

nukleolen“) in den späteren Phasen [Beispiele: Selachier männl., Copepoden weibl. — *Larix* männl.],

individuelle Verschiedenheiten im Verhalten der Nukleolar-substanz [Beispiele: Selachier weibl., *Ophryotrocha* weibl. — Phanerogamen männl.],

Fortbestand der Kernkörper während der Teilung [Beispiele: *Myzostoma* weibl., *Lilium Martagon* männl.; vergl. Fig. L].

## II. Erste Reifungsteilung.

5. Garben- und tonnenähnliche, beziehungsweise vielpolige Spindeln als Durchgangsstadien zur zweipoligen Form (Beispiele: *Ascaris* weibl., *Cyclops* weibl. — *Lilium* männl., *Larix* männl. — *Equisetum*; vergl. Fig. M bis W).

6. Beziehungen zum heterotypischen Teilungsmodus,

entweder: lange Dauer des Aequatorialplatten-Stadiums mit stark verdichteten und verkürzten Chromatin-Elementen, tierischer Typus [Beispiele: *Gryllotalpa* männl., *Cyclops strenuus* weibl., marine Copepoden weibl. — *Allium* männl. — *Pteris*; vergl. Fig. X, Z, BB),

oder: längere Dauer der metakinetischen Phasen mit Doppel-V-, Doppel- $\Omega$ - und Kreuzfiguren, pflanzlicher Typus [Beispiele: *Pristiurus* männl., *Prostheceraeus* weibl., *Thysanozoon* weibl., *Diaulula* weibl. — *Larix* männl., *Lilium* männl.; vergl. Fig. Y, AA, CC, EE),

„metakinetische Streckung“ der Elemente [Beispiele: *Cyclops brevicornis* weibl., *Ophryotrocha* weibl. — *Lilium* männl., *Lilium* weibl.],

Auftreten der zusammengesetzten Chromatin-Elemente der ersten Teilung in der halben „Normalzahl“,

Hinweise auf die Bivalenz der in die erste Teilung eintretenden Elemente.

Freiburg im Breisgau, den 1. August 1897.

---

## Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung.

Von R. v. Erlanger,

a. o. Prof. in Heidelberg.

### I. Ueber die Spindelbildung in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe.

Wenig Objekte dürften für die Untersuchung der feineren Vorgänge bei der Kern- und Zellteilung so günstig sein, wie die Zellen der jungen Keimscheibe der Cephalopoden, welche sich erstens durch ihre Größe, zweitens durch den gänzlichen Mangel an Dotter und sonstigen gröberen Einschlüssen auszeichnen, sodass gewissermaßen

reines Protoplasma vorliegt, dessen Struktur daher besonders deutlich hervortritt. Was die größeren Strukturverhältnisse der Keimseibe selbst anbelangt, so kann ich auf die Arbeiten von Kölliker<sup>1)</sup>, Vialleton<sup>2)</sup> und Watase<sup>3)</sup> verweisen, welche davon sehr gute Abbildungen gegeben haben und will nur zum Verständnis nachfolgender Beobachtungen vorausschieken, dass die recht ansehnlichen Zellen der Keimseibe eine keilförmige Gestalt haben und so stark abgeplattet sind, dass sie nur eine Dicke von wenigen Mikren besitzen.

