

Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zellteilung.

Vortrag, gehalten in der Biologischen Gesellschaft zu Königsberg i./Pr.

Von Dr. **Richard Zander**,

Privatdozent und Prosektor am anatomischen Institut.

Bei der großen Bedeutung der Zelle für alle Organisation ist es selbstverständlich, dass jeder Fortschritt in der Erkenntnis dieses Elementarorganismus das lebhafteste Interesse jedes Biologen zu erwecken geeignet ist.

Durch die Flut von Arbeiten, welche die Erforschung des Wesens der Zelle zum Gegenstand haben, sich hindurchzuarbeiten ist für jeden, dessen spezielles Arbeitsgebiet anderswo gelegen ist, so vollkommen unmöglich, dass es wohl berechtigt ist, wenn von Zeit zu Zeit in einer zusammenfassenden Uebersicht ein Bild von dem jeweiligen Stande unseres Wissens zu entwerfen versucht wird.

Es kann nicht meine Absicht sein, alles das, was über die morphologischen, chemischen und physikalischen Eigenschaften der Zellen, was über ihre Lebenserscheinungen unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen mitgeteilt worden ist, besprechen zu wollen. Ich will im Folgenden nur über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von der Vermehrung der Zellen durch Teilung sprechen.

Die gesamte Litteratur über diesen Gegenstand bis zum Jahre 1887 ist von **Waldeyer** (90)¹⁾ übersichtlich zusammengestellt worden, und auf der letzten Versammlung der Anatomen zu München erstattete **Flemming** (27) ein Referat über Zellteilung. Bei dem großen Interesse, das diesem Gegenstand mit Recht von allen Seiten entgegengebracht wird, darf eine erneute, für weitere Kreise berechnete Besprechung nicht überflüssig erscheinen, weil seit der Veröffentlichung von **Waldeyer** nicht unerhebliche Fortschritte auf diesem Gebiet erzielt worden sind, und weil anderseits der von **Flemming** im Fachkreise gehaltene Vortrag vielerlei als bekannt voraussetzen durfte, was noch keineswegs Allgemeingut aller Biologen geworden ist.

Man unterscheidet heutzutage ganz allgemein zwei Hauptformen der Zellteilung, die mitotische (karyomitotische, karyokinetische, indirekte) und die amitotische (direkte)²⁾. Das Wesen der ersteren ist, „dass während der Zellteilung eine Bildung regelmäßiger Fadenfiguren im Kern erfolgt“ (s. 22 S. 193); bei der zweiten Form erleidet der Kern keine innere Metamorphose in diesem Sinne (s. 22 S. 343).

1) Die in () hier und weiterhin angeführten Zahlen beziehen sich auf die Litteraturangaben am Schlusse der Arbeit.

2) Bezüglich des Ursprungs und der Berechtigung dieser und der sonst gebräuchlichen Bezeichnungen für die Zell- resp. Kernteilung sei verwiesen auf die Veröffentlichungen von **Flemming** (22, 23, 27), **Hennegny** (44), **Carnoy** (17), **Waldeyer** (90).

Diese Definition Flemming's aus dem Jahre 1882 hat in dieser Allgemeinheit auch noch heute Gültigkeit (s. Flemming 27 S. 127).

„Die mitotische Form der Kernteilung ist — wie Rauber in dem allgemeinen Teil seines im Erscheinen begriffenen Lehrbuches der Anatomie des Menschen (69 S. 40) hervorhebt — die weitaus überwiegende und wichtigste, während der amitotischen Form eine mehr nebensächliche Bedeutung zukommt“.

So groß im Einzelnen die Differenzen sind, welche bei der mitotischen Teilung zu Tage treten, so ist es doch den eifrigen Bemühungen zahlreicher Forscher gelungen, in dem Wirrsal der Erscheinungen gewisse, mit gesetzmäßiger Regelmäßigkeit auftretende Vorgänge nachzuweisen.

Wenn eine Zelle sich zur Teilung anschickt, so wandelt sich das Kerngerüst (Flemming 27 S. 100) in charakteristischer Weise um.

Dasselbe besitzt in der ruhenden, d. h. nicht in der Teilung begriffenen Zelle nicht immer das gleiche Aussehen. In der Mehrzahl der Fälle wurde es als ein unregelmäßiges Netzwerk von gröberen und zarteren Fäden, die stellenweise, besonders an den Knotenpunkten zu Netzknoten (Flemming) angeschwollen sind, beschrieben und abgebildet (vergl. Flemming 27).

Balbiani (9) fand in den Speicheldrüsenkernen von *Chironomus*-Larven an Stelle dieses unregelmäßigen Netzwerkes einen einzigen vielfach gewundenen Faden und meinte, dass diese knäuelartige Anordnung der Kerngerüstsubstanz überhaupt in allen Kernen die Regel, die netzartige stets Reagentienprodukt sei.

Auch Carnoy (16) nimmt in den typischen Kernen einen einheitlichen aufgeknäuelten Faden an; das Bild eines Netzwerkes ist seiner Meinung nach auf optische Täuschung oder auf vorübergehende Verklebung der Kreuzungsstellen des Fadens zurückzuführen, oder kann durch ungeeignete Untersuchungsmethoden veranlasst werden.

Strasburger, welcher schon früher (82) auf Grund von Untersuchungen an pflanzlichen und tierischen Zellen behauptet hatte, dass im ruhenden Zellkern nur ein einziger sehr langer aufgeknäuelter Faden vorhanden sei, überzeugte sich später (83) davon, dass die Fadensehlingen unter einander zu einem Fadennetzwerk verbunden sind, und in seiner neuesten Publikation (84) schließt er sich der inzwischen durch Rabl (66) ausgesprochenen Ansicht an, dass im ruhenden Kern nicht ein Faden, sondern mehrere Fäden enthalten sind. Bei höhern Pflanzen bleiben, wie Strasburger (84) zeigen konnte, im Tochterkern die Fadensegmente, die derselbe vom Mutterkern erhielt, getrennt, auch bis in die folgende Teilung hinein.

Rabl (66) hatte die Beobachtung gemacht, dass an jedem Kern, der sich zur Teilung anschickt oder aus einer Teilung hervortritt, die Fäden ganz charakteristisch geordnet sind. In übergroßer Mehrzahl

ziehen sie nämlich von der einen Seite des Kernes, von der „Gegenpolseite“, aus in kurzen unregelmäßigen Windungen entweder an der Kernoberfläche oder durch den Binnenraum zur entgegengesetzten Seite des Kernes, zu der „Polseite“. Hier biegen sie, einen kleinen Bezirk, das „Polfeld“, freilassend, schleifenförmig um und kehren dann in mehreren Windungen in die Nähe des Ausgangspunktes zurück. Rabl stellte nun die Hypothese auf, dass diese Fäden auch im Ruhezustand der Zelle als „primäre Fäden“ erhalten bleiben, dass von ihnen alsdann feine „sekundäre Fäden“ als seitliche Fortsätze ausgehen, von diesen vielleicht noch „tertiäre“ etc., die unter einander in Verbindung tretend das bekannte Netzgerüst bilden. Je nach der verschiedenen Ausbildung und Rückbildung der primären Kernfäden und je nach der Art der Verbindungen, die sie oder ihre Ausläufer eingehen, müssen sehr verschiedene Kerngerüste zu Stande kommen. Bekanntlich beteiligen sich an dem Aufbau des Kerngerüstes in sehr wechselndem Grade die chromatische und die achromatische Substanz. In Fällen, wo letztere sehr spärlich ist, werden sich im ruhenden Kern nur einzelne scharf abgegrenzte Chromatinmassen, aber kein Kernnetz vorfinden, weil die zarten achromatischen Stränge der Beobachtung entgehen.

Die Rabl'sche Hypothese erscheint durchaus geeignet, für die mannigfaltige Anordnung, welche das Kerngerüst bei verschiedenen Objekten unzweifelhaft erkennen lässt, eine Erklärung zu liefern.

Sie findet auch eine Stütze in neueren Beobachtungen. Die von Rabl als charakterisch beschriebene Anordnung der Gerüstsubstanz konnte Flemming (24) an den ruhenden Kernen der Spermatoocyten von *Salamandra maculosa* und Strasburger (84) bei *Fritillaria*, *Lilium* und anderen Pflanzenzellen nachweisen.

Dass die Hypothese in den neuen Handbüchern der Histologie (59, 71, 72, 69) einen Platz gefunden hat, kennzeichnet die Bedeutung, welche man ihr zumisst.

Ihren Hauptwert aber erlangt sie dadurch, dass sie eine einfache Erklärung dafür liefert, wie in der ersten Phase der Teilung aus dem Kerngerüst der Fadenknäuel entsteht. Man braucht nur anzunehmen, dass die chromatische Substanz auf vorgebildeten Bahnen in die primären Kernfäden ströme, um die Bildung des Knäuels zu verstehen.

Die Nukleolen (über deren Bau und Bedeutung die Ansichten noch weit auseinandergehen) und die verdickten Knotenpunkte des Kerngerüstes verschwinden, wenn die Zelle sich zur Teilung anschickt. Dickere Fäden markieren sich im Kerngerüst, von deren unregelmäßig zackigen Rändern zarte Fortsätze ausgehen. Während die Fortsätze kürzer und kürzer werden, verdicken sich die Fäden mehr und mehr. Schließlich sind die Fortsätze verschwunden und die Fäden, welche sich nun viel intensiver färben, erscheinen glattrandig. Anfangs bilden die im Innern des Kernes scheinbar regellos sich windenden Fäden

einen „dichten Knäuel“; dann aber macht sich, wie Rabl (66) es zuerst beschrieb, und wie es später von Flemming (24), Strasburger (84) u. a. bestätigt wurde, der charakteristische quere Verlauf der Fäden (d. h. senkrecht zum Längsdurchmesser des Kernes) und die typische Orientierung gegen das Polfeld hin mehr und mehr bemerkbar. Gleichzeitig wandelt sich der „dichte Knäuel“ in einen „lockeren Knäuel“ um, dadurch dass die Fäden ihre starken Schlingungen verlieren, mehr gestreckt verlaufen und gleichzeitig sich verkürzen und verdicken.

In den älteren Angaben, welche von der Voraussetzung ausgingen, dass der Knäuel ursprünglich aus einem einzigen kontinuierlichen Faden besteht, wurde die Quersegmentierung in einzelne Fadenstücke in einen früheren oder späteren Abschnitt des Knäuelstadiums verlegt.

„In gröberen und mehr lockeren Knäueln sieht man, wie Flemming seinerzeit (22 S. 202) angab, „immer deutlicher, dass eine Segmentierung des Gewindes in Längsabschnitte vor sich geht. Wann dieselbe beginnt, ob dies überhaupt an irgend einen bestimmten Zeitabschnitt gebunden ist, und ob von Anfang an die Stellen dafür irgend wie präformiert waren, ist in den engen Anfangsknäueln nicht zu erkennen“.

Rabl (66 S. 237) bestritt entschieden, dass der Knäuel einen zusammenhängenden Faden darstelle, weil er auf der Gegenpolseite freie Enden zu konstatieren vermochte.

