn der Zellleib und der Kern sind nicht beträchtlich vergrößert. Nissen (Archiv f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886) schreibt über die Milchzellen Folgendes. „Mitosen habe ich in Hunderten von Präparaten nicht auffinden können, trotzdem dass Vermehrung der Kerne ein überaus häufiges Ereignis ist. Vielleicht also findet hier direkte Kernteilung statt. Wie dem auch sei, die an dem Innenende der Zelle liegenden Kerne lösen sich, umgeben von einer Portion Protoplasma von den Epithelzellen los“.

3) Korschelt („Ueber die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle Sitzungsber. der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin, 1887, S. 127) schreibt: „Es ist höchst auffällig, dass die voluminösen Kerne — — gerade in Zellen mit secernierender Funktion vorkommen. Es dürfte dies darauf hinweisen, dass für solche Zellen die Kerne von ganz besonderer Bedeutung sind, dass sie einen gewissen Einfluss auf die Thätigkeit der Zelle ausüben. In dieser Vermutung werden wir noch bestärkt durch die Thatsache, dass die Kerne nicht schon anfangs den bedeutenden Umfang und die außergewöhnliche Form haben, sondern diese erst annehmen, wenn die Zellen in Funktion treten“.

4) E. Klein, Observations on the Glandular Epithelium und Division of Nuclei in the Skin of Newt. Quarterly Journ. of micros. science, Vol. XIX, 1879.

5) Otto vom Rath, Ueber eine eigenartige polyzentrische Anordnung des Chromatins. Zoologischer Anzeiger, 1890, S. 334.

Epithel des Darmkanals bei Crustaceen und Insekten [1]), in den Leberschläuchen von Crustaceen und den Malpighi'schen Schläuchen von Insekten zur Beobachtung kommen. Denn es handelt sich hier stets um Zellen von drüsigem Charakter.

Was die Malpighi'schen Schläuche betrifft, so fand Carnoy [2]) amitotische Teilung bei der Larve von *Aphrophora spumaria*, Platner [3]) bei *Dytiscus marginalis*. „Die Zellen der Malpighi'schen Gefäße der Insekten werden", wie Platner schreibt, „an Größe nur noch von den Eiern übertroffen. Der Kern übertrifft den der Salamanderzellen oft um das Dreifache und mehr an Durchmesser, und dabei findet sich trotz regster Zellvermehrung, wie es der Verbrauch bei der Funktion erheischt, keine Mitose. Die Zellen sind in den verschiedensten Größen anzutreffen; die großen enthalten einen großen Kern oder zwei kleinere, oder 3, 4, 5; die Kerne selbst trifft man in allen Stadien der direkten Teilung."

Die Verhältnisse des Mitteldarmepithels der Insekten [4]) und Crustaceen bedürfen einer besonderen Erörterung. Nach einer kritischen Durchsicht der Litteratur muss man zu der Ansicht kommen, dass bei solchen Epithelzellen, welche bereits als Drüsenzellen funktionieren, oder bei welchen der Sekretionsprozess eben beginnt, die direkte Kernteilung auftreten kann, dass dann diese Zellen und Kerne einer allmählichen oder einer periodischen Abstoßung unterliegen und dass die Regeneration des Epithels in der Regel von inselartig eingelagerten Gruppen jugendlicher Zellen oder Regenerationkrypten ausgeht, deren Zellen sich mitotisch vermehren. In diesem Sinne lassen sich auch die Beobachtungen von Frenzel [5]) deuten. Bei *Phronima* sah er im Darmepithel einzelne verstreute Inseln jüngerer

---

1) Auch bei Nematoden kommt im Epithel des Darmkanals amitotische Teilung vor. Hoyer fand die Bilder direkter Kernteilung und mehrkernige Zellen im Darmkanal von geschlechtsreifen Exemplaren von *Rhabdonema nigrovenosum* (Hoyer, Ueber ein für das Studium der „direkten" Kernteilung vorzüglich geeignetes Objekt. Anatom. Anzeiger, 5. Jahrg., 1890, S. 26).

2) J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, T. I, 1884, S. 219.

3) G. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 33. Bd.

