

2. Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen.

Von Fritz Gutheil.

(Aus dem Zool. Institut Marburg).

(Mit 16 Figuren.)

eingeg. 7. Januar 1911.

Im nachfolgenden soll eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt werden, die ich über den Wimperapparat und die Vorgänge bei der Mitose von Flimmerzellen an Präparaten des Darmkanals von *Anodonta spec. celensis* bei Gelegenheit anderer Untersuchungen machen konnte. Auf die Fülle der bisher erschienenen Arbeiten über die Morphologie und Physiologie der Wimperzellen einzugehen, ist hier nicht beabsichtigt, sondern bezüglich der feineren Struktur des Wimperapparates soll nur auf die kürzlich erschienene Arbeit von Kolačev: »Über den Bau des Flimmerapparates«, bezüglich der Vorgänge bei der Mitose auf die bekannte Arbeit von H. Wallengren: »Zur Kenntnis der Flimmerzellen« (1905) und auf die von H. Ehrhard: »Studien über Flimmerzellen« Rücksicht genommen werden. Als Orientierung für die zur Behandlung stehenden Fragen verweise ich auf die soeben erschienene Zusammenfassung bei Heidenhain, Martin: Plasma und Zelle. II. Lieferung: »Die contractile Substanz, die nervöse Substanz, die Fadengerüstlehre und ihre Objekte« Jena 1911, sowie auf die I. Lieferung Jena 1907.

I. Der feinere Bau des Wimperapparates.

Im Gegensatz zu allen bisher erschienenen Arbeiten, welche die intracellulären Fortsätze der Wimpern in den sog. Typhlosoliszellen des Darmes von *Anodonta*, die sog. Faserwurzeln, als gerade, stracke Fäden beschreiben, hat Kolačev gezeigt, wie diese, einer Wabenstruktur des Protoplasmas folgend, bei stärkeren Vergrößerungen und geeigneten Differenzierungen durchaus nicht mehr den Eindruck von geraden Fasern hervorrufen. Vielmehr ergibt sich folgendes Bild (vgl. die Abbildungen bei Kolačev und Fig. 1 u. 2): Im distalen Teile der Wimperzellen zeigt das Protoplasma eine deutliche Wabenstruktur, die nicht nur in den von Faserwurzeln freien Teilen des oberen Zellabschnittes, sondern auch in dem Bündel der Faserwurzeln selbst gut zu verfolgen ist. Unterhalb der Region der Faserwurzeln verliert diese Struktur an Deutlichkeit und nimmt nach dem basalen Ende zu ein ganz grobes Aussehen an. Die Faserwurzeln nun folgen dieser Wabenstruktur und zeigen vor allem, das ist das Bemerkenswerte, in wechselnden Abständen sehr deutliche und mitunter sehr umfangreiche, körnige Anschwellungen. Mit den Granulationen zufälligen Charakters, wie

sie bei Heidenhain-Färbung mitunter auftreten, können diese Körnchen nicht verwechselt werden, da sie immer ganz streng in der Linie der Faserwurzeln liegen. Zudem konnte ich ihr Vorhandensein bei einer besonderen Safraninfärbung, wenn auch weniger deutlich, konstatieren. Ferner sind die einzelnen Faserwurzeln nicht isoliert, sondern sie erscheinen, wie es eben der Wabenstruktur entspricht, durch schmale

Fig. 1.

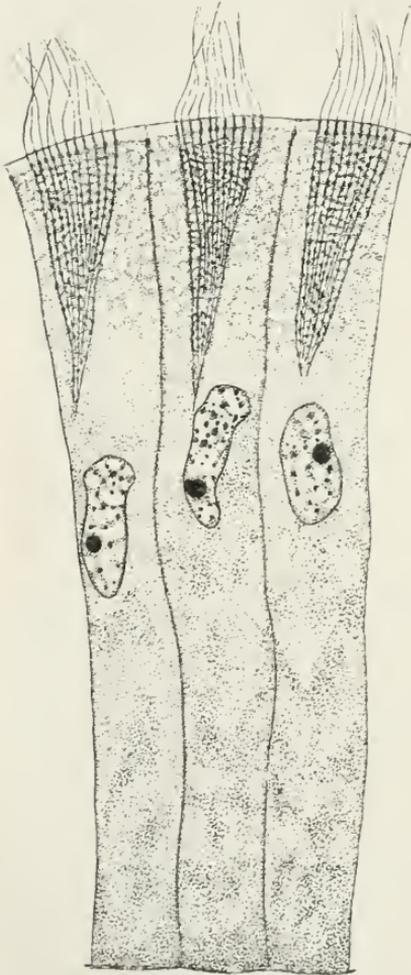


Fig. 2.

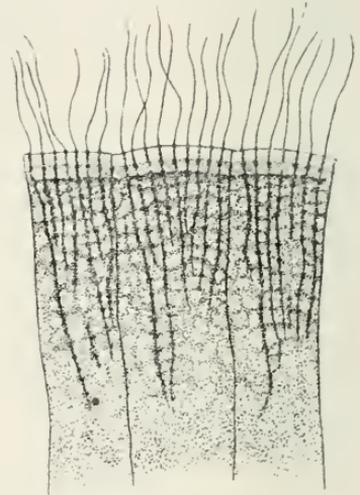
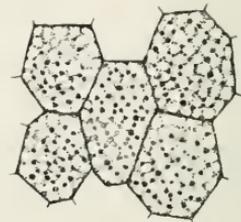


Fig. 3.



