



Forschern, nämlich von Loewit, von Frenzel und von Verson Widerspruch erfahren<sup>1)</sup>). Loewit stützt sich auf seine an den Blutkörperchen des Flusskrebses angestellten Untersuchungen und hält seine Ansicht aufrecht, dass neben der degenerativen amitotischen Teilung auch eine „regenerative“ amitotische Teilung zu unterscheiden sei. Verson behauptet, dass bei der Spermatogenese von *Bombyx mori* und andern Lepidopteren die Kerne der Samenmutterzellen jedes Hodenfaches durch amitotische Teilung von einem einzigen großen Kern sich herleiten und dass folglich amitotisch entstandene Kerne weiterhin sich mitotisch vermehren können. Frenzel verweist hauptsächlich auf seine Beobachtungen am Mitteldarm von Crustaceen und Insekten und an der Mitteldarmdrüse der Crustaceen und schreibt der amitotischen Kernteilung und den derselben folgenden Zellteilungen in diesen Fällen eine große Rolle zu. Wir möchten uns hier darüber äußern, wie wir zu den Darlegungen dieser Autoren Stellung nehmen.

Man sieht, dass die Einwände von Loewit, Verson und Frenzel fast sämtlich auf Untersuchungen an Arthropoden begründet sind<sup>2)</sup>). Frenzel stimmt den Anschauungen von Flemming hinsichtlich der Wirbeltiere bei, aber er kann sich nicht einverstanden erklären, wenn man dieselben auf die Wirbellosen überträgt. Wir sind der Ansicht, dass die amitotische Kernteilung bei den Wirbeltieren nach denselben Prinzipien zu beurteilen ist, wie bei allen übrigen Metazoen. Wir würden Frenzel eher zustimmen, wenn er bei dieser Frage nicht für die Wirbeltiere, sondern für die Arthropoden eine Sonderstellung verlangt hätte; denn die Arthropoden sind überhaupt in histologischer Hinsicht eine recht eigenartige Gruppe und es scheint, dass die amitotische Kernteilung bei denselben häufiger ist als bei irgend einem anderen Typus der Metazoen.

Wir sind der Ansicht, dass ein regenerativer Charakter der amitotischen Kernteilung auch bei den Arthropoden in keinem Falle erwiesen ist. Ehe wir aber die einzelnen Fälle besprechen und über die Beobachtungen berichten, welche wir neuerdings zur Stütze unserer Ansicht beibringen, scheint es uns notwendig den Begriff der Regeneration zu erörtern. Dieser bezieht sich ursprünglich auf die in das Gebiet der Pathologie gehörige Regeneration, nämlich auf die bei einer Verletzung oder bei einem durch krankhaften Prozess erzeugten Gewebsverlust eventuell erfolgende Wiederherstellung des Gewebes oder Organes; es ist ja von jeher bekannt, dass Wunden verheilen können und dass bei Amphibien und Reptilien sogar abgeschchnittene Extremitäten, Kiemen, oder der abgeschchnittene Schwanz

1) M. Loewit, Ueber amitotische Kernteilung. Biol. Centralbl., Bd. XI, 1891, S. 513 u. fg.; J. Frenzel, Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung. Biol. Centralblatt, Bd. XI, 1891, S. 558; E. Verson, Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl., Bd. XI, 1891, S. 556.

2) Frenzel bezieht sich auch auf die Amöben und auf die von ihm beschriebene und in der Abteilung der Mesozoa eingereihte *Salinella*.

wieder nachwachsen. Inbezug auf diese pathologische Regeneration wird man wohl in Berücksichtigung der neuesten Litteratur<sup>1)</sup> folgende beiden Sätze ohne Widerspruch gelten lassen:

1) Die Regeneration geht stets von den relativ am wenigsten differenzierten Zellen des betreffenden Gewebes aus, von solchen Zellen, welche einen jugendlichen Charakter haben d. h. den embryonalen Zellen noch am meisten gleichen<sup>2)</sup>.

2) Die Regeneration beruht stets auf Mitosen.

Geht man von der im Gebiet der Pathologie beobachteten Regeneration zur physiologischen Regeneration über und bedenkt man, dass (wie Barfurth ausführt) die erstere als „eine gesteigerte physiologische Regeneration“ aufgefasst werden kann, so ist es naheliegend nur da von Regeneration zu sprechen, wo die beiden obengenannten Sätze zutreffen. Wir fassen den Begriff der physiologischen Regeneration so, dass diese beiden Sätze per definitionem dazugehören. Wir sehen daher nicht in jeder Zellenvermehrung eines Gewebes eine Regeneration, sondern nehmen eine solche nur dann an, wenn eine Verjüngung des Gewebes stattfindet, wenn jugendliche und relativ undifferenzierte Zellen an die Stelle der alten treten<sup>3)</sup>. Wie die ganze

1) Siehe die neue Publikation von Barfurth (Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikr. Anatomie, 37. Bd., 3. Heft, 1891) und die dort zitierte Litteratur.

