© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa.

Von

Dr. O. vom Rath in Freiburg (B.).

II. Theil. Die Bedeutung der Amitose in Sexualzellen und ihr Vorkommen im Genitalapparat von Salamandra maculosa.

Mit Tafel VIII und IX.

Im ersten Theil meiner Untersuchungen habe ich meine Resultate über die Reduktionsfrage in der Spermatogenese von Salamandra maculosa bekannt gegeben, und hieran eine Diskussion der Reduktionsfrage im Allgemeinen angeschlossen; in dem vorliegenden zweiten Theile soll die Bedeutung der Amitose in Sexualzellen im Allgemeinen und ihr Vorkommen im Geschlechtsapparat des Salamanders im Speciellen besprochen werden. Zum Schluss werde ich in einem besonderen Abschnitte einige Beobachtungen über das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen bei der Amitose mittheilen.

Einleitende Bemerkungen über die Biologie des Salamanders, Konservirungs- und Färbungsmethoden, Terminologie etc. kann ich hier weglassen, da ich solche schon im ersten Theil meiner Arbeit gegeben habe.

Bevor ich aber zu meinem Thema übergehe, will ich einige allgemeine Angaben über die biologische Bedeutung der Amitose vorausschicken.

Die biologische Bedeutung der Amitose.

Seit längerer Zeit habe ich mich mit dem Studium der Amitose beschäftigt und bereits mehrfach Gelegenheit genommen, meine diesbezüglichen Resultate mitzutheilen.

Da ich hier auf eine Besprechung meiner zahlreichen, zum größten Theil noch nicht veröffentlichten Befunde bei Somazellen nicht näher eintreten kann, muss ich mich darauf beschränken, in aller Kürze nur die wichtigsten allgemeinsten Resultate anzuführen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie ich schon in verschiedenen anderen Schriften (34a p. 7, 34b p. 1, 34c p. 116) hervorhob, steht meine Auffassung von der biologischen Bedeutung der Amitose im Einklang mit der von H. E. Ziegler[1] bereits im Jahre 1887 (47a) und auch später wieder (47b) vertretenen Anschauungsweise. In einer gemeinschaftlichen Arbeit haben dann H. E. Ziegler und ich (48) diese Auffassung auf Grund einer Reihe von Beispielen zumal aus dem Thierkreis der Arthropoden des Näheren zu begründen versucht und Einwände verschiedener Gegner abgewehrt.

Unsere Beurtheilung der Amitose steht in Übereinstimmung mit der Ansicht von Flemming (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII 1891), die von ihm allerdings zunächst nur als zulässige Hypothese hingestellt wurde. Flemming erklärt ausdrücklich, »dass er sich nicht als Vertreter dieser Hypothese aufthue, sondern bis auf Weiteres neutral bleiben wolle«. Ich verweise auf seine Ausführungen (14i).

In neuester Zeit hat man mit Recht bei den Kerntheilungsvorgängen der Mitose die Amitose gegenübergestellt (Flemming) und die wenig zutreffenden Bezeichnungen »direkte und indirekte Kerntheilung, direkte und indirekte Segmentirung, direkte und indirekte Fragmentirung« fallen lassen.

Wenn es nun auch Kerntheilungsvorgänge giebt, welche zwischen Mitose und Amitose Übergangsformen zu bilden scheinen, so kann man doch bis jetzt wenigstens stets mit befriedigender Sicherheit entscheiden, ob eine Mitose oder eine Amitose vorliegt. Es muss aber daran erinnert werden, dass manche Kerntheilung, die Anfangs dem Wege der Mitose folgte, nachher ganz wesentliche Abweichungen vom gewohnten Schema aufweist (Bildung von Triastern, Polyastern, asymmetrische

[1] Für H. E. Ziegler war das Studium der im Periblast der Knochenfische befindlichen Kerne der Ausgangspunkt seiner Überlegungen über die Bedeutung der Amitose gewesen. »Die Kerne des Periblastes der Knochenfische theilen sich zur Zeit der Furchung durch Karyokinese, später aber nehmen sie einen eigenthümlichen Habitus an und zeigen die Bilder direkter Kerntheilung« (47a, p. 610). Ziegler sprach die Ansicht aus, dass die Erscheinungen, welche man an den Periblastkernen der Knochenfische beobachtet, »Anzeichen der Degeneration sind, und dass die Kerne zwar vielleicht eine physiologische Rolle bei der Resorption des Dotters spielen, aber nie mehr irgend welchen normalen Kernen den Ursprung geben«. Er führt dann ferner aus, dass »sich in sehr verschiedenartigen Fällen eigenthümliche Kernformen finden, die man den Periblastkernen der Knochenfische an die Seite stellen kann, und dass diese Erscheinungen ein für die Naturgeschichte des Zellkerns überhaupt wichtiges Kapitel bilden«. Nach der Besprechung der Fälle kommt er zu dem Schluss, dass die Fragmentation oder amitotische Kerntheilung stets auf beginnende Degeneration hindeutet. Dieselbe Ansicht vertrat er dann in dem Aufsatze, der im Jahre 1891 erschien (47b) und suchte durch Erörterung aller bekannten Fälle ihre allgemeine Gültigkeit darzuthun.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chromatinvertheilung etc.); dabei darf aber nicht vergessen werden, dass alle derartigen Mitosen als pathologisch verändert bezeichnet werden müssen und, dass dieselben auch zu keiner normalen Vertheilung der Kernsubstanz führen. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die so entstandenen Tochterkerne keiner mitotischen Theilung mehr fähig sind. Bekanntlich kann man solche pathologische Mitosen (Bildung von Triastern, Polyastern etc.) auch künstlich erzeugen wie die interessanten Experimente von O. Hertwig (22b) beweisen.

Es werden nun unter dem Namen Amitose eine Reihe von Vorgängen zusammengefasst, die in morphologischer Beziehung wesentlich von einander verschieden sind.

Obschon unsere jetzigen Kenntnisse der Amitose noch sehr der Erweiterung bedürfen, empfiehlt es sich doch schon damit zu beginnen, die bekannten Formen der Amitose, so weit sie wichtigere Verschiedenheiten aufweisen, in Unterabtheilungen zu sondern, und wenn möglich das jeweilige Verhalten der Attraktionssphären, Centrosomen und Nucleolen festzustellen.

Zunächst wird man unterscheiden müssen zwischen Amitosen, auf welche Zelltheilung folgt und solchen, bei welchen dieselbe unterbleibt.

Beispiele für den ersten Fall sind in geringer Zahl bekannt geworden und zum Theil wenigstens keineswegs über jeden Zweifel erhaben, dagegen ist die Zahl der Fälle, in welchen auf die Amitose keine Zelltheilung erfolgt und zwei- und mehrkernige Zellen[1] entstehen, eine recht große.

Ferner wird man unterscheiden müssen zwischen Zellen mit eingeschnürten Kernen, bei welchen auch wirklich Kerndurchschnürungen stattfinden, und solchen, bei welchen die Einschnürungen oder Einbuchtungen längere Zeit persistiren und dann Zelle und Kern zu Grunde gehen.

Es giebt nun aber auch Zellen, in welchen eingeschnürte oder gelappte Kerne nachher ihre Kontouren wieder ausglätten und zum runden Zustand zurückkehren (z. B. amöboide Kerne).

Dass sehr viele zweifelhafte Fälle vorkommen und man vielen Zellen zumal eines konservirten Materials nicht immer mit Sicherheit ansehen kann, was aus ihnen später geworden wäre, ist Jedem bekannt, der sich mit diesen oder ähnlichen histologischen Studien beschäftigt hat.

Ich habe mich vergeblich bemüht bei lebenden Zellen den Verlauf von Amitosen zu studiren, da aber, wie von H. E. Ziegler und mir (48) schon betont wurde, die Amitose viel träger verläuft als die Mitose, ist

[1] Nach Flemming können auch durch Mitose mehrkernige Zellen entstehen, wenn auf die Kerntheilung keine Zelltheilung folgt, ich glaube aber nicht, dass solche Zellen sich späterhin noch einmal mitotisch theilen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von solchen Bemühungen nur in ganz besonders günstigen Fällen ein nennenswerthes Resultat zu erhoffen. Bekanntlich gelingt es auch nur selten bei einer lebenden Zelle die verschiedenen Phasen der relativ schnell verlaufenden Mitose zur Anschauung zu bekommen.

Von den bis jetzt bekannten Formen der Einschnürungen, beziehungsweise Durchschnürungen von Kernen will ich nur folgende Fälle anführen.

Wir haben Amitosen, bei welchen nur von einer Seite des Kerns her eine Einbuchtung, die zur Durchschnürung des oft wurstförmig gestalteten Kerns in zwei mehr oder weniger ähnliche Tochterkerne führt, erfolgt, ferner solche, bei welchen gleichzeitig von zwei gegenüberliegenden Seiten her Einbuchtungen und dann Durchschnürungen des Kerns, der zeitweise biskuit- oder hantelförmig gestaltet ist, stattfindet und schließlich solche Kerne, bei welchen die Einschnürungen[1] beinah gleichzeitig von verschiedenen Stellen des Kerns von statten gehen.

In den beiden ersten Fällen, zumal aber in dem zweiten, können die Tochterkerne scheinbar völlig symmetrisch ausfallen, ob es aber überhaupt Beispiele giebt, in welchen thatsächlich bei der Amitose die Tochterkerne die gleiche Menge von Kernsubstanz erhalten, ist für keinen Fall bewiesen, auf jeden Fall ist aber eine gleichmäßige Vertheilung des Chromatins auch in derartigen Fällen im höchsten Grade unwahrscheinlich, da eine solche nur durch die gesetzmäßigen Chromatinumlagerungen möglich ist, wie sie während der verschiedenen Phasen der Mitose erfolgen.

Die hantelförmigen Figuren sind relativ selten, und unter denselben giebt es nur wenige, welche annähernd symmetrisch aussehen.

Der dritte Fall, in welchem die Kerne durch mehrfache Einbuchtungen ein gelapptes oder verzweigtes Aussehen haben, ist bekanntlich sowohl bei Somazellen als bei Sexualzellen häufig beobachtet worden, und solche »polymorphe« Kerne werden uns im speciellen Theil noch vielfach beschäftigen.

Zu den polymorphen Kernen kann man auch die Ring- und Lochkerne rechnen, die wir noch bei der Beschreibung der Amitosen des Salamanderhodens besprechen werden. Wenn dieselben auch aus verschiedenen Ursachen und in verschiedener Weise z. B. im Anschluss an Mitosen entstehen können, so scheint es mir doch sicher zu sein, dass sie sich fernerhin nicht mehr mitotisch theilen.

Wenn man die Amitosen, wie wir es eben gethan haben, nach der

[1] In vielen Fällen von Amitose wird man besser von Einschneidungen als von Einschnürungen sprechen; die Tochterkerne bleiben dicht beisammen liegen und berühren einander fast mit ihren parallelen Trennungsflächen (Randzellen des Astacushodens, Speicheldrüsenzellen von Anilocra u. A.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Form des Kerns eintheilt, so ist diese Trennung keine scharfe, da die Formen durch Übergänge verbunden sind. Es ist zu prüfen, ob das Verhalten der Attraktionssphären, Centrosomen und Nucleolen eine bessere Eintheilung ergiebt; ich habe desshalb in dieser Arbeit diese Gebilde so eingehend als möglich studirt.

Wenn ich jetzt die wichtigsten meiner auf empirischem Wege gewonnenen Resultate über die biologische Bedeutung der Amitose in Kürze zusammenfasse, beziehungsweise bereits früher publicirte Angaben wiederhole, so ergiebt sich Folgendes: »Alle Zellen, welche einmal amitotische Kerntheilung erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch theilen, sie gehen vielmehr einem sicheren Untergang entgegen, doch können die Kerne sich vielleicht vorher noch einmal oder einige Male amitotisch theilen.

Bereits in einem früheren Aufsatze haben H. E. Ziegler und ich (48) betont, dass die amitotische Kerntheilung sich keineswegs beliebig oft wiederholen kann, dass vielmehr die Zahl der successive sich folgenden amitotischen Kerntheilungen und noch mehr die Zahl der dabei stattfindenden etwaigen Zelltheilungen eine beschränkte ist.

In allen Geweben und Organen, in welchen ein kontinuirlicher oder periodischer Zellverbrauch stattfindet, erfolgt die Regeneration, das heißt der Ersatz der abgenutzten und zu Grunde gehenden Zellen durch mitotische Theilungen von wenig differenzirten jugendkräftigen Regenerationszellen her, die öfters in größerer Zahl in Regenerationsherden beisammen liegen. Ein regenerativer Charakter der Amitose ist weder bei Metazoen noch bei Protozoen wirklich nachgewiesen[1]. Wenn nun auch in man-

[1] Den Begriff der Regeneration haben H. E. Ziegler und ich in einer gemeinsamen Publikation (48) in folgender Weise erörtert: »Der Begriff der Regeneration bezieht sich ursprünglich auf die in das Gebiet der Pathologie gehörige Regeneration, nämlich auf die bei einer Verletzung oder bei einem durch krankhaften Process erzeugten Gewebeverlust eventuell erfolgende Wiederherstellung des Gewebes oder Organs; es ist ja von jeher bekannt, dass Wunden verheilen können, und dass bei Amphibien und Reptilien sogar abgeschnittene Extremitäten, Kiemen, oder der abgeschnittene Schwanz wieder nachwachsen. In Bezug auf diese pathologische Regeneration wird man wohl in Berücksichtigung der neuesten Litteratur folgende beiden Sätze ohne Widerspruch gelten lassen:

1) Die Regeneration geht stets von den relativ am wenigsten differenzirten Zellen des betreffenden Gewebes aus, von solchen Zellen, welche einen jugendlichen Charakter haben, d. h. den embryonalen Zellen am meisten gleichen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

chen Geweben oder Organen Mitosen und Amitosen neben einander vorkommen, so darf man daraus keineswegs schließen, dass Mitose und Amitose als gleichwerthige Theilungsmodi zu betrachten sind, die entweder neben einander auftreten oder mit einander abwechseln, es sind vielmehr in diesen Fällen die mitotisch sich theilenden Zellen die

2) Die Regeneration beruht stets auf Mitosen.

Geht man von der im Gebiet der Pathologie beobachteten Regeneration zur physiologischen Regeneration über und bedenkt man, dass (wie Barfurth ausführt) die erstere als »eine gesteigerte physiologische Regeneration« aufgefasst werden kann, so ist es naheliegend, nur da von Regeneration zu sprechen, wo die beiden oben genannten Sätze zutreffen. Wir fassen den Begriff der physiologischen Regeneration so, dass diese beiden Sätze per definitionem dazu gehören. Wir sehen daher nicht in jeder Zellenvermehrung eines Gewebes eine Regeneration, sondern nehmen eine solche nur dann an, wenn eine Verjüngung des Gewebes stattfindet, wenn jugendliche und relativ undifferenzirte Zellen an Stelle der alten treten. Wie die ganze Ontogenie aller Metazoen beweist, theilen sich jugendliche Zellen stets mitotisch; und andererseits haben die mitotisch sich theilenden Kerne einen jugendlichen Charakter im Vergleich zu den amitotisch sich theilenden; die letzteren zeigen im Ruhezustand niemals ein so gleichmäßiges feines Chromatinnetz wie die ersteren. Gegen diese Darstellung hat Barfurth in seinem Referat über Regeneration (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet, Bd. I, p. 182) einen eigenthümlichen Vorwurf gerichtet. Barfurth schreibt: »Man wird in Zukunft mehr als es bisher geschah, zwischen Zellvermehrung und Regeneration unterscheiden müssen, wie H. E. Ziegler und vom Rath mit Recht hervorheben; erstere kann mitotisch durch Zellen erfolgen, die sich auf der Neige des Lebens befinden, letztere geschieht durch jugendkräftige Gewebselemente auf mitotischem Wege und verjüngt das Gewebe. Wenn freilich die genannten Forscher den Satz, dass die Regeneration stets auf Mitosen beruht, als per definitionem zum Begriff der physiologischen Regeneration hinzugehörig ausgeben wollen, so sehe ich darin eine petitio principii. Die physiologische Regeneration wäre auch durch Amitose möglich; dass sie durch Mitose vor sich geht, muss induktiv bewiesen werden und ist thatsächlich durch die Beobachtung zu einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit erhoben.« Der in diesen Worten enthaltene Vorwurf der petitio principii ist ein ungerechter; man sollte uns doch nicht den scholastischen Unverstand zuschreiben, dass wir durch eine begriffliche Festsetzung eine empirische Frage hätten entscheiden wollen. Unser ganzer Aufsatz, in welchem wir zahlreiche fremde und eigene Beobachtungen anführen, hat ja den Zweck, die Richtigkeit unserer Auffassung inductiv zu beweisen. Wenn wir gleich Anfangs sagten, wie man auf Grund der empirischen Befunde den Begriff fassen müsse, so haben wir nur das Endresultat schon am Anfang genannt. Nachdem wir unsere Definition der Regeneration ausgesprochen, fahren wir alsbald mit folgenden Worten fort: »Dieser Begriff der Regeneration entspricht nur dann den Thatsachen und wird sich nur dann als brauchbar und nützlich erweisen, wenn thatsächlich in allen Geweben, in welchen ein kontinuirlicher Verbrauch von Zellen stattfindet, jugendliche Zellen vorhanden sind und deren Mitosen sich nachweisen lassen.« Unsere Festsetzung per definitionem bezweckte also lediglich den Sinn des Wortes so festzustellen, wie wir ihn für passend halten, und es liegt also lediglich eine Definition, nicht eine petitio principii vor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ersatzzellen für die in Folge von Amitose zu Grunde gehenden Nachbarzellen. Wir können in allen Fällen, wo Amitose auftritt, auch solche Regenerationszellen auffinden, doch gelingt es bekanntlich nicht immer mit Leichtigkeit, diese Mitosen der Ersatzzellen zur Ansicht zu bekommen, da solche Mitosen oft nur zu bestimmten Jahreszeiten, also periodisch auftreten, wie bei den Arthropoden. Vielfach steht das Auftreten von Mitosen in den Regenerationszellen mit wichtigeren biologischen Momenten, z. B. mit Häutungen, in Beziehung[1].