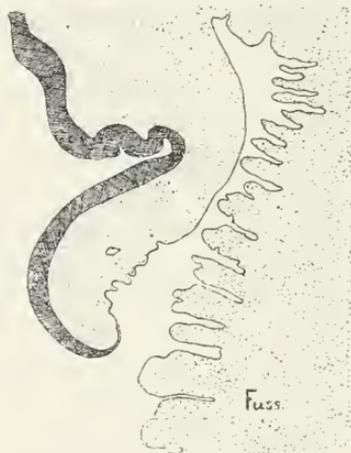
Brücken dichten Protoplasmas miteinander verbunden, und eben in den Kreuzungspunkten der Protoplasmabrücken mit den Faserwurzeln finden sich die körnchenartigen Anschwellungen. An meinen ebenfalls mit Flemmingschem Gemisch konservierten und teils nach Heidenhain, teils mit Safranin gefärbten Schnitten konnte ich diese Beobachtungen Kolačevs durchaus bestätigen. Besonders instruktiv sind,

wie auch schon Kolačev hervorhebt, für diese Verhältnisse dünne Querschnitte durch den oberen Teil einer Wimperzelle (s. Fig. 3). Hat man nur den obersten Teil, d. h. die Cuticula mit den darunterliegenden Basalkörperchen abgeschnitten, so sieht man naturgemäß auf hellem homogenen Grunde tiefschwarze Körnchen von gleicher Größe. Bei tiefer liegenden Schnitten sieht man den polygonalen Zellquerschnitt indessen von einem ziemlich regelmäßigen Protoplasmanetz erfüllt. In seine Verzweigungspunkte liegen kleinere oder größere Körnchen eingebettet, die den Querschnitten durch die Faserwurzeln und ihre verschieden dicken Anschwellungen entsprechen (Fig. 3). Bei der Kleinheit des Objekts konnte ich nicht entscheiden, ob diese Körnchen im Querschnittsbild eine besondere Struktur aufwiesen, d. h. ob die Anschwellungen als Substanzauflagerungen anzusehen sind, oder ob Faserwurzeln mit Anschwellungen eine substantielle Einheit bilden. Ersteres halte ich für wahrscheinlicher. In weiter nach unten geführten Querschnitten rücken die verschieden großen Punkte immer mehr nach der Mitte zu, was eben der Konvergenz der Faserwurzeln entspricht. Im unteren Teil der Zelle schließlich nimmt das Protoplasma auf Querschnitten ein ganz grobes Aussehen an. In dieser eigenartigen Struktur erblickt Kolačev eine erhöhte Stützvorrichtung für die Wimperbewegung, und in der Tat macht das Bild (vgl. Fig. 1 u. 2)

lebhaft den Eindruck, wie die Faserwurzeln eben durch jene körnchenartigen Anschwellungen einzeln als durch die Netzverbindungen auch untereinander in dem Protoplasma der Zelle fest verankert sind.

Ein eigenartiges Bild, das, wie mir scheinen will, noch deutlicher die Stützfunktion der Faserwurzeln demonstriert und auch auf die Basalkörperchen ein eigenartiges Licht wirft, zeigt Fig. 2. Es handelt sich um Zellen aus dem Anfang des Oesophagus an der Stelle, wo dieser in die Velarlappen übergeht. Beigegebenes Schema (Fig. 4) zeigt einen Längsschnitt durch das Oesophagusepithel an der Fußseite. Bei Verschiebung des betr. Präparates trat ziemlich unvermittelt am oberen Rande deutlich ein doppelter Saum von heller Färbung hervor, der mir schon bei schwachen Vergrößerungen als etwas außergewöhnliches in die Augen fiel. Erst unterhalb dieses doppelten Saumes setzte der mit Heidenhain stark dunkel gefärbte Faserwurzelabschnitt an.

Fig. 4



Die beiden Zonen waren an Helligkeit nur wenig voneinander verschieden, so wie ich es in dem Bilde (Fig. 2) anzudeuten versucht habe. Die obere Reihe der körnchenartigen Verdickungen in den Wimperwurzeln waren in einer Linie angeordnet und stark tingiert. Da außerdem die sog. Bulbi an den Austrittsstellen der Wimpern aus der Cuticula hier außergewöhnlich auffällig waren, wie sonst nirgends, so machte das Bild durchaus den Eindruck von 3 Reihen Basalkörperchen. Welche nun von diesen Reihen ich als die eigentlichen Basalkörper ansprechen sollte, war mir durchaus zweifelhaft, da die untere Gruppe bedeutend stärker tingiert war als die mittlere, die man wohl zunächst als Basalkörperreihe deuten möchte. Da nun diese Zellen am Eingang des Oesophagus liegen, also in erhöhtem Maße bei der Nahrungsaufnahme in Anspruch genommen werden, so stehe ich keinen Augenblick an, das Bild (Fig. 2) als eine besonders kräftige Stützvorrichtung für die Wimperbewegung aufzufassen. Als eine andre mögliche Erklärung, für die mir allerdings jeder weitere Anhaltspunkt fehlt, möchte ich aussprechen, daß das Bild vielleicht eher auf eine Regeneration des Wimperapparates aus dem Innern der Zelle deuten könnte, als auf einen teilweisen Ersatz für die ohnehin bei Flimmerzellen seltene Mitose, indem die obere helle Zone auf irgend eine Weise degenerieren und die darunter liegende die Funktion der Cuticula übernehmen würde, wodurch das normale Bild wieder zustande käme. Die Bulbi wären dann als Reste ehemals unter einer Cuticula gelegener Basalkörperchen aufzufassen, was hier in dem vorliegenden Bilde mit ihrer starken Färbung einerseits und ihrem etwas zerrissenen Aussehen andererseits ganz in Einklang stehen würde.