2) Kölliker schreibt: „In allen Fällen, in denen ein Organ oder ein Gewebe fähig ist sich wieder zu erzeugen, muss dasselbe Elemente von embryonalem Charakter enthalten oder wenigstens solche, die diesen Charakter anzunehmen im Stande sind“ (A. Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, 42. Bd., 1885, S. 44). Es mögen hier einige Beispiele angeführt werden. Die Regeneration der Haut der Wirbeltiere geht von den Zellen des Stratum Malpighii aus, welche sich mitotisch teilen und welche im Vergleich zu den Zellen des Stratum corneum einen embryonalen Charakter haben. Bei der pathologischen Regeneration mesenchymatischer Gewebe tritt ein „Keimgewebe“ auf (E. Ziegler, Lehrbuch der pathol. Anatomie, 6. Aufl., 1889, 1. Bd., S. 176), welches dem Mesenchym (Bildungsgewebe) des Embryo entspricht und in welchem die Zellen mitotisch sich vermehren. Speziell hinsichtlich der Regeneration des Knochens schreibt Krafft (Zur Histogenese des periostalen Callas. Beiträge zur path. Anatomie u. Physiologie, 1. Bd., 1886): „Die dem Knochen zunächst gelegene Keimschicht des Periostes, die osteogenetische Zone, von Billroth als Cambiumschicht, von Virchow als Proliferationsschicht bezeichnet, ist ein Ueberbleibsel spezifisch modifizierten embryonalen Bindegewebes des chondro-stalen Blastems und muss, so lange der Knochen nachwächst, in direkter Abstammung von diesem ursprünglichen embryonalen Gewebe fortbestehen, ohne dessen Typus überhaupt je ganz zu verlieren; demgemäß tritt auch bei allen Wucherungsvorgängen die Rückkehr zum embryonalen Typus deutlich hervor.“

3) Zum Beispiel bei der Regeneration von Knorpel wird aus „Keimgewebe“ durch Entwicklung der Zwischensubstanz Knorpelgewebe gebildet; wenn aber der ausgebildete hyaline Knorpel unter weiterer Zellteilung an Masse zunimmt, so findet zwar ein Gewebswachstum aber nicht eine Gewebserneuerung statt.

Ontogenie aller Metazoen beweist, teilen sich jugendliche Zellen stets mitotisch; und anderseits haben die mitotisch sich teilenden Kerne einen jugendlichen Charakter im Vergleich zu den amitotisch sich teilenden<sup>1)</sup>; die letzteren zeigen im Ruhezustande niemals ein so gleichmäßiges feines Chromatinnetz wie die ersteren.

Dieser Begriff der Regeneration entspricht nur dann den That- sachen und wird sich nur dann als brauchbar und nützlich erweisen, wenn thatsächlich bei allen Metazoen in allen Geweben, in welchen ein kontinuierlicher Verbrauch von Zellen stattfindet, jugendliche Zellen vorhanden sind und deren Mitosen sich nachweisen lassen; dann wird man nicht zweifeln, dass auf den mitotischen Teilungen dieser Zellen die Regeneration beruht, und wenn ein Teil der so entstandenen Zellen sich noch weiter mit amitotischer Kernteilung vermehrt<sup>2)</sup>, so wird man diesen Vorgang nicht als Regeneration auffassen sondern in ihm nur eine Zellenvermehrung sehen.

Wir machen die Annahme, dass die amitotische Kernteilung sich nicht beliebig oft wiederholen kann, sondern die Zahl der successive sich folgenden amitotischen Kernteilungen und noch mehr die Zahl

1) Wir können Frenzel nicht zustimmen, wenn er „auch heute noch behauptet, dass die amitotische Kernteilung ebensogut bei jugendlichen Zellen sich ereignet“ (l. c. S. 561).

2) In der früheren Publikation ist die Möglichkeit offen gelassen worden, dass der amitotischen Kernteilung die Zellteilung folge (Biol. Centrabl., 1891, S. 375: „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“). Jedoch wurde betont, dass in den meisten Fällen die Zellteilung unterbleibt und in Folge dessen mehrkernige Zellen gebildet werden. In einigen Fällen aber wird die amitotische Kernteilung von einer Zellteilung begleitet und darf man dann darin einen Beweis sehen, dass die amitotische Teilung aus der Mitose entstanden ist. Wir erwähnen die Beobachtungen von Loewit (l. c.), welcher „nicht nur an den Krebsblutzellen sondern auch an den leukocyären Elementen der Kaninchenlymphe die im Gefolge einer bereits eingeleiteten amitotischen Kernteilung eintretende Zellteilung unter dem Mikroskope nahezu vollständig ablaufen“ sah. Auch Flemming ist der Ansicht, dass die amitotische Kernteilung bei den Leukocyten von Zellteilung begleitet sein könne und er hat neuerdings eine Beobachtung gemacht, durch die sehr wahrscheinlich wird, dass im Falle solcher Zellteilung mit der amitotischen Teilung des Kerns auch eine Teilung der Attraktionssphäre erfolgt (Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, II. Teil. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891, S. 714). — Wenn man bei den Wirbeltieren nach den Beobachtungen von Flemming u. a. die Regeneration der Leukocyten auf die im Blute und in den lymphoiden Organen beobachteten Mitosen jugendlicher Leukocyten zurückführt, so wird man nicht geneigt sein die unter amitotischer Kernteilung erfolgende Teilung von Leukocyten mit Loewit einen regenerativen Vorgang zu nennen. Loewit spricht hinsichtlich der Leukocyten ausdrücklich von einer „regenerativen amitotischen Teilung, d. i. einer solchen, welche zur echten Zellenneubildung und zur Entwicklung eines keimfähigen Zellenmaterials führt“ (l. c. S. 515).