Da die Zellen der Keimseibe sich wiederholt und sehr rasch teilen, begegnet man auf frühen Stadien (nur solche sind zur vorliegenden Untersuchung benutzt worden) keinen vollständig ruhenden Kernen; schon vor der Spindelbildung bemerkt man an jedem der etwas abgeplatteten Pole des Kernes (Fig. 1) eine ausgesprochene Strahlung, welche von einem intensiv färbbaren Körperchen, das hart an der Kernhülle liegt, unmittelbar ausgeht. Die einzelnen Strahlen entsprechen Längszügen von hintereinander gereihten Protoplasmaalveolen, welche ziemlich weit in das schaumig gebaute Cytoplasma vordringend, sich allmählich in demselben auflösen. Das durchweg feinwabige Cytoplasma weist hier und da kleine Vakuolen auf, enthält aber relativ wenige und kleine Granula, während die feine Körnelung, die man im Protoplasma bei schwächerer Vergrößerung beobachtet, der Ausdruck der stets etwas verdickten Alveolenknoten ist. Ganz dasselbe Aussehen zeigen auch mikroskopisch feine künstliche Schäume, denen keine Körnchen beigemischt worden sind und in diesen künstlichen Schäumen, wie in dem Protoplasma selbst treten die Alveolenknoten nach Färbung mit Säurefuchsin besonders deutlich hervor. Die Zelloberfläche umkleidet ein feiner aber recht deutlicher Alveolarsaum. Der anscheinliche bläschenförmige Kern ist von einer protoplasmatischen Alveolarschicht umgeben und an den Polen, wo die Centrankörper liegen etwas abgeplattet. Das Kerninnere durchsetzen zahlreiche große Vakuolen, zwischen welchen die achromatische Substanz des Kernes ein feinwabiges Gerüstwerk bildet, in denen Alveolen Chromatinkörner eingelagert sind. Es ließ sich an dem konservierten Material nicht mit Sicherheit entscheiden, ob dem Kern eine besondere isolierbare Membran zukommt; die Kernoberfläche ist vom Cytoplasma durch eine feine Grenzlamelle abgesondert, an welcher keine feinere Struktur mehr nachweisbar war. Auf diesem Stadium kann man ferner beobachten, dass das Gerüstwerk des Kernes eine besondere Orientierung nach den Kernpolen, bezw. nach den Centrankörpern hin, zeigt.

1) Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.

2) Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. thèse. Paris 1888.

3) Homology of the Centrosome, in: Journal Morph., 10, 1895.

Schreitet nun der Kern zur Teilung, so streckt er sich zunächst nach den Polen zu in die Länge, wobei er an Volumen entschieden abnimmt (Fig. 2), die Vakuolen bleiben mit einem Teil der achromatischen Gerüstsubstanz im Äquator liegen und die chromatische Substanz häuft sich dort in dem achromatischen Wabenwerk an, während die Alveolen der übrigen achromatischen Kernsubstanz an den beiden Enden des Ellipsoids zu Längsreihen, welche nach den Polen hin verlaufen, sich anordnen. Bei der Längsstreckung des Kernes sind natürlich die Kernpole mit den Centrankörpern beträchtlich auseinandergerückt, außerdem ist die Strahlung an den Polen viel markierter, da die Anzahl der cytoplasmatischen Strahlen bedeutend zugenommen hat. Während auf dem vorhergehendem Stadium die Strahlen unmittelbar vom Centrankörper ausgingen, umgibt sich jetzt jeder der beiden Centrankörper mit einer kugligen Ansammlung von besonders dichtem, feinwabigem und daher stärker färbbarem Protoplasma, welches der „Attraktionssphäre“ von Beneden's, oder dem, was ich Centroplasma genannt habe, entspricht und scheinen die Strahlen der Astrophäre nun erst von dem Centroplasma auszugehen. Im äquatorialen Teil des sich zur Spindel umbildenden Kernes bleibt die Kernhülle noch deutlich nachweisbar, nimmt aber gegen die Pole zu immer mehr an Deutlichkeit ab, bis sie in der Nähe der Centroplasmen vollständig verschwindet.

Fig. 1.

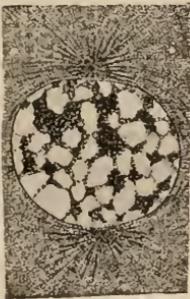


Fig. 2.



Fig. 3.

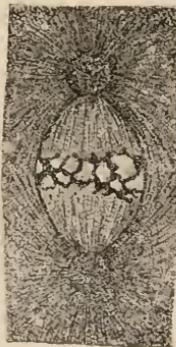
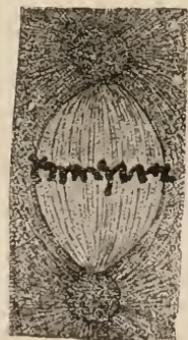


Fig. 4.