Was die lang umstrittene Frage nach der Bedeutung der Konvergenz der Faserwurzeln und des sog. Apáthyschen Achsenfadens betrifft, so möchte ich auch darin nichts weiter erblicken als eine besondere Stützvorrichtung. Je enger die einzelnen Faserwurzeln durch die Protoplasmabrücken miteinander verbunden sind, um so weniger Verschiebung — das lehrt eine einfache physikalische Überlegung — können sie gegeneinander in der Längsrichtung erfahren, um so weniger wird die Cuticula auf Verschiebung ihrer einzelnen Teile hin gegeneinander bei der Wimperbewegung beansprucht. So wirkt das ganze Trägheitsmoment des Wimperwurzelskegels, der seinerseits in dem protoplasmatischen Netzwerke (s. Fig. 1) und damit auch an den Zellwänden fest verankert ist, stützend auf die Wimperbewegung. Ohne die Annahme einer festeren Verbindung unter den Wimperwurzeln, wie ich sie mit Kolačev in den Protoplasmabrücken erblicke, wäre diese Erklärung allerdings ein Unding. Was nun den Apáthyschen Achsenfaden betrifft, so konnte ich ein solches Gebilde mit zufriedenstellender Deutlich-

keit nur in ganz wenigen Fällen in meinen Präparaten, die sich auf den ganzen Darmkanal von *Anodonta* vom Oesophagus bis zum After erstrecken, beobachten. Wo er wirklich auftritt, halte ich ihn für nichts anderes als für ein oder mehrere dicht zusammenliegende Faserwurzeln, die sich noch etwas weiter ins Innere der Zelle hinein erstrecken. Eine Vereinigung aller Wimperwurzeln zu einem einzigen Faden habe ich trotz angestrengten Suchens und sehr guter Differenzierung der Präparate nirgends feststellen können.

Um weitere Anhaltspunkte für die Auffassung der Konvergenz der Faserwurzeln zu erhalten, habe ich aus meinen Präparaten zusammengestellt, an welchen Stellen des Darmes sich die Konvergenz deutlich ausgeprägt findet. Ich komme da zu folgendem Ergebnis:

Im Oesophagus und Magen: Konvergenz der Faserwurzeln nirgends deutlich, dafür aber alle möglichen Übergänge.

Im Mitteldarm: a. Kristallstieldarm: Konvergenz nur auf den beiden Typhlosolen scharf ausgeprägt.

b. Typhlosolifreies Darmstück: Konvergenz durchgehend im ganzen Epithel, mit Ausnahme der grade secernierenden Zellen.

Im Enddarm: Konvergenz der Faserwurzeln nur auf der Typhlosolis.

Zu dieser Zusammenstellung füge ich den bemerkenswerten Umstand hinzu, daß secernierende Zellen nach meinen Beobachtungen auf der konkaven Seite bei weitem häufiger angetroffen werden als auf der Typhlosolis. Es scheint mir darin eine gewisse Differenzierung zu liegen, indem die Typhlosoliszellen mehr die Fortbewegung der Nahrung, die der konkaven Seite mehr die Secernierung übernehmen, und so scheint mir schon aus diesem Grunde die Konvergenz der Faserwurzeln auf der Typhlosolis nur auf diese stärkere Beanspruchung hinzudeuten. Andererseits ist an den Zellen der Kristallstiefalte der intracelluläre Wimperapparat schwächer entwickelt, was wiederum ganz damit in Einklang steht, daß diese die Funktion der Fortbewegung der Nahrung vollkommen verloren haben und nur noch der Abscheidung des Kristallstieles dienen.

Anhangsweise möchte ich noch eine Bemerkung einschieben über den von Apáthy beschriebenen sog. Zwischenkörper. Apáthy sagt darüber (S. 703): »In der Grenzlinie, welche die benachbarten Flimmerzellen voneinander trennt, finde ich hart am Cuticularsaum je ein schwarzes Körnchen (cf. Taf. 26, Fig. 7). Von diesem Zwischenkörnchen geht ein verhältnismäßig dicker, schwarzer Faden, das Zwischenhärechen, aus, dringt durch den Cuticularsaum und ragt einige Mikren weit zwischen 2 Cilienbündeln frei hervor.«

Demgegenüber glaubt Ehrhard (S. 356), daß Apáthy sich geirrt

oder diese Körnchen mit Diplosomen (s. II. Teil) verwechselt habe. Da nun Apáthy diese Körnchen als in der Grenzlinie zweier benachbarter Flimmerzellen liegend angibt und nicht, wie es Ehrhard aufgefaßt zu haben scheint, in der Nähe der seitlichen Zellgrenzen, so vermute ich, daß Apáthy nichts anderes als die sog. Schlußleisten der Zellen (cf. Ehrhard, S. 316) (Fig. 1) für diese besonderen Gebilde angesehen hat. An diesen auch sonst bekannten Schlußleisten konnte ich in Übereinstimmung mit Ehrhard ein Zwischenhärcchen niemals feststellen. Es handelt sich also bei den von Apáthy beschriebenen Zwischenkörpern um nichts anderes, als um die auch bei Ehrhard ausführlich erwähnten Schlußleisten. Er betrachtet sie als eine Einrichtung zur Formerhaltung der Zellen, was mit ihrem deutlichen und verstärkten Hervortreten bei gerade secernierenden Zellen, wie ich es an meinen Präparaten des öfteren beobachten konnte, durchaus in Einklang steht.

Einige weitere, feinere Verhältnisse des Wimperapparates zu besprechen wird mir der folgende Abschnitt über die Mitose von Flimmerzellen aus dem Oesophagus von *Anodonta* Veranlassung geben, da die Neubildung des Wimperapparates für sein Studium naturgemäß besonders günstig ist.

II. Mitose von Flimmerzellen.

Im Jahre 1905 hat zum ersten Male Wallengren an den Flimmerzellen der Kiemenleisten von *Anodonta* die Mitose lückenlos in den meisten Einzelheiten verfolgt. Die unlängst erschienene Arbeit von Hubert Ehrhard liefert im wesentlichen eine Bestätigung seiner Resultate an den Flimmerzellen der Typhlösolis von *Anodonta*¹. Da nun die Flimmerzellen des Darmes von *Anodonta* hinsichtlich der eigentlichen mitotischen Vorgänge an Klarheit wohl kaum hinter den Kiemenleistenzellen zurückstehen, jedoch für das Studium der Neubildung des Wimperapparates ihnen bei weitem vorzuziehen sind, so habe ich an meinen Präparaten aus dem Oesophagus von *Anodonta*, die zufällig Mitosen in auffallender Menge zeigten, die Vorgänge bei der Mitose einer eingehenderen Untersuchung unterzogen, zumal Ehrhard nur ganz wenige Bilder über Mitose gibt und bezüglich des Verhaltens des Wimperapparates über Wallengren nicht hinauskommt. In mit Flemmingschem Gemische konservierten und teils mit Heidenhain, teils mit einer besonderen Safraninlösung gefärbten Schnitten konnte ich eine Menge der klarsten Bilder beobachten, von denen ich nur die typischsten zu