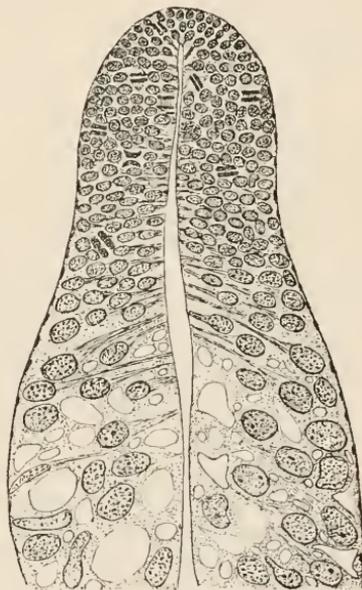
der dabei stattfindenden Zellteilungen eine beschränkte ist. Wenn in einem Gewebe, in dem amitotische Kernteilung vorkommt, ein reger Zellenverbrauch stattfindet, so müssen wir also stets erwarten Zellen zu treffen, welche sich mit Mitose teilen: diese Zellen nennen wir die Regenerationszellen; häufig liegen dieselben in großer Zahl an einer Stelle beisammen und bilden so einen Regenerationsherd. Solange in einem Gewebe lediglich die amitotische Kernteilung gefunden ist, gilt uns die Untersuchung als unvollständig; es kommt darauf an die Regenerationszellen oder den Regenerationsherd zu entdecken und nachzuweisen, dass in dem Gewebe kontinuierlich oder periodisch die auf Mitosen beruhende Verjüngung stattfindet. Freilich ist dieser Nachweis gerade bei den Arthropoden besonders schwer zu führen, weil die Mitosen manchmal periodisch auftreten und man dann eine geringe Wahrscheinlichkeit hat das Tier im richtigen Moment zu konservieren. Aber durch jeden einzelnen Fall, in welchem der Nachweis gelingt, wird eine Stütze für die hier vertretene Auffassung gegeben und in demselben Maße der gegenteiligen Ansicht der Boden entzogen, nach welcher die amitotische Kernteilung sich unbeschränkt fortsetze und für sich allein einem kontinuierlichen Zellenverbrauche das Gleichgewicht halten könne.

Wir wenden uns jetzt zur Besprechung einzelner Fälle und wollen zunächst die Leber (Mitteldarmdrüse) des Flusskrebse betrachten, von welcher Frenzel neuerdings (Biol. Centralbl., Bd. XI, Seite 562) fest behauptet hat, dass sie keine Mitosen enthalte. Bekanntlich besteht dieses Organ aus zahlreichen dünnen Schläuchen und wir können mit Sicherheit angeben, dass sich in jedem Schlauche am blinden Ende der Regenerationsherd vorfindet. In seiner früheren Publikation über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen (Mitt. der zool. Station zu Neapel, 5. Bd., 1884, S. 80) war Frenzel auf der richtigen Fährte, indem er schrieb: „Die Meinung von P. Mayer, nach welcher die Epithelzellen von hinten her durch Nachschub ersetzt werden, hat sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich“. „In der That besteht das Epithel des Schlauchendes aus kleinen Zellen, welche die Eigenschaften jugendlicher Zellen haben“. In diesem obersten Teile des Schlauches haben wir bei jungen Exemplaren von 2—5 cm Länge mit Regelmäßigkeit in jedem Falle zahlreiche Mitosen gesehen; es mag dabei bemerkt werden, dass wir die Tiere alsbald konservierten, nachdem wir sie ihrem natürlichen Aufenthaltsorte entnommen hatten<sup>1)</sup>. Bei ausgewachsenen Krebsen wurden bei zwei Exemplaren in den obersten Teilen der Leberschläuche ebenfalls wie bei den jungen Krebsen Mitosen in großer Menge getroffen. Dagegen wurden

1) Wir sahen überhaupt davon ab, die Organe solcher Krebse zu untersuchen, welche vom Händler geliefert wurden, da solche Exemplare gewöhnlich seit mehreren Tagen in anormalen Verhältnissen gelebt haben und deshalb bei ihnen keine Mitosen zu erwarten sind.

die Mitosen bei vielen (bei mindestens 12) Exemplaren vergeblich gesucht. Diese Exemplare waren mit den beiden anderen gemeinsam in einem von frischem Wasser durchströmten Aquarium gehalten und reichlich mit Regenwürmern und rohem Fleisch gefüttert worden. So wird man zu dem Schlusse geführt, dass bei erwachsenen Krebsen das Auftreten der Mitosen in den Leberschläuchen ein periodisches ist <sup>1)</sup>. Vielleicht besteht eine Beziehung zwischen dem periodischen Auftreten der Mitosen und den periodischen Häutungen, doch müssen wir diese Frage einstweilen unentschieden lassen. In der folgenden Figur wird eine Abbildung des blinden Endes des Leberschlauches eines erwachsenen *Astacus fluviatilis*

gegeben; man sieht den Regenerationsherd, welcher den obersten Teil des Schlauches einnimmt und in welchem die Kerne einen jugendlichen Charakter haben; zahlreiche Mitosen findet man hier vor; unterhalb des Regenerationsherdes nehmen die Kerne bedeutend an Größe zu, so dass sie im Sinne der früheren Darlegung (Biol. Centralblatt, 1891, S. 375) als Makronuklei bezeichnet werden können, es treten Sekretropfen in den Zellen auf, die Zellen vergrößern sich und der Durchmesser des Schlauches wächst; bei einigen Kernen deutet die Form auf amitotische Teilung hin, wie sie auch thatsächlich in dem Schlauche vorkommt. Das Epithel des Schlauches besitzt in seinem weiteren Verlaufe durchweg den Charakter



eines secernierenden Epithels, wie wir ihn hier unterhalb des Regenerationsherdes auftreten sahen. Die einzelnen Leberschläuche jedes Leberlappens sitzen einem einzigen längeren Schlauche an, welcher als Ausführungsgang fungiert; an der Eimmündungsstelle jedes einzelnen kleinen Schlauches geht das secernierende Epithel desselben direkt in das ebenfalls secernierende Epithel des Ausführungsganges über und schiebt sich hier kein Regenerationsherd ein; wohl aber sieht man bei jungen Krebsen sehr deutlich an der Eimmündungsstelle der Sammelgänge am Mitteldarm ein mit dem Epithel des Mitteldarms kontinuierlich zusammenhängendes jugendliches kleinzelliges Epithel, in dem bei jungen Krebsen Mitosen reichlich gefunden werden und

1) Es ist bekannt, dass bei den Wirbeltieren das Auftreten der Mitosen auch meistens „schubweise“ erfolgt (Flemming, Ueber Teilung und Kernformen bei Leukoeyten etc. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891, S. 260).

welches an der Regeneration des Mitteldarmepithels und vielleicht auch an der Regeneration des Epithels der Ausführungsgänge sich beteiligt.