Amitose tritt hauptsächlich in Zellen auf, die in Folge besonderer Specialisirung einer intensiveren Assimilation, Sekretion oder Exkretion vorstehen; ferner im alternden abgenutzten Gewebe und folglich da, wo die Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben (z. B. bei Zellen der Eihüllen). Dass Amitose auch im relativ jungen Gewebe vorkommen kann, braucht kaum betont zu werden, da auch in Furchungs- oder Blastodermzellen sowie bei Embryonen und Larven an einzelnen Stellen Zellen zu Grunde gehen. In den meisten Fällen der Amitose fallen die Zellkerne durch besondere Größe auf (Meganucleus Ziegler's) und lassen sich hierdurch von den Kernen der Regenerationszellen, die ihren normalen Habitus bewahrt haben, leicht unterscheiden, auch wenn letztere in keiner Phase der Mitose stehen.

Den Mitosen gegenüber haben die Amitosen durchweg einen mehr oder weniger deutlich erkennbaren degenerativen Charakter.

Die Mitose hat sich keineswegs aus der Amitose entwickelt, so dass die letztere den ursprünglicheren Theilungsmodus darstellte; die Amitose ist allerdings ein unzweifelhaft einfacherer Vorgang als die Mitose, sie führt aber auch nicht zu dem gleichen Resultate wie diese, indem eine gleichmäßige Vertheilung von Kernsubstanz und Chromatin auf die Tochterkerne nicht stattfindet. Es ist sehr wohl möglich, dass die Amitose zur Mitose gar keine Beziehungen hat und einen völlig unabhängigen Vorgang repräsentirt.

Über Amitose in Sexualzellen.

In einem schroffen Widerspruch zu den bei Somazellen eben festgestellten Befunden scheinen gewisse Beobachtungen zu stehen, welche an Genitalzellen gemacht werden.

[1] Wenn bei einigen Protozoen bisher nur Amitosen gesehen wurden, so zweifle ich keinen Augenblick daran, dass auch bei diesen Mitosen gefunden werden. Auch bei den Einzelligen ist das Auffinden von Mitosen oft recht schwierig und von glücklichen Zufällen, die natürlich mit der Biologie der betreffenden Thiere in Beziehung stehen, abhängig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es wird von manchen Autoren — darunter sind Namen vom besten Klang — behauptet, dass amitotische Kerntheilungen im Entwicklungsgange von Genitalzellen vorkommen.

Eine definitive Entscheidung in dieser Streitfrage ist von größter Wichtigkeit, da bekanntlich alle moderne Ansichten über das Wesen der Befruchtung und Vererbung ein Nichtvorkommen von Amitose im Theilungscyklus von entwicklungsfähigen Sexualzellen als Voraussetzung haben.

Wenn wirklich bei Sexualzellen, die sich zu befruchtungsfähigen Eiern oder Spermatozoen entwickeln, auch nur einmal (ganz gleichgültig ob zu Anfang, zum Schluss oder sonst im Verlaufe der Ovogenese oder Spermatogenese) Amitose vorkäme, dann könnten die aus solcher Kerntheilung hervorgehenden Tochterkerne unmöglich stets die gleichen Mengen von Chromatin erhalten, da bei der Amitose eine gleichmäßige Vertheilung des Chromatins vor der Kerndurchschnürung auf die Tochterkerne nicht stattfindet. Wie schon oben betont, ist auch in den recht seltenen Fällen, in welchen durch Amitose zwei an Größe ziemlich gleich aussehende Tochterkerne entstehen, eine gleichmäßige Chromatinvertheilung nicht einmal wahrscheinlich zu machen; es handelt sich nun aber in den meisten Fällen, in welchen Amitose in Sexualzellen beschrieben wurde, um vollkommen asymmetrische Tochterkerne, indem (wie bei der nachher noch eingehender zu besprechenden »maulbeerförmigen« Kerntheilung) der Kern in mehrere ungleiche Tochterkerne zerfällt. Bedenken wir ferner, welche Regelmäßigkeit die Zahl der Chromosomen bei allen Mitosen einhält, und mit welcher Regelmäßigkeit zum Schluss der Spermatogenese und Ovogenese nur die Hälfte der für die Art typischen Chromosomenzahl gefunden wird (Reduktion), so muss zugegeben werden, dass solche Zahlengesetze gar nicht möglich wären, wenn sich Amitosen in den Theilungscyklus der Sexualzellen einschieben würden.

Nachdem ich im vorigen Abschnitte die Unwahrscheinlichkeit eines Vorkommens von Amitose im Cyklus generativer Zellen ganz im Allgemeinen aus theoretischen Gründen hervorgehoben habe, will ich im Folgenden zeigen, dass die empirische Beobachtung ebenfalls direkt gegen ein solches Vorkommen von Amitose spricht.

Bekanntlich sind im Hoden, dem Ovarium und bereits früher in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage bei den meisten Metazoen zwei principiell von einander verschiedene Zellarten zu unterscheiden, erstens die eigentlichen Sexualzellen, aus welchen die befruchtungsfähigen Eier und Samenfäden hervorgehen und zwei-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tens die Umhüllungszellen derselben (= Stützzellen). Bei manchen Metazoen fehlen die Umhüllungszellen im Hoden und Ovarium gänzlich, ein Umstand, der für sich allein schon darauf hindeutet, dass diese Zellart für den Hoden und das Ovarium von keiner principiellen Bedeutung ist, vielmehr eine nur untergeordnete Rolle spielt.

Im Ovarium bilden die Umhüllungszellen ein bald einschichtiges bald vielschichtiges Epithel um jedes Ei, das Follikelepithel. Im Hoden werden ebenfalls die eigentlichen Sexualzellen in den meisten Fällen von einem sogenannten Follikelepithel umgeben.

Auch in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage lassen sich oft die Follikelzellen unschwer von den Sexualzellen unterscheiden. Im Hoden kann in so fern eine Komplikation eintreten, als die Samenzellen von zwei kernhaltigen Membranen, einer äußeren und einer inneren Follikelhaut umgeben sein können. Die Zellen der inneren Follikelhaut sind vielfach als Cystenzellen bezeichnet, von manchen Autoren aber eben so wie die Zellen der äußeren Haut einfach Follikelzellen genannt worden, wodurch manches Mal Verwechslungen entstanden sind.

Die Ansicht einiger Autoren, wonach sich die Kanälchenwand des Hodens stets nur aus einer Art epithelialer Elemente zusammensetzt, aus welchen durch Umwandlung die Spermatozoen entstehen sollen (Biondi [6], v. Wiedersperg [46] u. A.), beruht lediglich auf ungenügender Untersuchung und hat keine Berechtigung.

Es sind nun von den Autoren, welche sich mit dem Studium der Spermatogenese beschäftigt haben, Termini eingeführt worden, die dringend einer Erklärung bedürftig sind.

Alle die Zellen, welche als Basalzellen, Fußzellen, Sertoli'sche Zellen bezeichnet wurden, sind nichts Anderes als gewöhnliche Stützzellen und gehören nicht in den Cyklus der Sexualzellen. Der Ausdruck Spermatoblast ist von den Autoren vielfach in einem ganz verschiedenen Sinne sowohl für Sexual- als für Stützzellen gebraucht worden und wird am besten gänzlich vermieden. So viel steht aber fest, dass der Spermatoblastenkern von Ebner's (13) dem Benda'schen Fußkern entspricht und ein Cystenkern, also Stützkern ist. In vielen Fällen dient eine der Cystenzelle einem Spermatozoenbündel im wahren Sinne des Wortes als Stütze, indem jeweils ein solches Bündel von Samenfäden im Plasma der Zelle befestigt ist und zusammengehalten wird. Ob von einer solchen meist vergrößerten Zelle beziehungsweise deren Kerne ein Substanzaustausch mit den Spermatozoen stattfindet und somit eine Art von Ernährung der letzteren ermöglicht wird, ist nicht völlig entschieden. Beim Austreten der Spermatozoen aus den Follikeln in die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Samenwege hat auch der Cystenkern seine Rolle ausgespielt und geht zu Grunde, nachdem er sich in manchen Fällen noch amitotisch getheilt hat.

In einer früheren Arbeit (34b) habe ich für die Spermatogenese die Bezeichnung Follikelzellen gänzlich vermieden und die Umhüllungszellen, gleichgültig ob sie der äußeren oder inneren Follikelhaut angehören, als »Randzellen« bezeichnet. Von Zellmembranen ist bei den Randzellen durchgängig nichts zu erkennen, vielmehr liegen die Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse. Randzellen und Sexualzellen sind in den meisten Fällen leicht am Gesammthabitus zu unterscheiden. Die mehr oder weniger runden Sexualzellen haben einen runden blassen Kern. Die Kerne der Randzellen färben sich viel dunkler und sind vielfach zwischen die Sexualzellen hineingedrängt, wodurch sie meist eckige und eigenthümliche Gestalten annehmen.

Das Verhältnis der Randzellen zu den Sexualzellen ist mehrfach falsch gedeutet worden, indem einige Autoren die Randzellen für die Ersatzkeime für neue Samenzellen ansprechen wollten, eine Auffassung, gegen welche schon durch v. la Valette St. George (43) und Nussbaum (29) energisch protestirt worden ist.

Die Randzellen und Sexualzellen stammen beide aus dem Keimepithel, indem nur einige Zellen dieses Epithels wirkliche Sexualzellen werden, die übrigen treten erst sekundär mit den Sexualzellen in Beziehung und umhüllen dieselben. Niemals aber verwandeln sich Umhüllungszellen (= Randzellen) in Sexualzellen. Die Beziehungen der Randzellen zu den Sexualzellen sind in neuester Zeit in einer recht klaren Weise von Heymons (23) bei Phyllodromia festgestellt worden[1]. Da nun die Follikelzellen der Eier und die Randzellen (Follikelzellen und Cystenzellen) der Samenzellen vergängliche Gebilde sind, kann es nicht Wunder nehmen, wenn bei diesen Amitose gefunden wird.

[1] Heymons schreibt hierüber Folgendes: »Nach meinen an Phyllodromia angestellten Untersuchungen kann es nun keinem Zweifel unterworfen sein, dass bei diesem Insekte die Genitalzellen und Epithelzellen in den Geschlechtsdrüsen von vorn herein vollkommen unabhängig neben einander vorhanden sind. Die einzelnen isolirten Genitalzellen treten hier bereits sehr frühzeitig an verschiedenen Punkten des Keimstreifens auf, lange bevor von einer zusammenhängenden mit Epithelzellen vermischten Geschlechtsanlage die Rede sein kann. Erst in späterer Zeit, wenn die Genitalzellen in die dorsalen Wände der einzelnen Ursegmente einwandern, schließen sich Zellen dieser Ursegmentwände den Genitalzellen dicht an und werden zu den Epithelzellen der Genitalanlage. Die beiderseitigen Genitalanlagen werden nur von Genitalzellen zusammengesetzt und beide Zellenarten lassen sich während des ganzen Verlaufes der Entwicklung deutlich von einander unterscheiden. Der in den Endkammern der Eiröhren von Phyllodromia eingeschlossene Inhalt stellt, wie ich gezeigt habe, einen auf embryonaler Stufe verbliebenen Überrest der Genitalanlage dar. Dieser Inhalt der Endkammer besteht demgemäß auch nur aus Genitalzellen und Epithelzellen, ohne dass indifferente Elemente überhaupt in Frage kommen könnten.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kritik der Angaben über Amitose im Hoden und der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage.

Die Angaben der Autoren über Amitose im Sexualapparat beziehen sich zum größten Theil auf den Hoden und auf die Genitalanlage vor der geschlechtlichen Differenzirung. Ich will zunächst diese Vorkommnisse besprechen und dann in einem späteren Abschnitte die Amitose in der Ovogenese diskutiren.

Bereits in meinem früheren Aufsatze (34 c) habe ich die Ansichten von v. la Valette St. George (43), Nussbaum (29), Sabatier (38), Carnoy (10) und Gilson (16) über das Vorkommen und die Bedeutung der Amitose im Hoden in Kürze besprochen, und ich erinnere hier daran, dass ein Theil dieser Autoren die Amitose als an den Anfang, ein anderer Theil als an den Schluss der Samenbildung gehörig, hingestellt haben[1].

[1] Die Angaben von v. la Valette St. George und Nussbaum beziehen sich hauptsächlich auf Amphibien und sollen weiter unten noch eingehend diskutirt werden. Die Auffassung von Sabatier über Amitose im Hoden von Astacus wurde bereits an anderem Orte (34 b) als unrichtig zurückgewiesen. Eine neue Arbeit desselben Autors (38 b), welche sich gleichfalls auf Astacus und andere Decapoden bezieht, werde ich demnächst eingehender besprechen. Die wichtigsten Resultate von Carnoy (10) und Gilson (16) möchte ich hier der Vollständigkeit halber in Kürze anführen. Carnoy spricht sich über die Amitose bei Arthropoden folgendermaßen aus: 1) Chez les arthropodes, l'existence de la division directe ou acinétique doit être admise pour le protoplasme aussi bien que pour le noyau. 2) Ce mode de multiplication se constate dans les tissus les plus divers, dans les tissus jeunes comme dans les tissus adultes. 3) Il y revêt souvent tous les caractères d'un processus normal. 4) Les plasmodiérèse s'y fait tantôt par étranglement, tantôt à l'aide d'une plaque cellulaire comme dans les végétaux. 5) Enfin dans le testicule la division directe peut s'exercer concurrement, ou successivement, et alterner avec la division indirecte. Gilson (16) ist zu folgenden Schlussfolgerungen gekommen: Parmi les éléments testiculaires, la caryosténose se produit surtout, si pas exclusivement, dans les amas qui constituent des réserves destinées à la raison d'activité suivante, c'est-à-dire dans des éléments animés en ce moment d'une faible activité proliférative; la caryocinèse y apparait plus tard, dès le début de leur entrée en fonctionnement actif. Les crustacés édriophthalmes et les décapodes nous ont surtout présenté ce double fait avec évidence dans les noyaux de leurs cellules pariétales, de leur plasmodium et enfin de leurs métrocytes. Il semble donc que la caryocinèse soit de loin le mode le plus adapté à la multiplication rapide, à la véritable prolifèration des cellules testiculaires. Cependant on ne pourrait nier que la caryosténose ne puisse suffire, dans certains cas, à un travail de prolifération active, tel que celui que nous avons signalé dans les noyaux plasmodiques du Porcellio dilatatus, pendant le jeune âge. Meine eigenen empirischen Befunde stehen, wie ich es schon früher (34 b u. c) betont habe, mit der Auffassung sowohl von Carnoy als von Gilson im schroffen Widerspruche; eben so kann ich mich mit den von den genannten Autoren gegebenen Abbildungen nicht einverstanden erklären. So schön auch die Figuren ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Manche Autoren wollen übrigens zwischen Mitose und Amitose überhaupt keinen principiellen Unterschied anerkennen, so dass Mitose und Amitose mit einander abwechseln oder aber auch neben einander vorkommen könnte. Ich habe schon an anderem Orte mit Nachdruck betont, dass es im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, dass Amitose zu Anfang der Samenbildung auftrete (da auf Amitose nie wieder Mitose folgt) oder dass am Ende der Spermatogenese die letzten Kerntheilungen amitotische sein könnten (34 b).