¹ Nach Drucklegung erschien von demselben Verfasser eine kurze Mitteilung über: »Diplosomen und Mitosen im cilientragenden Ependym eines Haifischembryos«. Anatom. Anz. XXXVIII. Bd. 1911, welche die Existenz der Diplosomen in typischen Flimmerzellen und ihre von dem Flimmerapparat unabhängige Funktion bei der Mitose für ein so gänzlich anderes Objekt bestätigt.

den beigegebenen Figuren auswählte. Um Verwechslungen mit Granulationen zufälligen Charakters, wie sie bei Heidenhain-Färbung nicht selten auftreten, auszuschließen, habe ich meine Beobachtungen nach beiden Färbungen kombiniert. Die Mitose fand sich auf einem Ring in der Mitte des Oesophagus, und zwar außerordentlich zahlreich. Mehr als einmal habe ich beobachten können, daß sich Mitosen verschiedener Stadien an der oberen Zellgrenze dicht nebeneinander fanden. Bemerkenswert ist, daß die Mitose vorzugsweise im Oesophagus auch bei andern Tiergruppen angetroffen wird.

Nach Wallengren und Ehrhard geht nun die Mitose folgendermaßen vor sich: In den ruhenden Zellen liegt, durch den intracellulären Wimperapparat meist verdeckt und deswegen nicht immer zu beobachten, etwas unterhalb in der Nähe der Basalkörper das sog. Diplosom, das die Teilung der Flimmerzelle übernimmt. In dem Kern der sich zur Teilung anschickenden Zelle verschwindet der Nucleolus, die Kernfärbung wird dunkler, und unter Wanderung nach der oberen Zellgrenze tritt in ihm ein dichtes Spirem auf. Inzwischen hat sich die Zelle von der Basalmembran losgelöst, ihr Protoplasma nimmt eine hellere Färbung an und kugelt sich im Verlauf der Mitose infolge osmotisch wirkender Druckkräfte gegen die Nachbarzellen ab. Unter Vergrößerung und Auftreten einer ziemlich intensiven Strahlung rückt das Diplosom gegen den Kern vor, teilt sich, und die so entstandenen Centrosomen wandern an die Spindelpole. Währenddessen verschwinden zunächst die freien Wimperhaare, dann die Basalkörperchen mit ihren Wimperwurzeln und zuletzt auch die Cuticula. Nach Wallengren entsteht dann bei der Zelldurchschnürung ein großer Zwischenkörper, der wahrscheinlich in einem Intercellularraum zugrunde geht. »Nach der Zellteilung entsteht an der Oberfläche der Tochterzellen eine neue Cuticula, und es bildet sich unter dieser eine, wie es scheint, dichtere Plasmalage, aus der sich zunächst als kleine Verdichtungen die Basalkörperchen herausdifferenzieren. Von ihnen bilden sich dann nach innen die Wurzelfäden, und zuletzt wachsen aus den Basalkörperchen durch die Cuticula die neuen Wimpern heraus.«

So weit in ganz kurzen Zügen der Verlauf nach Wallengren. Auf Einzelheiten muß ich im Laufe meiner Darstellung noch zurückkommen.

(Zu den Figuren bemerke ich [Fig. 5—16], daß sie sämtlich mit Zeiß'schem Instrument und Systemen gezeichnet sind, und zwar: Homog. Immersion, Apochromat 2 mm num. Ap. 1,40 und Kompens.-Ocular 18.)

Fig. 5 zeigt eine sich zur Teilung anschickende Zelle. Aus seiner mittleren Lage ist der Kern etwas nach dem oberen Ende hingerückt. Der Nucleolus ist bereits verschwunden. Während bei ruhenden Zellen

der Nucleolus stets durch seine sehr starke Färbung hervortritt, konnte ich hier ein Abnehmen der Färbung beobachten, bis er sich bei den zur Teilung schreitenden Zellen ganz der Beobachtung entzieht. Die Chromatinpartikelchen zeigen nicht mehr die scharfe Begrenzung, und der ganze Kern ist dunkler gefärbt. Der Wimperapparat ist zwar in seinen Konturen etwas verschwommener und blasser als der der Nachbarzellen, aber sonst noch vollständig erhalten. Unter bedeutender Vergrößerung ist das Diplosom von dem oberen Rande der Zelle auf den Kern hingewandert (Fig. 5) und tritt hier durch seine helle Strahlung in das Protoplasma deutlich in die Augen. Ob sich die Zelle in diesem Stadium schon von der Basalmembran abgehoben hatte oder nicht, konnte ich nicht entscheiden. Über die nun folgende Degeneration des Wimperapparates konnten weder Wallengren noch Ehrhard besondere An-

Fig. 5.



Fig. 6.

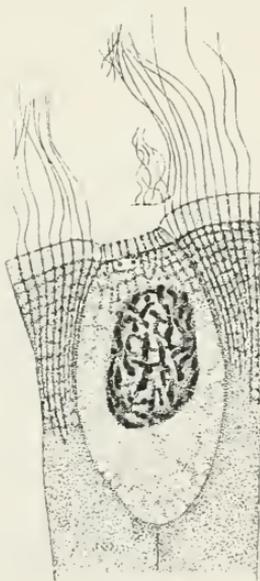


Fig. 7.



gaben machen. so konnten sie nicht entscheiden, ob die Wimpern abgestoßen oder resorbiert werden. Ehrhard spricht sich in seiner Arbeit für eine Resorption der Wimpern aus, was ich indessen nach meinen Bildern für ausgeschlossen halte. In Fig. 6 nun ist der Kern bereits an die Oberfläche des Epithels gelangt. Die Chromatinpartikelchen haben sich zu einem dichten Spirem angeordnet, und die scharfe Kontur des Kernes ist verloren gegangen. Die Zelle selbst hat sich von der Basalmembran abgehoben und gegen die Nachbarzellen hin abgekugelt, wobei das Protoplasma besonders im unteren Teile einen grobschaumigen