Da Flemming in seinen neueren Publikationen die Einwände Rabl's nicht zurückweist, so scheint er — und das wird auch durch seine Angaben über die Teilung der Spermatoocyten von *Salamandra maculosa* (24) nicht wiederlegt — nicht mehr daran festzuhalten, oder wenigstens kein Gewicht darauf zu legen, dass das Kerngerüst am Anfang des Knäuelstadiums aus einem einzigen kontinuierlich zusammenhängenden Faden besteht.

Auch Waldeyer (90 S. 15) pflichtete Rabl darin bei, dass er von Anfang an mehrere getrennte Fadenschlingen annimmt und Strasburger erklärte in seiner jüngsten Veröffentlichung (84), dass er sich davon überzeugt habe, dass die im ruhenden Kern in Mehrzahl vorhandenen Kernfäden auch im Knäuelstadium getrennt bleiben.

Erwähnt sei, dass van Beneden (13) und Zacharias (92) im Ei von *Ascaris megalocephala* in jedem Kern zunächst einen kontinuierlichen Knäuel nachweisen konnten, der sich erst später in zwei Schleifen segmentiert. Boveri (15 S. 738) konnte dagegen einen ununterbrochenen Kernfaden nie sehen und hebt hervor, dass nach seinen Präparaten die Möglichkeit offen zu halten sei, dass in einem nur scheinbar einheitlichen Faden doch vom Anfang an die zwei Elemente bereits völlig gesondert bestehen und nur mit einander verklebt sind. In den beiden ersten Furchungskugeln gehen die einzelnen chromatischen Elemente mit von Anfang an völlig freien Enden aus dem

Kerngerüst hervor, es kann demnach der kontinuierliche Knäuel kein wesentliches Moment der Karyokinese darstellen.

Zweifellos gilt das gleiche ganz allgemein für alle Zellen.

Durch Verklebung der Fadenenden, kann, wie Rabl (66 S. 324) hervorhebt, ein kontinuierlich zusammenhängender Kernfaden entstehen, wie er von Balbiani (9) bei den *Chironomus*-Kernen nachgewiesen wurde.

Sollte aber nicht bloß eine scheinbare, sondern eine wirkliche Kontinuität des Kernfadens irgendwo vorkommen, so würde der tatsächlich von Rabl, Strasburger u. a. geführte Nachweis, dass in anderen Fällen von Anfang an getrennte Fäden auftreten, den Beweis erbringen, dass der zusammenhängende Faden keine prinzipiell bedeutungsvolle Bildung sein kann.

Darüber scheint kein Zweifel zu herrschen, dass eine Vermehrung der Fäden durch Querteilung während des Knäuelstadiums zu Stande kommt. Es erweisen das die positiven Beobachtungen von Flemming u. a. Nach der Ansicht von Rabl (66 S. 238) ist es „möglich und selbst wahrscheinlich, dass Anfangs eine geringere Anzahl von Fäden vorhanden war und erst allmählich durch weitere Querteilung größerer Fadenstücke“ die definitive Zahl entstand.

Die Anzahl der chromatischen Fäden ist in den einzelnen Zellarten eine verschieden große. Jedoch ist nach den Beobachtungen von Rabl (66 S. 250) und Flemming (24 S. 441) die Zahl für eine jede Zellart eine ganz bestimmte. Nach Strasburger (84) soll eine absolute Konstanz nicht bei allen Pflanzenzellen vorhanden sein; nur in den Pollenmutterzellen von *Lilium*-Arten wurde stets dieselbe Fadenzahl gefunden.

Sämtliche Fadenschleifen des „loekeren Knäuels“ erfahren eine Längsteilung, und so entsteht der „segmentierte Knäuel“. Durch diese Längsteilung der Fäden wird die gesamte chromatische Kerngerüstsubstanz in zwei gleiche Hälften zerlegt.

Gleichzeitig schwindet die Kernmembran und es tritt die „achromatische Kernspindel“ auf, ein aus feinen, in Kernfärbemitteln sich gar nicht oder nur schwach tingierenden Fäden zusammengesetztes Gebilde von spindelförmiger oder, was bei Pflanzen namentlich vorkommt, zylindrischer Gestalt. Die Bildung der Kernspindel hat die Forschung der jüngsten Zeit bedeutend aufgeklärt. Sie steht in naher Beziehung zu eigentümlichen Vorgängen im Zellkörper und wird später im Zusammenhang mit diesen behandelt werden.

Die beiden Spitzen oder Pole der zunächst sehr kleinen Spindel liegen anfangs im Polfeld des Kernes. Indem die Spindel anwächst, wandert der eine Pol mehr und mehr zur Gegenpolseite hin und die Spindel rückt so mit ihrem Äquator in die Mitte des Kernes hinein. Die Längsaxe der Spindelfigur fällt mit der Teilungsaxe des Kernes zusammen.

Die längsgespaltene chromatische Fadenschleifen gruppieren sich um den Aequator der Spindel derart, dass die Schleifenseitel gegen die Spindelaxe gerichtet sind. Anfänglich liegen die Fadenschleifen der Spindel einseitig an, später verteilen sie sich gleichmäßig auf ihren ganzen Umkreis. Betrachtet man nun den Kern von einem Spindelpole aus, so bilden die chromatischen Fäden einen Stern, in dessen Mitte die Spindelaxe liegt. Man hat darum dies Stadium als „Mutterstern“ („Monaster“)¹⁾ bezeichnet. Gegen Ende dieses relativ sehr kurzen Stadiums sind die chromatischen Fäden am Aequator in eine Ebene zusammengedrückt, die als „Aequatorialplatte“ (Flemming) oder „Kernplatte“ (Strasburger) bezeichnet wird.

In dem folgenden Stadium, der „Metakinesis“, rücken die sekundären (Schwester-) Fäden, welche aus der Längsspaltung der chromatischen Fadenschleifen hervorgegangen sind, auseinander und zwar — wie Heuser (55) für Pflanzen, E. van Beneden (13) und Rabl (66) für Tiere entdeckten — ganz gesetzmäßig die eine zu dem einen Spindelpol hin, die andere zu dem andern.

Sobald die offenen Schenkel der Fadenschleifen aus der Aequatorialebene herausgerückt sind, spricht man von „Tochtersternen“ („Dyaster“)²⁾.

Die Fadenschleifen rücken weiter auseinander bis nahe an die Spindelpole heran, wo zwischen ihren Winkeln ein kleines Feld, das „Polfeld“ des Tochterkernes frei bleibt. Die Schenkel der Schleifen werden kürzer und dicker und krümmen sich mit ihren freien Enden gegen die Spindelaxe hin. Gleichzeitig erscheinen die ersten Spuren einer neuen Kernmembran. In diesem Stadium, dem „Tochterknäuel“ („Dispirem“) vollzieht sich die Zellkörpertheilung.

Erst nach deren Beendigung geht aus dem Tochterknäuel der ruhende Kern hervor, indem die chromatischen Fäden rauh und zackig werden und seitliche Ausläufer treiben.

Nicht immer wandelt sich das chromatische Kerngerüst während der Kernteilung in Fadenschleifen um. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle fadenförmige Gebilde auftreten, so sind doch bei einzelnen Zellenarten rundliche oder kurz-walzenförmige, ringförmige, bläschenartige etc. „chromatische Elemente“ (Boveri) gefunden worden. Der von Waldeyer (90d S. 27) vorgeschlagene terminus technicus „Chromosomen“, welcher die Gestalt der chromatischen Elemente unberücksichtigt lässt, hat sich bereits ziemlich allgemein eingebürgert.

1) Flemming (30 S. 32) will fortan an Stelle der von Klein (58) für die Sternformen der chromatischen Figur zuerst benutzten Bezeichnungen „Monaster“ und „Dyaster“, „Asteroid“ und „Dyastroid“ sagen, weil Fol, das von ihm für die Strahlenbildung im Zellkörper des Eies eingeführte Wort „Aster“ (31) hierfür reklamiert (32 u. 33).

2) Flemming (siehe die letzte Anmerkung) will statt dessen fortan „Dyastroid“ sagen.

In Fällen, in denen die Chromosomen nicht Fadenform haben, gestalten sich natürlich die chromatischen Kernfiguren so abweichend, dass die Bezeichnungen Spirem, Dispirem, Aster, Dyaster nicht mehr zutreffend sind. Da diese Fälle jedoch die Ausnahmen darstellen, so liegt wohl vorläufig kein zwingender Grund vor, diese allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen für die Teilungsstadien aufzugeben.

Während an dem Kern die geschilderten morphologischen Vorgänge sich abspielen, treten auch in der Zellsubstanz eigentümliche Erscheinungen zu Tage, die schon frühzeitig das Interesse der Forscher erregt haben.

Flemming hob schon in seiner Monographie über „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung“ (22 S. 199) hervor, dass bei der gewöhnlichen mitotischen Zellteilung die erste wahrnehmbare Erscheinung, mit der man rechnen kann, die Differenzierung zweier Stellen in der Zellsubstanz ist, nahe am Umfang des Kernes und einander gegenüber gelegen. Um diese Stellen, die „Pole“ herum, sind die Körner der Zellsubstanz radiär geordnet. Bei Eizellen¹⁾, wo diese radiäre Gruppierung besonders deutlich ist, bietet sie das bekannte Bild der „Aster“ oder „Radiensysteme“. Sehr bald nach dem Auftreten der Pole wird im Kern die Anordnung des Fadenwerkes zum Knäuel deutlich. „Wer kann nun sagen“ — fragt Flemming (22 S. 358) — „ob dies die konsekutive Erscheinung ist, oder die primäre?“ Flemming neigt mehr zur letzteren Annahme: „Es könnten“, fährt er fort, „molekularmechanische Vorgänge im Kern, welche zur Knäuelbildung führen, schon lange vorhergegangen sein, ehe außen die Pole auftreten, wenn wir von solchen Vorgängen auch noch nichts sehen können, und die Spannkkräfte, welche dadurch im Kern gesetzt werden, könnten erst die Ursache für das Auftreten der Pole sein“.

Der von Strasburger (81) aufs nachdrücklichste vertretene Gedanke, dass die Zellsubstanz das veranlassende, Aktive und Leitende bei der Zell- und Kernteilung sei, fand in Flemming (22 S. 359) einen lebhaften Gegner.

Der Umstand, dass die Mehrzahl der Forscher gleich Flemming in dem Kern den „Teilungsapparat“ der Zelle annehmen zu müssen glaubte, hat es verschuldet, dass, während die Vorgänge in dem Kerne selbst mit größter Nachhaltigkeit und aufs Erfolgreichste studiert wurden, die Erscheinungen in der Zellsubstanz mehr vernachlässigt wurden. Darin haben nun die letzten Jahre eine Veränderung gebracht. Dieselbe datiert von der Entdeckung der Attraktionsphären und Zentralkörper und der Rolle, die sie bei der Zellteilung spielen durch E. van Beneden (13).

1) Fol (31) beschrieb diese Strahlungen (Aster) schon 1873 an dem Geryonidenei und deutete dieselben als vom Kern unabhängige Anziehungspunkte.