Auf Grund vergleichender Studien über die Amitose im Hoden von Wirbelthieren, Mollusken und Arthropoden und zumal bei Astacus fluviatilis kam ich zu folgendem Resultate: »In allen Fällen, in welchen eine amitotische Kerntheilung im Hoden beobachtet wird, vollzieht sich diese Kerntheilung nur an den Randzellen (Stützzellen). Letztere stehen weder mit der eigentlichen Spermatogenese noch mit den Regenerationserscheinungen in direkter Beziehung. Die Samenbildung kommt nur auf mitotischem Wege zu Stande und eben so die Regeneration. Eine Umwandlung von Randzellen (Stützzellen) zu Spermatogonien (Ursamenzellen) findet nicht statt.«

In einem scheinbaren Widerspruch zu diesen Schlussfolgerungen stehen die Angaben über Amitosen in wirklichen Sexualzellen. Ich werde im Folgenden zu beweisen suchen, dass solche Sexualzellen, bei welchen thatsächlich Amitose vorkommt, nicht zur Entwicklung gelangen, vielmehr degeneriren. Zur Verhütung von Missverständnissen hatte ich mich bereits an anderem Orte (34 c) über diese Verhältnisse wie folgt ausgesprochen: »Nachdem schon von v. la Valette St. George, Nussbaum, Flemming, Hermann u. A. im Hoden von Amphibien und zumal bei Salamandra maculosa neben vollkommen normalen und runden Spermatogonien auf eigenthümlich gelappte oder zerklüftete sogenannte polymorphe Kerne in Zellen aufmerksam gemacht worden ist, die offenbar den Spermatogonien gleichwerthig sind (trauben- oder maulbeerförmige Kerntheilung), hat in letzter Zeit Meves außer diesen Bildern noch hantelförmige Kerndurchschnürungen und »Lochkerne« bei Spermatogonien des Salamanderhodens in einer vorläufigen Mittheilung beschrieben, ohne aber eine definitive Ansicht darüber auszusprechen, ob aus den Produkten dieser amitotischen Theilungen neue Sexualzellen hervorgehen. Ehe ich dieser Frage gegenüber eine entscheidende Stellung einnehmen kann, muss

zeichnet sind, so tritt doch der principielle Unterschied zwischen den Umhüllungszellen (oder Randzellen) und den eigentlichen Sexualzellen nicht genügend hervor. Ich habe selbst eine stattliche Reihe derselben Objekte, die von Carnoy und von Gilson untersucht wurden, auf Schnitten eingehend studirt und mich von der Unrichtigkeit der Auffassungen von Carnoy und Gilson hinlänglich überzeugen können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die definitive Arbeit von Meves abgewartet werden. Ich möchte einstweilen nur so viel sagen, dass ich auf Grund meiner Untersuchungen bei Triton cristatus, alpestris und palmatus, sowie bei Rana esculenta und Rana fusca, die ich neben einander zu allen Jahreszeiten untersucht habe, behaupten muss, dass von solchen durch amitotische Theilung entstandenen Kernen niemals eine Neubildung von Samenzellen ausgeht. In Übereinstimmung mit Flemming und Meves habe ich in der betreffenden Region des Hodens der Tritonen und Frösche, die offenbar ein Regenerationsfeld darstellt, viele Spermatagonien in mitotischer Theilung angetroffen, und nur von diesen aus geht die Neubildung der Follikel von statten. Die durch amitotische Theilungen der Spermatogonien entstandenen Kernfragmente gehen langsam zu Grunde; manche von ihnen dürften vielleicht bei der Follikelbildung noch als Randstützzellen Verwendung finden. Die Annahme einer Umwandlung von solchen Kernfragmenten in Sexualzellen ist nach meinen Befunden eine völlig unbewiesene und überflüssige Hypothese. Ich erinnere hier daran, dass von H. E. Ziegler und von mir der Nachweis geliefert wurde, dass in den Organen, in welchen mitotische und amitotische Kerntheilungen neben einander vorkommen, die eigentliche Regeneration nur auf mitotischem Wege zu Stande kommt.«

Auf nähere Einzelheiten über die Amitose bei Sexualzellen von Amphibien und zumal beim Feuersalamander werde ich erst in einem späteren Abschnitte eingehen.

Meine Untersuchungen über die Spermatogenese von Astacus (34 b) haben mittlerweile durch v. la Valette St. George eine vollkommene Bestätigung erhalten, während in der allerletzten Zeit Sabatier (38 b) wieder in einer neuen Arbeit mit Nachdruck für die Amitose im Theilungscyklus der Samenzellen von Decapoden und speciell bei Astacus auftritt und sowohl gegen meine Resultate als die von v. la Valette St. George Einwände macht. Ich werde demnächst Gelegenheit nehmen, sowohl die Befunde von Sabatier als auch seine Ansichten über die Amitose in einer besonderen Arbeit als irrig nachzuweisen; meine früheren Angaben über Astacus bleiben voll und ganz bestehen. Beiläufig möchte ich hier noch erwähnen, dass ich die Beobachtungen von v. la Valette St. George über das Vorkommen von Eiern im Hoden von Astacus fluviatilis sowie die Deutung dieses Befundes vollkommen bestätigen kann, ich kann hinzufügen, dass ich auch im Hoden von A. Leptodactylus im Juli und August im Jahre 1891, 1892 und 1893 bei einigen Exemplaren Eier antraf.

Die Verson'sche Ansicht, dass bei der Spermatogenese von Bombyx mori und anderen Lepidopteren die Kerne der Samenmutterzellen jedes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hodenfaches durch amitotische Theilung von einem einzigen großen Kern sich herleiten, und dass folglich amitotisch entstandene Kerne sich vermehren können, ist bereits früher diskutirt worden (48 p. 754). Die Deutung schien zulässig, dass die kleinen Zellen nicht die Abkömmlinge, sondern so zu sagen die Geschwister der großen Zelle sind und dass sie durch successive mitotische Theilung die zahlreichen Samenbildungszellen erzeugen, während der Kern der großen Zelle, welche den Charakter einer Rand- oder Stützzelle hat, mehrfach sich amitotisch theilt.

Es ist immer misslich, die Befunde anderer Autoren in anderer Weise zu interpretiren, wenn man keine eigenen Präparate über die betreffenden Objekte zur Kontrolle hat und obendrein die beigefügten Abbildungen wie in der Verson'schen Arbeit an Klarheit sehr zu wünschen übrig lassen. Ich glaube nun, dass die Verson'schen Befunde außer der früher gegebenen Erklärung noch eine andere Deutung zulassen. Es ist nämlich wohl denkbar, dass die Zelle, welche die Amitose zeigt, eine in Rückbildung begriffene Sexualzelle ist. Auch bei anderen Evertebraten und Vertebraten sind in Sexualzellen Amitosen beobachtet worden, doch gehen solche Sexualzellen, wie bereits oben betont wurde, unzweifelhaft zu Grunde. Es ist nun keineswegs ausgeschlossen, dass auch bei den Lepidopteren in manchen Sexualzellen Amitosen auftreten, diese Zellen werden sich dann aber auch sicherlich nicht zu befruchtungsfähigen Samenzellen entwickeln.

Bereits früher hatte W. Voigt (45) im jungen Hoden von Branchiobdella die eigenthümliche Maulbeerform der Kerne beobachtet, doch glaubt genannter Autor nicht an einen Zerfall solcher Kerne in eine Anzahl von Theilstücke. Neben solchen Kernen mit Maulbeerform fanden sich nun bei etwas älteren Objekten häufige Mitosen vor. Aus Analogiegründen darf angenommen werden, dass nur aus den letzteren, sich mitotisch theilenden Zellen befruchtungsfähige Samenzellen hervorgehen und die Kerne mit Maulbeerform degeneriren.

In einem im Zoolog. Anzeiger 1892 erschienenen Aufsatz »Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren« vergleicht N. Cholodkovsky Vorkommnisse aus der Spermatogenese der Dipteren mit denen, welche Verson bei Lepidopteren beschrieb und bezweifelt die Angaben dieses Autors über Amitose im Hoden von Bombyx mori [1].

[1] »Die Spermatogenese von Laphria ist von einer sehr eigenthümlichen Art, die an den von Verson für Bombyx mori beschriebenen Vorgang lebhaft erinnert. Im blinden kolbenartig aufgetriebenen Ende der Testikelröhre liegt eine kolossale, mit bloßem Auge sichtbare Zelle, die Spermatogonie, von welcher der ganze Inhalt des Hodens herstammt. Bei Bombyx findet sich diese Spermatogonie im Larvensta-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In neuester Zeit tritt dann Pictet (31) wieder mit Nachdruck für Amitose in der Spermatogenese ein und versucht eine Erklärung für die Nothwendigkeit der Amitose zum Schluss der Samenbildung zu geben. »Comme nous l'avons vu, les spermatocytes se multiplient dans la règle par caryocinèse; mais on observe quelquefois à la fin de ce mode de division, une ou deux générations de cellules qui prennent naissance par simple étranglement du noyau (division directe ou acinétique); voici comment je m'explique ce phénomène. La division par caryocinèse est nécessaire pour diviser l'élément nucléinien des cellules sexuelles d'une façon rigoureusement exacte. Si l'on admet que la nucléine renferme le principe héréditaire de l'organisme paternel, il est important que ce principe soit divisé avec la plus grande régularité possible entre les différentes cellules filles, a fin que toutes renferment les mêmes facultés héréditaires. D'un autre côté, si, comme l'ont admis certains auteurs, il y aurait, dans le cours de la spermatogénèse une ou plusieurs divisions qui seraient homologues de l'élimination des globules polaires que l'on observe chez l'œuf, il est évident que cette expulsion des corpuscules polaires mâles doit se faire aussi par caryocinèse. Je n'entrerai pas ici dans la discussion de la probabilité de ce phénomène, n'ayant pas pu faire d'observations concluantes à ce sujet, et je me borne à citer l'hypothèse de quelques auteurs. Je ne m'occuperai pas non plus de la signification des globules polaires; c'est un sujet de controverse actuelle qui m'entrainerait trop loin; mon but est seulement d'arriver à cette conclusion, que la division caryocinétique des spermatocytes est destinée à fournir à chaque cellule séminale une substance nucléaire ayant exactement la constitution organique et chimique nécessaire à la fécondation. Or il peut

dium, bei Laphria bleibt sie aber im Stadium vom Imago thätig und existirt zu gleicher Zeit mit zahlreichen vollkommen entwickelten Samenbündeln, die den mittleren und hinteren Abschnitt der Hodenröhre strotzend erfüllen. Von dieser Zelle gehen strahlenartig Plasmaauswüchse aus (wie bei Bombyx mori), in welche zahlreiche Kerne eingebettet sind. In der centralen Plasmamasse der Spermatogonie habe ich niemals einen einzigen großen Kern gefunden (Verson), sondern immer mehrere große Kerne von unregelmäßiger und sehr verschiedener Gestalt, die sich mit Karmin entweder blass oder sehr intensiv färbten. Außerdem habe ich in der centralen Plasmamasse der Spermatogonie immer zahlreiche kleine Chromatinkörperchen gefunden, die zuweilen etwas gekrümmt erschienen und öfters zu kleinen Häufchen vereinigt waren. Nach diesen Bildern zu urtheilen wird die Kerntheilung in der Spermatogonie von Laphria nicht amitotisch sich vollziehen (wie es Verson für Bombyx mori beschreibt), sondern eine typische mitotische Theilung sein.« Wir sehen so, dass die Angaben Verson's nur mit größter Vorsicht aufgenommen werden dürfen, da gegen die Richtigkeit derselben große Bedenken erhoben werden müssen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

arriver que lorsque les noyaux ont acquis ces propriétés, ils soient encore trop volumineux pour former des spermatozoïdes. Ils sont alors obligés de se fractionner encore une ou plusieurs fois, dans le seul but d'acquérir les dimensions nécessaires, et ce fractionnement se fait alors par voie acinétique. La division des spermatocytes par simple étranglement est donc uniquement destinée à donner à chaque spermatide la quantité de substance nucléaire nécessaire à la formation d'un spermatozoïde, cette substance ayant déjà acquis les qualités requises, grâce aux divisions antérieures par voie caryocinétique.«

Die Befunde Pictet's und ihre Deutung widersprechen direkt den Angaben von Platner (32), Henking (20), O. Hertwig (22), sowie meinen eigenen, an einer großen Zahl von Vertebraten und Evertebraten gewonnenen, Resultaten. Wenn wirklich die von Pictet geäußerte Ansicht von einer Nothwendigkeit oder nur Möglichkeit der Amitose bei den beiden letzten Theilungen der Samenzellen eine Berechtigung hätte, würde den oben erwähnten Autoren und mir ein solches Vorkommnis sicherlich nicht entgangen sein. Wie ich bereits an einem anderen Orte gezeigt habe (34 c) sind die Befunde genannter Autoren mit meinen eigenen ganz gut zu vereinbaren, die Differenzen unserer Resultate beruhen lediglich auf einer verschiedenen Deutung der Befunde. Auf theoretische Bedenken, welche der Auffassung Pictet's entgegengehalten werden, will ich hier nicht näher eingehen, da ich bereits im Allgemeinen Theil meiner Arbeit die Unhaltbarkeit einer solchen Anschauungsweise genügend begründet zu haben glaube.

Außer Pictet hat in letzter Zeit auch Karl v. Bardeleben (2) (wie ich aus den Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1892 ersehe) wenigstens beim Menschen in der Spermatogenese die beiden letzten Theilungen als amitotische beschrieben. Auch will genannter Autor keinen wesentlichen Unterschied zwischen einer auf mitotischem und einer auf amitotischem Wege entstandenen Zelle anerkennen; er tritt so, ohne sich näher darüber auszusprechen, zu der neuen Auffassung der Amitose in schroffen Widerspruch. Da ich selbst die Spermatogenese vom Menschen nicht untersucht habe und der in Rede stehenden Abhandlung von v. Bardeleben keine Abbildungen beigefügt sind, kann ich mir natürlich kein entscheidendes Urtheil in dieser Frage anmaßen. Da ich aber die Spermatogenese einer großen Anzahl von Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern (Maulwurf, Eichhorn, Kaninchen, Meerschweinchen, Hund, weiße Maus u. a.) sorgfältig studirt und niemals bei den letzten Theilungen eine Spur von Amitose gefunden habe, muss ich die Befunde v. Bardeleben's ernstlich anzweifeln. Eine Aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nahmestellung des Menschen in dieser Frage ist gänzlich ausgeschlossen. In der auf den Vortrag von v. Bardeleben folgenden Diskussion betont übrigens Benda, dass er Gelegenheit gehabt habe, Hoden von Menschen, die durch Kastration entfernt wurden, zu untersuchen, und dass er dort Mitosen der Mutterzellen, durch die die Spermatocyten entstehen, aufgefunden habe, es sei nicht nöthig, hier Kernfragmentirungen anzunehmen (l. c. p. 208). Einstweilen müssen wir die in Aussicht gestellte ausführliche Arbeit von v. Bardeleben abwarten.

Über Amitose im Hoden und der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage von Salamandra maculosa und anderen Amphibien.

Bekanntlich bestehen die Hoden der Land- und Wassersalamander aus einer Reihe hinter einander liegender Lappen, die je nach den biologischen Verhältnissen der Thiere, z. B. Alter, Jahreszeit, Entwicklungsperiode der Samenzellen aber auch nach Individuen in Bezug auf Zahl, Größe und Färbung große Mannigfaltigkeiten aufweisen.

Die einzelnen Lappen einer jeden Hodenseite stehen durch schmale Stränge von Bindegewebe unter einander in Verbindung. An jedem dieser Lappen kann man einen vorderen oder oberen und einen hinteren oder unteren Abschnitt (Pol) unterscheiden, die je nach dem Entwicklungsstande der Samenzellen in ihren Größenverhältnissen variiren und schon mit bloßem Auge durch ihre verschiedene Färbung gegen einander abstechen.

Während nämlich der hintere (= caudale) Abschnitt eines jeden Lappens eine hellere weiße bis gelbliche Färbung trägt, ist der vordere Abschnitt durch einen dunklen und grauen Ton charakterisirt.

Da nun eine ausführlichere Beschreibung des Salamanderhodens bereits durch Leydig (26), Duvernoy (12), Spengel (41), Flemming (14), Hermann (21) und Andere gegeben wurde, will ich mich darauf beschränken, nur einige für den vorliegenden Zweck wichtigere Gesichtspunkte hervorzuheben.

Fertigt man durch die Hodenlappen von Salamandra und Triton Schnittserien an, so überzeugt man sich bald davon, dass der vordere und hintere Abschnitt jedes Lappens in histologischer Beziehung wesentlich von einander verschieden sind, wodurch die bereits äußerlich auffallende Verschiedenheit in der Färbung eine befriedigende Erklärung findet. Wie ich bereits im ersten Theile meiner Arbeit hervorhob, ist es für das Studium der Spermatogenese von Salamandra maculosa unbedingt nothwendig Thiere zu allen Jahreszeiten zu untersuchen, denn während für die eigentliche Samenbildung die Frühjahr- und Sommermonate (Mai bis Mitte August) von größter Bedeutung sind, so ist für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Frage der Amitose gerade umgekehrt der Herbst und Winter (September bis April) von Wichtigkeit, da in den kalten Monaten die später noch näher zu besprechenden polymorphen Kerne ihre größte Verbreitung finden.

In allen Jahreszeiten findet man aber am vorderen Abschnitte jedes Hodenlappens bei den Land- und Wassersalamandern eine Gruppe von großen Zellen mit großen blassen Kernen, die durch ihren Habitus sofort gegen das übrige Hodengewebe abstechen. Es sind dies die Regenerationszellen, von welchen, wie schon von früheren Autoren (Flemming, v. la Valette St. George, Hermann u. A.) richtig hervorgehoben wurde, nach der Samenentleerung und Zerfall der alten Follikel, neue Follikel und neue Samenzellen producirt werden. Diese Zellen sind als Primordialeier, Spermatogonien, Ovules mâles und indifferente Keimzellen bezeichnet worden. Zwischen den Regenerationszellen liegen andere kleinere Zellen mit verschieden gestalteten stark tingirbaren Kernen und undeutlichen Umrissen, es sind dies die Follikelzellen (meine Randzellen).