Eindruck macht. Interessant ist nun, daß sich über der zur Teilung schreitenden Zelle (Fig. 6), die selbst keine Wimpern mehr besitzt, Wimperreste finden, die sich bei den mannigfachen Prozeduren bis zum Einbetten vermutlich deshalb erhalten haben, weil sie in die Wimpern der Nachbarzellen hinein verschlungen sind. Der der Zelle zunächst liegende Rest ist noch dadurch bemerkenswert, daß die einzelnen Wimpern an ihrer Basis durch eine zarte Linie mit Anschwellungen verbunden sind, die ich als nichts anderes deute als ein von der Cuticula losgelöstes dünnes Häutchen mit Bruchstücken der Bulbi. Für diese Auffassung spricht auch durchaus der zerrissene Eindruck, den die Cuticula an ihrer oberen Begrenzung macht. Deshalb zwingt mich das Bild (Fig. 6), wie ich glaube, mit ziemlicher Sicherheit zu der Annahme, daß die Wimpern nicht resorbiert, sondern abgestoßen werden. Für die Auffassung spricht weiterhin das Bild 10, auf das ich bezüglich der Phase der Mitose weiter unten noch einmal zurückkomme. Während in Fig. 6. die Cuticula noch deutlich die Zwischenstücke und die Bulbi zeigt, ist hier in ihr keine Struktur mehr zu beobachten, vielmehr läßt sie in Größe und Begrenzung die Anzeichen der beginnenden Degeneration erkennen. Worauf es mir indessen hier ankommt, ist, daß sich über der in Teilung befindlichen Zelle noch der ganze Wimperbesatz befindet, und zwar deutlich von der Cuticula abgehoben. Erhalten haben sich die abgestoßenen Wimpern hier wohl deshalb, weil die ganze Wimperregion stark verschleimt war. Jedenfalls war der Raum zwischen Wimpern und Cuticula absolut hell wie die Umgebung. Andererseits halte ich eine mechanische Abreißung für ausgeschlossen, da der Wimperapparat der Nachbarzellen durchaus intakt war. Da natürlich die abgestoßenen Wimpern leicht fortgespült werden, so beweist es nichts gegen meine Annahme, wenn die Bilder relativ selten sind. Andererseits habe ich kein Bild finden können, was auf eine Resorption des Wimperapparates hätte schließen lassen, d. h. ich sah entweder die Wimpern ganz erhalten oder keine Spur von ihnen. Da ferner die Cuticula nach Wallengren, Ehrhard und meinen Beobachtungen nicht resorbiert wird, so müßten die Wimpern durch die zu der Zeit noch bestehende Cuticulahindurch vom Zellplasma resorbiert werden, was der Vorstellung, wie ich glaube, einige Schwierigkeiten macht. Nach alledem wiederhole ich, daß mir die Abstoßung der Wimpern höchst wahrscheinlich ist.

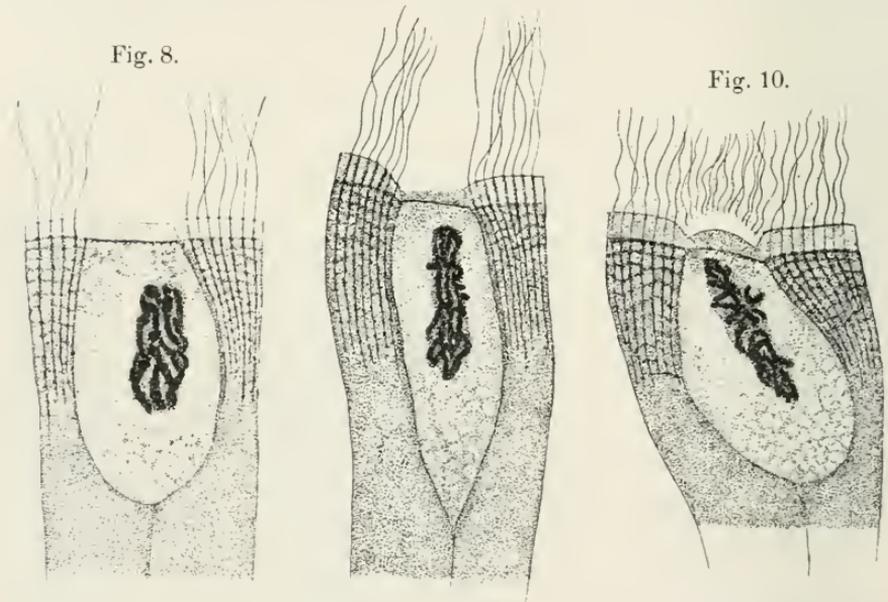
Weiter sind nun auf dem Stadium in Fig. 6 die Zwischenstücke bereits undeutlicher geworden, und ebenso treten die Basalkörperchen hinter denen der Nachbarzellen stark zurück. Von den Wimperwurzeln verschwinden zunächst die Verbindungen zwischen den körnchenartigen Verdickungen, von denen im ersten Teile die Rede war. Die Körnchen selbst sind, wenn auch bedeutend blasser als die der Nachbarzellen, noch

längere Zeit sichtbar und verschwinden schließlich in dem Protoplasmanetze, das seine ehemals den Faserwurzeln entsprechend reihenförmige Anordnung verliert und unregelmäßigere Formen annimmt. Weiter zeigt das Bild (Fig. 6.) dicht unterhalb der Basalkörper das Diplosom in seiner typischen Gestalt. Nachdem einmal die Wimpern abgestoßen sind, schreitet nun die Degeneration des Wimperapparates in der Weise fort, daß die Konturen der Zwischenstücke in der Cuticula immer undeutlicher werden, die Cuticula selbst immer dünner wird und schließlich ganz verschwindet. Die Zelle selbst grenzt sich dann durch eine von mir wiederholt beobachtete dünne Membran gegen das Darmlumen hin ab, nachdem die Basalkörperchen, immer blasser werdend, verschwunden

Fig. 9.