4) Nicht allein im Mitteldarm, sondern auch im Enddarm der Insekten kommt amitotische Kernteilung vor. Faussek (Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 45, 1887) sah dieselbe im Enddarm einer Heuschrecke (*Eremobia muricata* Pall.) und an den Rektaldrüsen von *Aeschna*-Larven. So viel man weiß, folgt auf diese Kernteilung hier keine Zellteilung.

5) J. Frenzel, Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Archiv für mikrosk. Anat., 25. Bd., 1885. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Archiv für mikrosk. Anat., 26. Bd., 1886.

Zellen, welche noch nicht in Sekretbildung begriffen waren, und sich lebhaft durch Mitose vermehrten. Bei *Astacus*, *Maja* und *Dromia* beobachtete er typische amitotische Kernteilung [1]). Hinsichtlich der Insekten schreibt Frenzel Folgendes. „Die Mitteldarmzellen haben die Aufgabe zu erfüllen die Verdauungssekrete zu liefern, und ein Teil derselben, nämlich die eigentlichen Epithelzellen, bei den Raupen die Zylinder- wie die Schleimzellen, gehen hierbei stetig zu Grunde [2])". „Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten, gleichgiltig, ob sie dem Darmschlauch selbst oder dessen Ausstülpungen angehören, gleichgiltig ferner, ob sie dem Typus der langgestreckten Zylinderzellen oder dem der rundlichen Schleimzellen zuzuzählen sind, pflanzen sich auf dem Wege der direkten amitotischen Kernteilung fort." Soweit stimmen die Angaben Frenzel's sehr gut mit den hier durchzuführenden theoretischen Anschauungen überein. Aber Frenzel fährt fort: „während die spezifischen Drüsenzellen der Krypten sich auf dem Wege der indirekten (mitotischen) Kernteilung vermehren." Frenzel meint also, dass die Epithelzellen durch amitotische Teilung, die Drüsenzellen durch Mitose sich vermehren, und diese Auffassung steht mit den obigen Ausführungen in schroffem Widerspruch. Die Sachlage klärt sich sehr leicht auf, wenn man bedenkt, dass die Zellen der Krypten, welche sich mitotisch teilen, nicht die mindeste Veranlassung geben für Drüsenzellen gehalten zu werden; der Zellkörper ist klein und enthält keinerlei Sekrettropfen. Es ist demnach viel einleuchtender die Krypten nicht als Drüsenkrypten, sondern als Regenerationskrypten anzusehen und anzunehmen, dass die „eigentlichen Epithelzellen" von da aus regeneriert und vorgeschoben werden. Bei *Periplaneta orientalis* L. habe ich mich durch das Studium von Schnitten von der Richtigkeit dieser Auffassung überzeugt.

Es wäre also ganz unbegründet, wenn man annehmen wollte, dass im Darmkanal der Crustaceen oder Insekten die Zellvermehrung auf der amitotischen Kernteilung beruhe und es zeigt sich vielmehr, dass die amitotische Kernteilung nur in solchen Zellen auftritt, welche im Begriff stehen als Drüsen-

---

1) Bei *Astacus* habe ich auf Schnitten gesehen, dass die Kerne der Epithelzellen des Mitteldarmes an gewissen in der Tiefe der Falten gelegenen Stellen das Aussehen jugendlicher Kerne haben, welche sich wahrscheinlich mitotisch teilen.

2) Wie sich in den Zellen des Mitteldarms der Insekten das Sekret ansammelt und wie solche Zellen mit ihren Kernen bei der Entleerung des Sekretes in das Darmlumen abgestoßen werden, das hat A. van Gehuchten eingehend beschrieben (Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata*. La Cellule, T. VI, 1890). Auch Mingazzini erwähnt die Abstoßung der Epithelzellen (Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel, IX. Bd., 1889, S. 55 u. 279).