Bei den Isopoden haben wir die Leberschläuche von *Oniscus*, *Porcellio*, *Cymothoa* und *Anilocra* untersucht; das blinde Ende des Schlauches zeigte bei jungen Exemplaren von *Oniscus* kleinere Zellen als der übrige Teil desselben; aber es bleibt fraglich, ob die Regeneration von hier ausgeht; sicherlich liegt bei den Isopoden ein Regenerationsherd am proximalen Ende, am Ausführungsgang des Schlauches, wo sich ein kleinzelliges Epithel von jugendlichem Charakter befindet. Bei mehreren Präparaten von jungen Exemplaren von *Cymothoa* fanden wir in diesem jugendlichen Epithel einige Mitosen vor.

Wie in der Leber des Flusskrebsses wurde auch in den Leberschläuchen der Isopoden bei den secernierenden Zellen die amitotische Kernteilung gesehen<sup>1)</sup>. Bei den Isopoden trifft man in dem secernierenden Epithel jedes Schlauches (insbesondere an dem oberen Teil desselben) häufig mehrkernige Zellen.

Das Epithel des Mitteldarmes der Crustaceen und Insekten wurde schon in der früheren Publikation besprochen (Biol. Centralbl., 1891, S. 380); doch müssen wir in Hinsicht auf die neueren Ausführungen von Frenzel (l. c. S. 560) auf diese Verhältnisse zurückkommen. Im Mitteldarm des Flusskrebsses<sup>2)</sup> hat Frenzel schon früher (an den tieferen Zellen des Epithels) amitotische Teilung be-

1) Beiläufig möchten wir hier die Vermutung äußern, dass auch in der Leber der Wirbeltiere amitotische Kernteilung vorkommt; denn Podwysozki gibt einige Bilder, welche wir als amitotische Teilung deuten möchten, obgleich der Autor in ihnen ein „Zusammenfließen früher geteilter Kerne“ sieht (W. v. Podwysozki jun., Untersuchungen über die Regeneration des Lebergewebes. Beiträge zur path. Anatomie u. Physiologie, I. Bd., 1886, Taf. XIV, Fig. 85—89). Sicherlich trifft man die amitotische Kernteilung recht häufig in der Leber der Gastropoden, wie wir uns an Präparaten von *Helix pomatia* und anderen Pulmonaten überzeugen. Jedoch ist zu beachten, dass die Leber dieser Schnecken zu verschiedenen Jahreszeiten keineswegs dasselbe Bild gibt. Es scheint, dass die regenerativen Vorgänge vorzugsweise im Frühjahr stattfinden. Bei einer im April konservierten *Helix pomatia*, welche noch eingedeckelt war, fanden wir zahlreiche Mitosen im Epithel der Ausführungsgänge und wurden auch in dem drüsigem Epithel der Leber zwischen den großen Sekretionszellen (deren Kerne häufig das Bild amitotischer Teilung zeigten) da und dort kleine Regenerationskerne in Mitose getroffen.

2) Es mag hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass in dem bekannten Lehrbuche von Claus die Bezeichnung Mitteldarm nicht allein für jenen Teil gebraucht wird, welchen Huxley mit diesem Namen bezeichnet und der auch in der Darstellung von Frenzel und in der unserigen gemeint ist, sondern dass bei Claus auch der lange Abschnitt des Darmkanals zugerechnet ist, welchen man nach Huxley als Enddarm bezeichnet (Claus, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl., 1891, S. 496).

obachtet, Mitosen aber niemals sehen können. Doch will er „die Möglichkeit gar nicht bestreiten, dass die mitotische Teilung ab und zu oder sogar in regelmäßigen Intervallen auftrete, um sich als Zwischenglied in die direkte Kernteilung einzuschieben“. Wir haben bei jugendlichen Krebsen (2–6 cm Länge) in allen Exemplaren im Mitteldarm vereinzelt Mitosen getroffen<sup>1)</sup>; das Epithel war größtenteils ein hohes mehrschichtiges Zylinderepithel und die Mitosen waren ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit in demselben zerstreut. Bei ausgewachsenen Krebsen haben wir vergeblich nach Mitosen gesucht; aber dadurch ist noch nicht bewiesen, dass da keine Mitosen vorkommen; dies zeigt der Vergleich mit den Verhältnissen des Enddarms. Es liegen uns Schnittserien durch den Enddarm von vielen (30–40) Exemplaren erwachsener Krebse vor; stets sind amitotische Teilungen häufig zu sehen, aber nur bei einigen wenigen Exemplaren wurden Mitosen getroffen; diese lagen teils in der Tiefe des Epithels, teils nahe an der Oberfläche desselben. Man kann vermuten, dass man bei denselben Exemplaren, bei welchen die Mitosen im Enddarm vorhanden waren, auch Mitosen im Mitteldarm gesehen hätte, aber der Mitteldarm der betreffenden Exemplare war leider nicht aufbewahrt. Wir glauben daher, dass beim Flusskrebs im Epithel des Mitteldarms wie in dem des Enddarms eine Anzahl Kerne niemals an der amitotischen Kernteilung sich beteiligt, sondern zeitweilig durch mitotische Teilungen eine Regeneration des Epithels herbeiführt.

