

HISTOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE

VON

HANS PETERSEN

ERSTER UND ZWEITER ABSCHNITT

DAS MIKROSKOP UND
ALLGEMEINE HISTOLOGIE

MIT 122, ZUM TEIL
FARBIGEN TEXTABBILDUNGEN



MÜNCHEN UND WIESBADEN
VERLAG VON J. F. BERGMANN
1922

Vorwort.

Ich möchte zunächst dem Verlage meinen Dank abstaten, daß er es ermöglicht hat, den hier vorliegenden ersten und zweiten Abschnitt einer „Histologie und mikroskopischen Anatomie“ für sich, ohne den speziellen Teil erscheinen zu lassen. Ich glaube, es läßt sich dies auch rein sachlich rechtfertigen.

Die vorliegenden Kapitel enthalten die Lehre von der als Zelle organisierten lebenden Substanz. Dabei sind die allgemeinen Probleme, die diese Lehre bietet, in den Vordergrund gerückt, mehr als es bisher in Lehrbüchern der Histologie und mikroskopischen Anatomie üblich war. Kapitel, wie die hier veröffentlichten, fehlen diesen, und so läßt sich, bis der spezielle Teil fertig vorliegt, dieser allgemeine als Vorbau oder Eingangshalle zu einem beliebigen Lehrbuch benutzen, bis auch der spezielle Teil dieses Buches vorliegt. Die speziellen Kapitel sollen so schnell wie möglich folgen.

Die Abbildungen sind, soweit Originale, von A. Vierling oder von mir gezeichnet. Es ist das in der Unterschrift jedesmal angedeutet. Einige sind nach Skizzen von mir von A. Vierling ausgeführt. Die Photographien sind von mir aufgenommen, teils für den Zweck des Buches, teils schon früher für Institutszwecke. Ein Teil wurde von A. Vierling nach dem Präparat überzeichnet.

Zum Schluß möchte ich noch meinem lieben Freunde, Professor H. Stübel in Jena, danken für die freundschaftliche Unterstützung und Beratung in der endgültigen Redaktion des Textes.

Heidelberg, September 1921.

Hans Petersen.

ISBN-13:978-3-642-90236-9

e-ISBN-13:978-3-642-92093-6

DOI: 10.1007/978-3-642-92093-6

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG IN FREMDE SPRACHEN,
VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1922 BY J. F. BERGMANN, MÜNCHEN

SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1922

MEINEM VEREHRTEN LEHRER

HERMANN BRAUS

GEWIDMET

Erster Abschnitt.

Das Mikroskop.

Das Gebiet der Histologie und mikroskopischen Anatomie wird durch das Mikroskop erschlossen. Es ist daher angezeigt, Sinn und Wirkungsweise dieses Instruments kurz zu entwickeln. Wir wollen dabei die Grundlagen der geometrischen Optik als bekannt voraussetzen und nur die für das Verständnis unseres Instruments wichtigen Punkte kurz andeuten.

1. Scheinbare Größe gesehener Gegenstände, Auflösung. Die Wahrnehmung eines Gegenstandes hängt bekanntlich davon ab, daß der optische Apparat des Auges ein Bild von ihm auf der Netzhaut entwirft. Dieses Bild ist um so größer, je näher der Gegenstand dem Auge liegt. Das Maß für die Größe ist der Gesichtswinkel. Wir können ihn ohne große Fehler durch den Winkel

bestimmen, den die beiden in Betracht kommenden Punkte des Gegenstandes mit dem Hornhautscheitel bilden (Abb. 1). Wenn wir an den Gegenstand herantreten, wird jedoch nicht nur die Umrißfigur größer, sondern wir nehmen auch mehr Einzelheiten innerhalb dieses Umrisses wahr. Treten wir z. B. in

ein Zimmer, so sehen wir den Fenstervorhang als gleichmäßig gefärbte Fläche mit nur wenigen schattenhaften Einzelheiten darauf. Wir treten näher hinzu, erkennen das Muster, und wenn wir den Stoff in die Hand nehmen, so sehen wir die Fäden des Gewebes. Eben dieser Einzelheiten wegen treten wir an den Gegenstand heran. Wollen wir die Form als Ganzes sehen, den Überblick über das ganze Ding gewinnen, so bleiben wir besser in einigem Abstände stehen. Das gilt für jede Art des Sehens. Dem Landmann, der ein Stück Vieh kauft, dem Baumeister, der ein Haus betrachtet, kurz, jedem, der seine Augen zu gebrauchen versteht, ist das geläufig. Das Hervortreten der Einzelheiten innerhalb des Umrisses nennen wir Auflösung. Eine Fläche wird in eine Mannigfaltigkeit neuer, bisher nicht gesehener Dinge aufgelöst. Daß nicht gleich alles gesehen wird, hängt vor allem von dem Bau der Netzhaut ab. Der Lichtreiz wird von den Stäbchen und Zapfen aufgenommen. Jedes dieser Elemente gehört je einer Zelle an. Damit zwei Punkte noch getrennt wahrgenommen werden, müssen ihre Netzhautbilder auf zwei verschiedene Netzhautelemente fallen. Dadurch wird bestimmt, ob man zwei getrennte Punkte wahrnimmt, oder ob diese zu einem Punkt zusammenfließen.

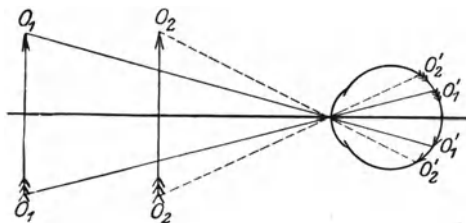


Abb. 1. Auge und Schwinkel nach v. Frey 1873, verändert. Von zwei Gegenständen O_1-O_1 und O_2-O_2 werden Bilder auf der Netzhaut entworfen, vom fernen ein kleineres $O'_1-O'_1$, vom näheren ein größeres $O'_2-O'_2$.

Die eben erwähnte Art des Auflörens findet bald ihre Grenze. Wir dürfen den Gegenstand nicht näher an das Auge heranbringen, als bis zum Nahepunkt. Das Netzhautbild wird sonst unscharf. Aber in der kürzesten Entfernung können wir den Gegenstand nicht lange betrachten. Die Anstrengung des Akkommodationsapparates läßt das Auge bald ermüden, und so sind wir für die Betrachtung der Einzelheiten an die Entfernung des deutlichsten Sehens, ca. 25 cm, gebunden.

Um mehr zu sehen, müssen wir Linsen oder Linsensysteme zu Hilfe nehmen. Apparate, die unsere Wahrnehmung ins Gebiet des Kleinen, über die dem Auge gezogenen Grenzen hinauszurücken gestatten, nennen wir Mikroskope. Wir unterscheiden einfache — Lupen — und zusammengesetzte Mikroskope — Mikroskope im engeren Sinne.

2. Abbildung durch Linsen. Die geometrische Optik betrachtet das Licht als zusammengesetzt aus gradlinigen Strahlen, die, wenn sie diese schiefwinklig schneiden, an den Grenzflächen zweier Medien gebrochen werden. Ein „Strahlenbündel“ geht kegelförmig von einem leuchtenden Punkte aus. Den Spitzenwinkel des Kegels nennt man die Öffnung oder die Apertur des Bündels. Stammen die Strahlen des Bündels von einem Punkte, so ist das Bündel homo-

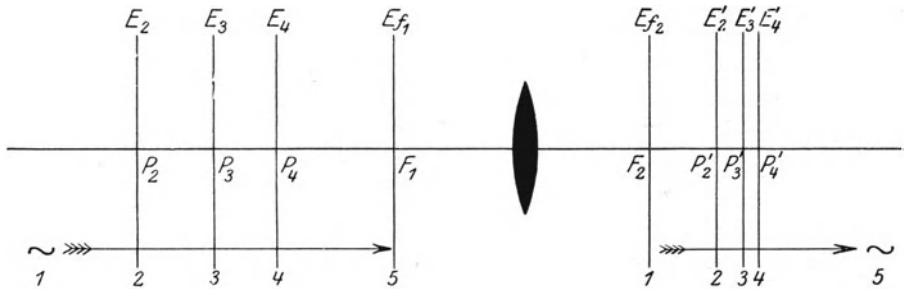


Abb. 2. Konjugierte Punkte und Ebenen, nach Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Die konjugierten Punkte P und Ebenen E tragen dieselben Nummern; P_2 ist P'_2 , E_4 E'_4 zugeordnet. Die der Brennebene zugeordnete Ebene liegt im Unendlichen, dasselbe gilt vom Brennpunkt. Durch die Pfeile soll angedeutet werden, wie ein Objekt, links, aus dem Unendlichen (Lage 1) über die Lagen 2, 3, 4 in die Brennebene wandert, Lage 5. Dann wandert das Bild (rechts) von der Brennebene (Lage 1) über 2, 3, 4 ins Unendliche.