zellen zu funktionieren und bei dieser Funktion über kurz oder lang zu Grunde gehen werden. Es mag hier auch bemerkt werden, dass bei manchen Arthropoden zu gewisser Zeit eine Abstoßung des ganzen drüsigen Epithels des Mitteldarms stattfindet. Nach Bizozzero (Atti della R. Accad. d. sc. di Torino, Vol. 24, 1888–89, S. 702) wird bei *Hydrophilus piceus* alle 2–5 Tage das ganze Epithel des Mitteldarmes abgestoßen und bildet sich das neue Epithel von den „Intestinaldrüsen" (Regenerationskrypten) aus durch Vorschiebung und Umwandlung der Zellen. Bei Polydesmiden beobachtete O. vom Rath[1]), dass während der Häutung das Epithel des Mitteldarms abgestoßen und regeneriert wird. Bei den Hymenopteren wird das Epithel des Mitteldarms während der Puppenruhe erneuert (s. Frenzel l. c. S. 257). Im Puppenstadium der Musciden ist die Auflösung des bestehenden Mitteldarmepithels durch die grundlegende Untersuchung von Weismann[2]) schon vor längerer Zeit bekannt geworden und wurde die Entwicklung des neuen Epithels neuerdings durch Kowalevsky[3]) und van Rees[4]) beschrieben. Der letztere gibt folgende Darstellung. „Der ganze innere Epithelschlauch samt einer Anzahl von kleineren Zellen, die ich als Bindegewebe zu deuten geneigt bin, wird nach dem Lumen zu abgestoßen. Nur eine Anzahl Epithelinselchen bleiben zurück und zwar angeschmiegt an die vorläufig noch unaufgelöste larvale Muskelschicht."

Nach Carnoy (l. c.) trifft man die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden auch bei den Kernen der Muskelfasern und bei Kernen der Hodenschläuche. Carnoy behauptet, dass er bei ausgebildeten Muskelfasern aller Arthropoden stets nur direkte Kernteilung gesehen habe[5]); man wird daraus gegen die oben vertretenen

---

1) O. vom Rath, Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilognathen). Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. V, 1890, S. 13.

2) A. Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 14. Bd., 1864.

3) A. Kowalevsky, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 45. Bd., 1887.

4) J. van Rees, Beiträge zur Kenntnis der innern Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jahrbücher, Abt. für Anat. u. Ontog., III. Bd., 1889.

5) Hinsichtlich der bei Wirbeltieren an Muskelzellen beobachteten direkten Kernteilung spricht sich Flemming (l. c. S. 290) dahin aus, dass sie bei dem physiologischen Wachstum der Muskeln keine Rolle spielt und dass die bei pathologischer Regeneration von Muskelfasern auftretenden amitotischen Kernvermehrungen die Bedeutung degenerativer Erscheinungen haben. Nachträglich kann ich noch auf die Arbeit von Robert „Versuche über die Wiederbildung quergestreifter Muskelfasern" (Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie und allgem. Pathologie, X. Bd., 1891, S. 169) verweisen, nach welcher bei der Zellvermehrung, auf Grund deren die jungen Muskelfasern entstehen, ausschließlich mitotische Teilung vorkommt.

Anschauungen keinen Einwand machen können, weil es leicht begreiflich ist, dass die Kerne ausgebildeter Muskelfasern ihren besondern physiologischen Funktionen sich anpassen. Was die Kerne der Hodenschläuche betrifft, so muss natürlich strenge unterschieden werden, ob die amitotische Teilung bei den Kernen von Spermatogonien oder bei den Kernen der sekretorisch funktionierenden Stütz- (Begleit- oder Saft-) Zellen auftritt. Bei den letzteren kann man amitotische Teilung erwarten; aber es liegen auch einige Angaben vor, nach welchen dieselbe bei Spermatogonien vorkomme; diese Fälle müssen einer erneuten Untersuchung unterworfen werden. Da Herr Dr. vom Rath zur Zeit im hiesigen zoologischen Institut über diese Frage arbeitet, will ich nicht weiter auf dieselbe eingehen[1]).