Die nächstfolgenden Vorgänge bestehen wesentlich darin, dass der vakuolenhaltige äquatoriale Teil des Kernes stetig kleiner wird, wobei das Chromatin sich mehr und mehr auf immer dünner werdende Stränge von achromatischen Alveolen konzentriert, während stets zahlreichere und längere Alveolenzüge achromatischer Kernsubstanz nach den Polen ziehen (Fig. 3). Dabei wird das Bild der Spindel immer deutlicher, weil die Länge der sogenannten Spindelfasern immer größer wird und dieselben bereits den äquatorialen Teil des Kernes zu durchsetzen beginnen, ebenso hat das Volumen des Kernes selbst noch mehr abge-

nommen, was schon daraus deutlich hervorgeht, dass die Pole nicht weiter auseinandergerückt sind als auf Stadium 2. Unterdessen ist die Kernhülle nahezu verschwunden, verschwindet aber nun ganz, wenn die Pole der Spindel unter gleichzeitiger Vergrößerung der Centrop lasmen auseinanderrücken (Fig. 4). Auf diesem Stadium ist von den äquatorialen Vakuolen nichts mehr zu sehen, die chromatische Kernsubstanz des Äquators mit dem eingelagerten Chromatin bildet bereits typische Chromosomen, welche sich zu der Äquatorialplatte gruppieren, während die ganze übrige achromatische Kernsubstanz zur Bildung der Kernspindel verbraucht worden ist. Jetzt ist die Spindel in allen ihren Teilen fertig und mit Ausschluss der Centralkörper, Centrop lasmen und Polstrahlungen ganz aus dem Kern hervorgegangen. Die Gestalt der Spindel selbst ist eine sehr charakteristische, sie besteht nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, aus zwei mit der Basis aneinanderstoßenden Kegeln, deren „Fasern“ im Äquator an den Chromosomen unterbrochen wären, sondern die sogenannten Spindelfasern ziehen alle ununterbrochen von einem Pol zum andern und vereinigen sich an jedem Pol derart, dass sie das zugehörige Centrop lasma gerade berühren, dabei zeigen die peripheren Spindelfasern einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf, mit nach Außen gerichteter Konvexität; die Querverbindungen zwischen den einzelnen Spindelfasern, oder mit anderen Worten die senkrecht zur Spindelaxe gerichteten Alveolenwände, bleiben während des ganzen Verlaufs der Mitose deutlich nachweisbar. Von nun ab erfahren zunächst nur die chromatischen Elemente Veränderungen und zwar derart, dass sie noch enger zu einer sehr niedrigen Äquatorialplatte zusammenrücken, sich gerade wie beim Seeigeli nach dem heterotypischen Schema teilen und in zwei Tochterplatten nach den Polen auseinanderrücken, wobei die Spindel keine weitere Längsstreckung erfährt, wohl aber etwas an Durchmesser abnimmt. Die nach der Teilung der Chromosomen und der Wanderung der Tochterplatten nach dem Polen auftretenden sogenannten Verbindungsfasern sind wie die übrigen Spindelfasern deutlich wabig gebaut und zuerst untereinander parallel, zeigen aber während des Aufbaues der Tochterkerne aus den bläschenförmig gewordenen und konfluierenden Chromosomen einen welligen Verlauf. Von dem Moment ab, wo die bläschenförmigen Chromosomen miteinander verschmelzen nehmen die Centrop lasmen, wie auch die Polstrahlungen an Größe ab und bilden sich stetig zurück. Leider reichte mein Material<sup>1)</sup> nicht aus, um die

1) Anmerkung. Mein Material war entweder in Sublimatessig, oder in Hermann'scher Flüssigkeit konserviert und wurde mit Benda'schem Eisenhämatoxylin oder mit Kernschwarz gefärbt. Es zeigten sich keine erheblichen Abweichungen in den Bildern zwischen dem mit Sublimat und dem nach Hermann fixiertem Material. Die Abbildungen sind bei 1200facher Vergrößerung nach Photographien (1800fache Vergrößerung) wiedergegeben.

Teilung der Centrosomen an den Spindelpolen festzustellen, doch scheint mir diese sich erst, wenn die Tochterkerne fertig gestellt sind, zu vollziehen, ebenso tritt die Zellteilung nach der Ausbildung der Tochterkerne ein.