zentrisch. Tritt ein solches homozentrisches Bündel durch eine Linse hindurch, so werden die Strahlen in einem Punkte wieder vereinigt. Diesen Vorgang bezeichnet man als Abbildung. Ein Objekt wird also durch eine Linse mittels der von jedem seiner Punkte ausgehenden Bündel punktwise abgebildet. Es gilt für die geometrische Optik das Prinzip der Umkehrbarkeit des Strahlenganges. Wird der Gegenstand an die Stelle des Bildes gebracht, so entsteht das Bild an dem Ort, an dem vorher der Gegenstand sich befand. Jedem Objektpunkt entspricht so ein zugeordneter Bildpunkt, jeder Objektebene eine zugeordnete Bildebene. Wir betrachten die Abb. 2. Einem Achsenpunkt P_2 , in endlicher aber nicht zu geringer Entfernung von der Linse, ist ein Punkt P'_2 auf der anderen Seite zugeordnet. Verschieben wir ihn gegen die Linse zu (Lagen P_3 , P_4), so entfernt sich der zugeordnete Punkt von der Linse. Entferne ich ihn umgekehrt, so wandert der zugeordnete auf die Linse zu. Der Grenzfall für dieses Lageverhältnis ergibt die Brennpunkte. Dies sind die Punkte, in denen die achsenparallel einfallenden Strahlen vereinigt werden. Der dem Brennpunkt jeder Seite zugeordnete Punkt liegt also auf der anderen Seite in unendlicher Entfernung. Die Lage dieses Brennpunktes, die Brennweite,

ist die Strecke, durch die eine Linse oder ein Linsensystem hauptsächlich charakterisiert wird.

Aus den eben erörterten Beziehungen ergibt sich, daß einem Punkt zwischen Scheitel und Brennpunkt kein Punkt auf der anderen Seite der Linse zugeordnet ist. Das Bündel bleibt nach dem Durchtritt durch die Linse divergent, aber seine Apertur ist verringert. Es bleibt auch homozentrisch. Der Vereinigungspunkt des Bündels nach dem Durchtritt ist demnach nach rückwärts, entgegen der Fortpflanzungsrichtung des Lichtes, aufzusuchen. Dieser Punkt, der also dem ersten zugeordnet ist, liegt demnach auf derselben Seite der Linse. Von ihm scheinen die Strahlen des Bündels nach der Brechung herzukommen. Man nennt ihn einen virtuellen Bildpunkt, während der auf der entgegengesetzten Seite der Linse gelegene Bildpunkt, in dem die Strahlen wirklich vereinigt werden, ein reeller Bildpunkt heißt.

3. Die Lupe. Befindet sich ein Gegenstand zwischen Brennpunkt und Linse, so werden die von ihm ausgehenden Bündel durch die Brechung enger, sie verhalten sich

so, als ob sie von weiter entfernten Punkten kämen. Gleichzeitig sind diese virtuellen Bildpunkte auseinandergerückt (Abb. 3). Diese Wirkung ist das, was wir brauchen, um über den Nahepunkt des Auges hinüberzukommen. Ein Instrument, das so wirkt, ist eine Lupe oder ein Vergrößerungsglas. Das Objekt wird zwischen Brennpunkt und Linse gebracht. Die Strahlen der von ihm ausgehenden Bündel werden konvergenter und können vom Auge auf der Netzhaut vereinigt werden (Abb. 4). Das Objekt wird so zur Lupe orientiert, daß die Vereinigungspunkte der Bündel — die virtuellen Bildpunkte — in die Entfernung des deutlichsten Sehens zu liegen kommen.

Dadurch bestimmt sich zugleich die Vergrößerung. Starke Lupen sind unbequem zu handhaben, auch sind der Auflösung durch Lupen bald Grenzen gesetzt.

4. Chromatische und sphärische Aberration. Bevor wir von der Optik des zusammengesetzten Mikroskops handeln, müssen wir am Beispiele einer einfachen Konvexlinse zwei Abbildungsfehler besprechen, die durch den Vorgang der Brechung selbst entstehen und unvermeidlich damit verbunden sind. Es sind das die chromatische und die sphärische Aberration. Bei der Brechung wird der Lichtstrahl zerlegt, sodaß ein Spektrum erscheint. Die Brechbarkeit

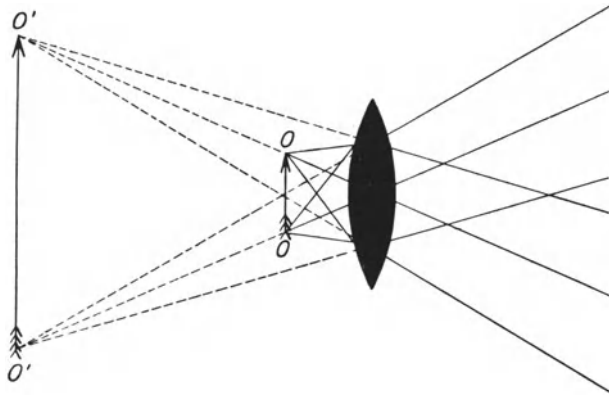


Abb. 3. Virtuelles Bild ($O'-O'$) eines Gegenstandes ($O-O$), der sich zwischen Linse und Brennpunkt befindet. Nach v. Frey 1873.

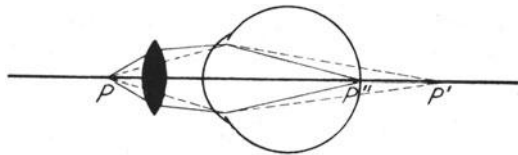


Abb. 4. Wirkung der Lupe (nach v. Frey 1873). Optische Achse von Lupe und Auge fallen zusammen. Das Brechungsvermögen des Auges reicht nicht aus, ein von P ausgehendes Bündel (punktiert) auf der Netzhaut zu vereinigen (P'). Eine zwischen Objekt und Auge gesetzte Lupe arbeitet dem Auge sozusagen so weit vor, daß das Bündel nunmehr auf der Netzhaut vereinigt werden kann (P'').

der verschiedenen Farben ist verschieden, so, daß die Farben mit der kleineren Wellenlänge stärker gebrochen werden als die mit der größeren. So kommt die mit der Brechung verbundene Farbenzerstreuung, die chromatische Aberration zustande. Beim Durchgang durch eine Linse wird also das Licht zerlegt, und die Homozentrizität des Büschels ist nach dem Durchgang schon aus diesem Grunde verloren gegangen. Die violetten Strahlen werden zuerst vereinigt

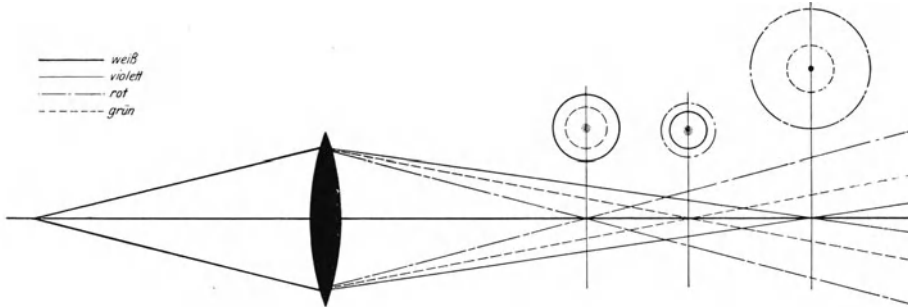


Abb. 5. Chromatische Aberration (Schema).

und dann der Reihe nach die übrigen Farben des Spektrums. Fängt man das Bild eines leuchtenden Punktes auf, so erhält man niemals wieder einen Punkt, sondern einen Kreis mit farbigem Rand. Die Farben dieses Randes sind verschieden, je nach der Lage

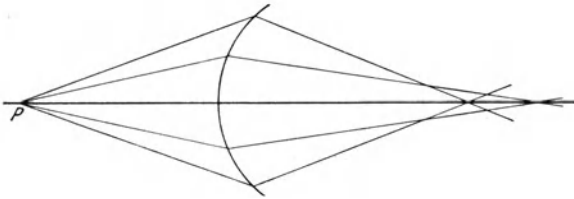


Abb. 6. Sphärische Aberration, Unterkorrektur (Schema).