Ein durchaus anderes Bild zeigt der untere oder hintere Abschnitt (caudale Pol). Im Wesentlichen sehen wir dort Hodenkanälchen, welche aus Bindegewebe, aus Randzellen (Follikel- und Cystenzellen) und aus Samenzellen, welche je nach der Jahreszeit in verschiedenen Entwicklungsphasen sich befinden, bestehen.

Bei den Fröschen und Kröten liegen die Verhältnisse wesentlich anders, indem bei den Anuren keineswegs wie bei den Urodelen von einem bestimmten Regenerationsfelde aus die Bildung neuer Follikel und dann neuer Samenzellen erfolgt; es gehen vielmehr die Follikel nach der Samenentwicklung keineswegs sämmtlich zu Grunde, sondern in jedem Follikel persistiren Regenerationszellen, von denen aus neue Samenzellen entstehen, und falls einige Follikel zu Grunde gehen, zuerst neue Follikel gebildet werden. Mit vollem Recht betont daher Hermann (21), dass die in dem sogenannten Pseudovarium oder Bidder'schen Organ der Kröte vorkommenden großen Zellen mit den indifferenten Keimzellen (meinen Regenerationszellen) des Salamanders gar nicht verglichen werden dürfen, wie es durch Bellonci (3) geschah, da die Zellen dieses Organs wirkliche Eizellen sind und von diesen aus niemals die Regeneration nach der Samenentleerung ausgeht.

Beiläufig möchte ich erwähnen, dass ich häufig in solchen Eizellen aus dem Bidder'schen Organ von Bufo vulgaris zwei Keimbläschen (Kerne) gefunden habe, ferner sah ich mehrfach eingebuchtete Kerne, welche auf Amitose hindeuteten. Degenerirende Eizellen mit gelappten Kernen und solche mit eingewanderten Leukocyten kamen mir nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

selten zur Ansicht. Von besonderem Interesse aber ist der Umstand, dass das Chromatin auch in diesen Eizellen die eigenthümlichen überkreuzten, vielfach ausgezackten Schleifen zeigte, wie sie durch Rückert bei den Selachiern beschrieben wurden (37) und wie ich sie in Fig. 13 für die Ovarialeier von Salamandra maculosa abgebildet habe.

Kehren wir nach dieser kurzen Abschweifung wieder zum Salamanderhoden zurück.

Untersucht man die Hoden von Salamandra maculosa von Anfang September bis zum Frühjahr des nächsten Jahres, etwa bis zum Mai, so wird man im Wesentlichen die gleichen histologischen Bilder finden. Am vorderen Abschnitte (Pol) der Lappen fällt sofort das Regenerationsfeld auf und der gesammte übrige Hoden (hintere Abschnitt) besteht aus Follikeln mit reifen Spermatozoen. Es wird nun aber keineswegs im Frühjahr sämmtliches Sperma entleert, so dass man sich nicht zu wundern braucht, in manchen Hoden des Sommers in einzelnen Lappen noch reichliche Spermamengen anzutreffen.

Wie ich bereits im ersten Theile ausführte, beginnt meist im Juni von den Zellen des Regenerationsfeldes her in der unten beschriebenen Weise die Neubildung von Follikeln und Samenzellen, die beiden letzten Theilungen derselben, die ich als Reduktionstheilungen bezeichnete, finden gegen Ende Juli oder Anfang August statt. Kurze Zeit darauf, meist aber schon in der ersten Hälfte August, erfolgt dann die Umwandlung der unreifen Samenzellen oder Spermatiden zu Spermatozoen. Für unsere Zwecke kommen nur noch die Vorgänge am vorderen Pol in Betracht.

Die Entstehung von neuen Follikeln aus den Regenerationszellen ist zuerst von v. la Valette beschrieben und später von Nussbaum u. A. des Näheren untersucht worden[1]. Es war bereits v. la Valette auf-

[1] Die Regeneration des Salamanderhodens ist bekanntlich bereits von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben worden, z. B. von v. la Valette St. George, Flemming, Bellonci, Swaen und Masquelin, Hermann, so dass ich mich darauf beschränken darf, nur einige Gesichtspunkte hervorzuheben. Aus jeder Ursamenzelle entsteht durch mitotische Theilungen ein Zellkomplex, der von einer Hülle von Bindegewebe umgeben ist. Außer den Sexualzellen haben sich auch die Umhüllungszellen (Follikel- und Cystenzellen) vermehrt. Durch Verschmelzung mehrerer solcher Zellkomplexe entstehen die bereits von Bellonci als solide Hodenstränge bezeichneten Formationen. Durch Auftreten eines spaltförmigen Raumes innerhalb dieser Stränge beginnt dann der Anfang eines Hodenkanälchens. Die Weiterentwicklung dieser Kanälchen ist vor Allen von Swaen und Masquelin eingehend beschrieben. Hermann fasst diese Momente in Kürze wie folgt zusammen. »Lebhafte Kerntheilungen stellen sich nun ein; die einzelnen Spermatogonien wandeln sich dadurch in kleine, zweizellige, der bindegewebigen Kanälchenwand senkrecht aufsitzende Säulchen um, weitere Theilungen schließen sich an und bald ist aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gefallen, dass eine große Zahl der Regenerationszellen keinen runden bläschenförmigen Kern hat, vielmehr vielfach eigenthümlich eingebuchtete und zerklüftete Formen zeigte. Es wurden auch vielfach zwei und mehr Kerne in einer Zelle beobachtet, so dass der Gedanke einer Kerntheilung nahe lag. Es wurde nun durch v. la Valette und Nussbaum nachgewiesen, dass solche als trauben- oder maulbeerförmige Theilungen des Kerns bezeichnete Vorgänge in den funktionirenden Theilen des Geschlechtsapparates ungemein verbreitet vorkommen und ein regelmäßiges Vorkommnis nicht nur bei Amphibien darstellen, sondern auch gelegentlich beim Menschen und der Ratte (v. la Valette) gefunden wurden. Nussbaum (29) konstatirte, dass diese Maulbeerform der Kerne nicht allein in den allerfrühesten Entwicklungsstadien der Geschlechtsdrüsen beider Geschlechter, sondern auch bei der Neubildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte erwachsener Amphibien eine große Rolle spielt. Ähnliche Formen der Kerntheilung fand Nussbaum im Hoden der Reptilien und Cephalopoden, ferner im Eierstocksepithel des Hundes.

Die Deutung, welche v. la Valette St. George und Nussbaum diesen Vorgängen gegeben haben, wurde bald von Flemming und Krause bestritten. v. la Valette St. George ist der Ansicht, dass von den Kernfragmenten einer solchen polymorphen Spermatogonie sich einer vergrößere und zum eigentlichen Sexualkern würde, während die übrigen als Follikelkerne den Sexualkern umhüllten. Nussbaum vertritt die gleiche Auffassung. »Nur ein einziger Kern vergrößert sich und wird dadurch zu einer Vorstufe der männlichen oder weiblichen Zeugungskeime; die übrigen Kerne treten an die Peripherie und erzeugen auf diese Weise eine epitheliale Hülle der Keimzelle, welche beim Ei schon lange den Namen Follikelepithel führt, bei der Ursamenzelle, der Spermatogonie dagegen von v. la Valette St. George Follikelhaut genannt worden ist.« Während nun von v. la Valette St. George und

der einzelnen Spermatogonie ein stattlicher Haufen von Zellen gebildet, die ihren gemeinschaftlichen Ursprung noch deutlich dadurch zur Schau tragen, dass sie von einer aus Follikelzellen gebildeten, gemeinschaftlichen Hülle begrenzt werden. Wir sehen also, wie dies schon vor längerer Zeit von v. la Valette St. George nachgewiesen wurde, dass eine einzige Spermatogonie einen ganzen Zellhaufen, eine sog. Spermatocyste aus sich hervorgehen ließ und damit eine Wachsthumsenergie an den Tag gelegt hat, die die Existenz gelappter Kernformen, die wir ja an den indifferenten Keimzellen so häufig fanden, in oben erwähntem Sinne wohl berechtigt sein lassen dürfte. Dass die Entwicklung des Hodens aus der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage der Larve mit der Neubildung des Hodengewebes des ausgebildeten Thieres bis ins Einzelnste übereinstimmt, ist schon von früheren Autoren betont worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nussbaum die maulbeerförmige Kerntheilung an den Anfang der Spermatogenese gestellt wurde, erklärten Krause und Flemming diese Theilung als ein Absterbephänomen, welches am Ende der Samenkörperbildung auftrete.

Nussbaum lässt es übrigens vorläufig unentschieden bleiben, ob die Maulbeerform der Kerne eine besondere »direkte Kerntheilung« einleite oder nur in gewissen Fällen ein Anfangsstadium der »indirekten« Kerntheilung darstelle.

Dass v. la Valette St. George gegenwärtig noch die Entstehung der Follikelzellen in der gleichen Weise annimmt, geht aus verschiedenen Stellen einer Arbeit der letzten Zeit hervor. Vor Jahren habe ich mich dahin ausgesprochen, sagt v. la Valette St. George, dass Urei und Ursamenzelle als gleichwerthig zu betrachten seien, beide eingeschlossen in eine Zellhaut, die Follikelmembran. Dass diese Zellhaut von der Oogonie und Spermatogonie gebildet würde, erschien mir damals schon sehr wahrscheinlich. An einer anderen Stelle heißt es: Die Urei- (Oogonie) und Ursamenzelle (Spermatogonie) bleiben als solche ungetheilt. Das Urei liefert unter Umständen jedoch noch weitere Theilungsprodukte nach außen ab: a) die Follikelzellen, b) die Richtungskörperchen; eben so die Ursamenelle a) die Follikelzellen, b) die Cystenzellen; ferner auf p. 510: Wohl können, wie ich dies an verschiedenen Orten nachgewiesen habe, Follikelzellen aus einer Spermatogonie hervorgehen, niemals aber dürfte die letztere einer Follikelzelle ihren Ursprung verdanken, dasselbe trifft meiner Meinung nach auch für die Oogonie und ihre Follikelhüllen zu.

Ich muss hierauf erwiedern, dass, wie ich schon vorhin betonte, in der Ovogenese die Follikelzellen nicht aus dem Ei stammen, sondern aus dem Keimepithel. Eben so stammen die Umhüllungszellen (Follikelzellen) in der Spermatogenese nicht aus der Spermatogonie, vielmehr gleichfalls aus dem Keimepithel.

Bekanntlich haben nach v. la Valette St. George, Nussbaum, Krause und Flemming noch eine ganze Reihe von Autoren das Vorkommen der maulbeerförmigen Kerntheilung im Hoden und der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage vieler Amphibien und anderer Vertebraten beobachtet, aber verschiedentlich interpretirt. Ein näheres Eingehen auf alle diesbezüglichen Arbeiten würde zu weit führen, und es sollen nur solche Angaben hervorgehoben werden, welche direkt die Frage der Amitose behandeln. Es haben übrigens die meisten Autoren zwischen den gelappten und verzweigten Kernen einerseits und den einfach oder von zwei entgegengesetzten Seiten eingebuchteten (hantelförmigen) Kernen andererseits keinen Unter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schied gemacht und alle Formen der direkten Kerntheilung (Amitose) einfach unter dem gemeinsamen Namen der polymorphen Kerne (Bellonci) zusammengefasst. Besonders eingehend hat Bellonci die verschiedenen Formen der polymorphen Kerne der Sexualzellen der Amphibien studirt und die Ansicht ausgesprochen, dass die eigenthümlich zerklüfteten und gelappten Kernformen die Folge einer unvollständigen beziehungsweise nicht völlig abgeschlossenen Kerntheilung seien und Degenerationsformen darstellen. In dem gleichen Jahre erwähnt C. K. Hoffmann (24) bei seinen Untersuchungen über Embryonen von Triton cristatus, dass er in den geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlagen dieses Thieres zwei- und selbst dreikernige Ureizellen und deutliche Einschnürungsformen, ganz der sog. maulbeerförmigen Kerntheilung der Autoren entsprechend gefunden habe, wenn hier wirklich direkte Kerntheilung vorkäme, so sei sie jedenfalls auf die allerersten Stadien der Ureizellen beschränkt; ferner hält es C. K. Hoffmann für möglich (p. 580), dass neben der indirekten Kerntheilung auch direkte stattfinde.

Von den hierher gehörigen Arbeiten der neuesten Zeit müssen die von Hermann (21) und die von Meves (27) eingehend besprochen werden. Hermann hält die Auffassung der maulbeerförmigen Kerntheilung Nussbaum's eben so wie die Deutung der polymorphen Kerne seitens Bellonci's für unhaltbar. Überhaupt will Hermann einen amitotischen Kerntheilungsmodus nicht gelten lassen, wie aus folgender Stelle hervorgeht.

»So lange man mit den mitotischen Theilungsvorgängen und deren allgemeinen Vorkommen noch nicht bekannt war, war die Deutung gelappter Kerne eine einfache, man sah sie eben als sich theilende Kerne an. Allein heut zu Tage sind ja die Argumente für das Vorkommen einer solchen direkten Theilung immer spärlicher geworden, und wenn auch Einige, z. B. Nussbaum, gerade für die uns interessirenden Keimzellen der Amphibien, noch an diesem amitotischen Theilungsmodus festhalten, so darf wohl als sicher angenommen werden, dass künftige Untersuchungen die Grundlosigkeit dieser Annahme feststellen und den endgültigen Beweis liefern werden, dass die Kerntheilung nur nach einem einzigen Princip, dem der Karyokinese erfolgen dürfte. Dabei mag freilich nicht geleugnet werden, dass dieser Process nicht überall bis ins Detail vollkommen gleichartig abläuft, allein das Typische des karyokinetischen Vorganges dürfte sich wohl überall auffinden lassen, wo wir überhaupt sich theilenden Zellkernen begegnen.«

Ich kann Hermann darin zustimmen, dass es nur ein einziges Princip der normalen Kerntheilung giebt, nämlich die Mitose, und dass man erwarten muss, dass die Sexualzellen, welche sich weiter entwickeln,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich nach diesem Typus theilen. Jedoch kommen thatsächlich Bilder von Amitose bei Sexualzellen (wie bei Somazellen) vor, und es ist eben die Frage, wie man diese aufzufassen und zu erklären hat.

In Betreff der polymorphen Kerne sind Hermann und auch Meves der Ansicht, dass dieselben keine Degenerationsformen darstellen. Gegen die Auffassung Bellonci's führt Hermann Folgendes an: »Es steht fest, dass auch in der Genitalanlage der Salamanderlarve die gelappten Kerne ungemein häufig vorkommen; sollen nun alle diese Kerne, kaum gebildet, wieder einem Untergang entgegen gehen? das klingt doch wenig wahrscheinlich; und außerdem verlaufen die Degenerationsprocesse, die im Zellmaterial des Salamanderhodens häufig zur Beobachtung gelangen, unter wesentlich anderen Erscheinungen als einer Lappung der Kerne.« Die Lappung der Kerne sowohl bei Hungerkernen als auch bei all den anderen gelappten Kernformen fasst Hermann als den Ausdruck einer vermehrten Stoffwechselenergie auf. Auch für die polymorphen Kerne der indifferenten Keimzellen des Salamanderhodens lasse sich nachweisen, dass ihnen vermehrte Stoffwechselvorgänge und Hand in Hand damit eine erhöhte Wachsthumsenergie eigen ist[1].