Bekanntlich waren die ersten Untersucher der indirekten Kernteilung der Ansicht, dass die karyokinetische Spindel mit Ausschluss der Polstrahlungen ganz aus dem Kern hervorgeht, eine Anschauung, an welcher Flemming und Oscar Hertwig durchweg festgehalten haben, doch trat nach der Entdeckung der extranukleären (Central-) Spindel durch van Beneden<sup>1)</sup> und Hermann<sup>2)</sup> eine Reaktion gegen diese ältere Anschauung ein und viele Autoren gingen so weit, dass sie die rein protoplasmatische Natur der ganzen Spindel behaupteten, obgleich Hermann selbst als sehr wahrscheinlich hingestellt hatte, dass die sogenannten Zugfasern zum Teil wenigstens aus dem Kern stammen. Wo eine extranukleäre Spindel auftritt, aus welcher allmählich die ganze karyokinetische „Centralspindel“ hervorgeht, kann gar nicht geleugnet werden, dass dieser Teil der Spindel von dem Cytoplasma gebildet wird. Die Natur der sogenannten Mantelfasern ist schwieriger zu eruieren und wenn die Kernhülle schon in den Prophasen der Mitose schwindet, was häufig vorkommt, lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob dieselben aus dem Cytoplasma, oder aus dem Karyoplasma stammen. Doch giebt es anderseits auch Fälle, wo die Kernhülle bis zu dem Moment deutlich erhalten bleibt, wo die Chromosomen sich zur Aequatorialplatte anordnen, wie beispielsweise in dem *Ascaris*-Ei<sup>3)</sup> und den Eiern kleiner Nematoden<sup>4)</sup> und man sieht dann von den Polen der extranukleären „Centralspindel“ sogenannte Zug- oder Mantelfasern, durch die Kernhülle durch nach den Chromosomen ziehen. In einem solchen Falle muss man zu dem Schluss kommen, dass, entweder die „Mantelstrahlen“ von dem Cytoplasma aus in den Kern hineinwachsen, oder, dass der ganze im Kern befindliche Teil der „Mantelfasern“ aus achromatischer Kernsubstanz hervorgeht. Ich entscheide mich für diese zweite Alternative und stütze mich dabei hauptsächlich auf die Fälle, wo, wie z. B. bei vielen Protozoen und manchen Richtungsspindeln die Spindel während der ganzen Teilung innerhalb der stets nachweisbaren Kernhülle liegt. Verfolgt man eine solche Kernteilung aufmerksam, so gewinnt man den Eindruck, dass die eigentliche Spindel ganz aus dem achromatischen

1) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'*Ascaride megalocéphala*. Bull. Acad. roy. Belg., III u. XIV, 1887.

2) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. in: Arch. f. mikr. Anat., 37, 1891.

3) R. v. Erlanger, Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas etc., I. Arch. f. mikr. Anat., 49, 1897.

4) R. v. Erlanger, Diese Zeitschrift, 1897, S. 152, 339.