Man wird sich nicht wundern, dass in den Zellen des Fettkörpers der Arthropoden amitotische Kernteilung vorkommt; denn diese Zellen sind in ihrer physiologischen Funktion an die Aufspeicherung von Nahrungsmaterial angepasst und zerfallen, wenn das Nahrungsmaterial für den Aufbau anderer Gewebe gebraucht werden soll. Carnoy (l. c.) beschreibt die amitotische Teilung der Kerne von Fettkörperzellen und erwähnt, dass infolge des Ausbleibens der Zellteilung sehr häufig Zellen mit mehreren Kernen (2 bis 10 Kernen) getroffen werden[2]). Die Aufzehrung der Zellen des Fettkörpers hat van Rees (l. c. S. 76—83) bei der Puppe von *Musca vomitoria* eingehend beobachtet. „Es sind nicht die Muskeln der Larve allein", schreibt er, „welche von den Leukocyten der Puppe als Nahrung benutzt werden. Ich habe gefunden, dass auch die Fettzellen von ihnen heimgesucht werden, ihnen zur Nahrung dienen und mindestens teilweise von ihnen zum Zerfall gebracht werden. Am dritten Tage konnte ich an Querschnitten die Anwesenheit einer geringen Zahl von Blutkörperchen im Innern dieser Fettzellen mit Sicherheit erkennen. Die meisten von ihnen lagen in unmittelbarer Nähe des Kernes, einige wenige im Protoplasmanetz der Fettzelle zwischen den kleinen Fettkörnchen. In einzelnen Blutkörperchen traf ich zwei bis drei Kerne an, ja sogar sechs oder noch mehr. Am sechsten Tage waren die Leukocyten zu mehr als hundert um den Kern der Fettzelle gelagert, der an färbbarer Substanz fortwährend verliert, so dass der Gedanke nahe liegt,

---

1) Ich verweise auf die demnächst im Zool. Anzeiger erscheinende Mitteilung über „die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden" von O. vom Rath.

2) Auch bei den Wirbeltieren trifft man in den Fettzellen bei manchen Arten der Fettresorption mehrere Kerne an (Flemming, Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 7, 1871, S. 71, 330, 357 Anm. und Virchow's Archiv, 1872). Da die bezüglichen Untersuchungen aus älterer Zeit stammen, in der man auf den Unterschied mitotischer und amitotischer Teilung noch nicht achtete, ist der Fall in dieser Hinsicht noch nicht klar gelegt.

dass sich dieselbe löst und auf osmotischem Wege den Blutkörperchen zugeführt wird. Erst nach mehreren Tagen zerfällt ein Teil der Fettzellen, ein anderer noch später. Die Leukocyten zerstreuen sich nun in die Körperflüssigkeit, und man ist dann im Stande neben einkernigen Leukocyten auch solche zu erkennen, welche mehrere Kerne etwa bis 12 besitzen."

Unter den Würmern findet man bei den Echinorhynchen ein typisches Beispiel amitotischer Kernteilung. Nach der eingehenden Beschreibung von Hamann[1]) wachsen die Kerne der Hautschicht und die Kerne der Lemnisken zu enormer Größe heran und zeigen häufig verzweigte und gelappte Formen. Durchschnürung in zwei gleichgroße oder ungleichgroße Teile oder Zerfall in mehrere Teilstücke kommen häufig vor. Da die Zellgrenzen verschwunden sind, kann von einer der Kernteilung folgenden Zellteilung nicht die Rede sein. Die Funktion der Kerne ist offenbar eine assimilatorische. Denn bekanntlich besitzen die Echinorhynchen keinen Darm und ernähren sich auf osmotischem Wege durch die Haut; in der Hautschicht bilden sich Vakuolen, welche zu einem Lakunensystem zusammenfließen; die Lemnisci, welche als lokale Verdickungen der Hautschicht entstanden sind, werden von größeren Hohlräumen durchsetzt, welche mit den Lakunen der Hautschicht des Halses und des Rüssels in Verbindung stehen. Da der Rüssel und der Hals in die Darmwand des Wirtes eingebohrt sind und der übrige Körper im Darmlumen von dem Darminhalt umgeben ist, kann sowohl durch das Lakunensystem des Rüssels, des Halses und der Lemnisci, wie durch dasjenige der übrigen Hautschicht die Ernährung vermittelt werden. Das Lakunensystem der Lemnisci hat außerdem eine hydrodynamische Bedeutung für das Ausstrecken und Einziehen des Rüssels.

Nach Kückenthal[2]) kommt bei den Anneliden in den „lymphoiden Zellen", welche in der Leibeshöhle schwimmen, direkte Kernteilung vor; manche dieser Zellen enthalten zwei oder vier Kerne. Kückenthal meint, dass auf die direkte Kernteilung die Zellteilung folge, und er glaubt, dass die vierkernigen Zellen in vier einkernige sich zerlegen. Die so entstandenen Zellen setzen sich nach seiner Ansicht am Rückengefäß und am Darm an und wandeln sich in Chloragogenzellen um[3]), welche dann schließlich durch Ablösung und

---

1) O. Hamann, Monographie der Acanthocephalen (Echinorhynchen). Jen. Zeitschrift, 25. Bd., 1890, S. 140 u. 215.