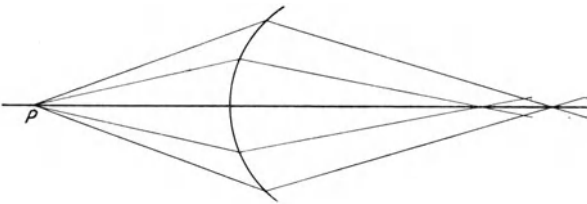


Abb. 7. Sphärische Aberration, Überkorrektur (Schema).

durch eine Linse die Strahlen eines Büschels, selbst von Licht derselben Wellenlänge — monochromatischem Licht — wieder homozentrisch zu vereinigen. In Wirklichkeit gilt das nur für ganz enge Büschel. Wir werden aber erfahren, daß es gerade bei der Konstruktion der optischen Systeme für das Mikroskop darauf ankommt, weitgeöffnete Büschel nach Möglichkeit homozentrisch zu vereinigen. Den Abbildungsfehler, der darauf beruht, daß die verschiedenen Teile eines Büschels nach dem Durchtritt durch brechende Kugelflächen nicht auf einen Punkt vereinigt werden, nennt man sphärische Aberration. Es werden z. B. zuerst die Randstrahlen und dann der Reihe nach die nach innen folgenden Strahlen des Büschels vereinigt (Abb. 6). Diesen Zustand nennt

verschieden, je nach der Lage der auffangenden Fläche (Abb. 5). Die Möglichkeit, diesen Abbildungsfehler zu beseitigen, beruht darauf, daß Brechungs- und Zerstreuungsvermögen der verschiedenen Gläser unabhängig voneinander variieren. Eine Linse kann also aus je einer Sammel- und Zerstreuungslinse so zusammengesetzt werden, daß nur eine von beiden Wirkungen, in unserem Falle also die Farbenzerstreuung, aufgehoben wird.

Alle bisherigen Erörterungen setzten voraus, daß es überhaupt möglich sei,

man Unterkorrektion. Werden zuerst, d. h. von der Linse aus gerechnet, die Zentralstrahlen, dann die Randstrahlen vereinigt, so nennt man diesen Zustand Überkorrektur (Abb. 7). Welche Art der Strahlenvereinigung eintritt, hängt davon ab, wie der Krümmungssinn der Grenzflächen mit dem Wechsel der Brechungsexponenten der aneinander grenzenden Medien vereinigt ist.

Jedes Büschel weißen Lichtes ist aus so viel verschiedenen Büscheln zusammengesetzt zu behandeln, als verschiedene Wellenlängen in dem Büschel enthalten sind. Jede Farbe hat ihren besonderen Strahlengang. Für jede Wellenlänge gilt dann einzeln das Gesetz der sphärischen Aberration. Man nennt das chromatische Differenz der sphärischen oder sphärische Differenz der chromatischen Aberration.

Die sphärische Aberration wird so beseitigt, daß eine Überkorrektur durch eine Unterkorrektion aufgehoben wird. Gleichzeitig müssen die chromatischen Differenzen nach Möglichkeit weggeschafft werden, da die Bilder sonst farbige Säume aufweisen und unscharf werden. Allen diesen Anforderungen vollständig und restlos zu genügen, ist unmöglich. Es sind nur Annäherungen an den idealen Korrektionszustand möglich.

Solange man nur zwei oder doch sehr wenige Glassorten, Crown- und Flintglas zur Verfügung hatte, war der Fortschritt in der Beseitigung dieser Fehler sehr gering. Es ist eine der großen Leistungen E. Abbes gewesen, die Fabrikation neuer Glassorten zu optischen Zwecken angeregt und mit den so gewonnenen Mitteln, sowie unter Benutzung des Fluorits, optische Systeme von großer Vollkommenheit des Korrektionszustandes konstruiert zu haben (Apochromate). Heute steht eine große Menge verschiedener Gläser zur Verfügung. Man kann die Gläser nach ihren optischen Eigenschaften in eine Tafel einordnen, indem man die gleichen Zerstreuungen in dieselbe Längs-, die gleichen Brechungen in dieselbe Querreihe schreibt. So kann für viele Fälle das erforderliche gefunden werden. Durch diese Vereinigung chemischer und optischer Industrie allein ist es möglich gewesen, die Mikroskope, speziell die deutschen Mikroskope, auf den Stand ihrer heutigen Vollkommenheit zu bringen. Wir wenden uns jetzt der Betrachtung des zusammengesetzten Mikroskopes selber zu.

5. Dioptrik des zusammengesetzten Mikroskops. Das zusammengesetzte Mikroskop besteht aus zwei Linsen oder Linsensystemen. Das dem Objekt zugewendete System ist das Objektiv, das dem Auge zugewendete das Okular. Die dioptrische Wirkung dieser beiden Systeme ist kurz folgende: das Objektiv entwirft von einem kurz vor seinem vorderen Brennpunkt gelegenen Gegenstande ein umgekehrtes, vergrößertes reelles Bild. Von diesem Bild gehen Büschel aus, die vom Okular zu einem virtuellen Bilde in der Entfernung des deutlichsten Sehens vom beobachtenden Auge vereinigt werden. Das Gesehene Bild ist also umgekehrt. Man kann das auch so ausdrücken, daß das Auge durch das als Lupe dienende Okular jenes reelle Bild betrachtet. Die Größe dieses virtuellen Bildes ergibt dann die Vergrößerung des Mikroskops. Sie kommt durch Multiplikation der Einzelvergrößerungen von Objektiv und Okular zustande. Die Abbildung 8 zeigt, um das Wesentliche der Dioptrik darzustellen, einfache Linsen als Okular und Objektiv. Selbst die einfachsten und schwächsten Okulare und Objektive bestehen aus mehreren, die stärksten Objektive aus vielen Linsen.

6. Bedeutung von Okular und Objektiv für die Auflösung. Für den Vorgang der vergrößernden Abbildung erscheinen zunächst Okular und Objektiv gleichwertig. Das ist jedoch nicht der Fall; eine kurze Überlegung läßt erkennen, daß das Okular keinesfalls mehr zeigen kann, als schon durch das Objektiv gegeben ist. Wir betrachten mit dem als Lupe dienenden Okular ja nicht das Objekt, sondern ein vom Objektiv entworfenen Bild. Was dieses Bild nicht

enthält, kann man mit dem besten Okular nicht daraus hervorlocken. Die Vergrößerung ist eben nicht das, worauf es ankommt. „Die Vergrößerung, die das Mikroskop gewährt, dient ausschließlich zur Ausbreitung des mikroskopischen Bildes auf einen gewissen Schwinkel, welcher dem Auge eine deutliche Unterscheidung des im Bilde enthaltenen Details gestattet. Der Inhalt des Bildes selbst ist durch ganz andere Ursachen bestimmt; die stärkste Ver-

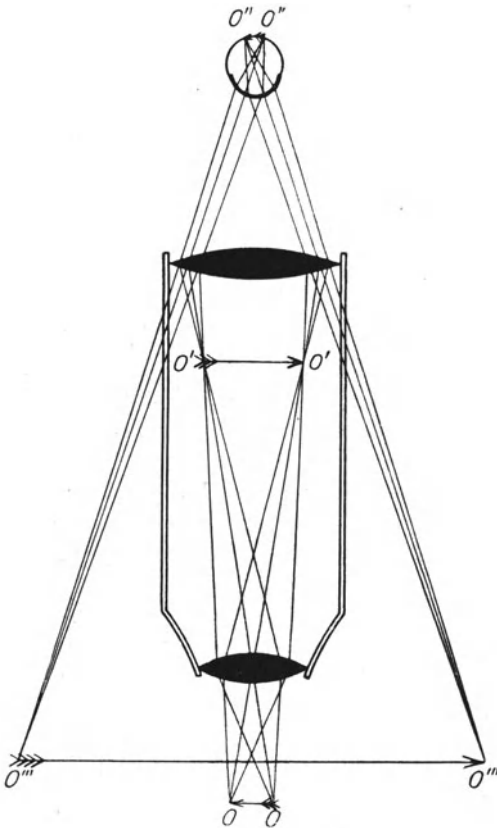


Abb. 8. Schema des Mikroskops mit Strahlengang (nach O. Fischer 1913, Fig. 240, vereinfacht). $O-O'$ ist das Objekt, $O'-O'$ das vom Objektiv entworfene Bild; über dem Okular befindet sich das Auge, das die aus dem Okular kommenden Bündel auf der Netzhaut vereinigt $O''-O''$. Diese Bündel scheinen von $O'''-O'''$ herzukommen, $O'''-O'''$ ist also das gesehene vergrößerte Bild.

größerung fügt diesem Inhalte nichts hinzu, ebensowenig, wie die geringe Vergrößerung ihm etwas hinwegnimmt. Eine bestimmte Höhe der Vergrößerung ist nur erforderlich, damit ein Auge von bestimmter Sehschärfe Einzelheiten noch unterscheiden könne, welche bei einer geringeren Bildausbreitung unter sonst gleichen Bedingungen nicht mehr oder nicht deutlich unterschieden werden können. Die Vergrößerung geht ins Leere, sobald die für diesen Zweck im einzelnen Falle erforderliche Ziffer überschritten ist“ (Abbe 1878). Durch einen Vergleich läßt sich dieses Verhältnis noch deutlicher machen: eine Karte, etwa im Maßstabe 1:300000 zeigt gewisse Einzelheiten des Geländes. Man bedient sich einer Lupe, um gewisse Dinge, z. B. Beschriftungen, besser lesen zu können. Man kann aber niemals etwas zu sehen bekommen, etwa in den die Dörfer anzeigenden Kreisen die Lage von Straßen, Kirchen und Häusern, wenn nicht diese in der Karte gezeichnet sind. Will man diese Dinge sehen, so muß man ein Meßtischblatt betrachten, worin sie ausgezeichnet sind.