[1] Hermann spricht sich über die Lappung der Kerne folgendermaßen aus: »Wenn wir das Auftreten der Lappung an den ‚Hungerkernen' in etwas weiterer Ausdehnung als den Ausdruck einer vermehrten Stoffwechselenergie auffassen, so dürfen wir uns damit eine gemeinschaftliche Basis geschaffen haben, von der aus wir nicht nur das Auftreten gelappter Kerne in Folge von Hunger, sondern auch all die gelappten Kernformen, die wir so häufig antreffen, vollständig beurtheilen können. Wir werden dann verstehen, warum der Kern die ungünstigen Bedingungen mangelnder Nahrung durch Vergrößerung seiner resorbirenden Oberfläche zu besiegen sucht, warum also die ‚Hungerkerne' gelappte Formen darbieten. Das Auftreten dieser in Eiern und Furchungszellen wird uns dann nicht mehr wunderbar erscheinen, denn, dass in diesen Zellen eine vermehrte Energie des Stoffwechsels stattfindet, dafür genügt wohl der Hinweis bei den ersteren auf die Dotterbildung, bei letzterer auf die rapiden Wachsthumserscheinungen. Vor Allem aber werden uns die gelappten, ja verästigten Kernformen in Drüsenzellen erklärbar, wie sie namentlich bei Evertebraten so zahlreich beobachtet wurden; hier wird ja an die Stoffwechselvorgänge der Zelle nicht nur die Anforderung gestellt, das betreffende Zellindividuum auf gehörigem Ernährungszustand zu halten und in Weiterem zur Vermehrung geeignet zu machen, sondern es tritt die erhöhte Aufgabe heran, die Bildung eines eventuell recht massigen Sekretes zu besorgen. Auch die eigenthümlichen Kernformen der Riesenzellen des Knochenmarkes dürften von unserem Standpunkte aus beurtheilt werden können, sehen wir doch, wie ich einer schon alten Mittheilung von v. Kölliker entnehme, welche Leistung gerade von diesen Zellen für die Bildung der Oberfläche des Skelettsystems verlangt wird. In letzter Instanz dürften vielleicht auch die eingebuchteten, gelappten Kernformen der Leukocyten hierin eine Erklärung finden. Dabei soll durchaus nicht geleugnet werden, dass in degenerirenden Zellen gelappte Kerne vorkommen, allein dieselben sind nicht ein Zeichen eines degenerativen Processes an und für sich, sondern nur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die maulbeerförmige Kerntheilung und die polymorphen Kerne habe ich mir folgendes Urtheil gebildet. Alle Zellen im Sexualapparat der Amphibien (und sämmtlicher anderen Metazoen), welche maulbeerförmige oder polymorphe Kerne haben, gehören nicht in den Entwicklungscyklus der Samen- und Eizellen; sie sind weder an den Anfang noch an das Ende der Spermatogenese oder Ovogenese zu stellen; sie gehen allmählich zu Grunde und können höchstens für die übrigen sich normal entwickelnden Sexualzellen als Nährmaterial Verwendung finden. Es leitet die Maulbeerform unter keinen Umständen eine Mitose ein, sie deutet vielmehr darauf hin, dass die Zelle fernerhin keine Mitose mehr eingehen kann.

Auf die Amitosen, welche im Hoden an den Randzellen (Follikel- und Cystenzellen), im Ovarium, im Follikelepithel gefunden werden, brauche ich hier nicht näher einzugehen, diese genannten Zellen haben nur eine vorübergehende Bedeutung und ihr Untergang wird Niemand wundern.

Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass ich bei Stützzellen z. B. in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage und auch im Follikelepithel der Ovarialeier von Salamandra hin und wieder Mitosen gefunden habe. Es stehen diese Befunde aber keineswegs im Widerspruch zu meinen früheren diesbezüglichen Angaben oder zu meiner Auffassung der biologischen Bedeutung der Amitose. Letztere tritt im Hoden und Ovarium hauptsächlich dann auf, wenn die Umhüllungszellen ihre Rolle ausgespielt haben.

Die hierher gehörigen Angaben von Meves beziehen sich in erster Linie auf das Verhalten der Attraktionssphäre bei der Amitose im Hoden von Salamandra, sowie über die Entstehung von Ringkernen. Über die biologische Bedeutung der Amitose und ihr Verhältnis zur Regeneration hat der genannte Autor noch keine definitive Ansicht aussprechen wollen.

Mit vollem Recht trennt Meves die polymorphen Kerne von den typischen Formen der Amitose ab. Als amitotische Kerntheilungen

der Ausdruck dessen, dass die Anstrengungen, die die Zelle zur Sicherung ihres Stoffwechselbedürfnisses gemacht, vergebliche waren und sie erst danach einer Degeneration anheimgefallen ist. Kehren wir nach diesem allgemeinen Exkurs wieder zu unserem Ausgangspunkte, den polymorphen Kernen der indifferenten Keimzellen des Salamanderhodens, zurück, so wird sich auch für sie sogleich nachweisen lassen, dass auch ihnen vermehrte Stoffwechselvorgänge und Hand in Hand damit eine erhöhte Wachsthumsenergie eigen ist.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beschreibt dieser Autor solche Theilungen, die unter dem Bilde einer einfachen Durchschnürung vor sich gehen und durch ein eigenthümliches Verhalten der völlig intakten Sphäre verlaufen. Ich werde das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen bei der Amitose nachher in einem besonderen Abschnitte diskutiren. Nach Meves »muss« man annehmen, dass von den polymorphen Kernen, die hauptsächlich im Herbste und im Winter zur Anschauung kommen, im Frühjahr eine Umwandlung der polymorphen Kerne in runde stattfindet. »In der That beginnen im Hoden aus dem Monate März die so merkwürdig gelappten Formen, wie man sie im Spätherbst und Winter antrifft, allmählich durch Ausgleichung ihrer Spalten und Buchten ein regelmäßigeres Aussehen zu gewinnen und zu einem abgerundeten Zustande des Kernes zurückzukehren.« Dass die polymorphen Kerne dem Untergang verfallen sollten, hält Meves für unwahrscheinlich, »weil man in einzelnen Winterhoden fast nur Spermatogonien mit solchen gelappten Kernen findet. Außerdem sieht man sich vergeblich nach Endstadien dieser polymorphen Degeneration um. Chromatolysen, unter deren Bildung die Degenerationsprocesse auch in diesen Zellen verlaufen, finden sich ziemlich selten und im Frühjahr nicht häufiger als zu anderen Jahreszeiten.«

Wollen nun Hermann und Meves in den polymorphen Kernen keine Degenerationsformen sehen, so muss ich auf Grund völlig überzeugender Präparate mit Krause, Flemming und Bellonci den degenerativen Charakter der polymorphen Kerne betonen. Dass sich die polymorphen Kerne des Herbstes und Winters im Frühjahr wieder abrunden, trifft auf jeden Fall für die größte Zahl der polymorphen Kerne nicht zu. Die Degenerationserscheinungen der polymorphen Kerne im Spätherbst und Winter sind so typische und der Kernhabitus dieser Zellen ist ein so verkommener, dass von einem Ausglätten der Einbuchtungen gar keine Rede sein kann. Dass im Frühjahr im Regenerationsfelde viel weniger polymorphe Kerne vorkommen als im Herbste und Winter, und dass alle Regenerationszellen einen gesunderen Habitus aufweisen als in den kalten Monaten, steht fest, desshalb ist man aber keineswegs zu der Annahme gezwungen (Meves), dass eine Abrundung der zerklüfteten Kerne im Frühjahr stattfindet. Die Kerndegenerationen vollziehen sich auch keineswegs gleichzeitig im Beginn des Frühjahres, vielmehr findet man sie reichlich während des Herbstes und im Winter; im Frühjahr finden sich nur desshalb weniger typische Degenerationsformen, weil bereits die große Menge der polymorphen Kerne vorher zu Grunde gegangen ist. Das gesammte Regenerationsfeld ist aber in Folge dessen auch wesentlich kleiner ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

worden als es im Herbste und Winter war. Im Oktoberhoden bildet das Regenerationsfeld einen gewaltigen Komplex von normalen und degenerirenden Sexualzellen, im März und April, also kurz vor der Samenentleerung und Neubildung von Samenzellen, ist aber das Regenerationsfeld auf einen ganz kleinen Streifen am oberen Abschnitte jedes Lappens reducirt. Die übrig gebliebenen Regenerationszellen, die, wie ich schon oben erwähnte, möglicherweise durch das zerfallende Kernmaterial der degenerirenden Zellen ernährt wurden, zeigen durchgängig runde und gesunde Kerne und diese treten nach der Samenentleerung in schnell auf einander folgende Mitosen ein. Ich möchte hiermit nun keineswegs in Abrede stellen, dass manche Kerne mit kleineren Unregelmäßigkeiten sich wieder abrunden können, haben wir doch genügende Beispiele für amöboide Kerne, die vor unseren Augen Gestaltveränderungen eingehen. Die polymorphe Gestalt der Kerne vieler Sexualzellen ist offenbar durch ungünstige biologische Verhältnisse und zumal Nahrungsmangel bedingt und ich möchte mit Hermann annehmen, dass der Kern offenbar durch Oberflächenvergrößerung seinen Bedürfnissen nach Nahrung abzuhelfen sucht; in den meisten Fällen aber fehlt es ihm nachher an Kraft, seine Fortsätze wieder einzuziehen und diese bröckeln dann leicht ab.

Die Bilder, welche ich im Hoden der Tritonen und Frösche im Regenerationsfelde im Herbste und Winter vorfand, und eben so die polymorphen Kerne, welche in der Genitalanlage vor der geschlechtlichen Differenzirung bei sämmtlichen Amphibien auftreten, sind denen des Salamanders so ähnlich, dass ich sie nicht näher zu besprechen brauche. Besonders interessante Bilder von polymorphen Kernen fand ich aber im Hoden der Kröte (Bufo vulgaris), indem dort die Zahl der Kernstücke, die aus einem polymorphen Kern entstanden sind, oft eine erstaunlich große Zahl beträgt (Fig. 8).

Ob man nun alle polymorphen Kerne unbedingt zur Amitose rechnen darf, bleibt einstweilen eine Streitfrage. Auf jeden Fall können bei vielen polymorphen Kernen in Sexualzellen die Einbuchtungen persistiren, ohne dass eine Kerndurchschnürung stattfindet und der Kern degenerirt; in anderen Fällen zerfällt der polymorphe Kern in eine ganze Zahl mehr oder weniger runder Kernfragmente (Fig. 1, Zelle 5).

Einstweilen dürfte es sich empfehlen, die polymorphen Kerne insgesammt der Amitose zuzurechnen, da eine ganze Kette von Übergangsformen zwischen polymorphen Kernen bis zur Hantelform der Amitose gefunden werden.

Ob nun auf die Hantelform der Amitose in den Regenerationszellen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Salamanders eine Zelltheilung folgt, wie es Meves annehmen möchte, scheint mir sehr fraglich zu sein; ich habe niemals bei Salamandra, Tritonen und Fröschen eine Andeutung hierfür gefunden, es treten aber die Hantelformen überhaupt so überaus selten auf, dass ihnen eine besondere Bedeutung bei der Regeneration unter keiner Bedingung zukommen kann.

Beiläufige Bemerkungen über Ring- und Lochkerne.

Bekanntlich sind von verschiedenen Autoren Ring- und Lochkerne in den verschiedenartigsten Geweben gefunden worden. Ich habe dieselben außer bei Sexualzellen von Amphibien (Fig. 4) auch in der Haut dieser Thiere wiedergefunden (Fig. 12 *b*, *e*, *h*).

In Übereinstimmung mit Arnold (1) sah ich sie im Knochenmark und der Milz verschiedener Warmblüter (weiße Maus, Kaninchen, Meerschweinchen und Hund). Wie Flemming fand ich sie hin und wieder in der Blase von Salamandra, häufiger in der Lunge bei Tritonen (zumal Triton palmatus) und der Salamanderlarve. Hatschek (19) erwähnt ringförmige Kerne im Epithel von Amphioxuslarven. Reinke (35) giebt an, dass er durchlochte Kerne in der Milz der weißen Maus gefunden habe und im Mesenterium willkürlich hervorrufen konnte.

Das Vorkommen von Ringkernen in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber, welches von Göppert (17) beschrieben wurde, kann ich bestätigen. Die Verbreitung der Ring- und Lochkerne ist somit eine große.

Was die Entstehung dieser Kerne angeht, so verweise ich auf die neueste Arbeit von Meves (27b). Wenn nun auch Ringkerne im Salamanderhoden im Anschluss an eine Mitose entstehen können, wie es Bellonci und Meves nachzuweisen versuchen, so steht es für mich fest, dass die Tochterkerne sich nur noch amitotisch theilen können, eben so wie die Tochterkerne, welche aus anderen anormalen Mitosen hervorgehen [1].

Wenn auch Ringkerne, wie Meves es beschrieb, aus einer Mitose hervorgehen können, so ist doch eine solche Mitose schon eine anormale, da sich die Spindelfigur zu spät zurückbildet und so die Ringform entstanden ist. Es ist folglich sehr unwahrscheinlich, dass die Ringkerne sich weiterhin mitotisch theilen können.

Über Amitose im Ovarium.

Da bereits in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage Amitosen gefunden werden, kann es uns nicht wundern, auch

[1] Es wird wohl Niemand annehmen, dass aus Zellen, in welchen statt Dyastern, Triaster oder Polyaster auftreten, Tochterzellen entstehen, deren Kerne wieder Mitosen eingehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

im jungen Ovarium Amitosen vorzufinden. Eben so wie beim Hoden muss aber auch im Ovarium scharf unterschieden werden zwischen den Amitosen bei Umhüllungszellen (Follikelepithel) und solchen bei Sexualzellen (Eizellen).

Auf die Angaben über Amitose im Follikelepithel der Ovarialeier brauche ich nicht näher einzugehen, da diese Zellen nur eine vorübergehende Bedeutung haben und nach der Eireife zu Grunde gehen. Wenn bei diesen Zellen die letzten Theilungen der Kerne auf amitotischem Wege erfolgen, so erscheint dies nach der neueren Auffassung der Amitose leicht begreiflich.

Den Angaben Carnoy's über Amitosen im Follikelepithel von Gryllotalpa kann man eine große Zahl ähnlicher Fälle bei anderen Insekten an die Seite stellen. Ich sah solche Amitosen eben so häufig im Follikelepithel bei Crustaceen (z. B. sehr oft bei Astacus) und auch bei Wirbelthieren (z. B. beim Salamander).

Die Angaben der Autoren, welche sich aber auf Amitosen der Eizellen beziehen, sind relativ spärlich und betreffen in erster Linie die Eizellen im jungen Ovarium.

Dass die beiden letzten Theilungen in der Ovogenese auf mitotischem Wege erfolgen sollten, wird wohl Niemand behaupten wollen, da die Ausstoßung der Richtungskörper bekanntlich nur auf mitotischem Wege von statten geht. Dieser Gesichtspunkt allein muss schon schwer gegen die Möglichkeit von Amitose bei den beiden letzten Theilungen in der Spermatogenese in die Wagschale fallen, zumal wir durch sorgfältige Untersuchungen der letzten Jahre eine überraschende Übereinstimmung der Vorgänge bei der Ovogenese und Spermatogenese kennen gelernt haben.

Von den Angaben über Amitose in den Eizellen von Evertebraten beanspruchen die Nährzellen von Würmern, Crustaceen und Insekten ein besonderes Interesse, sie sind zwar den Eizellen ursprünglich gleichwerthig, gelangen aber nicht zur Reife. Diese Nährzellen, welche meist schon durch ihren relativ großen Kern auffallen, liefern bekanntlich den sich wirklich entwickelnden Eizellen Nahrungsmaterial und, wenn bei diesen Amitose auftritt, wie es beispielsweise Korschelt für die Nährzellen in den Endkammern der Ovarien verschiedener Wanzen gesehen hat, so entspricht dieser Vorgang genau der Anschauungsweise, welche von mir und H. E. Ziegler über die biologische Bedeutung der Amitose vertreten wird.

Rechnet man die polymorphen Kerne (Maulbeerform der Kerne) zur Amitose, so wird man auch einige Beobachtungen von W. Voigt (45)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über Ovarialeier von Branchiobdella hier beiziehen können. In ähnlicher Weise wie im Hoden (cf. p. 154) fand Voigt auch im jungen Ovarium maulbeerförmige Kerne, bei denen es aber zu keiner eigentlichen Kerntheilung kommen soll.

»An ganz jungen Eierstöcken haben die Kerne alle das gleiche Aussehen, meist zeigen sie auffallend unregelmäßige Kontouren, Vorwölbungen, welche an die maulbeerförmige Kerntheilung erinnern, wie sie für die Spermatogonien von Wirbelthieren (v. la Valette St. George, Nussbaum) und Mollusken (Max v. Brunn) beschrieben worden ist. — Eine wirkliche Kerntheilung ist an diesen Schnitten nicht wahrzunehmen, im nächsten Stadium aber, bei nur wenig älteren Thieren, tritt dieselbe am distalen Ende des Eierstockes in lebhaftester Weise ein, und zwar findet nicht etwa ein direkter Zerfall des Kernes in einzelne Theilstücke statt, sondern es zeigen sich die deutlichsten Bilder der Fadenmetamorphose (Karyomitose, Flemming).« Ferner beobachtete W. Voigt, dass die nicht in mitotischer Theilung befindlichen Kerne im Eierstocke der heranwachsenden Branchiobdella nicht mehr maulbeerförmig, sondern kugelig sind und ein deutliches Kernkörperchen haben. »Die Mehrzahl der sich theilenden Kerne findet man auf den Schnitten im Stadium der Knäuelform etc.«

In einem besonderen Kapitel beschreibt dann W. Voigt abnorm gebildete und degenerirte Entwicklungsstadien der Geschlechtsprodukte. Zuerst werden degenerirte Geschlechtszellen am Eierstock und Hoden bei eben ausgeschlüpften Thieren besprochen, dann werden degenerirte Entwicklungsstadien von Spermatogonien und Spermatogemmen und schließlich degenerirte Zellen im Eierstocke, und zwar verfettete und vielkernige Zellen aufgeführt, die in allen Altersstadien der Branchiobdella zu treffen sind und mit der normalen Entwicklung der Eier nichts zu thun haben. Die Angaben von Voigt sind von besonderem Interesse, da wir bei einem Evertebraten Vorgänge antreffen, die genau mit solchen bei Vertebraten, z. B. beim Feuersalamander, übereinstimmen. Aus Analogiegründen darf man annehmen, dass auch bei Branchiobdella die Eizellen mit maulbeerförmigen Kernen zu Grunde gehen, und dass keineswegs eine nachträgliche Abrundung der Kerne stattfindet. Die Vermehrung der Eizellen erfolgt, wie es Voigt beobachtete, durch typische Mitosen. Ich habe selbst eine Reihe von Schnittserien von Branchiobdella angefertigt und kann die Richtigkeit der Befunde von Voigt bestätigen; ich habe aber auch Bilder vor Augen gehabt, in welchen solche polymorphe Kerne bereits in eine mehr oder weniger große Zahl eckiger blasser Kernfragmente zerfallen waren.