Material des Kernes hervorgeht, denn außer Flüssigkeit dringt nichts durch die Kernhülle in den Kernraum hinein, sicherlich ist das Eindringen von geformten Bestandteilen von dem Cytoplasma in den Kern ausgeschlossen. Die Kernteilung der Keimscheibenzellen der Cephalopoden aber unterscheidet sich sehr wesentlich von derjenigen solcher Objekte, wo eine extranukleäre Centralspindel gebildet wird, aus welcher dann die ganze Spindel mit Einschluss eines Teiles der „Mantelfasern“ hervorgeht. Während beispielsweise beim *Ascaris*-Ei das Centrosom erst beim Anfang der Mitose, also in den Prophasen sich teilt, liegt hier schon in den Prophasen je ein Centrankörper an den Kernpolen und es muss der Centrankörper, wahrscheinlich unter Bildung einer bald schwindenden kleinen extranukleären Centralspindel, sich während des Aufbaues der Tochterkerne geteilt haben, worauf die Tochtercentrosomen an die Kernpole gerückt sind. Gerade so verhält sich das Echinodermen-Ei, wie ich im zweiten Teile auseinandersetzen gedenke. Auch die Bilder, welche Henneguy<sup>1)</sup> von der Kern- und Zellteilung in der Forellenkeimscheibe gegeben hat, zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit denjenigen, die ich von der Cephalopodenkeimscheibe erhalten habe. Henneguy beurteilt aber den Vorgang der Spindelbildung bei seinem Objekt ganz anders, als ich es für das meinige thue und leitet die gesamte Spindel von dem Cytoplasma ab, indem die Spindelfasern von den Centrankörpern in den Kern hineinwachsen sollen. Aehnlich urteilt auch Watase über die Spindelbildung in der Keimscheibe von *Loligo Pealii* und glaubt, dass die Spindelfasern aus der Substanz der Centrosomen hervorzurücken. Dagegen muss ich nochmals betonen, dass in der *Sepia*-Keimscheibe und im Ei und den Furchungszellen des Seeigels, die ganze Spindel, mit Einschluss der Centroplasmen und der Polstrahlung direkt aus der Umbildung der achromatischen Kernsubstanz in sogenannte Spindelfasern hervorgeht. Ebenso weicht meine Auffassung von dem, was man hier als Centrankörper oder Centrosoma zu bezeichnen hat, von der Ansicht Watase's ab. Vialleton schildert an den Spindelpolen von *Sepia* sogenannte „taches polaires“, die zweifellos den kugligen Centroplasmen entsprechen, während Watase ansehnliche Polkörper oder Centrosomen abbildet, von denen die Polstrahlung ausgeht und welche meiner Meinung nach nichts anderes als die Centroplasmen sind. Ich kann das Centroplasma nicht als den eigentlichen Centrankörper ansprechen, sondern erblicke denselben in dem Körperchen, welches in der Mitte des Centroplasmas liegt. Dafür spricht das Vorhandensein des Körperchens an den Kernpolen vor der Spindelbildung, wobei die Polstrahlung von demselben unmittelbar ausgeht, während die An-

---

1) Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'Anat. et de la physiol., 1891.

häufung von besonders dichtem Protoplasma um das Centrkorn, also das Centroplasma, erst nachher entsteht und in den Telophasen wieder verschwindet.

Zum Schluss möchte ich aus dem mitgetheiltem noch einige Konsequenzen bezüglich des Mechanismus der Mitose ziehen. Zunächst muss die Annahme M. Heidenhain's von dem Vorhandensein eines centrierten Systems elastischer Fasern für vorliegendes Objekt zurückgewiesen werden. Wenn auch die Spindelfiguren in der jungen Cephalopodenkeimscheibe beträchtliche Dimensionen zeigen, sind die Spindeln doch im Verhältnis zu den Zellen selbst recht klein und die gut ausgebildeten Polstrahlungen erstrecken sich niemals, auch nicht annähernd, bis zur Peripherie der Zelle. Ferner findet hier, obgleich die Dicke der Blastodermzellen im Vergleich zu ihrer flächenhaften Ausbreitung eine sehr geringe ist, niemals, wie bei anderen abgeflachten Zellen [z. B. Epithelzellen der Salamanderlarve<sup>1)</sup>] ein Anschwellen und Abrunden des mittleren, kernhaltigen Teiles der Zelle bei der Mitose statt, sodass die mechanischen Betrachtungen M. Heidenhain's auf dieses Objekt absolut unanwendbar sind. — Vor kurzem hat Kostanecki<sup>2)</sup>, die, einander im Aequator der Spindelfigur durchkreuzenden Polstrahlen, für das Zustandekommen der Zellteilung verantwortlich machen wollen, doch passt auch diese mechanische Erklärung auf vorliegenden Fall in keiner Weise, denn das Interferieren der Polstrahlungen im Aequator der Spindel lässt sich hier nur bei ganz jungen und gedrungenen Spindeln konstatieren und die Polstrahlungen sind bereits stark rückgebildet, wenn die Zellteilung eintritt, ferner erreichen ihre Strahlen auf keinem Stadium die Zelloberfläche. Endlich kann hier die Bewegung der Tochterchromosomen gegen die Pole weder auf eine Verkürzung der Polstrahlen, noch auf eine stemmende Wirkung derselben, noch auf eine Verkürzung der Mantelfasern zurückgeführt werden, denn bei der Wanderung der Tochterplatten lässt sich weder eine Längsstreckung der Spindelaxe, noch eine Annäherung der Pole an die Zellperipherie beobachten, ferner sind die Chromosomen hier auf den Bereich derjenigen „Spindelfasern“, welche ununterbrochen von einem Pol zum anderen ziehen, beschränkt. Man könnte noch zur Annahme neigen, dass der wellige Verlauf der Verbindungsfasern für eine stemmende Funktion derselben und vielleicht noch der eigentlichen Spindelfasern überhaupt spräche, doch fällt auch diese Annahme in sich zusammen, weil die Spindelaxe nach der Anlage der Aequatorialplatte überhaupt keine Verlängerung mehr erfährt. Aus dem gesagten