Das führt uns zu der Frage, wovon es denn abhängig ist, ob neue und feinere Dinge von einem Objektiv abgebildet werden, die ein anderes schwächeres nicht zeigt. Es handelt sich darum, zu untersuchen, wovon das Auf-

lösungsvermögen (S. 1) des Objektes abhängig ist.

Ernst Abbe hat diese Verhältnisse aufgeklärt. Vor ihm ging man in der Theorie der mikroskopischen Abbildung von falschen Voraussetzungen aus. Die von ihm nachgewiesenen Zusammenhänge bilden den Inhalt der Abbeschen Theorie.

7. Die Abbesche Theorie der mikroskopischen Abbildung. Die alte Theorie der mikroskopischen Abbildung behandelte das in das Mikroskop eintretende

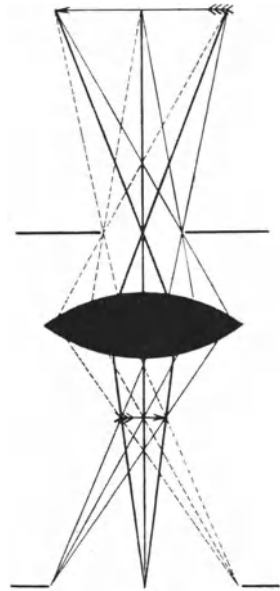
Licht so, als ob es von den Punkten eines selbstleuchtenden Objektes ausgegangen wäre. Das ist jedoch gar nicht der Fall. Das Präparat wird von einer unter ihm befindlichen leuchtenden Fläche durchleuchtet. Eine solche Fläche ist der Spiegel des Mikroskops, wenn er Licht von einer geeigneten Lichtquelle reflektiert. Von jedem Punkt dieser leuchtenden Fläche gehen Strahlenbüschel aus. Das vom Mikroskop abgebildete leuchtende Objekt ist also diese leuchtende Fläche. Ihr Bild erscheint als ein helles Scheibchen über dem Objektiv. Es ist leicht zu beobachten, wenn man das Okular abnimmt und nun in den Tubus schaut. Es wird als „Austrittspupille“ des Objektivs bezeichnet. Die Begrenzung der Austrittspupille wird entweder durch die Begrenzung der leuchtenden Fläche oder die Fassung des Objektivs und die in ihm enthaltenen Blenden gegeben. Der vom Objektiv abgebildete Teil der leuchtenden Fläche ist die Eintrittspupille. Austritts- und Eintrittspupille liegen in einander zugeordneten Ebenen.

In der Abbildung 9 sind drei Büschel gezeichnet und durch verschiedene Auszeichnung der Linien hervorgehoben. Das Objekt wird von der leuchtenden Fläche aus durchleuchtet. Jeder Punkt des Objektes bekommt von jedem Punkt der Lichtfläche einen Lichtstrahl, von der ganzen Fläche also einen Lichtkegel, dessen Spitze im Objekt liegt. In der Abbildung erhält er von jedem der drei von der leuchtenden Fläche ausgehenden Büschel einen Strahl. Diese Strahlen gehen dann wie ein Büschel von den Objektpunkten aus und werden in der der Objektebene zugeordneten Ebene zum Objektbild vereinigt. Dieselbe Überlegung gilt für das Okular und das ganze Mikroskop. Die Austrittspupille des ganzen Systems von Okular und Objektiv ist als ein helles Scheibchen über dem Okular zu beobachten.

Man erhält so eine Reihe von Lichtquellenbildern — Öffnungsbildern — und von Objektbildern, die einander zugeordnet sind und in ihren Eigenschaften voneinander abhängen.

Das eben angeführte Objektbild kommt zum Teil dadurch zustande, daß die Lichtstrahlen beim Durchgang durch das Präparat teilweise absorbiert werden. Neben dieser Absorption liegt jedoch eine eigenartige Beugungswirkung vor. Beugungserscheinungen kommen an engen Spalten zustande, an „Gittern“, und wie ein solches Gitter wirkt auch das Präparat mit seinem Wechsel durchlässiger und undurchlässiger Stellen, seinen Fibrillen und Körnchen, zwischen denen feinste Lücken sich befinden. Das in ein sehr enges Loch von einer entfernten Lichtquelle aus eintretende Licht kann man wie einen einzigen Strahl behandeln. Beim Durchtritt des Strahles durch die feine Lücke kommt die Beugungswirkung zustande. Jeder Strahl wird dabei aufgelöst in eine divergierende Strahlengruppe mit großer Winkelausbreitung. Dabei tritt eine Phasendifferenz in der Wellenbewegung des Lichtes ein, aus dem die einzelnen Teile eines solchen Beugungsbüschels bestehen.

Diese Strahlengruppen oder Beugungsbüschel sind es nun, die nach Abbes



(Abb. 9. Eintritts- und Austrittspupille eines Objektivs (durch eine Linse dargestellt). Nach O. Fischer 1913, Abb. 279.) Der kleine Pfeil ist das Objekt. Es liegt in den Lichtstrahlen, die von der unteren Öffnung, der Eintrittspupille, ausgehen. Die Austrittspupille ist durch die Blende über der Linse gekennzeichnet, das Objektbild durch den vergrößerten Pfeil. Vgl. im übrigen den Text.

grundlegenden Entdeckungen für die Abbildung der mikroskopischen Strukturen von Bedeutung werden. Wenn die Lichtstrahlen also vom Spiegel aus durch das Präparat hindurchgegangen sind, sind sie in lauter Beugungsbüschel aufgelöst.

Die Vereinigungspunkte dieser Büschel liegen im Präparat. Sie treten in das Objektiv ein und werden von diesem in der der Objekzebene zugeordneten Bildebene vereinigt. Wir hörten, daß die Teile dieser Büschel Gangunterschiede aufweisen. Es kommt also bei der Vereinigung Interferenz zustande. Die Bildebene wird erfüllt von hellen und dunklen und farbigen Lichterscheinungen, wie sie die Interferenz liefert. Diese Interferenzerscheinung in der Bildebene ist nach Abbe die mikroskopische Abbildung. Wir betrachten dieses Interferenzbild dann mit dem Okular.

Für die Güte dieses Bildes ist zunächst, ganz wie bei der Abbildung auf geometrisch-optischem Wege, der Korrektionszustand des Objektivs maßgebend. Es kommt aber noch etwas anderes hinzu. „Wenn alle Strahlen, in welche die Beugungswirkung des Objektivs außerhalb des Linsensystems das einfallende Licht zerlegt hat, von dem Linsensystem sämtlich aufgenommen und wieder gesammelt werden, wenn also die Öffnung des letzteren die durch Beugung entstandene Strahlengruppe in solchem Umfange aufzunehmen gestattet, daß kein Teil von merklicher Intensität verloren geht, so wird das Interferenzbild identisch mit einer Flächenprojektion des Objekts.“ Es kommt also darauf an, alle Teile der entstehenden Beugungsbüschel durch ein Objektiv von großer Öffnung einzufangen. Ganz ist das aber für die allerfeinsten Strukturen nicht möglich. Die mikroskopischen Bilder allerfeinsten Strukturen sind also nicht objekttru. Man muß eben daran denken, daß für das mikroskopische Bild nicht das Objekt unmittelbar, sondern ein durch dieses hervorgerufenen Beugungsphänomen maßgebend ist. „Je kleiner die linearen Maße einer Struktur werden, eine desto geringere Anzahl von Beugungsbüscheln kann auch beim größten Öffnungswinkel (des Objektivs) effektiv werden, desto weniger bestimmt wird dasjenige, was von der wirklichen Struktur aus dem Bilde rückwärts erschlossen werden kann“. (Abbe 1873). Es können Strukturen sichtbar werden, die nicht im Objekt vorhanden sind, und ein optisch

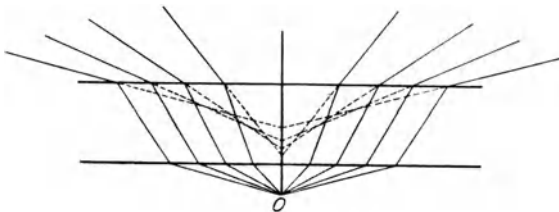


Abb. 10. Wirkung des Deckglases auf ein von O ausgehendes Bündel. (Nach Nägeli und Schwendener.)

leeres Feld kann da erscheinen, wo optisch wirksame Strukturen vorhanden sind. Das sind schon starke Trugbilder. Das wichtigste aber ist, daß andere Strukturen sichtbar werden können, als es den am Objekt vorhandenen entspricht. Diese Dinge lassen sich mittels willkürlich erzeugter, also

bekannter, verhältnismäßig grober Strukturen und mit Objektiven von verhältnismäßig kleiner Öffnung experimentell nachweisen. Es mag erwähnt werden, daß die Größenordnung mancher Streifungsphänomene des quergestreiften Muskels schon durchaus innerhalb der Grenzen liegt, in denen eine objekttroue Abbildung selbst durch die besten und stärksten Systeme aus Gründen, die auf der Wellennatur des Lichtes beruhen, nicht mehr möglich ist.