Fig. 8.

Fig. 10.



und die wabige Struktur des Protoplasmas im oberen Teile der Zelle bis auf geringen Rest zusammengeschrumpft ist, wie es etwa Fig. 7 zum Ausdruck bringt. Hier haben wir ein lockeres Spirem vor uns, in dessen unmittelbarer Nähe das Diplosom liegt, das wohl bald sich teilen und als Centrosomen an die Spindelpole rücken wird. Die beiden Nachbarzellen schließen hier ziemlich weit über der sich teilenden Zelle zusammen, weshalb auch die Bildung der Membran hier nicht so deutlich zu beobachten war wie in Fig. 8, wo die Zelle mit einer breiten Fläche gegen das Darmlumen angrenzt. Allerdings ist hier noch die ganze Cuticula erhalten, wengleich sie auch etwas dünner geworden ist und keine Spur von innerer Differenzierung mehr zeigt. Ein Vergleich der beiden Figuren 7 und 8 lehrt also, daß die mitotischen Vorgänge mit

denen der Degeneration nicht absolut streng parallel zu laufen brauchen. In den Figuren 8, 9 und 10 kommt nun weiterhin zum Ausdruck, wie sich die Chromosomen allmählich zur Äquatorialplatte anordnen. Hervorheben möchte ich in Fig. 9 das schon erwähnte Abschlußhäutchen, das hier ganz besonders deutlich zu beobachten war, während die Cuticula nur in geringen Resten sich darüber lagerte. Die Centrosomen vermochte ich hier, wie auch in Fig. 10, nicht mit absoluter Sicherheit aufzufinden, weshalb ich auf ein Einzeichnen verzichtet habe. Fig. 10, die ich weiter oben bezüglich der Abstoßung der Wimpern bereits zu erwähnen Gelegenheit fand, zeigt eine typische Äquatorialplatte, die noch besonders dadurch bemerkenswert ist, daß die Stellung der Teilungsebene, wenn auch nicht erheblich, von der paratangentialen Lage abweicht. (Über die Stellung der Teilungsebene allgemein vgl. die Bemerkung am

Fig. 11.

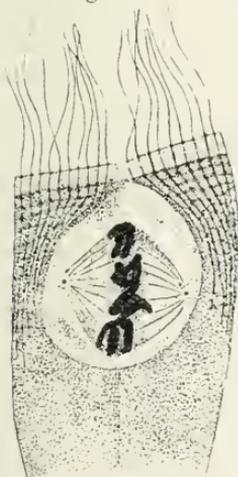


Fig. 12.

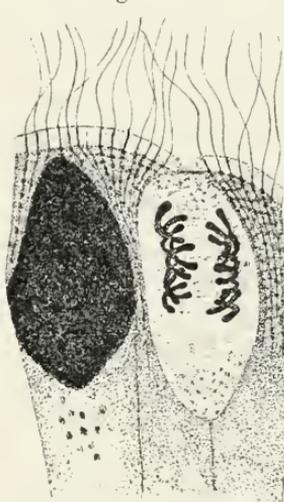
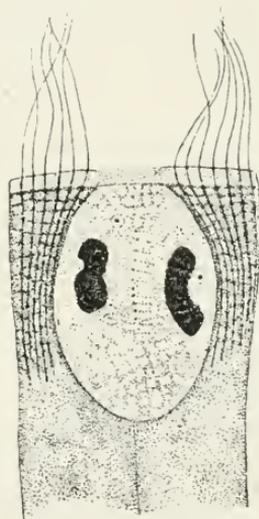


Fig. 13.



Schluß der Arbeit.) Die Figur 10 leitet nun unmittelbar über zu Fig. 11, in der wir das Bild einer typischen Kernspindel vor uns haben. Die Chromosomen, die ich bei einer bestimmten Einstellung nur zum Teil eingetragen habe, zeigen zum Teil recht deutlich die Längsspaltung und den Beginn des Auseinanderweichens. Bei dieser Gelegenheit möchte ich die Bemerkung einschleichen, daß ich durch Zählung an mehreren klaren Bildern die Anzahl der Chromosomen (*Anodonta spec. celensis*) mit einiger Wahrscheinlichkeit zu 16 bestimmen konnte. Das würde in Einklang stehen mit den Beobachtungen von Frank Lillie, der in seiner Arbeit über das Ei von *Unio* die Anzahl der Chromosomen des Keimbläschens zu 16 angibt.