Der Mitteldarm der Isopoden (*Oniscus*, *Porcellio*, *Cymothoa*, *Anilocera*) zeigt die amitotische Kernteilung besonders deutlich und recht häufig; oft trifft man auch mehrere Kerne in einer Zelle; auch kommen mannigfache Formen verzweigter Kerne oder gelappter Kerne vor. Wie man sich bei den einheimischen Landasseln *Oniscus* und *Porcellio* leicht überzeugen kann, sieht man die Verzweigungen der Kerne und die Bilder amitotischer Kernteilung im Epithel des Mitteldarms um so häufiger, je weiter man in demselben nach hinten geht (dies wurde schon früher angegeben, Biol. Centrabl., 1891, S. 375). Ein Regenerationsherd liegt bei den untersuchten Isopoden stets am Anfang des Mitteldarmes (an der Grenze von Vorder- und Mitteldarm) und haben wir dort bei einem jungen Exemplar von *Cymothoa* Mitosen reichlich getroffen. Bei demselben Exemplar von *Cymothoa* sahen wir vereinzelt Mitosen zerstreut im Epithel des Vorderdarms und in dem des Mitteldarms<sup>2)</sup>; daneben fanden sich schon die Bilder ami-

1) Es mag hier beiläufig bemerkt werden, dass wir auch an dem Kaumagen, welcher bekanntlich ein Teil des Vorderdarmes ist, bei jungen Krebsen häufig Mitosen in dem Epithel (Hypodermis) gefunden haben.

2) Beiläufig mag bemerkt werden, dass wir an diesem jungen Exemplar von *Cymothoa* und an jugendlichen Exemplaren von *Hyperia medusarum* auch Mitosen an den Kernen der Muskeln fanden, während in der ausgebildeten Muskulatur der Arthropoden von uns wie von den Autoren stets nur amito-

totischer Kernteilung und mehrkernige Zellen vor. Von *Anilocra mediterranea* Leach. wurden eine Anzahl erwachsener Exemplare geschnitten und bei einem einzigen derselben einige Mitosen in dem Regenerationsherd am Anfang des Mitteldarms gefunden.

Unter den Amphipoden haben wir besonders *Hyperia medusarum* Muell. untersucht, welche sich ihrer Weichheit wegen für Schnittserien besonders geeignet zeigte und (wie *Phronima*) durch die Größe der histologischen Elemente sich vorteilhaft auszeichnet; wir sahen Regenerationsherde an der Grenze von Mitteldarm und Vorderdarm und an der Grenze von Mitteldarm und Enddarm; bei jugendlichen Exemplaren verschiedenen Alters trafen wir an diesen Stellen reichliche Mitosen und sahen wir auch einzelne Mitosen zerstreut im Epithel des Mitteldarms. Im Mitteldarm von *Phronima* werden die Regenerationsherde durch die von Frenzel beschriebenen und abgebildeten inselartigen Gruppen mitotisch sich teilenden Zellen repräsentiert.

Beim Mitteldarm der Insekten unterscheiden wir mit Frenzel solche Fälle, in welchen das Epithel Krypten enthält, und solche, in welchen Krypten fehlen. Hinsichtlich der ersteren behauptet Frenzel, dass die in den Krypten gelegenen Zellen von den übrigen Epithelzellen scharf getrennt seien; in diesem Punkte können wir Frenzel nicht beistimmen und bleiben wir bei der Behauptung, dass die Krypten, in welchen Frenzel die Mitosen sah, die Regenerationsherde für das Epithel sind. Wir berufen uns dabei auf die Darstellung von Balbiani<sup>1)</sup> und stützen uns auf unsere Beobachtungen an *Periplaneta (Blatta) orientalis* L.; hier sahen wir deutlich den allmählichen Uebergang von den kleinen dunkel tingierbaren Zellen der Krypten zu den großen sekrethaltigen Zellen des übrigen Epithels; freilich haben die Krypten des Epithels meistens fische Kernteilung gesehen wurde. Diese amitotische Teilung der Muskelkerne beobachteten wir besonders klar bei *Scolopendrella immaculata* Newp. Es ist uns durchaus nicht auffallend, dass in älteren Muskelzellen amitotische Kernteilung vorkommt, da ja (nach den neueren Beobachtungen bei Wirbeltieren) ausgebildete Muskelzellen sich an keiner Regeneration beteiligen und da die Kerne wahrscheinlich für den Stoffwechsel der Muskelfasern von Bedeutung sind und diese Funktion sozusagen ihr letztes Amt ist.

1) „De fait, ces groupes de petites cellules n'ont nullement la constitution de glandes composées. Leur aspect est le même que celui des cellules épithéliales et l'on observe toutes les transitions de forme et de grandeur entre ces petites cellules et les cellules épithéliales adultes, ainsi que j'ai pu m'en assurer chez la *Blatta*, le *Gryllotalpa* et le *Cryptops*“. „Les prétendues cellules glandulaires de Frenzel (et des auteurs qui partagent son opinion), et les jeunes cellules épithéliales en voie de régénération ne sont qu'une seule et même chose; elles ne peuvent avoir par conséquent qu'un seul et même mode de reproduction. Je me range donc entièrement à l'avis de Miall et Denny et de Oudemans, qui les premiers ont soutenu l'identité des deux sortes d'éléments“. — E. G. Balbiani, Études sur le tube digestif de *Cryptops*. Archives de Zool. exp. et gén., 2. Ser., Vol. VIII, 1890, S. 58.

eine schiefe Lage, so dass manchmal eine Krypte auf dem Schnitt nur an ihrem untersten Teile getroffen ist und folglich das vorliegende Bild den Zusammenhang mit dem Epithel nicht zeigt; man kann aber dann den Uebergang auf den nächsten Schnitten finden. Beiläufig mag erwähnt werden, dass in den Leberschläuchen, welche bei *Periplaneta* am Anfang des Mitteldarmes ansitzen, das Epithel denselben Bau hat wie im Mitteldarm und auch die Krypten aufweist.