Die Konstruktion und Einführung der homogenen Immersionen beruht auf dieser Abhängigkeit der Auflösung vom Öffnungswinkel des Objektivs. Die mikroskopischen Objekte befinden sich für gewöhnlich in Wasser oder in einem Einschlußmittel von höherem Brechungsindex, Glyzerin, Harz. Tritt

ein Büschel aus diesem Medium in Luft über, so wird es nach den Brechungsgesetzen stärker geöffnet (Abb. 10). Bringt man nun eine Flüssigkeit zwischen Frontlinse und Deckglas, so hebt man die erwähnte Erscheinung ganz oder teilweise auf, je nachdem, ob noch ein Brechungsunterschied zwischen Einschlußmittel und Immersionsflüssigkeit übrig bleibt oder nicht. Es ist also möglich, durch solche Tauch- oder Immersionssysteme größere Teile der entstehenden Beugungsbüschel einzufangen als mit Trockensystemen. So erzielt man eine größere Auflösung.

Die Leistungsfähigkeit eines Objektivs wird im wesentlichen durch das Auflösungsvermögen bestimmt. Dieses wird gemessen durch den Abstand zweier Punkte, die noch gerade getrennt abgebildet werden. Für diesen Abstand gilt $d = \frac{\lambda}{a}$ für gerade Beleuchtung. Bei schiefer Beleuchtung nimmt

d ab, bis es bei äußerst schiefer Beleuchtung den Wert $d = \frac{\lambda}{2a}$ erhält. d ist der Abstand der beiden Punkte, λ die Wellenlänge des verwendeten Lichts und a die numerische Apertur. Die numerische Apertur ist das Produkt des Sinus des halben Öffnungswinkels (u) des Objektivs, das heißt der Winkelöffnung desjenigen Büschels, das noch gerade vom Objektiv aufgenommen wird, multipliziert mit dem Brechungsindex des Mediums, das sich zwischen Frontlinse und Deckglas befindet ($a = n \cdot \sin \frac{u}{2}$). Bei Trockensystemen ist

die numerische Apertur unter 1,0; Immersionssysteme haben eine numerische Apertur, die größer ist als 1,0. Das Auflösungsvermögen ist proportional der numerischen Apertur, die Helligkeit proportional dem Quadrate dieser Größe. Da bei den homogenen Immersionen außerdem die Reflexionen an der Frontlinse und die totalen Reflexionen an der Deckglasoberfläche wegfallen, so erfüllen diese Systeme auch noch dieserhalb in Bezug auf die Helligkeit des Bildes höhere Anforderungen als die Trockensysteme. Hinzu kommt noch, daß man bei ihrer Benutzung von der Deckglasdicke unabhängig ist, die bei Benutzung der stärkeren Trockensysteme sorgfältig berücksichtigt werden muß.

Damit hätten wir das nötige Rüstzeug zum Verständnis der optischen Leistungen des Mikroskops gewonnen und können uns dem Aufbau des Mikroskops als optischem Apparat und seiner Verwendung zuwenden.

8. Aufbau des Mikroskops und seine Handhabung. Man unterscheidet an einem vollständigen Mikroskop den Tubus, das Stativ und die Beleuchtungs-
vorrichtung. Der Tubus ist eine Röhre, die an ihrem Ende ein Gewinde trägt. In dieses Gewinde werden die Objektive unmittelbar eingeschraubt, oder eine Auswechselvorrichtung für diese wird zunächst daran befestigt (Revolver, Schlittenobjektivwechsler). In die andere Seite ist eine zweite Röhre so hineingeschoben, daß sie aus- und eingezogen werden kann. Der ganze Tubus läßt sich also verlängern und verkürzen und seine Länge ist an einer Einteilung am Auszug abzulesen. Dabei muß die Höhe der Auswechselvorrichtung berücksichtigt werden. In den Auszug wird das Okular hineingesteckt. Der Tubus ist der Träger der Optik und am Stativ beweglich angebracht. Das Stativ trägt den Objekttisch, der in der Mitte durchbohrt ist. Eine Kippvorrichtung dient der Bequemlichkeit, um den Tubus für die Beobachtung schief zu stellen. Unter der Tischöffnung befindet sich der Beleuchtungsapparat. Im einfachsten Falle ist das ein Spiegel, mittels dessen Licht von unten durch die Tischöffnung geworfen wird. Zwischen Tisch und Spiegel können Blenden von verschiedener Weite eingesetzt werden, oder es ist eine Irisblende angebracht, die man auf verschiedene Weite einstellen kann. Eine bessere Regulation

der Beleuchtung erhält man durch den Abbeschen Beleuchtungsapparat. Der Hauptteil dieser Einrichtung ist ein sogenannter Kondensor, ein Linsensystem, das im wesentlichen wie ein Objektiv von großer Apertur gebaut ist und das von der Lichtquelle ein Bild in der Objektebene entwirft. Unter ihm befindet sich eine Irisblende. Sie begrenzt das einfallende Licht und bestimmt somit die Eintrittspupille des ganzen Mikroskops (Abb. 11 und 12).

Das zu untersuchende Präparat befindet sich in fast allen Fällen auf einer Glasplatte — dem Objektträger — in einer Flüssigkeit, z. B. Wasser und ist von einem dünnen Glasplättchen bedeckt — dem Deckglas. Das Präparat wird über die Tischöffnung gelegt, und mit dem Spiegel von unten her durchleuchtet. Dann wird „eingestellt“, indem man den

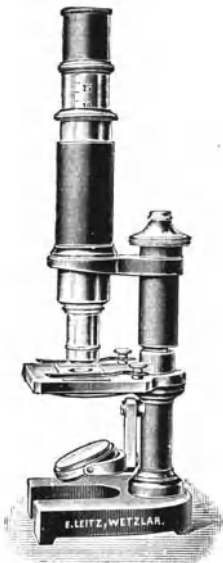


Abb. 11. Kleines Stativ. Bewegung des Tubus mit der Hand.



Abb. 12. Großes Stativ.

Tubus auf und nieder bewegt, bis das Bild deutlich sichtbar ist. Bei großen Stativen ist diese Einstellung durch Bewegung des Tubus mittels Zahn und Trieb sehr einfach. Bei kleineren schiebt man mit der Hand den Tubus in einer federnden Hülse nach unten. Er wird zur Überwindung der Reibung gedreht, und man muß etwas mehr achtgeben, daß man nicht das Präparat — oder gar die Frontlinse des Objektivs — zertrümmert.

An allen Mikroskopen ist noch eine feine Einstellvorrichtung vorhanden, die Mikrometerschraube. Sie dient nicht dazu, das Objektiv dem Objekt bis zum Erscheinen des Bildes zu nähern, sondern einem ganz anderen Zwecke.

Jedes Präparat hat eine bestimmte Dicke. Das mikroskopische Bild aber ist flächenhaft und entwirft jeweils nur von den in einer Ebene des Objekts vorhandenen Gebilden ein Bild (optischer Schnitt). Die dritte Dimension, die Tiefe des Objektes, erschließt man dadurch, daß man den Tubus auf und ab bewegt. Diese feine Auf- und Abbewegung zu ermöglichen, ist der Sinn der Mikrometerschraube. Nur schwache Objektive haben ein gewisses „Tiefenunterscheidungsvermögen“. Die ständige Benutzung der Mikrometerschraube, vor allem bei den stärkeren Objektiven, gehört zur Kunst des Mikroskopierens. Es ist ein Zeichen völliger Unkenntnis im Gebrauch des Mikroskops, wenn die Mikrometerschraube unbenutzt bleibt. Die Durchmusterung des Präparats in der Fläche geschieht durch Verschieben des Objektträgers auf dem Objektische. Dazu genügt vollständig die Hand. Man muß beachten, daß das Bild umgekehrt ist, und man daher in der dem gewünschten Erfolg entgegengesetzten Richtung zu verschieben hat. Daran gewöhnt man sich bald. Eine Verschiebevorrichtung (z. B. ein Kreutztisch) dient in den meisten Fällen nur der Bequemlichkeit.