---

1) R. v. Erlanger, Ueber den feineren Bau der Epithelzellen der Salamanderlarve und ihre Teilung. Zool. Anz., 1896.

2) Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose. Archiv f. mikr. Anat., 49, 1896.

darf, meine ich, der Schluss gezogen werden, dass die Muskelfadentheorie und ihre verschiedenen Modifikationen nicht im Stande sind, die Mitose der Zellen der Cephalopodenkeimscheibe zu erklären.

Dagegen sprechen meine Beobachtungen entschieden zu Gunsten der Auffassung, dass die gesamte Spindelfigur in Folge einer von den Centrialkörpern auf das Cyto- und Karyoplasma ausgeübten Einwirkung entsteht. Zunächst tritt um jeden Centrialkörper die Polstrahlung auf und zwar dadurch, dass der Centrialkörper physikalisch oder chemisch eine Anziehung auf das umliegende Cytoplasma ausübt und dessen Alveolen zu Längsreihen, welche sämtlich nach dem Centrialkörper hin konvergieren, anordnet; bald sammelt sich um den Centrialkörper eine Schicht von besonders feinwabigen Protoplasma an, welches dann Flüssigkeit aus dem Kern anzieht und dadurch die gesamte achromatische Gerüstsubstanz des Kernes, welche nicht zum Aufbau der Chromosomen verwendet wird, in sogenannte Spindelfasern umwandelt. Daher spielen die Centriplasmen bei der Mitose eine wichtige Rolle und verdienen, falls sie wirklich kugelförmig sind, thatsächlich den Namen „Attraktionssphäre“. Während die Prophasen der Mitose im Allgemeinen unter dem Einfluss der Centrialkörper verlaufen und diese in vielen Fällen im Stande sind eine protoplasmatische „Centralspindel“ zwischen sich zu erzeugen, die unter Umständen zur eigentlichen Spindel anwächst, sind die späteren Phasen das Resultat der gegenseitigen Einwirkung der Centriplasmen und des Kernes (oder der Tochterkerne) aufeinander und zwar derart, dass, während der Spindelbildung der Kern Flüssigkeit an die Centriplasmen abgibt, während umgekehrt die anwachsenden Tochterkerne Flüssigkeit aus den Centriplasmen beziehen, wodurch die einzelnen Tochterchromosomen zuerst zu Bläschen anschwellen, darauf sich untereinander zu einem Tochterkern vereinigen. Auf diese Weise erklärt sich, warum die Größenverhältnisse des Kernes, resp. der Tochterkerne, einerseits, und die Centriplasmen andererseits, umgekehrt proportional sind und dass während der absoluten Kernruhe überhaupt kein Centriplasma zu sehen ist, denn nur bei solchen Zellen, welche sich so rasch teilen, dass zwischen den einzelnen Mitosen niemals absolute Ruhe herrscht, persistiert das Centriplasma beziehungsweise auch eine Strahlung um den oder die Centrialkörper, während in der absoluten Ruhe gröbere Körner und sonstige Zeileinschlüsse sich um den Centrialkörper ansammeln, die bei Beginn der Teilung und bei der Bildung der Astersphäre und des Centriplasmas wieder aus der Nähe des Centrialkörpers fortgetrieben werden. [88]

Heidelberg, den 27. Juli 1897.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Erlanger von Raphael Slidell

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung. 745-752](#)