Dieser Forscher (13 u. 14) sah in dem Ei von *Ascaris megalocephala* schon zu einer Zeit, wenn die Pronuclei noch netzförmig gebaut sind und weit von einander entfernt liegen, zwei kugelige Stellen im Protoplasma sich markieren. Er nennt sie „Attraktionssphären“. In ihrer Mitte ist eine von einem hellen Hof umgebene kleine Anhäufung feiner Körnchen, der „Zentralkörper“ erkennbar. Die anfangs dicht bei einander liegenden Attraktionssphären rücken auseinander. Während der Kernteilung treten um sie herum Protoplasmastrahlungen auf. Dieselben bilden um jeden Zentralkörper herum einen „Aster“ oder eine „Sternfigur“; die zwischen den beiden Zentralkörpern gelegenen Strahlen stellen die achromatische Spindelfigur dar. Die Attraktionssphären sind, wie van Beneden an dem erwähnten Objekte nachweisen konnte (14 S. 262 fg.) bleibende Bildungen, welche sich bei der Furchung des Eies mit teilen. In dem Augenblick, wenn sich der Kern zu einer neuen Kinesis anschickt, erfolgt die Teilung der Attraktionssphäre, nachdem die Teilung des Zentralkörpers bereits vorangegangen ist.

van Beneden (14 S. 272 fg.) hält die Attraktionssphäre mit ihrem Zentralkörper für ein permanentes Organ der Zelle, gleich dem Zellkerne. Die Teilung des Zentralkörpers und der Attraktionssphäre geht der Teilung der Zelle voran und wirkt bei der letzteren auf Grund von Kontraktilität. Alle bei der Zellteilung sich zeigenden Bewegungen haben nach van Beneden's Meinung ihre Ursache in der Kontraktilität der Fibrillen der Protoplasmastrahlungen (Aster, Spindel) und in ihrer Anordnung nach Art eines radiären Muskelsystems, das aus antagonistischen Gruppen zusammengesetzt ist. Der Zentralkörper hat die Bedeutung eines Ansatzorgans. Er teilt sich zuerst. In Folge dessen ordnen sich die kontraktile Elemente der Zelle in zwei Systeme mit besonderen Zentren. Die Gegenwart dieser beiden Systeme hat die Zellteilung zur Folge und bestimmt aktiv das Vorrücken der Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung.

Boveri (15), welcher ebenfalls an dem Ei des Pferdespulwurms die Teilungsvorgänge studierte, kam, trotz mancher Differenzpunkte in den Einzelheiten doch im wesentlichen zu dem gleichen Resultat wie van Beneden. Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden „Archoplasmakugeln“ (Attraktionssphären van Beneden's). Die Fibrillen, welche sich aus der gleichmäßig granulierten Protoplasma-masse differenzieren, strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und treten auch mit den Chromosomen in Verbindung. „Die Bewegung der (chromatischen) Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur „Aequatorialplatte“ das Resultat der mittels dieser Fäden ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln“ (S. 784).

Flemming ist durch die Untersuchungen van Beneden's und

Boveri's bestimmt worden, seine alten Anschauungen aufzugeben. Er gesteht zu (27 S. 127), dass von diesen beiden Forschern der Beweis geliefert sei, „dass die Zerlegung des Kerns in zwei Teile durch aktive Beteiligung der Zellsubstanz bewirkt wird“.

Die Vermutung van Beneden's (14 S. 279), dass die Attraktionssphäre mit ihrem Zentralkörper nicht nur bei Furchungszellen sondern bei allen Zellen überhaupt und nicht nur während der Teilung, sondern auch während der Ruhe vorhanden sei, ist durch eine Reihe von Beobachtungen bestätigt worden.

Zuerst fand Kölliker (59 S. 50 u. 60) in den Furchungszellen von *Siredon* an der dem früheren Kernpole entsprechenden Seite des ruhenden Kernes „ein rundes, größeres Gebilde, ähnlich einer Attraktionssphäre, welche aus der früheren einen Polstrahlung entstanden ist und auch jetzt noch häufig, besonders an der Oberfläche feine radiär verlaufende Strahlen zeigt, andere Male aber mehr nur feinfinkörnig oder unregelmäßig fibrillär erscheint und meist in der Mitte mehr homogen aussieht“. Ein gut ausgeprägtes „Polkörperchen“ oder Zentralkörperchen sah Kölliker in dieser mit Boraxkarmin sich färbenden Attraktionssphäre nicht. „Die Attraktionssphäre selbst ist an ihrer Peripherie nicht scharf begrenzt und verliert sich entweder in einen hellen, sie und die eine Seite des Kernes umgebenden Hofe, der faserig körnig erscheint oder im umgebenden Zellen-Protosplasma“. Kölliker konnte an diesem Objekt auch bestimmt beobachten, dass die Attraktionssphären sich zu einer Zeit teilen, wo die Kernmembran noch da ist.

Im Gegensatz hierzu fand Schultze (75) bei einer erneuten Untersuchung der Furchungskugeln von *Siredon pisciformis* im Ruhezustand der Kerne stets schon zwei genau gegenüberliegende Attraktionssphären dem Kerne dicht anliegend. Die Sphären waren ziemlich scharf gegen den umliegenden Dotter abgegrenzt und färbten sich nach Chromosmiumessigsäure-Behandlung sehr intensiv mit Karmin. Ein Zentralkörper ließ sich bei der intensiven Färbbarkeit der ganzen Attraktionssphäre nicht unterscheiden. Die Teilung des Zentralkörpers beginnt bereits auf dem Dyasterstadium der Zellteilung.

Eine Reihe von weiteren Beobachtungen, so die von Vialleton (89) bei *Sepia* und von Vejdovski (87) bei *Rhynchelmis* haben das Vorkommen der Attraktionssphären bei Eiern als zweifellos dargestellt.

Weiterhin machte Rabl (67) darauf aufmerksam, dass an den ruhenden Kernen der Epithelzellen von *Triton* sich eine polare Delle erhält, in deren Nähe, unmittelbar am Kern, eine stark lichtbrechende Partie sich findet, die wahrscheinlich der Attraktionssphäre entspricht.

Etwa gleichzeitig entdeckte Solger (76 u. 77) in den Pigmentzellen aus der Dorsalgegend des Hechtschädels einen pigmentfreien Fleck, um den häufig die Pigmentkörnchen radiär angeordnet sind, und deutete ihn als Attraktionssphäre.

Hermann (47) fand in den Spermatocyten des Salamanderhodens alle Protoplasmafäden des Zelleibes gegen eine den großen Kernen angelagerte Scheibe körnigen Protoplasmas, die Attraktionssphäre zentriert.

In allen erwähnten Fällen waren die Zentralkörper in den Attraktionssphären nicht erkennbar gewesen.

Zum ersten Mal gelang der Nachweis derselben Flemming (26 u. 28). Dieser Forscher fand mittels eines neuen Untersuchungsverfahrens (Fixierung in der Hermann'schen Lösung — 1% Platinchlorid 15 Teile, 2% Osmiumsäure für Säuger 4, für Salamander 2 Teile, Eisessig 1 Teil — oder in schwächeren Osmiumgemischen; Dreifachfärbung mit Safranin, Gentiana und Orange) die strahligen Attraktionssphären und ihre Zentralkörper in den Leukocyten von *Salamandra* außerhalb jeder Mitose der Zellen. An fixen Gewebszellen der Salamanderlarve, und zwar an den sehr flach geformten Epithelien der Lunge und an den flachen Bindegewebs- und Endothelzellen des Bauchfelles sind die Zentralkörper erheblich kleiner (höchstens $0,5 \mu$ im Durchmesser) als an den Leukocyten (bis $1,5 \mu$); sie sind bisweilen von einem schwachen lichten Hof, umgeben, eine strahlige oder sonst besonders beschaffene Attraktionssphäre vermochte Flemming aber noch nicht regelmäßig wahrzunehmen. In den fixen Gewebszellen wurden in der Regel zwei Zentralkörper beobachtet, während in den Leukocyten nur ein solcher vorhanden ist. Nur einmal fand Flemming in einem Leukocyten zwei sehr nahe zusammenliegende Zentralkörper. An Präparaten jedoch, die in Hermann'schem oder in einem Osmiumgemische fixiert waren, erschienen die Zentralkörper vielfach nicht rund, sondern länglich (29 S. 707), so dass also eine Doppeltheit derselben oder doch ein Doppelbau nicht mit Sicherheit auszuschließen sind.

Von größter Bedeutung ist es, dass auch in ruhenden Pflanzenzellen der Nachweis der Attraktionssphären und der Zentralkörper geführt worden ist. Der Pariser Botaniker Guignard (40) fand in den Mutterzellen von *Lilium* und anderen Pflanzen, in der Mutterzelle des Embryosackes und in den Zellen des weiblichen Geschlechtsapparates innerhalb derselben bei verschiedenen Pflanzen, in den Mikrosporangien von *Jovetes* und den Sporangien der Farne vor und während der Bildung der Sporen dicht neben dem ruhenden Kern zwei sehr kleine, nahe bei einander liegende kugelige Körper, umgeben von einem hellen Hofe, der von einem Körnchenkreise umsäumt ist. Radiäre Streifen werden erst deutlich, wenn der Kern sich zur Teilung anschickt. Guignard fand, dass allgemein schon während der Mitose die Zentralkörper sich teilen (in den Anaphasen) und dass demnach in der ruhenden Zelle die Attraktionssphären stets doppelt vorhanden sind.

Aus den angeführten Beobachtungen darf wohl schon jetzt der

Schluss gezogen werden, dass in den ruhenden Zellen von Tieren und Pflanzen Attraktionssphären mit Zentralkörpern konstant vorkommen. Der Mangel an geeigneten Untersuchungsmethoden, die Kleinheit der fraglichen Gebilde, die ungeeignete Beschaffenheit der Objekte (Größe der Zellen, Granulierung des Protoplasmas etc.) vor allem das Fehlen der verbesserten optischen Hilfsmittel (Apochromate) machen es erklärlich, dass trotz der zahllosen eingehenden Untersuchungen diese Zellorgane bisher der Beobachtung entgehen konnten.

Aus den mitgeteilten Befunden erhellt ferner, dass das Aussehen der Attraktionssphären und der Zentralkörper bedeutende Verschiedenheiten darbieten kann. In einzelnen Fällen, wie bei den Leukocyten von *Salamandra* gelang der Nachweis von strahligen Sphären und deutlichen Zentralkörpern, bei den fixen Gewebszellen der Salamanderlarve war eine deutliche Sphäre nicht erkennbar, die Zentralkörper aber markierten sich deutlich; umgekehrt konnte bei den übrigen Objekten der Zentralkörper nicht nachgewiesen werden, während die Attraktionssphäre mehr oder minder klar hervortrat. Es scheint demnach allein wesentlich und bedeutungsvoll die Zentrierung des Protoplasmas zu sein.

Sehr merkwürdig ist es, dass die Attraktionssphären im ruhenden Kern bei einigen Zellformen in einfacher, bei anderen in doppelter Anzahl vorhanden sind. Dass sogar beides an demselben Objekte vorkommen kann, zeigen die obigen Angaben von Kölliker und Schultze. Der Umstand, dass Kölliker an ruhenden Kernen nur eine Attraktionssphäre fand, kann, wie Schultze (75 S. 4) meint, als eine zeitliche Verschiebung aufgefasst werden und zwar als durch niedrigere Temperatur veranlasste Verlangsamung des Ablaufes der Erscheinungen, während in den von Schultze beschriebenen Fällen bei höherer Wassertemperatur die Zellteilungen Schlag auf Schlag erfolgten, die einzelnen Phasen sich zusammendrängten und die Zentralkörperteilung an den Tochterkernen schon vor der Teilung der Mutterzelle eintrat. Da bei den Gewebszellen die Teilungen nicht in der rapiden Weise wie bei den Embryonalzellen auf einander folgen, so erkläre es sich, dass bei den ersteren an ruhenden Kernen nur selten zwei Attraktionssphären angetroffen werden.