9. Auswahl der Objektive und Okulare. Es ist nun unbedingt erforderlich, daß ein Satz von Objektiven zur Verfügung steht. Man unterscheidet praktisch: schwache, mittlere und starke Trockensysteme und Immersionen. Letztere gehören vorwiegend zu den starken Systemen. An den Leistungen des Objektivs unterscheiden wir Vergrößerung, gemessen durch die Brennweite, Auflösung, gemessen durch die numerische Apertur und Gesichtsfeld. Das Gesichtsfeld ist der zentrale Teil des durch das Objektiv abgebildeten Flächenstückes des Präparates, der von der Sehfeldblende des Okulars begrenzt wird.

Es ist wünschenswert, über je ein System der drei ersten Arten zu verfügen. Für zytologische und bakteriologische Untersuchungen sind Immersionen nicht zu entbehren. Ein größerer Satz von Okularen ist für die meisten Zwecke unnötig. Es genügt eins der niederen Nummern, z. B. 1, 2 oder 3 der Firmen Zeiß und Leitz. Bei Apochromaten und stärkeren Achromaten verwendet man zur Vermeidung der chromatischen Aberration die Kompensationsokulare. Nicht genug kann betont werden, daß die Vergrößerung nicht das für die Leistung des Mikroskops Maßgebende ist, sondern die Auflösung. Wenn das Okular alles sichtbar gemacht hat, was das Objektivbild zeigt, so ist die „förderliche Vergrößerung“ erreicht, das Bild weiter auseinander zu zerren hat keinen Zweck. Der Gebrauch starker Okulare hat aber drei wirkliche Nachteile. Einmal wird das Bild immer dunkler, ferner das Gesichtsfeld immer kleiner und schließlich hat die große Engigkeit der aus dem Okular austretenden Büschel noch einen physiologischen Nachteil. Die in jedem Auge vorhandenen Trübungen werfen bei sehr engen Büscheln Schatten auf die Netzhaut. So erhält man entoptische Erscheinungen, zumal wenn die Schatten gerade auf die Stellen des schärfsten Sehens fallen. Auch wirken dann schon ganz geringfügige Verunreinigungen des Okulars (Stäubchen) sehr störend. Unter schwachen Objektiven versteht man solche von 50–25 mm Brennweite, die Vergrößerungen von 4fach bis 50fach gestatten; mittlere sind solche von 15–7 mm Brennweite und 50–250facher Vergrößerung; starke solche von 4,5 bis 2 mm Brennweite und 250–900facher Vergrößerung. Unter den Immersionen unterscheidet man Wasserimmersionen und Öl- oder homogene Immersionen. Sie liefern keine stärkeren Vergrößerungen als die starken Trockensysteme, jedoch ist ihrer größeren numerischen Apertur wegen das Auflösungsvermögen ein besseres. Es hat im allgemeinen keinen Zweck, für die Betrachtung des Präparates mit starken Trockensystemen (num. Ap. 0,9) über eine Vergrößerung von 950, mit Immersionssystemen (num. Ap. 1,3) über eine solche von 1300 hinauszugehen.

Wonach regelt sich nun die Benutzung der verschiedenen Objektive und Vergrößerungen? Nun, genau so, wie die Benutzung von Landkarten verschiedenen Maßstabes oder wie die Art, in der ein Gelände mit dem Auge studiert wird.

Die Größe des Gesichtsfeldes ist im allgemeinen um so größer, je größer die Brennweite ist. Je stärker die Vergrößerung, um so kleiner ist das Gesichtsfeld. Die Kunst der Mikroskopie beruht nun darin, mit möglichst schwachen Systemen möglichst viel zu sehen und zu erkennen. Der Überblick ist mit starken Vergrößerungen außerordentlich erschwert; es ist genau soviel schwerer in einem Präparat, womöglich in einem unbekannten, mit einer starken Vergrößerung sich zurechtzufinden wie es etwa einer Ameise schwerer ist in einem Kornfeld sich zu orientieren, als einem Menschen, der frei darüber blickt. Die starke Vergrößerung ist dazu da, Einzelheiten zu studieren an Stellen, die man mit der schwächeren Vergrößerung herausgesucht hat. Den Überblick und die Gesamtkenntnis des Präparates vermitteln allein die mittleren und die kleineren Vergrößerungen. Die Auswechsellvorrichtungen erleichtern deshalb das Mikroskopieren sehr, da sich ein fortwährender Wechsel zwischen den Objektiven nötig macht.

10. Zeichnen. Ein sehr wertvolles Mittel, sich eine eingehende Kenntnis des Präparates und charakteristischer Einzelheiten daraus zu verschaffen, ist, zu zeichnen. Da das mikroskopische Bild vollkommen eben ist, so zeichnet man wie nach einer Vorlage. Es sind nur einige Winke für den Anfänger zu beobachten: man zeichne mit einem gut gespitzten, nicht zu weichem Bleistift auf glattem Papier Skizzen; schematisiere ein wenig von vornherein und führe im allgemeinen niemals die ganze Zeichnung in allen Einzelheiten aus. Vollständig ausgeführte Zeichnungen, wie sie z. B. als Grundlage für Lehrbuchabbildungen dienen, erfordern viele Stunden oder Tage Arbeit und ziemlich viel Technik. Will man sich mit einem anderen über ein Präparat verständigen, so ist ein Blatt Papier und ein Bleistift unbedingt nötig, wie denn überhaupt für den Mikroskopiker und jeden, dessen Arbeitsgebiet hauptsächlich durch das Sichtbare gegeben ist, der Zeichenstift ein der Sprache durchaus gleichwertiges Ausdrucks- und Mitteilungsmittel ist.

Zur Ausführung größerer und genauerer Zeichnungen ist ein Zeichenapparat nötig. Durch eine Kombination spiegelnder Flächen werden das Zeichenpapier und das mikroskopische Bild gleichzeitig mit einem Auge gesehen. Es ist so leicht, das Gesehene mit dem Stift zu umfahren und Größe und Lage seiner verschiedenen Inhalte genau in ihrem Verhältnis zueinander festzulegen.

11. Mikroskopie im Hellfeld. Beim gewöhnlichen Gebrauche des Mikroskops betrachtet man dünne, durchsichtige Objekte in durchfallendem Licht. Dann ist das ganze Gesichtsfeld mit Licht erfüllt. Das Objekt befindet sich z. B. in Wasser. In einem solchen Falle erscheinen die meisten Bildelemente dunkler als die Teile des Gesichtsfeldes, in denen sich nur das Einschlußmittel befindet, also die Umgebung des Präparates und die Löcher in ihm. Man bezeichnet das Bild als negatives Bild und die Art der Verwendung des Mikroskopes als Mikroskopie im Hellfeld.

Das Bild kommt einmal dadurch zustande, daß die Objektteile gegeneinander und gegen das Einschlußmittel verschiedenes Brechungsvermögen besitzen. Daraus ersieht man, daß das Bild in weitem Maße abhängig ist vom Einschlußmittel. Ist dieses so stark lichtbrechend wie das Objekt, so fallen die Ablenkungen der beleuchtenden Strahlen zum großen Teil fort, sie treten ungehindert hindurch, das Objekt erscheint durchsichtig; es ist aufgehellt. Dabei verschwinden also die meisten auf Brechungsunterschieden beruhenden Strukturen.

Man kann sich das am besten durch die Untersuchung eines nicht zu dünnen Flöckchens Watte in Luft klar machen (Schaffer). Durch Ablenkung der Lichtstrahlen im Objekt erscheint das ganze Gesichtsfeld dunkel. Verdrängt man nun die Luft zwischen den Fäden durch verdünntes Glyzerin, so werden die Brechungsunterschiede im Objekt kleiner, das Licht tritt hindurch und man kann die einzelnen Fäden unterscheiden.

Die Brechungsunterschiede als bilderzeugende Eigenschaft kommen im wesentlichen für ungefärbte Teile in Betracht. Man studiert solche Dinge am besten zunächst an bekannten Objekten, Luftblasen in Wasser und Harz, Öltropfen in Wasser, Glasfäden in Luft, Wasser und Harz oder Glyzerin. Die dabei entstehenden Bilder sind bei verschiedenen Einstellungen verschieden. Die kugelförmigen oder zylindrischen Objekte wirken dabei zum Teil wie Sammel- oder Zerstreuungslinsen (Abb. 13). So kann es kommen, daß stark lichtbrechende Körperchen heller erscheinen als das licht-erfüllte Hellfeld selbst. Beim Bewegen der Mikrometerschraube funkeln diese Gebilde in farbigem Licht. Die Farben rühren daher, daß diese Gebilde natürlich weder sphärisch noch chromatisch korrigiert sind. Gute Objekte, um sich das anschaulich zu machen, sind z. B. die stark lichtbrechenden Körnchen in weißen Blutzellen aus dem eigenen Blute, das man mit Ringerlösung verdünnen kann (Abb. 14). Die zweite Eigenschaft der Objekte, die für die Bilderzeugung in Betracht kommt, ist die Absorption. Das Farbenbild kommt dadurch zustande. Die Objekte der mikroskopischen Anatomie werden vorwiegend an gefärbten Schnittpräparaten studiert. Die meisten Bilder, mit denen es der mikroskopierende Anatom also zu tun hat, sind Absorptionsbilder. Es ist jedoch nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, daß für das Studium der lebenden Substanz, also lebensfrischer Zellen und der Zellprodukte, das farblose Brechungsbild das wichtigste ist. Die im Anfang der Histologie fast allein geübte Mikroskopie ungefärbter lebensfrischer Präparate im Hellfeld, das durch enge Bündel erleuchtet wird, wird immer von großer Bedeutung bleiben und sollte unter keinen Umständen über dem Studium fixierter und gefärbter Präparate vernachlässigt werden.