Es scheint, dass das Vorkommen der polymorphen Kerne im Hoden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Ovarium zumal junger Thiere bei Evertebraten und Vertebraten keine Seltenheit ist.

Wenden wir uns jetzt zu den Vertebraten, so finden wir eine größere Zahl von Beobachtungen über Rückbildungsvorgänge bei jüngeren und älteren Ovarien. Ich verweise hier in erster Linie auf die Arbeiten von Pflüger (30), v. Brunn (9), Ruge (36) u. A.

In neuerer Zeit sind noch eine ganze Reihe von Arbeiten über Rückbildungen am Ovarium bekannt geworden, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, da in denselben die Frage der Amitose nicht besprochen wird. Dass Rückbildungserscheinungen im Ovarium sowohl mit Amitose als auch ohne jegliche Spur derselben stattfinden, habe ich durch eigenes Studium der Ovarien von Säugethieren (Maus, Kuh), Vögeln (Krähe, Grünspecht, Ente), Reptilien (Anguis fragilis, Tropidonotus) und Amphibien (Rana, Triton, Salamandra) feststellen können.

Der Untersuchung der Ovarien von Salamandra maculosa habe ich besondere Aufmerksamkeit geschenkt und eine große Zahl von Eierstöcken von Thieren verschiedensten Alters auf Schnittserien studirt. Besonders wichtige Bilder von Amitose erhielt ich bei ganz jungen Weibchen. In Fig. 13 habe ich einen Längsschnitt durch das Ovarium eines solchen jungen Thieres abgebildet. Beinah in jedem Ovarium fand ich übrigens neben einander vollkommen normale Eizellen mit bläschenförmigem ruhenden Kern, verschiedene Phasen der Mitose der Ureier, polymorphe Kerne, hantelförmige Kerndurchschnürungen und knospenförmige Amitosen. Dieselben Bilder erhielt ich auch bei der Durchsicht meiner Schnittserien von den Ovarien von Tritonen, Fröschen und Kröten. In den älteren Ovarien der Amphibien ist das Vorkommen von Amitose viel seltener zu beobachten, doch sind Degenerationserscheinungen ohne Amitose recht häufig zu finden. Wesshalb so viele Sexualzellen im Hoden und Ovarium, ja auch schon in der Genitalanlage vor der geschlechtlichen Differenzirung zu Grunde gehen, ist schwer zu sagen, man wird in erster Linie an nicht genügende Ernährung denken müssen.

Auf die verschiedenen Arten der Kerndegenerationen in Sexualzellen kann ich hier nicht näher eingehen. Mit Recht haben Flemming und Hermann diesen Vorgängen besonderes Interesse geschenkt. Ich selbst habe bei meinen Untersuchungen über Sexualzellen eine so erstaunliche Fülle von Mannigfaltigkeiten im Processe der Kerndegeneration vor Augen gehabt, dass ich ein vergleichendes Studium dieser verschiedenen Degenerationsmodi für eine recht dankbare Aufgabe halten möchte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über das Verhalten der Attraktionssphären und ihrer Centrosomen bei den Amitosen der Sexualzellen von Salamandra mac. und anderen Amphibien.

Seit der wichtigen Entdeckung E. van Beneden's (4), dass die Attraktionssphäre und ihr Centralkörper (= Centrosoma) ein permanentes Organ der Zelle ist und eine allgemeine Verbreitung bei allen Zellarten hat (mindestens bei solchen, die sich mitotisch theilen), sind bekanntlich in einer Reihe von Fällen auch bei ruhenden Zellen mit bläschenförmigem Kerne ein oder zwei Centrosomen, die manchmal von einer deutlichen Strahlung umgeben waren, beschrieben worden.

Was lag nun näher, als auch bei Amitosen das Vorkommen und Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen eingehend zu studiren, durfte man doch erwarten, durch sorgfältige Beobachtungen wichtige Aufschlüsse über eine aktive Betheiligung dieser Gebilde bei der amitotischen Kerndurchschnürung zu erhalten.

Wenn nun aber einstweilen die auf diesem Gebiete erzielten Resultate immer noch recht dürftige sind, so liegt dies einerseits an der Kleinheit der in Rede stehenden Körper, andererseits an der Schwierigkeit geeignete Konservirungs- und Färbungsmittel ausfindig zu machen. Die zur Zeit üblichen Methoden sind bekanntlich für diesen speciellen Zweck nicht völlig ausreichend und es gelingt meist nur in besonders glücklichen Fällen die Attraktionssphären und Centrosomen bei ruhenden und sich amitotisch theilenden Kernen mit befriedigender Deutlichkeit zur Anschauung zu bekommen.

Die besten Präparate erhielt ich durch längere Behandlung mit der Flemming'schen Flüssigkeit oder der Hermann'schen Lösung, sowie durch die von mir angegebenen Mischungen von Pikrinessigosmiumsäure und zumal der von Pikrinessig-Platinchloridosmiumsäure. Die Färbung mit Safranin-Gentian-Orange nach Flemming glückte mir nur in seltenen Fällen, dagegen gaben mir Hämatoxylinfärbungen gute und klare Bilder (cf. I. Theil, p. 102).

Beiläufig möchte ich hier bemerken, dass bei den Amitosen der Sexualzellen, die als Attraktionssphären und Centrosomen interpretirten Körper durchgängig viel klarer zur Anschauung kommen als bei Somazellen und hier oft ohne Anwendung komplicirter Methoden erkannt werden können.

Wenn ich nun im Folgenden einige meiner über das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen bei der Amitose gemachten Beobachtungen bekannt gebe, so geschieht es nur desshalb, weil ich in meinen Abbildungen vielfach Körper eingezeichnet habe, die sehr wohl als Attraktionssphären, beziehungsweise Centrosomen, gedeutet werden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

können. Im Übrigen habe ich die Überzeugung gewonnen, dass wir erst ein viel größeres vergleichendes Material beibringen müssen, ehe wir in dieser interessanten Frage zu einem entscheidenden Urtheil berechtigt sind. Ein flüchtiger Blick auf meine Abbildungen genügt, um eine große Mannigfaltigkeit in der Gestalt, Lagerung, Zahl und Anordnung der Attraktionssphären und Centrosomen erkennen zu lassen, so dass von einem einheitlichen Verhalten dieser Gebilde auch bei dem gleichen Gewebe desselben Thieres gar nicht die Rede ist, geschweige denn an eine Gleichmäßigkeit des Verhaltens bei den Amitosen der Sexualzellen und der Somazellen gedacht werden kann.

Bevor ich nun zu meiner speciellen Beschreibung übergehe, will ich daran erinnern, dass auch bei den Mitosen das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen nicht immer genau das Gleiche ist. Beispielsweise sind die Angaben über den feineren Bau der Attraktionssphären und Centrosomen der Mitosen von Salamandra maculosa einigermaßen von denen bei Ascaris megalocephala verschieden, ja die diesbezüglichen Befunde von Boveri (7), van Beneden (4), Brauer (8) bei Mitosen der Sexualzellen von Ascaris megalocephala stimmen keineswegs genau mit einander überein[1]. Wir wissen ferner, dass Attraktionssphären und Centrosomen vom Beginn der Spindelfigur

[1] Die Centrosomen von van Beneden und Neyt (5) sollen aus einem Häufchen kleiner Körner bestehen und von einem hellen Hof umgeben sein, der als Markschicht (zone médullaire) bezeichnet wird (cf. Boveri [7]). Die Markschicht soll nach den belgischen Autoren von spärlichen radialen Fädchen durchzogen sein, die sich an das Centralkörperchen ansetzen. Letztere Angabe konnte Boveri auf Grund eigener Untersuchungen desselben Objekts nicht bestätigen (l. c. p. 760), indem die radialen Fädchen auf seinen Präparaten nicht sichtbar waren. Ob das Centrosoma der belgischen Forscher dem ganzen aufgequollenen Centrosoma Boveri's oder nur dem centralen Korn desselben entspricht, lässt Boveri unentschieden. Über Gestaltsveränderungen der Centrosomen während des Verlaufs der Mitose macht Boveri folgende Angaben. Die Centrosomen sind zur Zeit, wo nur eine Archoplasmakugel im Ei besteht, sehr klein, quellen aber, während das Archoplasma in zwei Kugeln sich spaltet, auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen während der Ausbildung der Spindel als relativ große blasse Kugel mit einem kleinen Korn im Centrum. Wenn der Process der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Größe ab. Das centrale Korn im Boveri'schen Centrosoma wurde auch von Brauer bei Ascaris megalocephala gefunden. Van Beneden (4) unterscheidet den kompakten centralen Bereich des Strahlensystems als sphère attractive von den peripheren Fibrillen, in gleicher Weise wird in einer späteren Arbeit von van Beneden und Neyt diese Trennung festgehalten, wozu nach Boveri kein Grund vorliegt, da beide Theile aus der ursprünglich kompakten gleichmäßig körnigen Archoplasmakugel hervorgegangen sind. Die peripheren feinen Fädchen repräsentiren nach Boveri nur die modificirte Rindenschicht dieser Kugel.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bis zur Rückkehr in das Ruhestadium der Tochterkerne aus dem Dispirem bedeutende Veränderungen in Größe und Gestalt erfahren können.

Dass übrigens die Centrosomen keineswegs immer rund sind, wurde bereits von Flemming hervorgehoben, bei Leukocyten fand genannter Autor häufig länglich geformte Centrosomen. In neuester Zeit hat Zimmermann (49) in Pigmentzellen von Fischflossen längliche und stabförmige Centrosomen gefunden; die Attraktionssphären zeigten dem entsprechend gleichfalls erhebliche Abweichungen vom gewohnten Schema.

Fragen wir jetzt, wie eigentlich der Bau einer typischen Attraktionssphäre nebst Centrosoma beschaffen ist, so ist zur Zeit eine definitive Antwort nicht gut zu geben, da bei so sorgfältig untersuchten Objekten wie Ascaris megalocephala und Salamandra maculosa gewisse Verschiedenheiten vorzukommen scheinen.

In Übereinstimmung mit Flemming und Hermann habe ich in den verschiedenen Geweben von Salamandra maculosa eben so wie bei allen anderen von mir untersuchten Vertebraten und Evertebraten stets nur einen relativ einfachen Bau der in Rede stehenden Gebilde gefunden. Das Centrosoma war von einem Strahlenkranz umgeben, der in vielen Fällen nicht bis an das Centrosoma heranreicht, vielmehr einen hellen Hof um letzteres frei lässt, welcher der Zone medullaire van Beneden's entsprechen dürfte; in manchen Fällen treten aber die Strahlen direkt an das Centrosoma an. Von einem centralen Korn im Centrosoma, wie es von Boveri bei Ascaris megalocephala gefunden wurde, eine Beobachtung, die durch die Bestätigung von Seiten Brauer's über jeden Zweifel erhaben ist, habe ich bei meinen Objekten bis jetzt nichts wahrnehmen können, ferner konnte ich niemals im Strahlensystem einen kompakteren centralen Bereich und einen peripher fibrillären, wie es van Beneden bei Ascaris megalocephala beschreibt, erkennen. Im Gegensatz zu meinen Befunden stehen die Angaben von Moore (28), der bei Sexualzellen von Salamanderlarven, die aus dem Mutterthier herausgeschnitten waren, in der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage Sphärenbilder gefunden hat, die den von van Beneden bei Ascaris megalocephala beschriebenen direkt zu vergleichen wären.

»By whatever means it has been brought into view, there is always presented in this particular phase of celle life one or two central bodies, immediately surrounded by the light zone, ‚medullary corpuscule' of van Beneden, across which can be traced a few broad radial bands, putting the central body (or bodies) in connection with a large and pale granulous sphere, the archoplasm, the radiation of whose granules is centred to the ‚medullary zone' as a whole, and not directly towards

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

the central body, as in the ‚spheres' of van Beneden. The further relation of these constituent parts and the general protoplasmic radiation of the cell are identical with that obtaining in the segmentation spheres of Ascaris. As I have already said, all these parts are never visible at once in any attraction-sphere of Flemming etc.«

In wie weit diese auf Salamandra maculosa bezüglichen abweichenden Angaben auf Konservirungs- und Färbungsverschiedenheiten zurückzuführen sind, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

Haben wir so eine große Mannigfaltigkeit in der Größe und Gestalt der Attraktionssphären und Centrosomen bei Mitosen kennen gelernt, darf es uns um so weniger wundern, bei der Amitose noch mehr Besonderheiten zu begegnen.

Bedenkt man, dass in allen Fällen der Amitose die Kerne einen mehr oder weniger auffallenden degenerativen Habitus verrathen, so ist es wohl begreiflich, dass auch die Attraktionssphären und Centrosomen regressive Veränderungen eingegangen sind. Ob aber die Ursache der Amitose durch Veränderungen des Kernes oder durch solche der Attraktionssphären und Centrosomen bedingt ist, kann erst entschieden werden, wenn festgestellt ist, welchen aktiven Antheil Attraktionssphären und Centrosomen bei Kerntheilungsvorgängen nehmen.

Von den Autoren, welche wichtigere Angaben über Attraktionssphären etc. bei den Amitosen der Sexualzellen der Amphibien gemacht haben, muss in erster Linie Meves (37) genannt werden, der, wie schon oben mehrfach erwähnt wurde, seine Studien an den Hodenzellen von Salamandra maculosa anstellte. Meine eigenen Beobachtungen an demselben und anderen Objekten stimmen mit den Resultaten von Meves nicht völlig überein. Die Zellen (Spermatogonien) mit polymorphen Kernen unterscheidet genannter Autor scharf von solchen mit hantelförmigen Kerndurchschnürungen.

In den ersteren konnte Meves niemals die hellen, scharf kontourirten Körper, die als Sphären zu deuten wären, auffinden, vielmehr sah er statt derselben dunkle, körnige Massen, welche den Kern wie eine Hohlkugel umschließen, jedoch so, dass an verschiedenen Stellen Zwischenräume bleiben. Meves ist nun zu der Annahme geneigt, dass ein Übergang der Körnerhaufen zu Sphären stattfinde. Wie wir bereits oben sahen, glaubt dieser Autor, dass im Frühjahr die polymorphen Kerne sich abrunden und dass gleichzeitig damit die Körnermassen, welche den Kern umgeben, sich mehr und mehr auf eine Stelle zusammenziehen, so dass sie ihn bald nur noch zu einem Theil schalenförmig umfassen. Durch ein weiteres Zusammendrängen auf einen dichteren Haufen entstände dann eine Sphäre. Es sollen die beiden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Processe Abrundung des Kernes und Rekonstitution der Sphäre häufig neben einander einhergehen. In manchen Zellen mit runden Kernen verbleibe aber die Körnermasse in aufgelöstem Zustande durch den ganzen Sommer hindurch, auch könne die Rückkehr des Kernes zum runden Zustand der Rekonstitution der Sphäre voraneilen.

Bereits auf p. 165 sprach ich mich gegen die Annahme von Meves aus, wonach die polymorphen Kerne des Herbstes und Winters sich im Frühjahr wieder abrunden. Ich halte es auch nicht für richtig, dass die von Meves besprochenen Körnerhaufen mit der Sphäre in einem genetischen Verhältnis stehen. In einer ganzen Reihe von Fällen habe ich in Zellen mit solchen Körnerhaufen die von Meves als Sphären bezeichneten Körper recht deutlich gesehen, und ich bin daher der Ansicht, dass die Körnerhaufen mit Attraktionssphären gar nichts zu thun haben (vgl. Fig. 3, 5, 6, 7). Welches aber die Bedeutung dieser Körnerhaufen ist und aus welcher Ursache sie entstehen, kann ich nicht sagen. Es ist wohl möglich, dass sie mit Degenerationsvorgängen im Inneren des Zellplasma in Beziehung zu setzen sind.

In den Zellen mit polymorphen Kernen aus der Genitalanlage geschlechtlich noch nicht differenzirter Salamanderlarven, sowohl solchen, die ins Wasser abgesetzt waren, als solchen, die ich aus dem Uterus herausschnitt, fand ich diese Körnerhaufen nur in relativ seltenen Fällen. Dieselben treten übrigens nicht bei allen Konservirungsmethoden gleich deutlich hervor; während sie bei sämmtlichen Osmiumgemischen besonders scharf zu erkennen sind, kann man sie bei Konservirung in Sublimatalkohol nur undeutlich wahrnehmen; man könnte an eine fettige Degeneration denken.