Auf dem betrachteten Stadium (Fig. 11) ist ferner von dem ganzen

Wimperapparat keine Spur mehr erhalten, was ich durch Vergleich mit einer Reihe von Bildern gleichen Stadiums bestätigen konnte. Höchstens könnte eine etwas dunklere Wolke im obersten Teil der Zelle auf den degenerierten intracellulären Wimperapparat hindeuten. Hier (Fig. 11) schließen die Nachbarzellen beinahe vollständig über der sich teilenden Zelle zusammen, in andern Fällen konnte ich stets deutlich das erwähnte Abschlußhäutchen beobachten. Mit außergewöhnlicher Klarheit traten ferner an diesem Bilde die Spindelfäden samt den beiden Centrosomen, die mir durchaus als einfache Körperchen erschienen, zutage. Wallengren schien es, als ob mitunter das eine der Centrosomen ein Doppelkörnchen darstelle, was ich indessen in Übereinstimmung mit Ehrhard an meinen Präparaten nicht beobachtet habe. Das nächste Bild nun (Fig. 12) zeigt die beiden Tochterplatten, indes konnte ich keines der beiden Centrosomen mit Sicherheit feststellen. Auf diesem Stadium zeigt die Zelle auch noch keine Spur einer beginnenden Neubildung des Wimperapparates. Der Nahrungsballen in der linken Nachbarzelle weist darauf hin, daß durch die mitotischen Vorgänge die Nahrungsaufnahme der übrigen Zellen in keiner Weise in ihrem normalen Verlaufe gestört wird. Auf dem nun folgenden Bilde (Fig. 13) ist bereits wieder die ganze Cuticula vorhanden, als eine gegen die Zelle nur schwach abgesetzte Differenzierung des Protoplasmas, die noch gänzlich jeder Struktur entbehrt. Auch konnte ich hier noch keinerlei Anlagen zu Basalkörpern beobachten. Indessen ist bemerkenswert, daß das Protoplasma im oberen Teile der Zelle wieder eine gewisse wabige Struktur angenommen hat, an der aber noch keine weiteren Differenzierungen zu beobachten sind. Die beiden Tochterplatten haben sich weiter voneinander entfernt. Während sich die linke schon zu einer kompakteren Masse zusammenzuballen beginnt, läßt die rechte Tochterplatte mit ihrer typischen, bohnenförmigen Gestalt noch die meridiane Anordnung der Chromosomen erkennen. Rechts liegt das Centrosom noch in der dellenförmigen Einbuchtung, links glaubte ich es, von dem Tochterkerne bereits abgerückt, etwas oberhalb zu beobachten, was ich aber nicht mit Bestimmtheit entscheiden möchte. (Vgl. Fig. 24 bei Wallengren, wo er ein ganz ähnliches Stadium abbildet.) Recht deutlich zeigten sich auch in diesem Bilde die Spindelfasern, in deren Mitte ich schwache Anschwellungen wahrzunehmen glaubte. Aus diesen Anschwellungen, die nach der Ansicht der meisten Autoren als rudimentäre Zellplatte anzusehen sind (vgl. Wallengren S. 383 ff.), geht durch Verschmelzung nach Wallengren ein relativ großer Zwischenkörper hervor (vgl. Fig. 14), den ich ebenfalls öfters beobachten konnte, und der durch seine Größe leicht in die Augen fällt. (Vgl. die Bemerkung weiter unten.) Für die Auffassung der Regene-

ration des Wimperapparates sehr bemerkenswert ist nun das folgende Bild (Fig. 14), in dem ich alle Verhältnisse, wie sie sich an dem sehr klaren Präparate beobachten ließen, möglichst naturgetreu wiederzugeben versucht habe. Wallengren beschreibt, wie eingangs erwähnt, die Regeneration so, daß in einer dichteren Plasmalage im oberen Teile der Zelle die Basalkörperchen zuerst entstehen und erst von ihnen aus die Wimperwurzeln und die Zwischenstücke. Nach meinen Präparaten kann ich diese Auffassung Wallengrens nicht teilen. Vielmehr bietet sich mir die Neubildung des Wimperapparates durch Vergleich vieler Bilder folgendermaßen dar (s. Fig. 14). Innerhalb der immer regelmäßiger werdenden wabigen Struktur des Protoplasmas treten als Verdichtungen körnerartige Gebilde auf, die sich im weiteren Verlaufe mit der Wabenstruktur selbst immer mehr in längsgestellten Reihen anordnen und so die erste Anlage für die neuen Wimperwurzeln darstellen. Als besondere Differenzierungen des Protoplasmas entstehen dann auf der ganzen Linie die Verbindungen zwischen den einzelnen Körnchen. Die obere wagerechte Reihe dieser Körnchen hat sich indessen immer mehr in einer graden Linie angeordnet und werden dadurch, daß sie stärker wachsen, zu den Basalkörperchen (s. Fig. 16). Überhaupt ist hinsichtlich der Stärke wie der Färbbarkeit in vielen Fällen die Basalkörperreihe an fertig ausgewachsenen Zellen (vgl. die Abbildungen bei Kolačev und Fig. 1 und 2) gar nicht sonderlich vor der nächstfolgenden Körnchenreihe ausgezeichnet.

Damit komme ich noch einmal auf das bereits im ersten Teile diskutierte Bild in Fig. 2 zurück. Hier scheint mir die Annahme, daß von den Basalkörperchen aus die Bildung der Zwischenstücke und der Wimperwurzeln ausgehen soll, ganz zu versagen, da man hier durchaus im Zweifel ist, welche Reihe man als Basalkörper anzusehen hat. In der sich bildenden Cuticula nun konnte ich (s. Fig. 14) drei nebeneinander liegende Anlagen von Zwischenstücken beobachten, die nicht kontinuierliche Linien bildeten, sondern ganz unverkennbar aus nebeneinander liegenden Körnchen bestanden. Deshalb nehme ich an, daß auch diese Zwischenstücke nicht den Basalkörpern ihre Existenz verdanken, sondern unabhängig von ihnen als Bildungen der noch differenzierungsfähigen Cuticula auftreten. Außerdem zeigt das Bild noch ein relativ großes, dunkel pigmentiertes Korn, das ich seiner Lage und Form nach als den von Wallengren beschriebenen, wie schon erwähnt, wahrscheinlich durch Verschmelzung der Verdickungen in den Spindel-fasern entstehenden Zwischenkörper ansehen möchte. Über das Schicksal dieses Zwischenkörpers habe ich nichts herausgefunden, andererseits ein Zugrundegehen in einem Intercellularraum zwischen den beiden Tochterzellen, wie es Wallengren beschreibt, nirgends beobachten

können. Auffallend war mir (s. Fig. 14), daß sich die Körnchen besonders dicht in der Umgebung des Zwischenkörpers fanden, und deshalb möchte ich die Möglichkeit nicht unausgesprochen lassen, daß er sich im Protoplasma auflöst und mit seiner Substanz vielleicht irgendwie die Bildung der Körnchen unterstützt.

Die Diplosomen entzogen sich in diesem Bilde (Fig. 14) der Beobachtung. In den fast kompakten Massen der zusammengeballten Tochterplatten waren Chromosomenreste nur ganz schwach zu erkennen. In Fig. 16 nun ist die Kernteilung zum vollständigen Abschluß gekommen. Die Kerne selbst bilden in ihrem Innern schon wieder die Chromatinpartikelchen heraus, während der in den Darmwimperzellen sehr umfangreiche Nucleolus noch fehlt. Die beiden Tochterzellen, deren Protoplasma allmählich wieder

Fig. 14.