2) W. Kückenthal, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschrift f. Naturw., 18. Bd., 1885.

3) Diese Angabe Kückenthal's widerspricht der Beobachtung von Vejdovsky (System und Morphologie der Oligochäten, Prag 1884, S. 112), nach welcher die Regeneration der zerfallenden Chloragogenzellen von kleinen jugendlichen Zellen ausgeht, welche in der Tiefe zwischen den großen Zellen sitzen.

Zerfall zu Grunde gehen. Es scheint mir, dass die Frage der Regeneration der lymphoiden Zellen und der Chloragogenzellen durch diese Beobachtungen noch nicht ganz aufgeklärt ist.

Im Uterus der Säugetiere kommt bei den Vorgängen, welche dem Eintritt der Schwangerschaft folgen, insbesondere bei der Placentabildung, amitotische Kernteilung an verschiedenen Geweben vor. Aus den Arbeiten von Masius[1]) und von Minot[2]) kann man ersehen, dass beim Kaninchen in dem zu Grunde gehenden Uterus-Epithel Fragmentation der Kerne und vielkernige Zellen vorkommen und in den Endothelzellen degenerierender Gefäßwände große fragmentierte Kerne und eigentümliche auf direkte Kernteilung hindeutende Kerngruppen getroffen werden. Ich gehe auf diese Vorkommnisse nicht genauer ein, weil es zu schwierig und zu weitläufig wäre, zu untersuchen, inwiefern in diesen Fällen Resorptions- und Sekretionsvorgänge im Spiele sind.

Die Fälle amitotischer Kernteilung, welche in das Gebiet der Pathologen gehören, insbesondere die Kernteilung in den Riesenzellen[3]), welche in der Milz, im Knochenmark[4]) und in Geschwülsten getroffen werden, lasse ich hier ganz bei Seite.

Aus allen den vorstehenden Ausführungen wird man ersehen haben, dass die amitotische Kernteilung bei den Metazoen nur in solchen Fällen vorkommt, in welchen die Kerne an eine spezielle Funktion sich angepasst haben; sie deutet stets auf den demnächstigen Untergang der Kerne hin. Waldeyer[5]) ist der Ansicht, dass der amitotische Teilungsmodus als der einfachere die Grundform der Kernteilung sei. Die bei den Metazoen vorkommenden Fälle sind durchaus ungeeignet, diese Ansicht zu stützen; die amitotische Kernteilung erscheint bei den Metazoen stets als sekundär er-

---

1) J. Masius, Da la Genèse du Placenta chez le lapin. Archives de Biologie, T. IX, 1889.

2) Ch. Sedgwick Minot, Uterus and Embryo, I. Rabbit, II. Man. Journ. of Morphology, Vol. II, 1889, Boston, Mass.

3) Ich kann es nicht wagen, in die Erörterung der dunklen physiologischen Bedeutung der Riesenzellen einzutreten; ich verweise auf die Ausführungen von Flemming (Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 37, S. 292). Das Auftreten der direkten Kernteilung und der Riesenzellenbildung im Knochenmark und in Geschwülsten behandelt neuerdings die Schrift von Straebe „Ueber Kernteilung und Riesenzellenbildung in Geschwülsten und im Knochenmark". Diss. vorg. d. med. Fakultät zu Freiburg i. B., 1890.

4) Bei manchen Tieren (z. B. der Maus) ist das Vorkommen von Riesenzellen in der Milz und im Knochenmark ein so gesetzmäßiges, dass man als Ursache eher einen normalen als einen pathologischen Prozess vermuten wird.

5) Waldeyer, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 32. Bd., 1888, S. 44.

worben. Es erübrigt das Vorkommen der amitotischen Kernteilung bei den Protozoen zu erörtern.