Henneguy (45), der in den Furchungszellen des Forelleneies konstant auch im Ruhezustand zwei Attraktionssphären und zwei Zentralkörper beobachtete, führt dieses ebenfalls darauf zurück, dass die Zellteilung hier eine sehr lebhafte und die Ruheperiode für jede Zelle sehr kurzdauernde ist. Die Teilung der Zentralkörper vollzieht sich an diesem Objekt schon in dem Augenblick, wenn die Aequatorialplatte sich verdoppelt. Während bei der normalen Zellteilung auf die Kernteilung die Zellkörperteilung unmittelbar folgt, können beide Vorgänge auch ganz unabhängig von einander sein, wie z. B. in dem Embryonalsack der Phanerogamen und im Parablast der Knochen-

fische. Henneguy hält es für logisch, anzunehmen, dass das gleiche Verhältnis auch zwischen der Teilung der Attraktionssphäre mit ihrem Zentralkörper und derjenigen des Kernes bestehen könnte. Wenn die Zellteilung lebhaft ist, teilen sich die Attraktionssphären und Zentralkörper sehr frühzeitig vor der Bildung des Tochterkernes; wenn umgekehrt eine ziemlich lange Ruhepause zwei auf einander folgende Zellteilungen trennt, so bleiben Attraktionssphären und Zentralkörper ungeteilt, um sich erst später zu verdoppeln.

Flemming (29 S. 703) fand nun aber doppelte Zentralkörper gerade in solchen Zellen, welche im Vergleich mit denen der furchenden Eier sehr lange Ruhepausen haben müssen. An den betreffenden Präparaten betrug die Mitosen, selbst da, wo sie am reichlichsten auftraten, noch lange nicht 1% der vorhandenen Zellen und die Kerne zeigten ganz die Ruheformen, wie sie auch bei völlig mitosenfreien Geweben vorkommen. Die Beobachtung, dass an Sexualzellen vor und bei der Mitose eine Teilung vorher einfacher Zentralkörper stattfindet, ferner der Umstand, dass bei den Leukoeyten, die viel größere Zentralkörper haben, diese meist einfach sind, hatte Flemming (26 S. 4 S. A.) zunächst bewogen, anzunehmen, dass der Zentralkörper bei völliger Ruhe der Zelle einfach ist und sich erst verdoppelt, wenn diese der Teilung entgegengeht, wobei es dann freilich wunderbar blieb, dass die Verdoppelung schon so lange vor dem Auftreten der Mitose sich vollzog. In der späteren und ausführlicheren Publikation (29 S. 701 fg.) neigt sich Flemming mehr der Annahme einer dauernden Duplizität der Zentralkörper zu, hauptsächlich deshalb, weil er in geeignet fixierten Leukoeyten länglich geformte Zentralkörper und einmal zwei Zentralkörper bemerkte, und weil ferner bei den Salamanderzellen der eine Zentralkörper größer als der andere und in der Entwicklung weiter voraus ist. Sollte sich, meint Flemming, ganz sicher herausstellen, dass die Zentralkörper bei völliger Ruhe der Zellen einfach sind oder sein können, so kann man sich doch vorstellen, dass sie auch in solehem Zustand aus zwei nur eng vereinigten Teilen bestehen. „Und selbst wenn auch diese Voraussetzung schon zu weit ginge und sich bei weiterer Untersuchung zeigen sollte, dass es in ruhenden Zellen wirklich vollkommen einfache Zentralkörper gibt, so würde es immer noch denkbar bleiben, dass es an einem solchen zwei verschieden beschaffene Pole gibt und demnach, wenn er sich teilt, seine beiden Teilprodukte unter einander ungleich ausfallen werden. Damit hätten wir aber dann auch dort, wo solche Teilung noch nicht erfolgt ist, schon eine durch die Polarität des Zentralkörpers vorgezeichnete Axe der Zelle“.

Solger (78) meint, das Vorhandensein von einer oder von zwei Attraktionssphären im Ruhezustand der Zellen nötige noch nicht dazu, „einen fundamentalen Unterschied zwischen beiderlei Zellen zu statuieren, denn die Schwierigkeit ließe sich durch die Annahme einer

zeitlichen Verschiebung, einer Heterochronie im Sinne Haeckel's hinwegräumen“.

In der schon vorher erwähnten Arbeit von Henneguy (45) sind äußerst wertvolle Beobachtungen betreffend die Teilung der Attraktionssphären und die Bedeutung derselben für die Kernteilung enthalten. Henneguy fand in den Furchungszellen des Forelleneies schon im Ruhestadium konstant zwei Attraktionssphären mit Zentralkörpern neben einander einer Seite des Kernes dicht angelagert. Sie rücken dann auseinander, bis sie auf die entgegengesetzten Enden der Kernaxe zu liegen kommen, wobei sie gleichzeitig sich von der Kernoberfläche entfernen. Die Attraktionssphären werden größer, ihre Strahlen länger. Sowie dieselben die Kernmembran treffen, verschwindet letztere. Die Strahlen dringen in den Kern ein und bilden die achromatische Spindel, in deren Aequator die Chromosomen sich zur Aequatorialplatte ordnen. Gleichzeitig bilden von der Attraktionssphäre ausgehende Strahlen in dem Kernkörper Sternfiguren. Wenn die Aequatorialplatte sich verdoppelt, teilen sich die Zentralkörper senkrecht zur Axe der achromatischen Spindel in zwei, die sich ihrerseits mit hellen Linien umgeben und die Mittelpunkte von Tochter-sphären werden. Die Tochttersphären rücken auseinander, eine Zeit lang durch zarte achromatische Fäden verbunden, alsdann aber unabhängig werdend. Es liegen die beiden Tochttersphären mit ihrem Zentralkörper inmitten der um einen Punkt zentrierten Sternfigur, in welcher sich nun die Tochterkerne aus den Chromosomen rekonstituieren. In dem Parablast vermehren sich etwa in der Mitte des Furchungsprozesses die Kerne rapid durch mitotische Teilung, die in der Regel in normaler Weise vor sich geht. Da aber, wo die Kerne sehr nahe bei einander liegen, wird, wie Henneguy fand, der Vorgang alteriert. Entweder können zwei, ja selbst drei oder vier Kerne eine einzige Attraktionssphäre gemeinsam besitzen und es entstehen dann multipolare Gebilde, wie sie in pathologischen Geweben beschrieben worden sind, oder aber es treten in der Umgebung eines einzelnen Kernes drei oder vier Attraktionssphären auf und führen zur Bildung von multinukleären Zellen. Aus diesen Beobachtungen erhellt aufs deutlichste die Selbständigkeit der Attraktionssphären gegenüber den Kernen; es ergibt sich aus ihnen ferner, dass die Zahl der Attraktionssphären in Beziehung zum Kern variieren kann und dass die Form der Kernteilung von dieser Zahl abhängt, so dass zwei, drei oder vier Attraktionssphären den Kern in zwei, drei oder vier Tochterkerne teilen. Henneguy hält die von Strasburger und Guignard für Pflanzenzellen, von Fol und ihm selbst für Tierzellen vertretene Ansicht, dass die Zellsubstanz allein eine aktive Rolle bei der Kernteilung spiele, durch diese Beobachtungen für definitiv erwiesen.

Das Studium der Attraktionssphären und ihrer Zentralkörper hat

sich auch als äußerst fruchtbar erwiesen für das Verständnis der achromatischen Spindel, über deren Bau und Entwicklung die Ansichten bisher weit auseinander gingen. Während ein Teil der Forscher (Strasburger, Guignard und die meisten Botaniker, Henneguy) die Spindel aus in den Kern eindringender Zellsubstanz hervorgehen ließen, leitete ein anderer Teil (Flemming, Bütschli, Pfitzner, Carnoy, Rabl, Schewiakoff, O. Zacharias) sie von der achromatischen Kernsubstanz (Lininfäden von Schwarz) ab. Die zweite Ansicht fand ihre hauptsächlichste Stütze in der Beobachtung von Fällen, wo die Kernmembran erst nach der Bildung der Spindel oder überhaupt nicht verschwindet. Dieses ist z. B. bei den Protozoen der Fall. Bei *Euglypha alveolata*, wo nach der Mitteilung von Schewiakoff (73) an eine völlig typisch verlaufende Kernteilung sich eine reguläre Zellteilung anschließt, entsteht die gewöhnliche Kernspindel, trotzdem die Kernmembran während des ganzen Teilungsvorganges erhalten bleibt.

van Beneden (13) schloss aus seiner Beobachtung an *Ascaris megalcephala* anfangs, dass die polaren Enden der Spindel aus den Attraktionssphären, also aus der Zellsubstanz, die äquatorialen Bezirke aber aus der Kernsubstanz stammen. Nach seiner letzten Mitteilung (14) sind die Fibrillen der Spindel nichts anderes als differenzierte Teile der Zellstrukturen; der größte Teil der Spindel bildet sich aus den Sphären; ob auch achromatische Substanzen des Kernes für die Spindelbildung mit benutzt werden, bleibt unerörtert.

Nach Boveri's (15) Auffassung sind die Spindelfasern strahlige Metamorphosen der Attraktionssphären, Strahlen, welche von den Zentralkörpern aus gegen die Chromosomen hin ausgesandt werden.

Am eingehendsten hat in neuerer Zeit Hermann (46 u. 47) die Bildung der Spindel behandelt. Er stellte seine Beobachtungen an den großen Zellen der ersten Generation der Salamander-Spermatocyten an. Beim Beginn der Längsteilung der Chromosomen im Anfang des Knäuelstadiums markieren sich in der scheibenförmigen, dem Kern dicht anliegenden Attraktionssphäre zwei Zentralkörper, welche durch eine zarte Verbindungsbrücke zusammenhängen. Die Chromosomen verkürzen und verdicken sich und rücken gleichzeitig von der Attraktionssphäre ab zu der gegenüber liegenden Seite des Kernes, wo sie sich zu dem dichten Knäuel zusammenballen. Dadurch wird das achromatische Kerngerüst, welches gegen die Attraktionssphäre zentriert ist, sichtbar. In der Nachbarschaft der Attraktionssphäre verschwindet die Kernmembran und von hier aus schreitet dieser Vorgang allmählich vor; auf der entgegengesetzten Seite des Kernes, da, wo die Chromosomen liegen, bewahrt die Kernmembran ihre Selbständigkeit am längsten. Die Verbindungsbrücke zwischen den beiden Zentralkörpern bildet sich darauf zu einer äußerst zierlichen kleinen Spindel um, die im Zentrum der noch einheitlichen Sphäre liegt. Die

Spindel wächst nun an. Hat sie eine zwei- bis dreifache Länge erreicht, so treten von einem Zentralkörper ausgehende Fibrillenstrahlungen auf, deren Fäserchen sich mit den einzelnen Chromosomen verbinden. Diese Fäserchen wachsen aus dem Zentralkörper hervor und entstehen nicht aus den achromatischen Kernfasern. Die Zahl der von dem Zentralkörper zu einem Chromosom ziehenden Fasern beträgt, wie Hermann in Uebereinstimmung mit Rabl (67) fand, 16—20. Alsdann wachsen auch vom zweiten Zentralkörper Strahlenbündel aus und es scheint, dass jedes Chromosom von beiden Zentralkörpern her Fasern bezieht. Während nun die Spindel sich rasch vergrößert, kommen die von dem Polen derselben abgehenden Fibrillen in Kontraktion und so werden die Chromosomen mehr und mehr in die Nähe der Spindel gezogen.