Hinsichtlich derjenigen Insekten, in deren Mitteldarm keine Krypten vorkommen, muss zunächst beachtet werden, dass an der Grenze von Oesophagus und Mitteldarm und an der Grenze von Mitteldarm und Hinterdarm Regenerationsherde gelegen sein können. Wir haben bei *Campodea staphylinus* Westw. einem Thysanuren, dem die Krypten fehlen<sup>1)</sup>, zwischen Oesophagus und Mitteldarm einen typischen aus kleinen Zellen bestehenden Regenerationsherd gesehen und in demselben mehrere Mitosen gefunden. Es muss mindestens als möglich gelten, und kann für manche Fälle z. B. für *Campodea* als wahrscheinlich angesehen werden, dass solche Regenerationsherde an der Regeneration des Mitteldarmes sich beteiligen. Es können aber auch zerstreute Regenerationsherde an der Basis des Epithels des Mitteldarms vorhanden sein<sup>2)</sup>. Frenzel hat den Mitteldarm bei Raupen von Schmetterlingen und bei Larven von *Cimbex*, *Apis* und *Bombus* untersucht und keine Mitosen gefunden. Mit Rücksicht auf den Mitteldarm von *Apis* und *Bombus* hat Frenzel in seiner früheren Publikation geschrieben (Archiv f. mikr. Anatomie, 26. Bd., 1886, S. 294): „Aus diesem negativen Befunde darf man nun noch nicht unbedingt schließen wollen, „dass hier der Kernteilungsvorgang niemals ein mitotischer sei; „denn es ist immerhin noch möglich, dass bei *Apis* und *Bombus* die Zellenregeneration nur eine schwache ist, so dass Karyolysen nur vereinzelter vorkommen und ein langes Suchen erforderlich machen“. Diese Ueberlegungen Frenzel's halten wir für durchaus berechtigt und wir können es folglich nicht für erwiesen erachten, dass in diesen Fällen eine auf Mitosen beruhende Regeneration fehle.

1) Bei anderen Thysanuren, z. B. bei *Machilis* und *Lepisma* sind Krypten vorhanden, wie wir an eigenen Präparaten gesehen haben. Grassi hat die Krypten von *Lepisma*, *Thermophila* und *Machilis* abgebildet (Anatomie comparée des Thysanoures. Archives italiennes de Biologie, T. XI, 1889).

2) Die Regenerationsherde sind von besonderer Wichtigkeit, wenn während der Puppenruhe eine Histolyse und Neubildung der Darmepithelien stattfindet. Man beachte in dieser Hinsicht die Darstellung von Kowalewsky (Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschrift für wiss. Zoologie, 45. Bd., 1887), insbesondere seine Figur 14' auf Tafel XXVII, in welcher die Regenerationsherde für die verschiedenen Teile des Darmkanals schematisch mit roter Farbe bezeichnet sind. Das Wesentliche der im Puppenstadium stattfindenden Regenerationsvorgänge kann aus dem neuen Lehrbuche von Korschelt und Heider ersehen werden (Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 2. Heft, S. 869—876).

Wir zweifeln nicht, dass Regenerationsherde vorhanden sind und dass man in denselben Mitosen finden wird, wenn man den günstigen Zeitpunkt trifft. Wahrscheinlich erfolgt bei allen Lepidopteren und Hymenopteren im Puppenstadium eine Erneuerung des Mitteldarmepithels und wir glauben, dass diejenigen Zellen des Epithels, welche etwa in dem vorhergehenden Larvenstadium durch amitotische Teilung entstanden sind, spätestens zu dieser Zeit ihren Untergang finden.

Hinsichtlich der Spermatogenese der Arthropoden können wir uns hier kurz fassen und auf eine an anderer Stelle erschienene Publikation verweisen<sup>1)</sup>. Beim Flusskrebs wurde festgestellt, dass das Epithel jedes Hodenfollikels bei geschlechtsreifen Tieren aus zweierlei Zellen besteht, aus den Samenbildungszellen und aus den zwischen diesen liegenden Rand- oder Stützzellen; nur bei den letzteren kommt die amitotische Teilung vor. Wir müssen deshalb vermuten, dass auch bei den Lepidopteren die amitotische Teilung nur bei den Rand- oder Stützzellen vorkommt und an der Entwicklung der Samenbildungszellen keinen Anteil hat; wir treten so in Widerspruch zu den oben beim Beginn erwähnten Angaben von Verson (l. c.), welche sich auf den Seidenspinner und andere Schmetterlinge beziehen. Als wir die Abhandlung von Verson<sup>2)</sup> studierten, sind wir zu der Ansicht gekommen, dass dieser Autor durch seine Beobachtungen nicht zu der Annahme genötigt ist, dass die kleinen Zellen, welche er im jüngsten vorliegenden Stadium neben der großen Zelle in jedem Hodenfach bemerkt, durch amitotische Teilung von der großen Zelle herkommen; es erscheint eine Deutung zulässig, welche die Befunde von Verson mit denen von vom Rath in Uebereinstimmung bringen könnte, nämlich die Auffassung, dass die kleinen Zellen nicht die Abkömmlinge, sondern sozusagen die Geschwister der großen Zelle sind und dass sie durch successive mitotische Teilung die zahlreichen Samenbildungszellen erzeugen, während der Kern der großen Zelle, welche den Charakter einer Rand- oder Stützzelle hat, mehrfach sich amitotisch teilt. Demnach bleiben wir bei der Behauptung, dass Kerne, welche durch amitotische Teilung entstanden sind, nie mehr in mitotische Teilung eintreten.