Dass übrigens die Attraktionssphäre zeitweise in Form von Körnerhaufen auftreten kann, will ich nicht bestreiten; bekanntlich ist ein solches Vorkommnis durch Boveri für Ascaris megalocephala und von Hermann für Proteus anguineus beschrieben worden. Ich habe selbst bei vielen Hodenzellen der verschiedensten Metazoen im Stadium der Ursamenzellen neben dem völlig ruhenden bläschenförmigen Kern im Zellplasma eine dunkel gefärbte körnige Plasmamasse gesehen, in welcher hin und wieder ein oder zwei Centrosomen lagen; diese Körnermasse entspricht offenbar dem Archiplasma oder Archoplasma der Autoren; das Archiplasma beim Salamander ist aber von den in Rede stehenden Körnerhaufen völlig unabhängig und beide kommen neben einander vor.

Die hantelförmigen Kerndurchschnürungen bei Sexualzellen des Salamanders beanspruchen ein besonderes Interesse, da Meves bei seinen Studien über die Kerntheilungen des Hodens bei solchen »Achter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder Hantelformen« ein eigenartiges Verhalten der Attraktionssphären konstatirte. Der eingeschnürte Kern war von einem blassen bandförmigen Ringe umgeben, den genannter Autor als Sphäre deutet. Zu Gunsten dieser Auffassung spreche der Umstand, dass man in solchen Zellen niemals einen anderen Körper findet, den man eventuell als Sphäre in Anspruch nehmen könnte.

Meine eigenen Beobachtungen an den gleichen Zellen des Regenerationsfeldes von Salamandra maculosa bestätigen den Befund von Meves, wie aus einem Vergleich meiner Fig. 10 mit den von Meves gegebenen Fig. 5, 6, 7 deutlich hervorgeht. Ich habe auch ganz ähnliche Bilder im Hoden von Tritonen aufgefunden. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, dass der bandförmige Ring, welcher nach Art eines Saturnringes den Kern umgiebt, auf Schnitten nur stückweise zur Anschauung kommen kann; in vielen Fällen findet man in den beiden Einbuchtungen nicht weit von dem eingeschnürten Kerne jeweils einen blassen, bald runden, bald ovalen Körper, welcher den Querschnitt des Ringes darstellt; in besonders glücklichen Fällen und dicken Schnitten kann man aber auch eine Ringhälfte intakt zu sehen bekommen (Fig. 10). Meves gelang es, auf zwei auf einander folgenden Schnitten festzustellen, dass in dem ersten von beiden ein helles Band über, in dem zweiten aber ein solches unter der Einschnürungsstelle des Kernes verläuft l. c. (Fig. 6 u. 7). Es soll nun, während die Einschnürungsstelle schmäler wird, der Sphärenring, welcher dem Hals der Einschnürung immer ziemlich dicht anliegt, dicker werden[1].

Meves ist auf Grund seiner Beobachtungen zu der Annahme geneigt, dass die ringförmige Sphäre einen mechanischen Einfluss auf die Kerntheilung ausübt, wofür auch das Vorhandensein eines Stranges von Sphärensubstanz in jeder Kernbucht bei dem in drei Theile sich zerlegenden Ringkerne spräche.

Eine definitive Entscheidung ist in dieser Frage einstweilen nicht zu geben, da wir über das Verhalten der Sphäre während des gesammten Verlaufes der Kerndurchschnürung nicht genügend unterrichtet sind, auch betont Meves selbst, dass er sich über das Verhalten der Sphäre in den Endstadien der Theilung keine völlige Klarheit verschaffen konnte.

Ich erinnere übrigens hier daran (cf. p. 166), dass die hantelförmigen Amitosen relativ selten zur Anschauung kommen und die

[1] Bei hantelförmigen Amitosen von Somazellen habe ich nie eine Andeutung eines Sphärenringes finden können, manches Mal sah ich in den Einbuchtungen je einen runden Körper (Sphäre?) im Zellplasma liegen, vgl. Tafel IX, Fig. 12*i*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sphärenringe nur bei glücklicher Schnittrichtung mit befriedigender Klarheit wahrgenommen werden können.

Beiläufig möchte ich hier noch auf einige Gestaltsveränderungen der Sphären hinweisen, auf welche Meves bei Untersuchungen über die Entstehung von Ringkernen ebenfalls im Hoden von Salamandra maculosa aufmerksam machte. Er fand die rekonstituirte Sphäre ei-, birn- oder kegelförmig. Die Birnenformen sollen den Übergang zu ungefähren Stecknadelformen bilden. Durch Anschwellung des stecknadelförmigen Fortsatzes resultirten Hantel-, bezw. Stangenkugeln, eben so kämen sehr kurze, plumpe und längere Stäbchenformen der Sphäre vor. Meves hält alle diese von der Kugelgestalt der Sphäre abweichenden Formen als nur für eine Zeit bestehende Vorstadien der Kugelform.

Wir haben im vorigen Abschnitte festgestellt, dass bei den Amitosen der Sexualzellen und auch bei denen der Somazellen von Amphibien eine große Mannigfaltigkeit der Gestalt, Größe, Zahl und Anordnung der Attraktionssphären und eben so der Centrosomen beobachtet wurde.

Ob aber für jede bestimmte Form oder Unterabtheilung der Amitose ein besonderes Verhalten der Attraktionssphäre charakteristisch ist, bleibt zunächst unentschieden; dass eine Theilung der Attraktionssphäre bei der Amitose stattfinden kann, ist nach meinen Präparaten (Fig. 9, 11, 12 *a*, *c*, *f*) sicher; ob sie aber immer stattfinden muss, ist unwahrscheinlich. Man findet zwar häufig bei Amitosen zwei Centrosomen von nur einem gemeinsamen Strahlenkranz umgeben, in solchen Fällen ist es aber keineswegs ausgeschlossen, dass bei einem weiteren Auseinanderrücken der Centrosomen auch noch eine Theilung der Attraktionssphäre stattfinden kann. Bereits früher habe ich diesbezügliche Abbildungen von Kernen von Randzellen (Follikelzellen) aus dem Hoden von Gryllotalpa gegeben; neben dem einen Kern, der im typischen Ruhestadium war, lagen zwei winzige Centrosomen ohne Spur einer Strahlung; neben dem anderen Kern lagen in einer Einbuchtung, die auf Amitose hindeutete, zwei Centrosomen, welche von einer gemeinsamen deutlichen Strahlung umgeben waren. Niemals habe ich bei dem gleichen Objekte in den Randzellen, die häufig Amitose erkennen ließen, zwei Attraktionssphären auffinden können (34 *c*). Bei den Amitosen von Sexualzellen des Salamanders und der Tritonen habe ich häufig nur eine aber recht große Sphäre mit Strahlung gesehen; nicht selten fand ich aber auch zwei kleinere Attraktionssphären, die gleichfalls eine deutliche Strahlung erkennen ließen (cf. Tafel VIII).

Bei polymorphen Kernen des Regenerationsfeldes von Salamandra maculosa konnte ich mehrfach eine größere Zahl kleiner Sphären zählen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die in den verschiedenen Einbuchtungen gelegen waren. Man wird daran denken können, dass die größere Zahl von Sphären aus einer großen Sphäre durch Theilung, beziehungsweise Zerfall derselben entstanden ist, ob aber aus einer solchen Anzahl von Sphären sich wieder eine große Sphäre rekonstituiren kann, erscheint mir wenig wahrscheinlich.

Die Frage, ob die Attraktionssphären und Centrosomen bei den Amitosen eine ganz bestimmte Lage in der Zelle einnehmen, ist noch nicht entschieden, ich glaube aber nicht daran. Bei eingebuchteten Kernen findet man diese Gebilde allerdings meistentheils in den Einbuchtungen gelegen, zumal bei einseitig eingebuchteten Kernen, eben so liegen bei Ring- und Lochkernen die Centrosomen und ihr Strahlenkranz recht häufig im Inneren des Ringes oder Loches; ich habe aber häufig genug Ausnahmen von diesem scheinbar regelmäßigen Verhalten feststellen können.

Wenn man die Amitose überhaupt für etwas Degeneratives hält, so erscheint es keineswegs auffallend, dass das Verhalten der Attraktionssphären und Centrosomen keine deutliche Gesetzmäßigkeit zeigt; während in der Mitose die größte Regelmäßigkeit herrscht, ist das, was man Amitose nennt, kein scharf bestimmter Vorgang, und demgemäß sind auch die Befunde so verschiedenartig.

In Betreff näherer Einzelheiten über die Gestalt und die Lageverhältnisse der Attraktionssphären bei Ringkernen des Salamanderhodens verweise ich auf eine jüngst erschienene Arbeit von Meves (27b), ich möchte hier nur daran erinnern, dass ich bereits betont habe, dass Ringkerne zwar sehr gut im Anschluss an eine nicht völlig normal verlaufende Mitose entstehen können, dass aber späterhin die so entstandenen Tochterkerne sich höchst wahrscheinlich nur noch amitotisch theilen werden.

Über das Verhalten der Centrosomen während der Ruhe der Kerne.

Während der größte Theil der Autoren die Auffassung vertritt, dass die Centrosomen nach Beendigung einer Mitose im Zellplasma verbleiben und somit keine eigentlichen Kernbestandtheile sind, hat bekanntlich O. Hertwig die Ansicht geäußert, »dass die Centralkörperchen für gewöhnlich Bestandtheile des ruhenden Kernes selbst sind, indem sie nach der Theilung in seinen Inhalt eintreten und bei der Vorbereitung zur Theilung in das Protoplasma wieder austreten. Das oder die Centralkörperchen verblieben nur in ganz bestimmten Fällen, während der Kernruhe im Zellplasma und stellten gewissermaßen einen Nebenkern neben dem Hauptkern dar«.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu Gunsten dieser Auffassung spricht eine interessante Beobachtung von Brauer (8), dem es beim Studium der Spermatogenese von Ascaris megalocephala gelang, nicht nur das Centrosoma im ruhenden Kern nachzuweisen, sondern auch die Theilung des Centrosomas im Kerne und den Austritt der beiden Tochtercentrosomen aus dem Kern in das Zellplasma festzustellen. Nach Brauer[1] hat »der bisher stark betonte Gegensatz zwischen Centrosom und Kern keine Berechtigung mehr«.

Wenn ich nun auch an der Richtigkeit der Brauer'schen Beobachtungen nicht zweifle, so möchte ich doch auf diesen einzelnen Befund hin die Streitfrage keineswegs als endgültig entschieden ansehen.

Dass in vielen Fällen die Centrosomen auch während der Ruhe der Kerne im Zellplasma verbleiben und nicht in den Kern eintreten, darf als sicher gelten, und ist ja auch von O. Hertwig für besondere Fälle zugegeben worden. Es liegt nicht in meiner Absicht alle derartigen von den Autoren in neuester Zeit beobachteten Beispiele hier anzuführen, ich möchte nur einige eigene Befunde in Kürze mittheilen, welche meine Bedenken rechtfertigen.

In Übereinstimmung mit Flemming sah ich häufig bei Leukocyten des Feuersalamanders und der Tritonen, eben so aber auch bei fixen Zellen der Epithelien und Endothelien derselben Thiere neben dem ruhenden bläschenförmigen Kern ein oder zwei unverkennbare Centrosomen.

Die Lage dieser Centrosomen ist eine wechselnde; ich fand sie beispielsweise bei länglichen Zellkernen aus der Haut von Salamandra- und Tritonlarven recht häufig an einer Spitze des Kernes, hin und wieder aber auch an einer Längsseite. In einigen Fällen konnte ich nur ein einziges meist größeres Centrosom auffinden, meistens aber erkannte ich deren zwei, die vermuthlich durch Theilung des einen größeren entstanden waren.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Somazellen konnte ich bei Sexualzellen konstatiren. Nicht selten fand ich bei Ursamenzellen und indifferenten Keimzellen von Amphibien (Salamandra, Triton, Rana) neben dem völlig ruhenden bläschenförmigen Kern einen größeren oder zwei kleinere kugelige Körper, die man als Sphären deuten kann. Ein dunkles Korn innerhalb dieser Kugeln, welches in einigen allerdings seltenen Fällen wahrgenommen werden konnte, dürfte ein Centrosoma darstellen. Bei meinen Objekten erfolgt also auf jeden Fall die Theilung der Sphäre und des Centrosomas nicht im Kern, wie es Brauer für

[1] Während des Druckes dieses Aufsatzes erschien eine Arbeit von Brauer »Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala«, in welcher die Herkunft des Centrosoma eingehender besprochen wird (Arch. f. mikr. Anat. Bd XLII).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ascaris megalocephala angiebt, sondern im Zellplasma außerhalb des Kernes.

Meine Beobachtungen an Sexualzellen bei Evertebraten haben genau das gleiche Resultat ergeben.

Auf Schnittserien durch den Hoden von Astacus sind mir vielfach Ursamenzellen und Samenmutterzellen zur Anschauung gekommen, in welchen neben dem völlig ruhenden runden und in jeder Beziehung normalen Kern eine oder zwei Kugeln, die manchmal eine Verbindung erkennen ließen, gelegen waren. Diese Kugeln wird man als Sphären oder Nebenkerne deuten dürfen. Von besonderem Interesse aber ist der Umstand, dass ich in vielen Fällen bei frischem zerzupften Material des Astacushodens dieselben Körper neben dem Kerne erkennen konnte, wenn das Licht abgeblendet wurde.

Bei einer flüchtigen Färbung von frischen Hodenstückchen mit Methylenblau tingirt sich das Zellplasma sehr schnell und intensiv, und dann fallen die nicht gefärbten in der Einzahl oder Zweizahl vorkommenden Körper sehr deutlich auf[1].

Ich glaube, dass nach den angeführten Beispielen ein Eintreten der Centrosomen nach der Mitose in den Kern und ein Austreten der innerhalb des Kernes getheilten Centrosomen in das Zellplasma bei Beginn einer neuen Mitose sicherlich nicht als allgemein gültige Regel angesehen werden darf, da ein solches Verhalten nicht einmal für alle Sexualzellen zutrifft.

Gesetzt aber den Fall, dass bei Sexualzellen, die sich bekanntlich häufig recht schnell hinter einander theilen, die Centrosomen nach der Mitose regelmäßig wieder in den Kern zurücktreten würden, so dürfte man ein solches Verhalten bei Somazellen, bei welchen auf jede Mitose ein längeres Ruhestadium des Kernes folgt, mit um so größerer Wahrscheinlichkeit erwarten.

Wie ich aber bereits oben betonte, trifft dies bei Leukocyten und fixen Gewebszellen des Salamanders und anderer Amphibien keineswegs zu, wenigstens nicht in allen Fällen. Bei Amitosen sind die in Rede stehenden Verhältnisse besonders schwer nachzuweisen, man kann auch ruhenden Kernen keineswegs stets mit Sicherheit ansehen, ob sie sich fernerhin mitotisch oder amitotisch theilen werden, nach meinen Präparaten aber ist es so gut wie ausgeschlossen, dass nach einer Amitose die Centrosomen in die Tochterkerne eintreten. Die Frage

[1] In letzter Zeit habe ich mich davon überzeugt, dass bei Astacus in den Hodenzellen außer unverkennbaren Sphären ein relativ großer Nebenkern zu erkennen ist, welcher auch bei sämmtlichen Phasen der Mitose aufgefunden werden kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von der Herkunft der Centrosomen und ihr Verhalten während des Ruhezustandes des Kernes bedarf nach der vorstehenden Auseinandersetzung noch eingehender vergleichender Studien[1].

Schlussbemerkungen.

Auf Grund zahlreicher empirischer Untersuchungen glaube ich zu folgenden Schlussfolgerungen berechtigt zu sein: Die bei Sexualzellen beobachteten Amitosen stehen mit meinen über Amitose bei Somazellen festgestellten empirischen und theoretischen Resultaten in keinem Widerspruch, vielmehr im besten Einklang.

Wenn im Hoden, dem Ovarium, oder der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage Amitose gesehen wird, so findet dieselbe entweder an den vergänglichen Umhüllungszellen (Follikelzellen, Cystenzellen, Follikelepithel) statt, oder an Sexualzellen, die sich nicht weiter entwickeln und degeneriren.

Die Angaben der Autoren, welche behaupten, dass sich in den Theilungscyklus der Ei- oder Samenzellen Amitosen einschieben, müssen mit der größten Vorsicht aufgenommen werden; da sie einer großen Zahl empirischer Befunde und eben so theoretischen Erwägungen direkt widersprechen. Solche Angaben bedürfen dringend einer Nachuntersuchung und ich zweifle nicht daran, dass sich in allen Fällen die Grundlosigkeit dieser Behauptungen wird klar stellen lassen.

Die Anschauungsweise der Autoren, welche zwischen Amitosen und Mitosen keinen principiellen Unterschied anerkennen wollen, hat nach dem gegenwärtigen Standpunkte unserer Kenntnisse über Kerntheilungsvorgänge überhaupt keine Berechtigung und muss als irrig fallen gelassen werden.

Zool. Institut der Univ. Freiburg i. B., 1. Oktober 1893.

Litteraturverzeichnis.