Flemming (29) studierte die erste Anlage und das Wachstum der Spindel in jüngster Zeit an den sehr großen und platten Epithel- und Bindegewebszellen der Lunge und den Endothel- und Bindegewebszellen des Bauchfells von jüngeren Salamanderlarven. Im Gegensatz zu seinen früheren Angaben kam er zu dem Resultat, dass die Spindel eine doppelte Herkunft hat. Die Zentralspindel — so benennt Flemming mit Hermann die Fasern der Spindel, welche zwischen den auseinander rückenden Zentralkörpern ausgespannt sind — und die Spindelenden entstehen außerhalb des Kernes aus Zellsubstanz, der mittlere Teil dagegen aus den Lininsubstanzen des Kernes und der Kernmembran. Von Boveri und Hermann weicht Flemming also darin ab, dass er sich die Bildung der Spindelfasern nicht so vorstellt, „als ob sie gleich Rhizopodenstrahlen von den Zentralkörpern ausgesendet würden, sondern so, dass sie aus den vorhandenen Strukturen der Zelle, des Kernes und der Kernmembran durch Attraktion von den Zentralkörpern und durch eigene Kontraktion geprägt werden“ (27 S. 134).

Hermann betont zwar ausdrücklich, dass die Fibrillen, welche die Zentralkörper mit den Chromosomen verbinden, nicht aus den achromatischen Kernfasern hervorgegangen sind. Er will damit jedoch keineswegs leugnen, dass sich die Polstrahlungen nachträglich mit den achromatischen Gerüstfasern in Verbindung setzen und letztere so bei der Bildung der Spindel verwendet werden können. In theoretischer Beziehung liegt für Hermann die Hauptsache darin (47 S. 578), „dass die Bildung der karyomitotischen Spindel von dem Protoplasma aus eingeleitet wird, indem von den sich teilenden Centrosomen nach dem Kerne hin kontraktile Fibrillenzüge sich entwickeln, die eventuell mit den achromatischen Gerüstfasern des Kernes eine sekundäre Verbindung eingehen können“.

Dass es bei manchen Zellformen, speziell bei den Protozoen zur Bildung einer Spindel kommt, obgleich die Kernmembran während der Teilung erhalten bleibt, scheint gegen diese Ansicht zu sprechen.

Henneguy (45 S. 419) macht nun aber wohl mit Recht darauf aufmerksam, dass die Bilder, welche Schewiakoff (73) von der Kernteilung der *Euglypha abveolata* gibt, bezüglich der Spindelbildung anders gedeutet werden können, als es seitens dieses Autors geschieht. Schewiakoff sah in der Anfangsphase der Sternform das Cytoplasma an zwei beliebigen Stellen der Kernoberfläche sich anhäufen und die Kernwandung etwas vorstülpen. In den so entstandenen Dellen wurde ein kleines stark lichtbrechender ellipsoidischer Körper bemerkbar, der als „Polkörperchen“ (van Beneden) anzusehen ist. Gleichzeitig traten in dem Cytoplasma eine Strahlung und im Kern die achromatischen Spindelfasern auf. Letztere drangen von den Polen aus allmählich gegen den Aequator hin vor, woselbst sie mit einander verschmelzen. Da Schewiakoff in der Tiefe der Delle niemals Poren sah, durch welche die Spindelfäden hätten in den Kern eingedrungen sein können, so leitet er dieselben von der achromatischen Kernsubstanz ab. Henneguy's Meinung nach sind die Polkörperchen wohl nichts anderes als Attraktionssphären, welche bei den Protozoen mit dem Kern in Berührung bleiben und die achromatischen Spindelfasern durch die Kernmembran hindurch senden. „Wenn diese Hypothese durch neue Untersuchungen eine Bestätigung erhalte, so würde“, wie er glaubt, „die Kernteilung bei den Protozoen sich in das allgemeine Teilungsschema einfügen; sie würde sich von der Teilung anderer Kerne nur dadurch unterscheiden, dass die Kernmembran intakt bliebe ausgenommen an den Punkten, wo sie von den aus der Attraktionssphäre ausstrahlenden achromatischen Fäden durchsetzt wird“.

Flemming hat in seiner jüngsten Publikation (29 S. 695) von Neuem die Aufmerksamkeit auf Veränderungen im Zellkörper während der Mitose gelenkt.

van Beneden (12) hatte schon 1876 beobachtet, dass die in Teilung begriffenen Zellen des Kaninchenblastoderms durch Karmin und Hämatoxylin stärker gefärbt werden als die ruhenden Zellen. Flemming (22) hatte später an lebenden Objekten gefunden, dass während der Kern durch die Knäuelform geht, die Zellsubstanz eine stärker lichtbrechende Beschaffenheit annimmt und sich beim Uebergang des Kernes zur Sternform in eine dichte, stärker lichtbrechende Außenschicht und eine helle lockerer beschaffene Innenschicht um den Kern herum sondert. Dies konnte besonders deutlich gemacht werden durch die Anwendung von Osmiumsäure und Farbstoffen. Es sind die bezüglichen Beobachtungen Flemming's seitdem nur von Rabl (66 S. 285) bestätigt worden, aber auch nur an wenig gelungenen Hämatoxylinpräparaten. Flemming betont nun, da er die Angelegenheit von Neuem sorgfältig studiert hat, dass die Veränderung, welche der Zellkörper während der Mitose erfährt, kein zufälliges Reagensprodukt, sondern ganz typisch ist. In der hellen Innenmasse sind

die Fadenstrukturen und die Polradien zwar verdickt im Vergleich mit ihrem Zustand in der ruhenden Zelle, dafür aber auch lockerer und von viel größeren blassen Maschenräumen durchsetzt. In der verdichtet erscheinenden Peripherie sind die Fadenwerke zwar nicht verdickt aber verdichtet, zusammengedrängt. An recht gut bei Osmiumsäurebehandlung nachgedunkelten und stark tingierten Präparaten sind die in Teilung begriffenen Zellen soviel stärker gefärbt als die ruhenden Zellen, dass dies nicht durch eine Verdichtung der Filarmasse allein sich erklären lässt. Flemming nimmt daher an, dass die Zellkörper während der Teilung eine durch und durch besondere physikalische und chemische Beschaffenheit annehmen.

Ueber die Gestaltsveränderungen des gesamten Zellkörpers bei der Mitose sind seit den bekannten Beobachtungen von Beneden's am *Ascaris*-Ei neuere Mitteilungen nicht gemacht worden.

Ein Aequivalent der pflanzlichen Zellplatte ist neuerdings mehrfach beschrieben worden. Bekanntlich vollzieht sich die Zellkörperteilung bei den Pflanzen in der Regel nicht durch Einschnürung des Zellkörpers sondern durch Auftreten einer äquatorialen Platte, die aus kleiner Körnchen besteht, welche sich zur trennenden Cellulosemembran umwandeln. Ein Aequivalent dieser Zellplatte in mehr oder weniger rudimentärer Form ist von Carnoy (17) und Henking (43) bei Insektenzellen, von van Beneden (briefliche Mitteilung an Flemming s. 29 S. 693) bei der ersten Eiteilung von *Ascaris* zwischen den beiden Blastomeren aufgefunden. Ein Zellplattenrudiment wurde von Flemming (22 S. 246) für Knorpelzellen, (25 u. 29 S. 690) für Bindegewebs- und Epithelzellen aus der Lunge und dem Bauchfell, und für Spermatoocyten von *Salamandra*, von L. Gerlach (Berliner internat. mediz. Kongress) bei der ersten Furchung des Mause-Eies, von Solger (79) im Amnion der Ratte und von Geberg (37) in den Hornhautzellen von *Triton* nachgewiesen.

Flemming (24) beobachtete, dass die Mitose bei den Spermatoocyten von *Salamandra maculosa* Abweichungen von dem üblichen Schema zeigt. Es konnten zwei ganz verschiedene Typen konstatiert werden, der „homöotypische“ und der „heterotypische“, welche auf verschiedene Generationen verteilt sind. Beide stimmen trotz mannigfacher Differenzen doch in allen wesentlichen Punkten mit der Mitose anderer Zellarten überein.

Man kennt aber auch schon ziemlich lange Mitosen, welche prinzipielle Unterschiede von der gewöhnlichen Form erkennen lassen, so dass es berechtigt erscheint, dieselben als atypische, anormale, pathologische anzusehen.

Es sind das die asymmetrischen und pluripolaren Mitosen.

Asymmetrische Mitosen, d. h. ungleiche Verteilung der chromatischen Substanz des Mutterkernes auf die Tochterkerne beschrieb Klebs (56 u. 57) mehrfach in bösartigen Geschwülsten und Hanse-

mann (41 u. 42) erklärte sie für die Epithelkrebse für geradezu charakteristisch. Ströbe (86) konnte in Uebereinstimmung mit Hansemann in Karzinomen konstant asymmetrische Figuren nachweisen. Diese Anomalie fand sich aber auch sehr häufig in Sarkomen, in verschiedenen gutartigen Geschwülsten und in wucherndem normalen Gewebe, kurz überall, wo eine stärkere Gewebsproliferation stattfindet.

Pluripolare Mitosen, d. h. solche, bei denen sich gleichzeitig drei und mehr Kerne bilden, beobachteten Arnold (1) und Martin (63) in Sarkomen und Karzinomen, Arnold (2, 5 u. 7) und Denys (21) bei der Teilung der Riesenzellen des Knochenmarkes, Cornil (18), Hansemann (41, 42) und Ströbe (86) in Geschwülsten, letzterer auch bei der Regeneration normaler Zellen. Schottländer (74) in dem Endothel der Descemet'schen Haut des Frosches nach Aetzung der Hornhaut, Hess (53) in den großen Zellen der Milz von Mäusen, die mit Milzbrand geimpft waren. Bei Pflanzen sind sie zuerst gesehen von Soltwedel (80) und Strasburger (82).

Arnold (7) ist nicht geneigt, diese pluripolaren Mitosen als anormale Bildungen aufzufassen, weil Schottländer (74) nachweisen konnte, dass die vielpoligen Figuren bezüglich ihrer Architektur und Struktur die typische Anordnung darbieten, welche durch die gleichzeitige Teilung in mehrere Kerne vorgezeichnet ist.

Dass die asymmetrischen und pluripolaren Mitosen atypische, anormale Bildungen sind, wird dadurch bewiesen, dass dieselben vollkommen übereinstimmen mit den pathologischen Kernfiguren, welche O. und R. Hertwig (48—53) auf experimentellem Wege willkürlich an befruchteten Echinodermeneiern hervorriefen. Die große Bedeutung dieser Experimente liegt darin, dass sie eine genaue Verfolgung der einzelnen Stadien der Entstehung dieser abnormen Kernfiguren gestatten.