Durch die bisherigen Erörterungen wird der Schluss nahegelegt, dass bei den Arthropoden in allen Geweben, bei welchen die amitotische Kernteilung vorkommt und bei welchen gleichzeitig ein reger Zellenverbrauch stattfindet, Regenerationszellen existieren, welche sich mitotisch teilen; freilich ist das Auffinden der Mitosen manchmal schwierig

1) O. vom Rath, Ueber die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoologischer Anzeiger, 1891, Nr. 373.

2) E. Verson, La spermatogenesi nel *Bombyx mori*. Pubblicazioni della R. Stazione Bacologica. Padova 1889.

und vom Zufall abhängig<sup>1)</sup>. Demnach erscheint es gerechtfertigt, die Behauptung von Loewit, nach welcher die Blutkörperchen des Flusskrebse sich stets ausschließlich amitotisch vermehren, mit kritischem Sinn aufzunehmen und nur durch einen ganz einwurfsfreien Beweis sich überzeugen zu lassen. Es wurde Loewit der Einwand gemacht (Biol. Centralblatt, 1891, S. 389), dass an einzelnen Regenerationsherden Blutkörperchen aus mitotisch sich teilenden Zellen entstehen könnten. Freilich hat Loewit schon in seiner früheren Publikation selbst diese Möglichkeit ins Auge gefasst und abgelehnt; es war aber aus seiner Darstellung nicht zu erkennen, dass er die fraglichen Stellen auf Schnitten untersucht hatte, und die Frage kann wohl nur auf Schnitten entschieden werden. Vor Kurzem berichtete Loewit (Biol. Centralbl., 1891, S. 514) über neue Beobachtungen, welche auf Schnitte gegründet sind; er sah an den „Blutlakunen“, bei welchen die Regenerationsherde vermutet werden, eine Art von lymphatischem Gewebe, in welchem aber, wie er angibt, nur in fixen Zellen, nicht in Blutzellen Mitosen vorkommen. Loewit stellt eine ausführliche Publikation in Aussicht und man muss vorerst diese abwarten, ehe man den Fall weiter erörtert. Wir haben deshalb auch einstweilen eine Nachuntersuchung nicht unternommen; zudem schien es uns gerade beim Flusskrebs besonders schwierig eine definitive Entscheidung zu erlangen, weil die Größe des Tieres und die Härte des Chitinpanzers ungünstige Vorbedingungen für die Untersuchung sind und weil das Auftreten der Mitosen beim erwachsenen Krebs ein seltenes (periodisches) sein kann, wie unsere Beobachtungen an der Leber und am Enddarm des Flusskrebse gezeigt haben. Wir haben uns aber davon überzeugt, dass bei anderen Crustaceen Mitosen an Blutkörperchen gefunden werden. Bei einer 5 mm langen *Cymothoa* sahen wir Mitosen nicht selten an Zellen, welche wir für Blutkörperchen halten und welche in den Blutbahnen (größtenteils in den seitlichen Teilen der Rumpfsegmente und in der großen Schwanzplatte) gelegen waren; die Vermutung, dass die fraglichen Zellen dem fixen Bindegewebe angehören, können wir bei der geringen histologischen Differenzierung des Bindegewebes so junger Tiere nicht ganz ausschließen, müssen sie aber in Anbetracht des Aussehens und der Lage der Mitosen für unwahrscheinlich halten. Bei mehreren jungen (3–5 mm langen) Exemplaren von *Hyperia medusarum* sahen wir nicht selten Mitosen an Blutzellen, die im Lumen von Blutbahnen lagen.

Schließlich möchten wir hier noch einige Sätze beifügen, welche zur Ergänzung der früheren Ausführungen dienen und die amitotische Kernteilung der Metazoen überhaupt betreffen. Die Kerne, welche sich amitotisch teilen, haben in ihrem Bau und in ihrer physiologischen Natur gewisse Veränderungen erlitten, sodass die Zell-

1) Das Auftreten der Mitosen ist häufig ein periodisches und steht vielleicht bei manchen Arthropoden mit den periodischen Häutungen in Beziehung.

und Kernteilung nicht mehr in der typischen Weise (nämlich durch Mitose) ablaufen kann. Kerne, welche durch amitotische Teilung entstanden sind, können niemals wieder zur mitotischen Teilungsweise zurückkehren. Wir halten es für wahrscheinlich, dass die amitotische Teilung träger abläuft als die Mitose und sich manchmal bis zum vollständigen Stillstand verlangsamt<sup>1)</sup>. Bei der amitotischen Kernteilung unterbleibt die Zellteilung sehr häufig<sup>2)</sup>, aber nicht immer. Wenn die Zellteilung folgt, so ist doch die Zahl der auf diese Art vor sich gehenden Teilungen eine beschränkte; dies wird dadurch erwiesen, dass in solchen Geweben, in welchen ein kontinuierlicher oder periodischer Zellenverbrauch stattfindet, bei dem Ersatz Regenerationszellen beteiligt sind, welche sich mitotisch teilen; jedoch kann es vorkommen, dass die Mitosen nicht zu jeder Zeit vorhanden sind und folglich ihre Auffindung sehr erschwert ist.