Die Beleuchtung hat nach den Anforderungen zu wechseln. Es stehen Hohl- und Planspiegel zur Verfügung, dazu unter Umständen der Beleuchtungsapparat, um verschiedenartige Beleuchtungswirkungen zu erzielen. Durch diese Vorrichtungen werden leuchtende Flächen unter dem Präparat hergestellt, die Spiegelflächen oder das Öffnungsbild des Kondensors.

Der Hohlspiegel liefert eine hellere Fläche als der Planspiegel.

Von dem zu untersuchenden Objekt kommt bei Verwendung der mittleren und starken Systeme nur ein sehr kleiner Teil als Gesichtsfeld in Betracht. Jeder Punkt dieses Feldes erhält einen Strahlenkegel mit der leuchtenden Fläche als Basis. Neben der Helligkeit der beleuchtenden Fläche ist die Apertur dieser Bündel für den Beleuchtungseffekt maßgebend. Sie wird durch Blenden eingeschränkt.

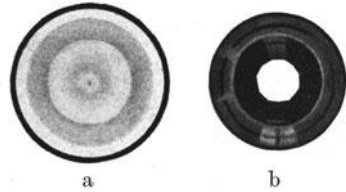


Abb. 13. Bild eines Öltropfens (a) und einer Luftblase in Wasser. Einstellung auf das von den kugeligen Objekten gelieferte Bild der Irisblende (die scharfe schwarze Begrenzung) ist das Öffnungsbild (V).



Abb. 14. Weißes Blutkörperchen in verdünnter Salzlösung (Ringerlösung). Das Bild entspricht dem Öltropfen, Abb. 13a. Der schwarze Ring um das Objekt ist das Öffnungsbild: jedes der groben Granula läßt bei scharfer Einstellung wieder ein Öffnungsbild erkennen (P).

Die Wirkung des Kondensors ist allein die, die Apertur der beleuchtenden Büschel zu erhöhen. Ein einfaches Schema des Vorganges entwirft die Abb. 15. Die größte Apertur erhält man, wenn das Öffnungsbild des Kondensors in das Präparat fällt. Dabei wird die Lichtquelle, die Spiegelfläche, im Präparat abgebildet.

Zum Studium des Brechungsbildes im Hellfeld ist eine kleine Apertur der beleuchtenden Büschel erforderlich. Das hängt mit der verschiedenen Be-

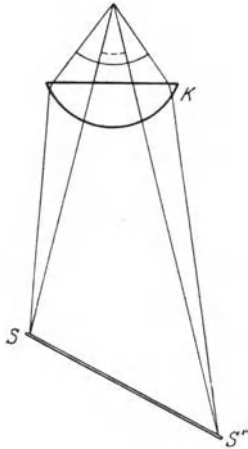


Abb. 15. Wirkung von Spiegel $S-S'$ und Kondensor. Der ausgezogene Winkelbogen bezeichnet die große Öffnung der vom Kondensor gelieferten Beleuchtungsbüschel, der punktierte Bogen die Öffnung des engeren, vom Spiegel allein gelieferten Büschels.

gungswirkung brechender und absorbierender Strukturen zusammen¹⁾. Durch weit geöffnete Büschel tilgt man das Brechungsbild vollständig aus. Hat man also ein schwach oder gar nicht gefärbtes Präparat vor sich, so benutzt man eine enge Blende. Durch die starke Ablendung wird das Gesichtsfeld verhältnismäßig dunkel. Dabei werden geringe Helligkeitsunterschiede gut wahrgenommen. Durch schiefe Beleuchtung werden, abgesehen von der stärkeren Auflösung (S. 9) oft wertvolle Lichtkontraste im Objekt erzielt. Die stärker lichtbrechenden Teile scheinen dann heller als die freien Flächen des Gesichtsfeldes. Man spricht dann von einem partiellen Dunkelfeld.

Für stark gefärbte Objekte, mit intensiven Farbunterschieden ist die Verwendung weit offener Beleuchtungsbüschel vorzuziehen. Jedoch soll der Öffnungswinkel der beleuchtenden Büschel nicht größer sein als der des benutzten Objektivs (Abb. 16a). R. Koch nutzte zuerst zum Studium stark gefärbter Bakterienpräparate die Möglichkeit aus, das Brechungsbild durch weit offene Beleuchtungsbüschel vollständig wegfällen und die farbigen Objekte in einem hellleuchtenden Gesichtsfeld stark hervortreten zu lassen. Das Absorptionsbild wird durch starkes Licht, das Brechungsbild durch schwaches Licht kontrastreicher. Bei Verwendung von Immersionen ist die Herstellung einer vollständigen Immersion oft von großem

Nutzen. Es wird nicht nur die Luft zwischen Frontlinse des Objektivs und Deckglas, sondern auch zwischen Objektträger und Frontlinse des Kondensors durch Wasser oder Zedernholzöl verdrängt. Apertur der beleuchtenden Büschel und Lichtmenge — durch Fortfall aller Reflexionen — werden dadurch erhöht.

Eine besondere Besprechung erfordert die Beleuchtung bei der Verwendung ganz schwacher Systeme. Das Gesichtsfeld ist sehr groß, und so kommt es darauf an, die ganze Tischöffnung gleichmäßig mit Licht zu erfüllen. Hohlspiegel und Kondensor sind deshalb nicht zu verwenden. Mitunter hilft ein Blatt weißen Papiers an Stelle des Spiegels aus. Den größeren Stativen sind Mattscheiben beigelegt, die in den Blendenträger des Beleuchtungsapparates eingelegt werden.

Nicht nur bei fehlendem oder mangelhaftem Tageslicht, sondern auch um eine stets gleichmäßige und helle Beleuchtung zu erzielen, ist man auf die Benutzung künstlichen Lichtes angewiesen. Die Mikroskopierlampen, die von den verschiedenen Firmen in den Handel gebracht werden, erfreuen sich deshalb einer wachsenden Verbreitung. Man kann jede gute Lampe dazu verwenden. Die Einfügung eines Farbfilters, einer Wasserkühlung, sowie einer Sammel-

¹⁾ Abbe, ges. Abhandl. XXI.

linse ist nötig. Alles wird vereint in einer sogenannten Schusterkugel. Das ist ein Rundkolben, den man mit Wasser oder einer Farblösung füllt. Für die meisten Zwecke ist ein leichtes Blaufilter nützlich ¹⁾. Auch Gelb- und Grünfilter muß man in einzelnen Fällen versuchen.

In jedem Falle, ob man bei Tageslicht oder künstlichem Licht arbeitet, muß der Beleuchtung die größte Aufmerksamkeit zugewendet werden. Bei der Einstellung eines jeden Präparates müssen die verschiedenen Beleuchtungsmöglichkeiten solange ausprobiert werden, bis die jeweils günstigste Beleuchtung hergestellt ist.