Durch eine passende Anwendung von Chininum sulfuricum oder Chloralhydrat kann die in normaler Weise eingeleitete Kernteilung gehemmt und zurückgebildet werden. Wenn sich die Eier von der schädigenden Einwirkung der Gifte zu erholen anfangen, so beginnt der Teilungsprozess von Neuem. An der Oberfläche des Kernes treten nun aber an Stelle von zwei Attraktionssphären, wie bei dem unversehrten Ei, vier auf. Hierin ist, wie O. Hertwig betont, die Ursache für den weiteren abnormen Verlauf der Teilung gegeben. Zwischen den vier Attraktionssphären entwickeln sich in der Regel fünf Kernspindeln und der Kern zerfällt in vier bis fünf Tochterkerne. Wenn von den beiden normalen Attraktionssphären sich nur eine geteilt hatte, so wird sich die Kernsubstanz zwischen drei Polen zu einem Triaster mit drei Spindeln ordnen. Den Grund für diesen anormalen Entwicklungsgang sieht O. Hertwig in dem Umstand, dass die verschiedenen in der Zelle enthaltenen Substanzen, Protoplasma, Chro-

matin, Substanz der Zentralkörper, in ungleicher Weise von den chemischen Agentien getroffen werden und dass in Folge dessen ihr Zusammenwirken, welches beim Teilungsprozess ein sehr kompliziertes ist, bei dem Schwinden des Lähmungszustandes ein anormales ist. Insbesondere fällt hierbei ins Gewicht, dass die beiden Zentralkörper sich auf dem Wege der Teilung auf vier vermehren zu einer Zeit, wo das Protoplasma noch mehr oder minder gelähmt ist. Ebenso wie diese Gifte bewirkt die Kälte eine Lähmung des Protoplasma. Für die anormalen Teilungsfiguren in pathologischen und entzündlichen Geweben sind schädliche Stoffwechselprodukte oder die Einverleibung chemischer Substanzen (bei Aetzung) gewiss dieselbe bedingende Ursache wie für die Eiteilung die Gifte. O. Hertwig legt bei seiner Erklärung das Hauptgewicht auf die Vermehrung der Zentralkörper und Attraktionssphären. Dadurch wird es auch verständlich, dass, wenn in geschädigte Eier zwei, drei oder mehr Samenfäden eindringen, die Zahl der Zentralkörper vermehrt wird und so komplizierte Kernfiguren wie Triaster, Tetraaster etc. entstehen. Dieselben gleichen den Kernfiguren, welche durch chemische Eingriffe hervorgerufen wurden, zum Verwechseln, obgleich hier die Abnormität dadurch veranlasst wurde, dass durch die Verschmelzung von mehreren Samenkernen mit dem Eikern der Teilungskern von Anfang an mehr als zwei Zentralkörper enthielt.

Die Bedeutung der experimentellen Studien von O. u. R. Hertwig liegt außer in der Erklärung einer Reihe von abweichenden Mitosen vor allem darin, dass sie einen weiteren wichtigen Beweis für die Bedeutung der Zentralkörper bei der mitotischen Teilung liefern.

Nachdem im Vorhergehenden über die Erweiterung unserer Kenntnisse von der mitotischen Teilung, soweit sie sich auf thatsächlich Beobachtetes gründet, berichtet worden ist, sei zum Schluss noch zusammengefasst, was sich hieraus für die mechanische Auffassung des Vorganges ergeben hat.

Als das wesentlichste Resultat ist an die Spitze zu stellen, dass die Zerlegung des Kernes durch aktive Beteiligung der Zellsubstanz bewirkt wird. Der leitende Mechanismus bei der Kernteilung ist in der Zellsubstanz zu suchen. Die Bildung der achromatischen Kernspindel nimmt von den Attraktionssphären und den Zentralkörpern ihren Ausgang, wird also von der Zellsubstanz aus eingeleitet, die achromatische Kernsubstanz hat nur eine sekundäre Bedeutung. Durch die Kontraktion der Spindelfasern werden die Chromosomen zunächst in den Aequator der Spindel gerückt. Von hier aus werden alsdann in der Metakinese ebenfalls durch die Kontraktion der Spindelfasern die Spaltheilften der Chromosomen gegen die Spindelpole hin auseinander gezogen und damit das chromatische Material des Mutterkernes auf die beiden Tochterkerne verteilt. Es findet nicht, wie man früher

annahm, ein Entlanggleiten der Chromosomen an den Spindelfasern statt. Es ist, wie Flemming in seinem Referat auf der Münchener Versammlung der Anatomen (27 S. 130) hervorhob, „soweit in dem Ausdruck Kontraktion eine Erklärung liegt, der Vorgang der Metakinese damit erklärt; wir haben eine neue und befriedigende Einsicht gewonnen in die Mechanik des Mittel- und Endteiles der Mitose. Die noch offen liegenden Fragen betreffen den Anfangsteil“. Sie lassen sich folgendermaßen formulieren: 1) Wodurch wird die Teilung der Attraktionssphären und der Zentralkörper veranlasst? Auf welche Weise wird von denselben aus die gesamte Zellmasse zentriert, warum entstehen die Spindeln und Asten? 3) Welches ist die Ursache der Chromosomen-Spaltung? 4) Wie kommt die Befestigung der Spindelfasern an den Chromosomen zu Stande, welche es ermöglicht, dass die beiden Hälften nach verschiedenen Richtungen hin gezogen werden können?

Alle diese Fragen würden ihre Lösung gefunden haben, wenn die geistreiche Hypothese Rabl's (67) durch Beobachtungen bestätigt werden sollte.

Rabl geht von der Annahme aus, dass der Bau der ruhenden Zelle im wesentlichen derselbe ist wie der der jungen, eben aus der Teilung hervorgegangenen. Alle geformten Bestandteile der Zelle sind gegen den Zentralkörper hin zentriert zu denken. Der Zentralkörper steht mit allen Zellstrukturen in Verbindung und ebenso durch eine Lücke in der Kernmembran hindurch auch mit der chromatischen Kernstruktur. Ist eine Zelle zu einer gewissen Größe herangewachsen, so „wird auf irgend einen inneren oder äußeren Reiz eine Kontraktion sämtlicher geformter Bestandteile erfolgen. Infolge der Kontraktion der Fäden des Zelleibes wird sich zunächst das Polkörperchen (Zentralkörper) und die dasselbe umgebende Attraktionssphäre in zwei Hälften teilen. Die Fäden des Zelleibes werden sich während und infolge der Kontraktion geradestrecken und dabei kürzer und dicker werden; sie treten nun als „Polstrahlungen“ oder „Sternfiguren des Zelleibes“ in die Erscheinung. An das Polkörperchen treten aber auch die Spindelfasern heran und diese heften sich anderseits wieder an die chromatischen Fäden an. Die Teilung des Polkörperchens wird eine Teilung der Spindelfasern nach sich ziehen; die wahrscheinlich unter dem Bilde einer Längsspaltung verlaufen wird; und diese selbst wird wieder eine Längsspaltung der chromatischen Fäden im Gefolge haben. Je mehr sich die Polkörperchen von einander entfernen, um so mehr werden auch die Spaltheilften der Spindelfasern auseinander weichen. Diese aber werden infolge ihrer Kontraktion kürzer und dicker und werden dabei einen immer mehr gestreckten Verlauf annehmen. Da nun die Spindelhälften der Spindelfasern gleiche Länge haben, so werden sie, wenn ihre Verkürzung bis zu einem gewissen Grade gediehen ist und sich gleichzeitig die beiden

Pole bis zu einer gewissen Distanz von einander entfernt haben, notwendig die chromatischen Schleifen, an die sie sich anheften, in gleiche Entfernung von beiden Polen bringen müssen, mit anderen Worten, es wird die chromatische Figur aus dem Stadium des Knäuels in das Stadium des Muttersterns übergeführt werden. Macht die Kontraktion noch weitere Fortschritte, so werden endlich auch die Spalthälften der chromatischen Fäden in der bekannten Weise auseinander gezogen und den Polen entgegengeführt“.

Gegen die Annahme Rabl's, dass die Längsspaltung der Chromosomen durch die Spindelfasern bewirkt wird, macht Flemming (27 u. 29) sehr gewichtige Einwände. Er sah vielfach die Spaltung der Chromosomen schon zu einer Zeit auftreten, da von gestreckten Spindelfasern noch keine Spur erkennbar war, wo vielmehr die achromatischen Faserwerke in dem Knäuel noch ganz locker, wellig und verästelt waren. Er beobachtete ferner, dass beim Uebergang vom Knäuel zum Stern die Chromosomen gelegentlich erst mit einem Spindelpol durch Fasern verbunden waren. Diese Angaben finden in der oben mitgeteilten Schilderung der Spindelbildung durch Hermann (47) eine vollkommene Bestätigung.

Die Hypothese von Schultze (75), welche die Zellteilung auf eine Teilung der Mikrosomen in der Zelle zurückführt, ist von dem Verfasser so kurz und andeutungsweise publiziert worden, dass sie keine Berücksichtigung erfahren hat. Gesetzt, sie ließe sich völlig durchführen, so würde sie doch keine Erklärung dafür liefern, warum die Mikrosomen sich teilen.

So genau auch im Einzelnen die Erscheinungen, unter denen die mitotische Teilung sich abspielt, erforscht sind, so wenig wissen wir bis jetzt über den ursächlichen Zusammenhang dieser Vorgänge und wir sind noch weit davon entfernt, eine wirklich mechanische Erklärung derselben zu besitzen.

Die zweite Hauptform der Zellteilung, die amitotische, unterscheidet sich von der mitotischen nach der neuesten Definition von Flemming (27 S. 136) dadurch, dass „eine Spindelbildung, eine Bildung regelmäßig geformter Chromosomen und eine Umlagerung dieser letzteren in bestimmter Form und Reihenfolge fehlt“.

Das Studium dieses anfangs allein bekannten Teilungsmodus ist lange Zeit hindurch sehr vernachlässigt worden und erst in neuerer Zeit hat man demselben ein allgemeineres Interesse geschenkt. Es darf jetzt als feststehend angenommen werden, dass amitotische Kernteilungen unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen bei Pflanzen und in allen Tierabteilungen vorkommen. In einer ganzen Reihe von Fällen, wengleich nur in der Minderzahl, folgt auf die Kernteilung eine Zellteilung.

Arnold, der besonders eingehend die amitotische Teilung studiert

hat, unterscheidet zwei Unterarten, die direkte Segmentierung und Fragmentierung. Als Segmentierung bezeichnet er eine Spaltung der Kerne in der Äquatorialebene in zwei oder mehrere nahezu gleiche Teile. Fragmentierung nennt er eine Abschnürung der Kerne an beliebigen Stellen in zwei oder mehrere, gleiche oder ungleiche Abschnitte, welche nicht durch regelmäßige Teilungsflächen sich abgrenzen.