Da die Karyokinese im ganzen Tierreich und im ganzen Pflanzenreich mit so auffallender Uebereinstimmung abläuft, kann man daraus den Schluss ziehen, dass dieser Vorgang ein phylogenetisch sehr alter ist und schon bei den gemeinsamen Urformen der Tiere und Pflanzen allgemein verbreitet war. Es passt dazu, dass die mitotische Teilung thatsächlich bei fast allen Klassen der Protozoen beobachtet ist. Unter den Rhizopoden ist sie bei *Euglypha* [1]), unter den Heliozoen bei *Actinosphaerium* [2]) genau festgestellt worden; auch bei den Radiolarien scheint sie nicht zu fehlen, denn Brandt [3]) hat bei den kleinen Kernen der Sphärozoiden eine spindelförmige Umbildung während der Teilung beobachtet. Unter den Flagellaten hat Bütschli an *Euglena* bei der Kernteilung „eine deutliche Spindel mit zarter Kernplatte" gesehen und Bütschli ist der Ansicht, dass die Kernteilung der Flagellaten „sich der sogenannten indirekten Kernteilung im Allgemeinen anschließt" [4]). Bei den ciliaten Infusorien teilen sich die Mikronuklei stets mitotisch [5]).

Wenn wir nun die amitotische Teilung bei den Protozoen betrachten wollen, so müssen wir zuerst eine strenge Scheidung durchführen zwischen denjenigen Protozoen, welche gleichzeitig einen Makro- und einen Mikronukleus enthalten, und denjenigen, bei welchen nur eine einzige Art von Kernen vorhanden ist. Bei den ersteren ist die amitotische Teilung des Makronukleus eine sicher konstatierte Thatsache, bei den letzteren ist mir kein Fall bekannt, wo einwurfsfrei und unzweifelhaft die amitotische Teilung erwiesen wäre. Da man erst seit anfang der achtziger Jahre die Protozoen mit solchen Kon-

---

1) Schewiakoff, Ueber die karyokinetische Kernteilung von *Euglypha alveolata*. Morphol. Jahrbuch, 13. Bd., 1887.

2) A. Gruber, Ueber Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 38, 1883.

R. Hertwig, Ueber die Kernteilung bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Jenaische Zeitschrift, Bd. 17, 1884.

3) K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen). Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XIII. Monographie, Berlin 1885.

4) Bronn's Klassen und Ordnungen. I. Bütschli *Protozoa*. II. Abt. *Mastigophora*. S. 742.

5) Bei der *Opalina ranarum*, bei welcher, so viel man bis jetzt weiß, nicht beide Arten von Kernen, sondern nur eine einzige Form von Kernen vorkommt, hat Pfitzner die mitotische Teilung genau beschrieben (Pfitzner, Zur Kernteilung bei den Protozoen. Morphol. Jahrbuch, Bd. XI).

Da hier der Kontur des Kerns während der Mitose stets deutlich ist, und folglich die Teilung bei Anwendung einer ungenügenden Tinktionsmethode als eine direkte erscheinen würde, so hat man umsomehr Recht, die Angaben über direkte Kernteilung bei Protozoen einer strengen Kritik zu unterwerfen.

servierungs- und Färbungsmitteln behandelt, dass das Verhalten des Chromatins bei der Kernteilung sich erkennen lässt[1]), kann auf keine ältere Angabe Wert gelegt werden. Auch auf die neuere Beobachtung von Brandt (l. c.), dass bei der Schwärmerbildung der Sphärozoiden direkte Kernteilung vorkomme, kann ich kein großes Gewicht legen, in Anbetracht, dass bei solchen kleinen Kernen die Chromatinelemente und die Spindelform schwer zu sehen sind und die ersteren durch die kleinsten Mängel der Konservierung zur Verklumpung gebracht werden können.

Wenden wir uns jetzt zu den ciliaten Infusorien und den Acineten, bei welchen ein Mikronukleus (Kleinkern, Nebenkern) und ein Makronukleus (Großkern, Hauptkern) sich vorfindet und betrachten wir die morphologischen Eigenschaften und die Funktion des Makronukleus, so werden wir erkennen, dass zwischen dem Makronukleus der Protozoen und dem Meganukleus der Metazoen (vgl. S. 375 Anm.) mannigfache Analogien[2]) bestehen. Der Makronukleus der Protozoen hat für die Ernährung und das Wachstum die größte Wichtigkeit[3]). Er ist durch auffallende Größe ausgezeichnet[4]) und nimmt bei großen Infusorien eine bandförmige, rosenkranzförmige oder verzweigte Form an. Hinsichtlich der Chromatinverteilung zeigt er eine gewisse Aehn-