1. J. Arnold, a) Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarks. Virchow's Archiv. Bd. XCIII. 1883. — b) Weitere Mittheilungen über Kern- und Zelltheilungen in der Milz etc. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
2. K. v. Bardeleben, Über Spermatogenese bei Säugethieren, besonders beim Menschen. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Wien. 1892. p. 202—208.
3. G. Bellonci, Sui nuclei polimorfi degli cellule sessuali degli anfibi. Bologna 1886.

[1] Über das Verhalten der Nucleolen bei der Amitose werde ich an anderer Stelle berichten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.
5. E. van Beneden u. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique. Mém. Acad. Roy. Belg. 1887.
6. D. Biondi, Die Entw. der Spermatozoiden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
7. Th. Boveri, Zellstudien. 2. Heft. 1888.
8. Brauer, Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosomas. Biol. Centralbl. 1893.
9. A. v. Brunn, Zur Kenntnis der physiol. Rückbildung der Eierstockseier bei Säugethieren. Göttinger Nachrichten 1880. — Die Rückbildung nicht ausgestoßener Eierstockseier bei den Vögeln. Festschrift für Jacob Henle. Bonn 1882.
10. J. Carnoy, La cytodièrese chez les Arthropodes. 1885.
11. N. Cholodkovsky, Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz. 1892.
12. Duvernoy, Fragments sur les organes génito-urinaires. 1851.
13. V. v. Ebner, a) Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen. 1871. — b) Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXXI. 1888.
14. W. Flemming, a) Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XVI. 1878. — b) Fortsetzung von a. Ebenda. Bd. XVIII. 1880. — c) Fortsetzung. Ebenda. Bd. XX. 1881. — d) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882. — e) Zur Orientirung über die Bezeichnung der verschiedenen Formen von Zell- und Kerntheilung. Zool. Anz. Nr. 216. 1886. — f) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887. — g) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Ebenda. Bd. XXXVII. 1891. — h) Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. VI. Jahrg. Nr. 3. 1891. — i) Über Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891. — k) Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. Ebenda. Bd. XXXIV. 1889.
15. Joh. Frenzel, a) Die nucleoläre Kernhalbirung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. — b) Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zelltheilung. Ebenda. Bd. XLI. 1893.
16. G. Gilson, Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule. Tom I, II et IV.
17. E. Göppert, Kerntheilung durch indirekte Fragmentirung in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
18. Grünhagen, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1885. Vorl. Mittheil.
19. Hatschek, Verhandlungen der anat. Gesellschaft. Berlin 1889.
20. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Theil. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890. — II. Theil. Ebenda. Bd. LI. 1891. — III. Theil. Ebenda. Bd. LIV. 1892.
21. F. Hermann, a) Über regressive Metamorphose des Zellkerns. Anat. Anz. 1888. — b) Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889. — c) Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Ebenda. Bd. XXXVII. — d) Die postfötale Histiogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. Ebenda. Bd. XXXIV. 1889.
22. O. Hertwig, a) Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890. — b) Über pathologische Veränderungen des Kerntheilungsprocesses in Folge experimenteller Eingriffe. Internat. Beitr. zur wiss. Medicin. Virchow-Festschrift. Bd. I.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

23. R. Heymons, Die Entwicklung der weibl. Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

24. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

25. E. Korschelt, a) Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885. — b) Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

26. Fr. Leydig, Untersuchungen über Fische und Reptilien.

27. Fr. Meves, a) Über amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders etc. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891. — b) Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne etc. Inaug.-Dissert. Kiel 1893.

28. John E. S. Moore, On the relationship and rôle of the archoplasm during mitosis in larval salamander. Quart. Journal of microsc. science. Vol. XXXIV. 1893.

29. M. Nussbaum, a) Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVIII. — b) Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung etc. Ebenda. Bd. XXIII.

30. Pflüger, Über die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

31. C. Pictet, Recherches sur la Spermatogénèse chez quelques invertébrés de la Mediterranée. Dissert. Leipzig 1891.

32. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. III. 1886. — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.

33. C. Rabl, Über Zelltheilung. Morphol. Jahrbuch. Bd. X.

34. O. vom Rath, a) Über eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins. Zool. Anz. Nr. 334. 1890. — b) Über die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. Zool. Anz. 1891. — c) Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.

35. Fr. Reinke, Untersuchungen über das Verhältnis der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Inaug.-Diss. Kiel 1891.

36. G. Ruge, Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. XV. 1890.

37. J. Rückert, a) Über physiologische Polyspermie bei merobl. Wirbelthieren. Anat. Anz. Bd. VII. 1892. — b) Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Ebenda. 1892. — c) Über die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Ebenda. 1893.

38. A. Sabatier, a) Sur la spermatogénèse des crustacés décapodes. Compt. Rend. Tom. C. 1885. — b) De la Spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes. Travaux de l'Institut de Zoologie de Montpellier etc. 1893.

39. Sertoli, Gazetta medica Italiana Lombardi. 1875. 1878.

40. Schuberg, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Zool. Jahrbücher. Bd. VI.

41. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten des zool.-zoot. Instit. in Würzburg. III.

42. Swaen et Masquelin, Étude sur la spermatogénèse. Archives de Biologie. Bd. IV. 1883.

43. v. la Valette St. George, a) Über die Genese der Samenkörper. Archiv f. mikr. Anat. Bd. III. 1867. — b) Spermatologische Beiträge. 1.—5. Mittheilung. Ebenda. 1885—1887. — c) Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Ebenda. 1887. — d) Über innere Zwitterbildung beim Flusskrebs. Ebenda. Bd. XXXIX. 1892.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

44. E. Verson, a) La Spermatogenesi nel Bombyx mori. Padova 1889. — Zur Beurtheilung der amitot. Kerntheilung. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
45. W. Voigt, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arbeiten aus dem zoot. Institut in Würzburg. Bd. VIII. 1888.
46. G. v. Wiedersperg, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
47. H. E. Ziegler, a) Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887. — b) Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung im Thierreich. Biol. Centralbl. 1891.
48. H. E. Ziegler u. O. vom Rath, Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
49. K. W. Zimmermann, Studien über Pigmentzellen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII und IX.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Genitalanlage einer abgelegten Salamanderlarve kurz vor der geschlechtlichen Differenzirung. Vergrößerung circa 750.

Zelle *1*, *5*, *8* zeigen polymorphe Kerne; Zelle *5* lässt auf dem Schnitt *6* verschieden große unter einander nicht verbundene runde Kerne, die durch Amitose entstanden sind, erkennen. Zelle *7* stellt einen einseitig eingebuchteten Kern dar. In Zelle *6* liegt neben dem auf einer Seite eingebuchteten Kern in der Einbuchtung eine Sphäre mit zwei Centrosomen. In Zelle *2* sehen wir von oben auf den Dyaster einer Mitose. 12 Schleifen sind anstatt 24 zu zählen (cf. I. Theil). Zelle *3* und *9* befinden sich im Ruhezustand mit bläschenförmigem Kern, in welchem zwei Nucleolen zu erkennen sind. In Zelle *3* sehen wir eine Sphäre mit einem großen Centrosoma (?). Ob die beiden Kerne in Zelle *4* durch Mitose oder Amitose entstanden sind, bleibt dahingestellt, auf jeden Fall ist von einer Zelltheilung keine Andeutung vorhanden, so dass man eher an Amitose denken wird.

Fig. 2. Eine Sexualzelle aus der geschlechtlich noch nicht differenzirten Genitalanlage einer im Oktober aus dem Mutterthiere entnommenen Salamanderlarve. Vergrößerung etwa 2000. Neben dem polymorphen Kern liegt in der größten Einbuchtung eine strahlenförmige Sphäre mit zwei Centrosomen. Um den Nucleolus erkennt man einen hellen Hof. Die Sexualzelle ist von Randzellen mit eckigen Kernen umhüllt.

Fig. 3. Eine Sexualzelle aus dem Regenerationsfeld des Hodens von Salamandra maculosa aus dem August. Vergrößerung etwa 1500. Der runde Kern ist von einem mehrfach unterbrochenen Körnerhaufen umgeben, welcher an einer Stelle besondere Entwicklung zeigt. Dicht neben dem Kern und dem Körnerhaufen liegt eine Sphäre.

Fig. 4. Eine Zelle mit Ringkern aus dem Regenerationsfeld des Salamanderhodens. Oktober. Vergrößerung etwa 2000. Im Inneren des Ringes erkennt man eine Sphäre mit deutlicher Strahlung und großem Centrosoma (?). Der Ringkern ist von einem Körnerhaufen umgeben.

Fig. 5. Polymorpher Kern einer Sexualzelle aus dem Regenerationsfelde des Hodens von Triton palmatus. Vergrößerung etwa 2000. In einer Einbuchtung des Kerns liegt eine Sphäre ohne erkennbare Strahlung mit einem Centrosoma. Der Kern ist von einem Körnerhaufen umgeben.

Fig. 6. Polymorpher Kern einer Sexualzelle aus dem Regenerationsfeld eines

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hodens von Salamandra maculosa. Oktober. Vergrößerung etwa 2000. Eine Sphäre und der Körnerhaufen sind sichtbar.

Fig. 7. Ein einseitig eingebuchteter Kern einer Sexualzelle aus dem Regenerationsfeld von Salamandra maculosa. April. Vergrößerung etwa 2000. Eine Sphäre und der Körnerhaufen sind sichtbar.

Fig. 8. Ein polymorpher Kern mit vielen Nucleolen einer Sexualzelle aus dem Hoden von Alytes obstetricans mit strahlenförmiger Sphäre und großem Centrosoma. Vergrößerung etwa 2000.

Fig. 9. Ein hantelförmig eingeschnürter Kern einer Sexualzelle aus dem Hoden von Salamandra maculosa mit zwei Sphären, die eine schwache Strahlung zeigen. Vergrößerung etwa 2000. Wahrscheinlich liegt eine annähernd symmetrische Amitose vor. Die Lage der Attraktionssphären deutet nicht auf Mitose hin. Märzhoden.

Fig. 10. Eine Sexualzelle aus dem Hoden von Salamandra maculosa mit zwei Kernen und ringförmiger Sphäre (?), von welcher nur ein Theil auf dem betreffenden Schnitte zu erkennen ist. Vergrößerung 1500.

Fig. 11. Ein polymorpher Kern einer Sexualzelle aus dem Hoden von Triton palmatus mit zwei dicht neben einander liegenden Sphären mit schwacher Strahlung. Vergrößerung etwa 2000.

Fig. 12. Zellen aus einem abgezogenen Hautfetzen einer Larve von Triton cristatus. Vergrößerung etwa 2000. *a*, ein polymorpher Kern mit zwei strahlenförmigen Sphären, die sich auf zwei einander gegenüber liegenden Seiten befinden; *b*, ein Lochkern mit einer centralen Sphäre; *c*, ein polymorpher Kern mit zwei Sphären auf derselben Kernseite; *d*, ein polymorpher Kern mit einer großen Sphäre und großem Centrosoma; *e*, ein Kern mit zwei Löchern; *f*, ein einseitig eingebuchteter Kern mit zwei Sphären, die in keiner Einbuchtung liegen; *g*, ein polymorpher Kern mit einer Sphäre; *h*, zwei Lochkerne; *i*, ein hantelförmig eingeschnürter Kern mit je einer Sphäre in jeder Einbuchtung ohne erkennbare Ringform der Sphäre.

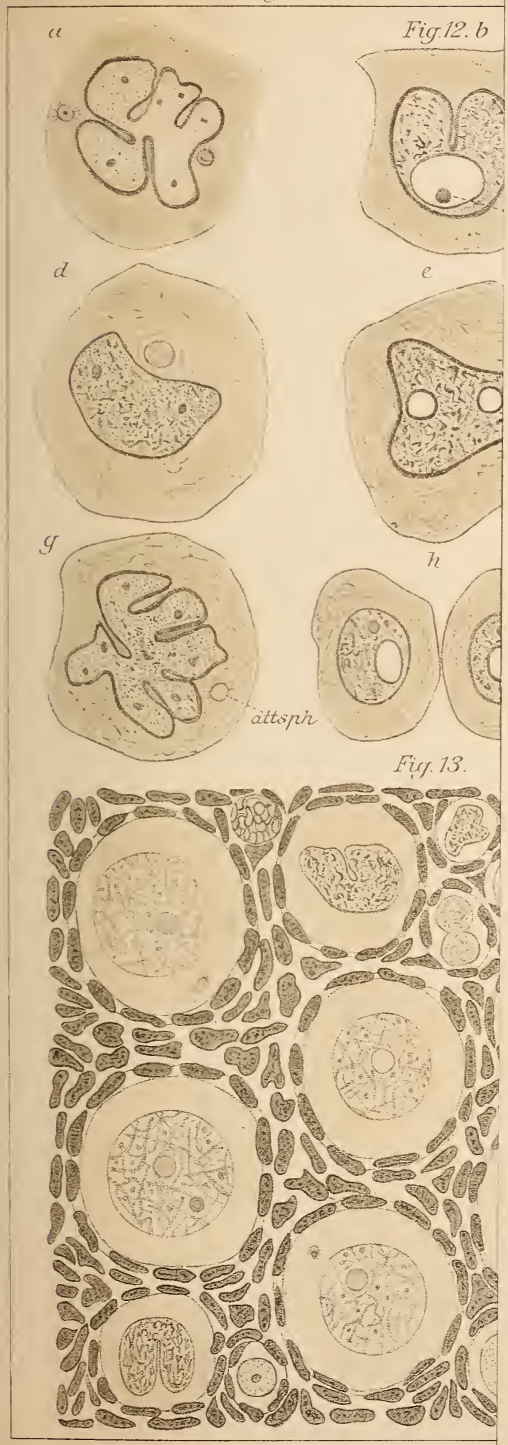
Fig. 15. Ein kombinirter Längsschnitt durch ein Ovarium eines jungen Weibchens von Salamandra maculosa. Vergrößerung etwa 500. Die Eier werden von Follikelzellen mit undeutlichen Membranen und eckigen Kernen umgeben. Außer normalen Keimbläschen mit charakteristischer Chromatinanordnung kommen viele polymorphe, seltener einseitig eingebuchtete, recht selten hantelförmige Kerne vor. In manchen Fällen liegen neben dem Keimbläschen ein oder mehrere Körper mit schwacher Strahlung, die wohl als Dotterkerne zu bezeichnen sind. Meist zwei Nucleolen sichtbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilh. Engelmann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

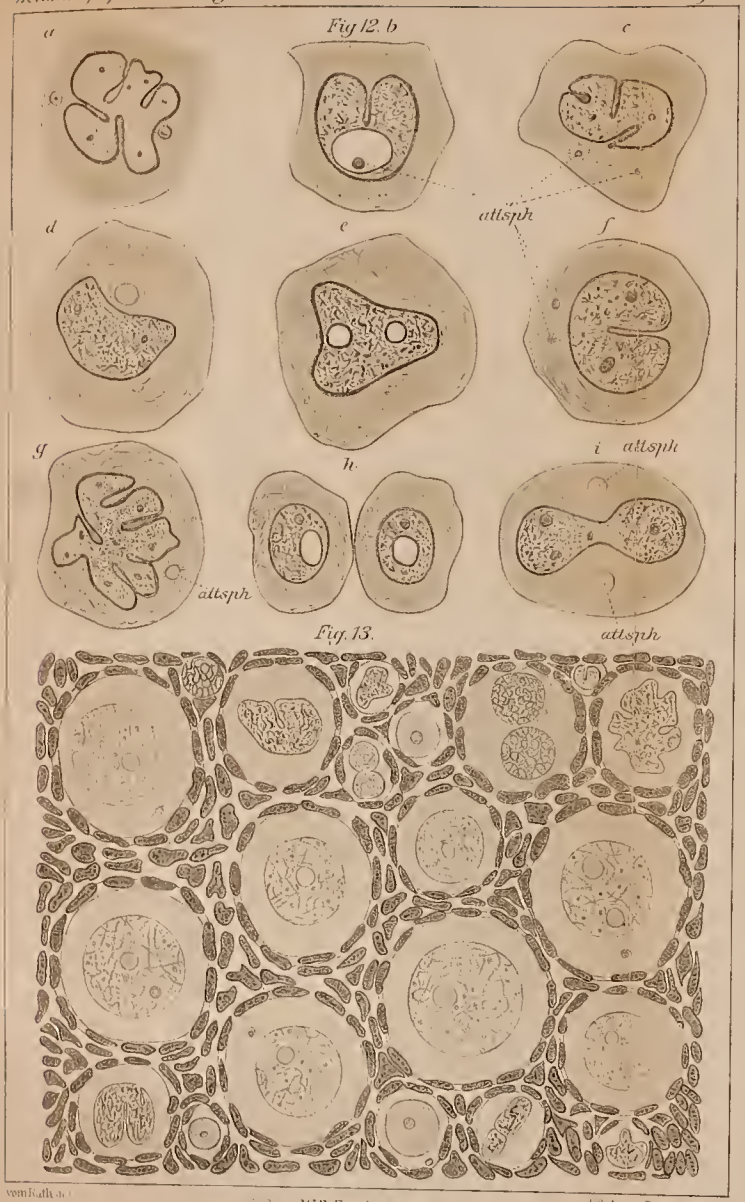


vom Rath del.

Verlag v. Wilh. Engelman

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



vom Rath ...

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1893-1894

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Rath Otto von

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. 141-185