Flemming (28) beschrieb vor kurzem an Leukoeyten von *Salamandra* eine ganz besonders deutliche Attraktionssphäre mit Zentralkörper. Dieselben werden aber nicht während der Fragmentierung des Kernes geteilt. Wenngleich demnach eine Zerlegung der Attraktionssphäre bei der amitotischen Teilung eines Kernes offenbar nicht erforderlich ist, so scheint dieselbe dennoch nicht ohne Einfluss auf die Kernteilung zu sein. Sie findet sich nämlich immer an den Abschnürungsbrücken der Kerne, und liegt bei ringförmigen Kernen der Mitte des Ringes gerade oder doch ungefähr gegenüber.

Meyes (64), ein Schüler Flemming's, fand in den Spermatogonien des Salamanderhodens amitotische Teilungen, die in Form einer einfachen Durchschnürung ablaufen und durch ein eigentümliches Verhalten der Attraktionssphäre charakterisiert sind. Der Kern wird durch eine ringförmige Einschnürung in zwei gleiche oder seltener zwei ungleiche Teile zerlegt. Diese Einschnürung wird höchst wahrscheinlich durch die ringförmig gewordene Attraktionssphäre mechanisch bedingt. Die Attraktionssphäre wird um so dicker, je weiter die Durchschnürung des Kernes fortschreitet. Nachdem die Brücke zwischen beiden Tochterkernen bereits durchgerissen ist, liegt die Attraktionssphäre der Mitte der Längsaxe der früheren Durchschnürung gegenüber. Derartige Amitosen kommen in etwas größerer Häufigkeit nur bei März-Fröschen vor. Unter den im Herbst häufig zur Beobachtung gelangenden Lochkernen wurden einige bemerkt, bei denen der äußere Kontur durch mehr oder weniger tiefe von der Attraktionssphäre ausgehende Stränge in drei Portionen geteilt wird, oder es fanden sich Zellen mit drei Kernen. Neben den Spermatogonien mit runden Kernen sah Meves besonders im Winterhoden auch solche mit polymorphen Kernen. Die Attraktionssphäre umgibt in Gestalt einer Hohlkugel allseitig diese Kerne. Im Frühjahr findet eine Umwandlung der polymorphen Kerne in runde statt; zu gleicher Zeit kontrahiert sich auch die Attraktionssphäre zu einem an einem Punkte der Kernperipherie gelegenen Haufen.

Während die Mehrzahl der Forscher die Mitose und die Amitose für zwei streng unterschiedene Formen der Kernteilung halten, nehmen einzelne Autoren Zwischenformen zwischen beiden an.

So hält Arnold (7) daran fest, dass eine Teilungsform, die sich charakterisiert durch „Abschnürung der Kerne an beliebigen Stellen,

in zwei oder mehrere gleiche oder ungleiche Abschnitte, mit Zunahme und veränderter Anordnung der chromatischen Kernsubstanz“ vorkommt. Er bezeichnet sie als indirekte Fragmentierung. Bei derselben ist niemals die gesetzmäßige Anordnung der chromatischen Fäden vorhanden, wie sie in so charakteristischer Weise der echten Mitose in den verschiedenen Stadien zukommt, von einer achromatischen Spindel ist nichts nachweisbar und die Vorgänge der Abschneürung der Kerne und Zellen vollzieht sich in wenig regelmäßiger Weise. Arnold wies indirekte Fragmentierung sowohl unter pathologischen, wie unter normalen Verhältnissen nach und zwar im Knochenmark, in Lymphdrüsen, in der Milz, an Wanderzellen und an Zellen von Geschwülsten (Sarkome und Karzinome). Eine Bestätigung und Erweiterung erfuhren die Arnold'schen Beobachtungen durch Werner (91) für die Riesenzellen des Knochenmarkes von Hund, Katze, Mensch, durch Schottländer (74) für das Endothel der Descemet'schen Haut, durch Hess (54) für die großen Zellen der Milz von Mäusen, welche mit Milzbrand geimpft waren, durch Geelmuyden (38) für Myeloplaxen im Knochenmark, durch Beltzow (11) für das in der Regeneration begriffene Harnblasenepithel des Kaninchens, durch Ströbe (85) für die Riesenzellen im Knochenmark junger Kaninchen und für Sarkome und Karzinome, durch Göppert (39) für die lymphatische Randschicht der Salamanderleber. Gegen die Arnold'schen Angaben ist aber anderseits eine ganze Menge von Einwendungen erhoben worden, so von Cornil (19), Denys (21), Ayoama (8), Löwit (61), Demarbaix (20).

Vor kurzem hat Reinke (70) Untersuchungen über die biologische Bedeutung der von Arnold beschriebenen Kernformen in den Zellen der Milz und ihr Verhältnis zur mitotischen und amitotischen Teilung angestellt, aus denen hervorging, dass ein großer Teil der Arnold'schen Kernfiguren eine bis dahin unbekannte Form der Mitose darstellt, die der Knäuelform vorausgeht resp. den Tochterkernen folgt und wie es scheint nur bei der Maus vorkommt (Speichen- oder Melonenform). Die Ringformen sind nach Reinke's Ansicht entweder Erscheinungen eines Reiz- oder Veränderungszustandes, die zur Fragmentierung des ruhenden Kernes führen können und namentlich durch Veränderung der Attraktionssphäre hervorgerufen wurden, oder sie sind durch derartige Vorgänge aus mitotischen Figuren entstanden.

Flemming (27 S. 137) erkennt die indirekte Fragmentierung Arnold's nicht als eine bestimmt gekennzeichnete Form der Amitose an, einmal mit Rücksicht auf die Ergebnisse der Untersuchung Reinke's, dann aber auch, weil er die stacheligen Formen, welche Arnold in seiner letzten Arbeit (7 Taf. XXVI) abbildet, als durch Reagentienwirkung erzielte Veränderungen betrachten muss, endlich weil er einen weitem Teil der Kerne für ruhende und nicht in der Teilung begriffene hält.

Am weitesten ist Carnoy (17) gegangen, der auf Grund seiner Studien an Arthropoden zu dem Resultat kam, dass Mitose und Amitose nicht grundsätzlich verschiedene Teilungsmodi wären. Da Platner (65) und Henking (43) an dem gleichen Objekt (Insekten, Spermatoeyten) die Beobachtungen Carnoy's nicht zu bestätigen vermochten, so ist es wohl berechtigt, wenn auch die Schlussfolgerungen vorläufig noch mit Zweifel angesehen werden.

Zum Schluss sei die gegenwärtig aufs lebhafteste erörterte Frage nach der biologischen Bedeutung der beiden Teilungsmodi hier noch in Kürze berücksichtigt.

Flemming (27 u. 28) hält nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse die Annahme für wohl zulässig, dass nur die mitotische Teilung zur physiologischen Vermehrung und Neubildung von Zellen führt, während die amitotische Fragmentierung des Kernes mit und ohne nachfolgende Teilung der Zellen entweder eine Entartung oder Aberration darstellt oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentierung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat.

H. E. Ziegler (93) schließt sich dieser Auffassung an. Er hebt hervor, dass die Kerne, welche sich amitotisch teilen, stets durch besondere Größe ausgezeichnet sind. Wo solche „Meganuclei“ vorkommen, da findet ein lebhafter Sekretions- oder Assimilationsvorgang statt. Die Meganuclei haben eine beschränkte Teilungsfähigkeit und gehen stets nach einiger Zeit zu Grunde. An einer Reihe von eigenen und fremden Beobachtungen erläutert Ziegler, dass die amitotische Kernteilung bei den Metazoen nur in solchen Fällen vorkommt, in welchen die Kerne an eine spezielle Funktion sich angepasst haben.

Gegen diese allgemeine Fassung haben Löwit (62), Verson (88) und Frenzel (34, 35, 36) Widerspruch erhoben. Löwit stützt sich auf seine Befunde an den Blutkörperchen des Flusskrebse und beharrt bei seiner Ansicht, dass neben der degenerativen amitotischen Teilung auch eine regenerative besteht. Verson nimmt an, dass amitotisch entstandene Kerne sich weiterhin mitotisch vermehren können, weil bei der Spermatogenese vom *Bombyx mori* und anderen Lepidopteren die Kerne der Samenmutterzellen jedes Hodenfaehes durch amitotische Teilung von einem einzigen großen Kern sich herleiten. Frenzel misst der amitotischen Teilung am Mitteldarm von Crustaceen und Insekten und an der Mitteldarmdrüse der Crustaceen eine große Rolle zu.

Hiergegen betonen Ziegler und vom Rath (94), dass bei Arthropoden, bei denen die amitotische Kernteilung häufiger als bei irgend einen andern Typus der Metazoen vorzukommen scheine, in keinem Fall ein regenerativer Charakter der amitotischen Teilung

erwiesen ist. In der Leber des Flusskrebse und der Isopoden, im Epithel des Mitteldarmes der Crustaceen und Insekten und bei der Spermatogenese der Arthropoden (vom Rath 68) sind Mitosen nachgewiesen, und so wird der Schluss nahegelegt, dass bei den Arthropoden in allen Geweben, in 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 manchemal schwierig und vom Zufall abhängig.

In Uebereinstimmung hiermit ergaben auch die neuen umfangreichen Studien Barfurth's (10) über die Regeneration der Gewebe an der amputierten Schwanzspitze der Amphibien, dass die regenerativen Kernteilungen nach der typischen Mitose verlaufen.

Wenn trotzdem von einigen Untersuchern daran festgehalten wird, dass die Regeneration auch durch indirekte Fragmentierung zu Stande kommen kann, so ist eine gewisse Skepsis zweifellos am Platze; anderseits aber lehrt die neue Beobachtung von Reinke (70), dass ein Teil der Fragmentierungen als echte Mitosen aufzufassen ist, wie weit wir noch davon entfernt sind, ein endgiltiges Urteil fällen zu können.

Angezogene Litteratur.

- 1) Arnold J., Beobachtungen über Kernteilungsfiguren in den Zellen der Geschwülste. Virchow's Archiv, 78. Bd., 1879, S. 279.
- 2) Derselbe, Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarks. Virchow's Archiv, 93. Bd., 1883, S. 1—38.
- 3) Derselbe, Ueber Kern- und Zellteilung bei akuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. Virchow's Archiv, Bd. 95, 1884, S. 46—69.
- 4) Derselbe, Weitere Beobachtungen über die Teilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weißen Blutkörperchen. Virchow's Archiv, Bd. 97, 1884, S. 1—23.
- 5) Derselbe, Ueber Kernteilung und vielkernige Zellen. Virchow's Archiv, 98. Bd., 1884, S. 501—512.
- 6) Derselbe, Ueber Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Archiv f. mikr. Anatomie, 30. Bd., 1887, S. 205—310.
- 7) Derselbe, Weitere Mitteilungen über Kern- und Zellteilungen in der Milz; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der von der typischen Mitose abweichenden Kernteilungsvorgänge. Archiv f. mikr. Anatomie, 31. Bd., 1888, S. 541—564.
- 8) Aoyama, Indirekte Kernteilung in verschiedenen Neubildungen. Virchow's Archiv, 106. Bd., 1886.
- 9) Balbiani E. G., Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zool. Anzeiger, 1881, Nr. 99 u. 100.
- 10) Barfurth D., Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikrosk. Anat., 37. Bd., 1891, S. 406—491.
- 11) Beltzow A., Zur Regeneration des Epithels der Harnblase. Virchow's Archiv, 97. Bd., 1884, S. 279—288.