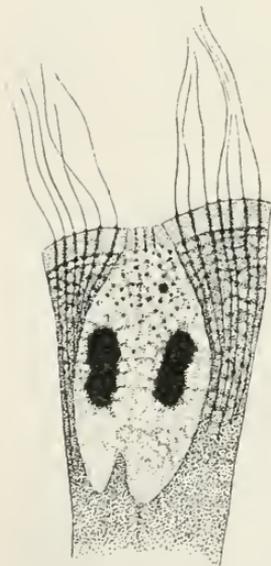


Fig. 15.

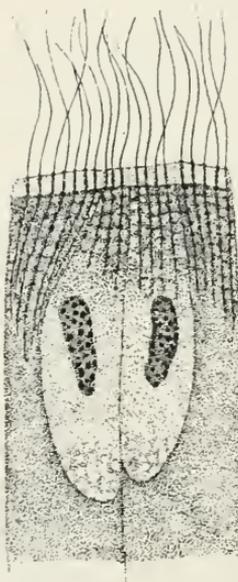
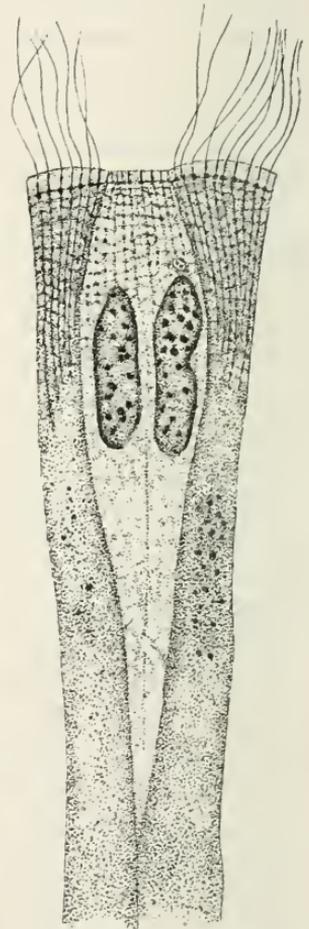


Fig. 16.



eine dunklere Färbung annimmt, wachsen nach unten hin spitz aus, bis sie die Basalmembran wieder erreicht haben. Noch in der Nachbarschaft des Kernes liegt recht deutlich das Centrosom, das bereits wieder als typisches Diplosom ausgebildet ist, dessen beide Körnchen aber auch noch sehr dicht zusammenliegen. Da andererseits die Neubildung des Wimperapparates schon fast zu Ende gekommen ist, so ist das Bild (Fig. 16) wiederum, wie auch Fig. 5 u. 6, ein Beweis dafür, daß die

Basalkörper mit den Centrosomen in keinerlei Verbindung stehen, während sie die Lenhossék-Henneguysche Basalkörperhypothese mit diesen indentifiziert hatte. — Betrachten wir nun die Verhältnisse des Wimperapparates an Fig. 16 genauer! — Die wabige Struktur des Protoplasmas hat sich mit den in ihr liegenden Körnchen reihenweise angeordnet, und die Verbindungen zwischen den einzelnen Körnchen sind zart angedeutet. Die Basalkörperchen treten bereits deutlicher hervor, stehen aber noch beträchtlich hinter denen der Nachbarzellen zurück. Die Cuticula ist, wenn auch noch niedriger als die benachbarte, samt Zwischenstücken bereits vollständig ausgebildet. Ob Ansätze zu Wimpern vorhanden waren oder nicht, wagte ich nicht zu entscheiden, da eine darunter liegende, mit angeschnittene, fertige Zelle die Beobachtung erschwerte. Wallengren und Ehrhard geben beide ein ziemlich plötzliches Auftreten der Wimpern an. Das »Wie« entzog sich ihrer Beobachtung. Bei Durchsicht einer ganzen Reihe von entsprechenden Stadien konnte ich Ansätze zu Wimpern nirgends finden, sondern sah entweder gar keine oder aber gleich in der den Nachbarzellen entsprechenden Länge ausgebildete Wimpern. Aus diesem Grunde möchte ich mich für ein spontanes Auftreten entscheiden, was man ja auch an lebenden Zellen verschiedentlich beobachtet hat.

Fig. 15 schließlich zeigt 2 Tochterzellen mit vollständig ausgebildetem Wimperapparat. Die Kerne hingegen sind in ihrer Ausbildung noch nicht so weit fortgeschritten wie in Fig. 16. Daß die Zellen selbst sich nach unten hin scheinbar noch nicht weit ausgedehnt haben, mag einfach darin seinen Grund haben, daß bei nicht genau längs geführter Schnittrichtung dem Kegel die Spitze fortgeschnitten ist.

Was endlich die Stellung der Teilungsebene betrifft, so möchte ich in Übereinstimmung mit Wallengren jede von der paratangentialen Stellung abweichende Mitose als anormal betrachten. Allerdings habe ich schräge, in selteneren Fällen auch sogar senkrechte Stellungen beobachtet, aber sie bildeten nur einen sehr kleinen Bruchteil der paratangentialen Lagen.

Literatur.

(Ich gebe hier nur die im Text erwähnten Arbeiten an, verweise im übrigen auf das ausführliche Literaturverzeichnis bei Hubert Ehrhard: »Studien über Flimmerzellen«.)

- 1) Apáthy, Stephan, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel 1897 12. Bd. S. 697 ff.
- 2) Ehrhard, Hubert, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch. 4. Bd. 1910 2. u. 3. Heft S. 309—442.
- 3) Kolačev, Über den Bau des Flimmerapparates. Arch. f. mikroskop. Anat. 76. Bd. II. Heft 1910. S. 349—372.
- 4) Wallengren, Haas, Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 5. Bd. 1905. S. 351—414.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Gutheil Fritz

Artikel/Article: [Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen.
331-345](#)