1) Hinsichtlich der Zeitdauer der Mitose sehen wir davon ab, dass bei der Ausbildung der Geschlechtszellen, insbesondere bei der Spermatogenese die der vorletzten Teilung zugehörige Mitose im Knäuelstadium auffallend lange verharren kann; dieser Fall ist ja offenbar von dem gewöhnlichen Verhalten verschieden. Durch die obige Behauptung treten wir in Widerspruch zu der von Frenzel (l. c.) vermutungsweise aufgestellten Ansicht, dass die amitotische Teilung rascher verlaufe als die Mitose; es dient zur Stütze unserer Auffassung, dass man in manchen Geweben die Bilder amitotischer Kernteilung in jeder Schnittserie sehr zahlreich vorfindet, so dass man unter der Voraussetzung eines raschen Ablaufs der Teilung auf eine sehr häufige Wiederholung des Vorgangs also auf eine ganz außerordentliche Kernvermehrung schließen müsste, welche doch thatsächlich nicht stattfindet. Wo überhaupt die amitotische Kernteilung vorkommt, da ist sie auf jeder Schnittserie vielfach zu sehen, während Mitosen meistens viel seltener getroffen werden; man ist in der Entwicklungsgeschichte längst darauf aufmerksam geworden, dass man einen Vorgang um so leichter auf den Schnitten trifft, je länger er andauert.

2) Wo amitotische Kernteilung vorkommt, findet man meistens auch mehrkernige Zellen und die meisten Fälle mehrkerniger Zellen sind auf amitotische Kernteilung zurückzuführen. Wenn in den ausgebildeten Geweben eines Tieres mehrkernige Zellen vorkommen, so weist dies (soweit nicht Verschmelzung oder Einwanderung von Zellen oder Phagozytose in Betracht kommt) entweder auf amitotische Teilung oder doch sicher auf geschwächte oder gehemmte Teilungsenergie hin; die ältere Ansicht, welche aus dem Vorkommen mehrkerniger Zellen auf lebhaftere Zellteilung schloss, ist ganz verkehrt. In der Embryonalentwicklung kommt es bei manchen Cölenteraten, vielen Arthropoden und einigen Wirbeltieren (z. B. *Torpedo*) in der Furchung vor, dass trotz mitotischem Verlauf der Kernteilung die Zellteilung vorerst unterbleibt und erst nach einiger Zeit erscheint; es geschieht dies aber ausschließlich bei solchen Tieren, deren Eier viel Dotter enthalten, und es ist leicht begreiflich, dass der Dotter das Auftreten der Zellgrenzen hemmen oder unsichtbar machen kann. Selbstverständlich darf man nicht von einer mehrkernigen Zelle sprechen, wenn lediglich infolge der Kleinheit und der dichten Lagerung der Zellen die Zellgrenzen nicht zu erkennen sind und nur scheinbar ein Plasmodium mit eingestreuten Kernen vorliegt, wie es z. B. bei dem Endfaden des Ovariums der Insekten der Fall ist.

In der früheren Publikation (Biol. Centralblatt, 1891, S. 372) und in der vorliegenden wurde dargelegt, was alle bekannten Fälle amitotischer Kernteilung in biologischer Hinsicht Gemeinsames haben. Wir wollen aber nicht behaupten, dass alle diese Fälle in morphologischer Hinsicht gleichartig sind. Nicht in allen Fällen, welche als amitotische Kernteilung bezeichnet wurden, ist der Vorgang phylogenetisch aus der Mitose hervorgegangen und folglich einer wirklichen Kernteilung homolog. In manchen Fällen liegt nur eine zur Abschnürung von Teilstücken führende Verzweigung des Kerns<sup>1)</sup>, in manchen Fällen lediglich ein Zerfall des Kerns vor. Da es aber zur Zeit noch an einer brauchbaren Einteilung und genügenden Sonderung der Fälle fehlt, so lässt es sich rechtfertigen, dass man vorerst alle gemeinsam behandelt und zunächst darauf Wert legt, dass die amitotische Kernteilung bei den Metazoen niemals für etwas ursprüngliches zu halten ist, dass alle Fälle in biologischer (physiologischer) Hinsicht der Mitose gegenübergestellt werden können und im Vergleich zu dieser einen degenerativen Charakter haben.

Freiburg i. B., zoolog. Institut der Universität, Okt. 1891.

## Der Zellkern und die Bakterienspore.

Von Prof. Joh. Frenzel.

Es ist bekannt, dass in den modernen Vererbungstheorien der Zellkern eine ganz hervorragende Stellung einnimmt, und die meisten Autoren, wie O. Hertwig, Weismann, v. Kölliker sehen ihn als den alleinigen Träger derjenigen Substanzen an, welche die Vererbung vermitteln. Bereits früher<sup>2)</sup> hatte ich versucht, diese

1) Wenn in einem Gewebe verzweigte Kerne vorkommen und ebenda amitotische Kernteilung beschrieben ist, so sind a priori zwei Auffassungen denkbar. Entweder ist die Teilung als eine Abschnürung von Zweigen oder Lappen des Kerns anzusehen und hat folglich phylogenetisch keine Beziehung zur Mitose, oder aber die Teilung ist als eine echte Kernteilung anzusehen, welche amitotisch verläuft, da die Kerne bei ihrer (schon in der Verzweigung zum Ausdruck kommenden) Anpassung an die spezielle physiologische Funktion die Fähigkeit zur mitotischen Teilung verloren haben. In vielen Fällen kann man zur Zeit noch nicht entscheiden, welche Auffassung die richtige ist. Hinsichtlich der Spinnrüden der Raupen äußert Korschelt folgende Ansicht: „Die Drüsenzellen sind sehr umfangreich und enthalten den je nach dem Alter der Larve mehr oder weniger verzweigten Kern. Die Verzweigung kann so weit gehen (bei *Orygia antiqua* beispielsweise), dass sich ganze Abschnitte vom Kern loslösen; anstatt des einen Kerns sind schließlich eine ganze Anzahl von Kernstücken unabhängig von einander vorhanden“ (Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ont., Bd IV, 1889).

2) Johannes Frenzel, Das Idioplasma und die Kernsubstanz. Ein kritischer Beitrag zur Frage nach dem Vererbungsstoff. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 27, S. 73 fg.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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, Rath Otto von

Artikel/Article: [Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden 744-757](#)