- 12) van Beneden E., La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 2^{me} Sér., T. XL, Nr. 12, 1875.
- 13) Derselbe, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
- 14) van Beneden, E. et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletins de l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique, 57^{me} année, 3^{me} série, T. XIV, 1887, p. 215—295.
- 15) Boveri T., Zellen-Studien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 22, 1888, S. 685—882.
- 16) Carnoy J. B., La biologie cellulaire. Aachen 1884.
- 17) Derselbe, La cytodierèse chez les arthropodes. La cellule, Tome I, S. 191—440, 1885.
- 18) Cornil V., Sur le procédé de division indirecte des noyaux et des cellules épithéliales dans les tumeurs. Archives de physiologie normale et pathologique, III. Série, T. VIII, 1886, S. 310—324.
- 19) Derselbe, Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. Archives de physiol. normale et pathol., 3. Série, T. 10, 1887, p. 46—70.
- 20) Demarbaix H., Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os. La cellule, T. V, 1889, p. 25—57.
- 21) Denys J., Quelques remarques sur la division des cellules géantes de la moelle des os d'après les travaux de Arnold, Werner, Loewit et Cornil. Anat. Anzeiger, III. Jahrg., 1888, Nr. 7, S. 190—204.
- 22) Flemming W., Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.
- 23) Derselbe, Zur Orientierung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell- und Kernteilung. Zool. Anzeiger, Nr. 216, IX. Jahrg., 1886, S. 109—112.
- 24) Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zellen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 29, 1887, S. 389—463.
- 25) Derselbe, Ueber Teilung von Leukocyten. Verhandl. des X. internationalen mediz. Kongresses. Berlin, 4.—9. August, 1890.
- 26) Derselbe, Attraktionssphären und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anatom. Anzeiger, 1891, Nr. 3.
- 27) Derselbe, Ueber Zellteilung. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft a. d. V. Versamml. in München, 18.—20. Mai, 1891.
- 28) Derselbe, Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891, S. 249—298.
- 29) Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891, S. 685—751.
- 30) Derselbe, Zur Nomenklatur der Zellteilung. Anat. Anz., VII. Jahrg., 1892, Nr. 1, S. 26—32.
- 31) Fol H., Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 7, 1873, S. 471.
- 32) Derselbe, Le Quadrille des Centres. Un Épisode nouveau dans l'histoire de la Fécondation. Archives des sciences phys. et nat., 3. pér., t. 25, 15. April 1891.

- 33) Fol H., Die „Centrenquadrielle“, eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. *Anat. Anz.*, VI. Jahrg., 1891, Nr. 9 u. 10, S. 266—274.
- 34) Frenzel J., Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung. *Biolog. Centralbl.*, XI. Bd., 1891, Nr. 13, S. 558—565.
- 35) Derselbe, Die nukleoläre Kernhalbierung, eine besondere Form der amitotischen Kernteilung. *Biol. Ctbl.*, XI. Bd., 1891, Nr. 22, S. 701—704.
- 36) Derselbe, Die nukleoläre Kernhalbierung. Ein Beitrag zur Kenntnis des Zellkernes und der amitotischen Epithelregeneration. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 39. Bd., 1892, S. 1—32.
- 37) Geberg A., Zur Kenntnis des Flemming'schen Zwischenkörperchens. *Anat. Anzeiger*, VI. Jahrg., 1891, Nr. 22, S. 623—625.
- 38) Geelmuyden H. C., Das Verhalten des Knochenmarks in Krankheiten und die physiologische Funktion desselben. *Virchow's Archiv*, 106. Bd., 1886, S. 136—169.
- 39) Göppert E., Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, 37. Bd., 1891, S. 375—391.
- 40) Guignard L., Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules des végétaux. *Comptes rendus, Ac. d. sc. Paris*, 9. Mars 1891.
- 41) Hansemann D., Ueber asymmetrische Zellteilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. *Virchow's Arch.*, Bd. 119, S. 299—326, 1890.
- 42) Derselbe, Ueber pathologische Mitosen. *Virchow's Archiv*, Bd. 123, S. 356—370, 1891.
- 43) Henking H., Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, Bd. 51, 1891.
- 44) Henneguy, L.-F., Sur la division cellulaire ou cytodièrese. *Assoc. fr. pour l'avancement des sc. Congrès de la Rochelle*. 1882.
- 45) Derselbe, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. *Journal de l'anatomie*, XXVII^e année, 1891, Nr. 5, p. 397—423.
- 46) Hermann F., Die Entstehung der karyokinetischen Spindelfigur. *Münchener mediz. Wochenschrift*, 1890, Nr. 47, S. 830—831.
- 47) Derselbe, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. *Archiv f. mikrosk. Anatomie*, 37. Bd., 1891, S. 569—586.
- 48) Hertwig O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. I, 1875, S. 347—434; Bd. III, 1877, S. 1—86; Bd. IV, 1878, S. 156—175 u. S. 177—213.
- 49) Derselbe, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
- 50) Hertwig O. und R., Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.
- 51) Hertwig O., Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
- 52) Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. *Archiv f. mikr. Anatomie*, 36. Bd., 1890, S. 1—138.
- 53) Derselbe, Ueber pathologische Veränderungen des Kernteilungsprozesses in Folge experimenteller Eingriffe. *Internat. Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Festschrift. cf. R. Virchow*, Bd. I, S. 194—212.
- 54) Hess, Ueber Vermehrungs- und Zerfallsvorgänge an den großen Zellen in der akut hyperplastischen Milz der weißen Maus. *Ziegler's Beitr. zur pathol. Anat. u. zur allg. Pathol.*, Bd. VIII.

- 55) Heuser E., Beobachtungen über Zellteilung. Botanisches Centralblatt, Bd. 17, 1884, Nr. 1—5.
- 56) Klebs E., Allgemeine Pathologie, Bd. II, S. 524 fg., Jena 1889.
- 57) Derselbe, Ueber das Wesen und die Erkennung der Karzinombildung. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1890, Nr. 24, 25 u. 32.
- 58) Klein E., Observations on the Glandular Epithelium and Division of Nuclei. Quart. Journ. of Microsc. Science, 1879, p. 414 fg.
- 59) Kölliker A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Leipzig 1889, I. Bd.
- 60) Derselbe, Das Aequivalent der Attraktionssphären E. van Beneden's bei *Siredon*. Anatom. Anzeiger, IV. Jahrg., 1889, Nr. 5, S. 147—155.
- 61) Löwit A., Ueber Neubildung und Zerfall weißer Blutkörperchen. Ein Beitrag zur Lehre von der Leukämie. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. 92, III. Abt., Juni 1885.
- 62) Derselbe, Ueber amitotische Kernteilung. Biolog. Centralbl., XI. Bd., 1891, Nr. 17, S. 513—516.
- 63) Martin W. A., Zur Kenntnis der indirekten Kernteilung. Virchow's Archiv, 86. Bd., 1881, S. 57.
- 64) Meves F., Ueber amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attraktionssphäre bei derselben. Anat. Anzeiger, VI. Jahrg., 1891, Nr. 22, S. 626—639.
- 65) Platner G., Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatschr., III. Bd., 1885, S. 341—398.
- 66) Rabl C., Ueber Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 10, 1885, S. 214—330.
- 67) Derselbe, Ueber Zellteilung. Anat. Anzeiger, IV. Jahrg., 1889, Nr. 1, S. 21—30.
- 68) vom Rath O., Ueber die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anzeiger, 1891, Nr. 373 S. 331—332; Nr. 374 S. 342—343; Nr. 375 S. 355—363.
- 69) Rauber A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. IV. Aufl. von Quain-Hoffmann's Anatomie, Heft 1: Allgemeiner Teil. Leipzig 1892.
- 70) Reinke F., Untersuchungen über das Verhältnis der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Inaug. Dissertation. Kiel 1891.
- 71) Schäfer, General Anatomy or Histology, Vol. I, Part II von Quain's Elements of Anatomy, X. Edit., London 1891.
- 72) Schenk S. L., Grundriss der normalen Histologie des Menschen, II. Aufl., Wien und Leipzig 1891.
- 73) Schewiakoff W., Ueber die karyokinetische Kernteilung der *Euglypha alveolata*. Morpholog. Jahrb., 13. Bd., 1887, S. 193—258.
- 74) Schottländer J., Ueber Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 31. Bd., 1888, S. 426—482.
- 75) Schultze, Ueber Zellteilung. Sitzungsberichte der Würzburger physik.-mediz. Gesellschaft, 1890, XV. Sitzung vom 26. Juli.
- 76) Solger B., Zur Struktur der Pigmentzellen. Zoolog. Anzeiger, 1889, Nr. 324, S. 671—673 und 1890, Nr. 328, S. 93—95.
- 77) Derselbe, Ueber pigmentierte Zellen und deren Centralmasse. Mitteilungen aus den naturwissensch. Verein für Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald, XXII. Jahrg., 1890, S. 1—34.

- 78) Solger B., Die radiären Strukturen des Zellkörpers im Zustande der Ruhe und bei der Kernteilung. Berliner klin. Wochenschr., 1891, Nr. 20.
- 79) Derselbe, Zur Kenntnis der „Zwischenkörper“ sich teilender Zellen. Anatom. Anzeiger, VI. Jahrg., 1891, Nr. 17, S. 482—483.
- 80) Soltwedel F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, 1881, II.
- 81) Strasburger E., Ueber Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena 1880.
- 82) Derselbe, Ueber den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 21, 1882, S. 476—490.
- 83) Derselbe, Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 23, 1884, S. 246—304.
- 84) Derselbe, Histologische Beiträge. Heft I: Ueber Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.
- 85) Stroebe H., Ueber Kernteilung und Riesenzellenbildung in Geschwülsten und im Knochenmark. Ziegler's Beiträge zur path. Anatomie und zur allgem. Pathologie, Bd. VII, 339.
- 86) Derselbe, Zur Kenntnis verschiedener cellulärer Vorgänge und Erscheinungen in Geschwülsten. Ziegler's Beiträge zur path. Anatomie und zur allgem. Pathologie, Bd. XI, S. 1—38, 1891.
- 87) Vejdovský F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I: Reifung, Befruchtung und die ersten Furchungsvorgänge des *Rhynchelmis*-Eies. Prag, Otto, 1888.
- 88) Verson E., Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biolog. Centralblatt, XI. Bd., 1891, Nr. 18, S. 556—558.
- 89) Vialleton M. L., Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Paris, Masson 1888.
- 90) Waldeyer W., a) Ueber Karyokinese. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1886, Nr. 1—4.
 b) Ueber die Karyokinese und ihre Bedeutung für die Vererbung. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1887, Nr. 43—47.
 c) Ueber Karyokinese. Archiv f. Anatomie u. Physiol., 1887, physiologische Abteilung.
 d) Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXII, 1888.
 e) Karyokinesis and its Relation to the Process of Fertilization. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXX, P. 2, 1889.
- 91) Werner, Ueber Teilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Virchow's Archiv, 106. Bd., 1886, S. 354—377.
- 92) Zacharias O., Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 30, 1887, S. 111—182.
- 93) Ziegler H. E., Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralblatt, XI. Bd., 1891, Nr. 12 u. 13, S. 372—389.
- 94) Ziegler H. E. und O. vom Rath, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl., XI. Bd., 1891, Nr. 24, S. 744—757.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Zander Richard

Artikel/Article: [Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zellteilung. 281-309](#)