---

1) Die Entwicklung der Methoden der Konservierung von Protozoen und der Färbung ihrer Kerne ist durch die Publikationen von A. Certes (Compt. rend. Acad. sc., Paris, T. 88, 1879); E. Korschelt (Zool. Anzeiger, Nr. 109, 1882); Landsberg (Zool. Anzeiger. Nr. 114, 1882) und A. Gruber (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 38, 1882) gekennzeichnet.

2) Die Entstehung des Makronukleus und diejenige des Meganukleus sind auf zwei von einander unabhängigen Wegen vor sich gegangen. Von einer Homologie darf nicht gesprochen werden, weil die ciliaten Infusorien und die Acineten als Endzweige des Protozoenstammes aufgefasst werden müssen, welche sich nach oben nicht fortsetzen; die Metazoen gehen an ihrer Wurzel nicht aus diesen Zweigen der Protozoen hervor und es ist durchaus unzulässig die Meganuklei der Metazoen und die Makronuklei der Protozoen phylogenetisch mit einander in direkte Beziehung zu setzen.

3) Neuerdings wird häufig nach dem Vorgang von Bütschli der Mikronukleus als Geschlechtskern, der Makronukleus als Stoffwechselkern bezeichnet (s. Bütschli, *Protozoa*, III. Abt. *Infusoria*, S. 1643). Man vergleiche auch die Ausführungen von R. Hertwig, Ueber die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. k. Akademie, München, II. Kl., 17. Bd., 1889, S. 216 u. fg.

4) Maupas (Le rajeunissement caryogamique chez les ciliés. Archives de Zoologie, exp. et gen., 2. Sér., T. VII, 1889, X, p. 444) schreibt: „L'accroissement des nouveaux macronucleus a pour conséquence un fait extrêmement important. Ces noyaux en effet perdent la faculté de se diviser par Karyomitose et dorénavant ne se multiplieront plus que par simple étranglement. En même temps, leur fonction, devenue purement végétative, se bornera à présider à la nutrition, à l'accroissement et à la multiplication agame. Ils ont perdu toute faculté de Karyogamie rajeunissante.

lichkeit mit den Meganuklei der Metazoen. Der Teilungsvorgang kann kurzweg als ein direkter oder mit Rücksicht auf die eintretende Längsstreifung und feinfaserige Struktur des sich teilenden Kerns als eine Zwischenstufe mitotischer und amitotischer Teilung bezeichnet werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Zahl der möglichen Teilungen keine unbeschränkte ist und dass, wie Bütschli und Maupas (l. c. p. 400) auf Grund von Züchtungen darlegen, von Zeit zu Zeit die Konjugation eintreten muss, bei welcher der derzeitige Makronukleus zerfällt[1]) und durch einen neugebildeten ersetzt wird. Wie bei den Metazoen, so tritt also auch bei Protozoen die amitotische Teilung nur bei solchen Kernen auf, welche nach einiger Zeit zu Grunde gehen; freilich können eine große Anzahl, mehrere Hunderte von Teilungen erfolgen bis die Regeneration notwendig wird, während bei den Metazoen die amitotische Teilung das nahe Ende der Teilungen andeutet; dabei ist aber zu beachten, dass die amitotische Teilung des Makronukleus regelmäßiger abläuft und der mitotischen Teilung viel näher steht als die typischen Fälle amitotischer Teilung, welche bei Metazoen vorkommen.

Es wäre nicht ganz richtig, kurzweg zu behaupten, dass bei den Protozoen auf die direkte Teilung die Zellteilung folge, denn vor der Teilung eines ciliaten Infusoriums oder einer Acinete findet eine doppelte Kernteilung statt, die direkte des Makronukleus und die indirekte des Mikronukleus[2]).

Nach Allem kann man annehmen, dass auch bei den Protozoen die amitotische Teilung, soweit wir dieselbe jetzt kennen, nicht als der ursprüngliche, sondern als der sekundär entstandene Teilungsmodus sich darstellt. Man hat also zur Zeit keinen empirischen Grund für die Ansicht, dass die indirekte Kernteilung phylogenetisch aus der direkten hervorgegangen sei. Die Frage der ersten Entstehung der Mitose führt auf die Frage der ersten Entstehung des Kerns und ist ebenso dunkel wie diese.

Freiburg i. B., Zoologisches Institut der Universität, April 1891.

---

1) Maupas (l. c. p. 446) schreibt: „L'élimination de l'ancien noyau s'effectue suivant les espéces de façons un peu différentes. Chez les Colpidium — — il se désorganise tout d'une pièce et fond peu à peu par une résorption lente, ressemblant à une véritable digestion. Chez les Oxytrichides, les Loxophylles, les Euplotes et les Vorticellides cette résorption est précédée d'une fragmentation; enfin chez les deux grandes Paramécies, la fragmentation ellemême est préparée par un déroulement préalable de la masse nucléaire, qui s'étire en longs rubans". Eine ausführliche Darstellung des Zerfalls des Makronukleus findet man bei Bütschli l. c. S. 1613.

2) Da bei vielen Acineten und insbesondere in den Schwärmsprösslingen von *Podophrya* Mikronuklei nachgewiesen sind (s. Bütschli l. c. S. 1873, Maupas l. c. S. 385), so stellt die bekannte Kernabschnürung bei der Schwärmerbildung der *Podophrya* lediglich die Teilung des Makronukleus dar.

Nachtrag.

Kurze Zeit bevor ich die Korrekturbogen erhielt, erschien die Arbeit von M. Loewit über „Neubildung und Beschaffenheit der weißen Blutkörperchen“ (Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie und allg. Pathologie, 10. Bd., 1891, S. 213), in welcher dargelegt wird, dass die im Blute des Flusskrebses schwimmenden Zellen stets amitotische Kernteilung zeigen; häufig folgt dieser Kernteilung die Zellteilung, es kommen aber auch mehrkernige Zellen vor. Wie mir scheint, kann aus diesen Beobachtungen kein Einwand gegen meine obigen Ausführungen gemacht werden. Denn erstens wird von Loewit selbst die sekretorische Natur der Krebsblutzellen ausführlich erörtert; er hebt hervor, dass „im Zellleibe zahlreicher Krebsblutzellen im frischen Zustande hellglänzende, fettähnliche, tropfenartige Gebilde von wechselnder Form und Größe enthalten sind“; er bezeichnet die Blutkörperchen geradezu als „einzellige bewegliche Drüsen“, mit Rücksicht auf die chemische Natur der Absonderung als „globulinhaltige Eiweißdrüsen“. Zweitens hat Loewit, soviel man aus seiner Publikation ersieht, nur das aus dem Körper an einer Wundstelle ausfließende oder zwischen den Organen mit einer Pipette aufgenommene Blut untersucht; es ist folglich die Hypothese möglich, dass beim Flusskrebs wie bei den Insekten (Siehe S. 213 dieses Bandes des Biol. Centralblatts) Regenerationsherde für die Blutkörperchen vorhanden sind, welche in physiologischer Hinsicht den Lymphdrüsen der Wirbeltiere zu vergleichen wären und in denen die Zellteilungen auf mitotischem Wege erfolgen können. Wenn dies der Fall ist, so erscheint es nicht auffallend, dass bei den im Körper zirkulierenden Blutkörperchen, welche ja eine assimilatorische und sekretorische Funktion haben, amitotische Kernteilung vorkommt. Vor Kurzem hat Cuénot (Archives de Zoologie exp. et gén., II. Série, T. IX, 1891, p. 78 u. 83) beim Flusskrebs in den Kiemen und in der Nähe des Herzens befindliche „Glandes lymphatiques“ beobachtet, welche er als die Regenerationsherde der Blutkörperchen ansieht. Ich glaube daher, dass durch Loewit's Untersuchungen nicht einwurfsfrei erwiesen ist, dass eine „regenerative“ amitotische Kernteilung existiert. Beiläufig will ich erwähnen, dass mir Dr. vom Rath die Schnittserie einer jungen Fischassel (*Cymothoa* sp. von Neapel, 5 mm lang) gezeigt hat, in welcher man vielfach mitotische Teilung von Blutkörperchen sehen konnte.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: 11

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. 372-389