12. Mikroskopie im Dunkelfeld. Zwei Objekteigenschaften bringen das optische Bild hervor, und zwar Unterschiede im Brechungs- und Unterschiede im Absorptionsvermögen der einzelnen Objektelemente untereinander und gegenüber dem Einschlußmittel, wie sie durch Dichte, Dicke und Färbung der Objekte hervorgerufen werden. Sind für jeden Ort des Gesichtsfeldes Absorptions- und Brechungsindex bestimmt, so sind alle Eigenschaften des betreffenden Präparates, soweit sie überhaupt mit dem Mikroskop wahrgenommen werden können, bekannt. Wir hatten Absorptionsbild und Brechungsbild unterschieden. Beide Bilder haben verschiedene günstigste Bedingungen für

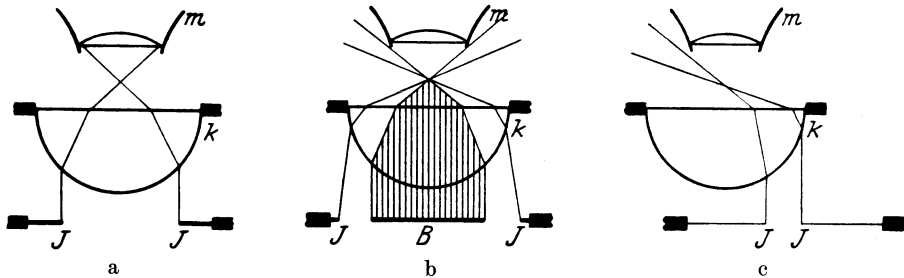


Abb. 16. Benützung des Kondensors zu Hell- und Dunkelfeldbeleuchtung. a) Hellfeld; b) Dunkelfeld unter Benützung einer Sternblende *B*, c) Dunkelfeld durch so schiefe Beleuchtung erzielt, daß das beleuchtende Bündel an der Frontlinse vorbeigeht. *J—J* Öffnung der Irisblende, *K* Kondensor, *M* Mikroskop mit der Frontlinse des Objektivs. (Nach Scheffer, verändert.)

ihr Zustandekommen. Im Hellfeld lassen sich sowohl Brechungs- wie Absorptionsbilder studieren. Jedoch sind im Hellfeld für das Absorptionsbild die günstigsten Bedingungen vorhanden. Hier wird wirklich ein rein negatives Bild, durch Lichtabsorption an verschiedenen Stellen, hervorgebracht.

Feine Brechungsstrukturen werden bei schiefer Beleuchtung oft besser studiert. Diese wird dadurch erzeugt, daß man enge Bündel schief zur optischen Achse des Mikroskops in das Objekt wirft. Die Lage der dabei entstehenden Beugungsbündel gestattet es, noch Teile von ihnen mittels des Objektivs einzufangen, die sonst nicht mehr in dieses gelangen würden. Schiefe Beleuchtung liefert der Spiegel, den man bei mäßig enger Blende aus der optischen Achse herausbewegt. Beim Abbeschen Beleuchtungsapparat wird der Blendenträger verschoben, so daß die Öffnung der Blende exzentrisch steht. Die Einrichtung ist beide Male so getroffen, daß die schiefe Beleuchtung in verschiedenem Winkel

¹⁾ Als Blaufilter verwendet man am besten eine Methylenblaulösung, die man sich in beliebiger Verdünnung — für verschiedene Zwecke verschieden — herstellt. Zum Studium blau-rot gefärbter Präparate ist ein Filter folgender Zusammensetzung zu empfehlen: Kupfersulfat, kristallisiert, und Chromalaun zu gleichen Teilen in Wasser gelöst, auch hier probiert man eine geeignete Konzentration aus, indem man eine etwa 5% von jedem Salz enthaltende Stammlösung nach Bedarf verdünnt. Gelbfilter liefert eine Pikrinsäurelösung, Grünfilter Pikrinsäure und Kupfersulfat.

und von jeder Richtung der Windrose einfallen kann. Es ist das Wesen des Abbeschen Beleuchtungsapparates, daß durch ihn jeder Teil des ganzen Strahlenkegels, dessen Basis der Spiegel bildet, einzeln verwendet werden kann. Stellt man die Beleuchtung so schief ein, daß kein Licht mehr unmittelbar ins Objektiv fällt, so wird der Untergrund schwarz (Abb. 16c). Das Licht gelangt nur durch Brechung und Beugung an den Konturen und Strukturen des Objektes ins Mikroskop. Das Bild erscheint hell auf dunklem Grunde, man hat ein positives Bild im Dunkelfeld vor sich, Dunkelfeldbeleuchtung. Im Hellfeld bestehen für das auf Absorptionsunterschieden beruhende Bild, im Dunkelfeld für das auf Brechungsunterschieden beruhende die günstigsten Bedingungen. Das beste Dunkelfeld wird so hergestellt, daß von allen Richtungen aus Strahlen, die in gerader Verlängerung am Objektiv vorbeigehen, in das Präparat geworfen werden. Am einfachsten erhält man ein Dunkelfeld durch Anwendung einer Sternblende (Abb. 16b, 17). Sie wird in den Diaphragmenträger eingelegt, und läßt nur die

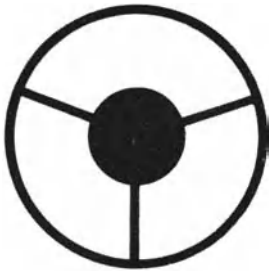


Abb. 17. Sternblende zum Einlegen in den Diaphragmenträger des Objektivs. Um sich aus Pappe eine Blende auszuschneiden, pause man die Abbildung durch und schneide sie aus, sie besitzt die richtige Größe. (Nach Scheffer.)

Randstrahlen in den Kondensor eintreten. Der Kondensor wird bis zum Anschlag heraufgedreht und durch einen Tropfen Wasser Kondensorimmersion hergestellt. Man kann sich Sternblenden aus steifem Papier selbst schneiden. Mehrere von verschiedenem Durchmesser der zentralen Blendungscheibe sind herzustellen. Der aus dem vom Kondensor gelieferten Strahlenkegel abgeblendete Teil muß gerade so groß oder ein wenig größer sein als die Apertur des Objektivs. Man kann deshalb auch nur Objektive kleiner Apertur verwenden. Die passenden Objekte sind lebende Organismen, Infusorien z. B. und Algen, die so ein sehr hübsches und instruktives Bild geben.

Vollkommenere Dunkelfelder, die auch mit Objektiven von großer Apertur betrachtet werden können, werden durch Dunkelfeldkondensoren erzielt. Künstliche Beleuchtung (unter Umständen Bogenlicht) ist dabei erforderlich. Ein je geringeres Lichtbrechungsvermögen die Objekte haben, um so lichtschwächer erscheinen sie im Dunkelfeld¹⁾. Ein gutes Dunkelfeld für sehr kleine und lichtschwache Objekte herzustellen, erfordert große Aufmerksamkeit. Vollständig saubere Gläser sind dabei die Hauptsache. Es sind noch eine Reihe von Punkten dabei zu beachten, Objektträgerdicke, Dicke der Schicht zwischen Deckglas und Objektträger usw. Sie sind in den von den optischen Firmen darüber herausgegebenen Druckschriften angegeben.

Die Dunkelfeldkondensoren gestatten nun noch, isolierte Körperchen sichtbar zu machen, die im Hellfeld nicht abgebildet werden können, da sie kleiner als eine Lichtwelle sind. Es geschieht das nach Art des Sonnenstäubchenphänomens. Fällt ein Lichtstrahl in das Zimmer, und blickt man durch ihn hindurch gegen einen dunklen Hintergrund, so sieht man die bekannten Sonnenstäubchen ihre Tänze aufführen. Man nimmt dabei nicht das Stäubchen selbst wahr, sondern ein Beugungsphänomen, das jedes Stäubchen, das man mit bloßem Auge nicht wahrnehmen könnte, von einer Aureole, einem Beugungscheibchen umgeben erscheinen läßt. Diese Erscheinung tritt auch als „Tyndalkegel“ in Flüssigkeiten auf, in denen Teile von anderer Lichtbrechung als das Einschlußmittel suspendiert sind, wenn man einen Kegel intensiven Lichtes hineinwirft. Er erscheint auch in solchen Flüssigkeiten, die im durchfallenden

¹⁾ Die Lichtstärke ist außerdem der 4. Potenz des Durchmessers der Teile proportional.

Licht vollständig optisch leer erscheinen, weil die Teilchen sehr klein sind (kolloidale Lösungen). Dieses Phänomen muß auch im Dunkelfeld zur Erscheinung kommen; dabei erscheint aber nicht eine diffuse Trübung, sondern durch die Vergrößerung kann jedes Beugungsscheibchen für sich wahrgenommen werden. Das Dunkelfeld wirkt dann als Ultramikroskop, es werden ultramikroskopische Teilchen, zwar nicht in ihrer wahren Gestalt, aber so wahrgenommen, daß man sie zählen kann. Für die Histologie hat die Ultramikroskopie kaum Bedeutung, wohl aber für die Kolloidchemie, während die Dunkelfeldbeleuchtung für das Studium physiologischer Probleme von großer Wichtigkeit geworden ist.

13. Projektion und Photographie. Jedes Mikroskop kann auch als Projektionsapparat benutzt werden. Am einleuchtendsten erscheint eine solche Projektion durch das Objektiv allein. Dieses entwirft ja ein reelles Bild, das man auf einem Schirm auffangen kann. Durch veränderte Tubuseinstellung kann man das Bild an beliebigen Orten hinter dem Objektiv erzeugen. Auch mit einem Okular ist das möglich. Die Einstellung des Tubus muß dann nur so erfolgen, daß das Objektivbild zwischen die beiden Brennpunkte, des Okulars und des Objektivs, zu liegen kommt. Dann entwirft auch das Okular ein reelles

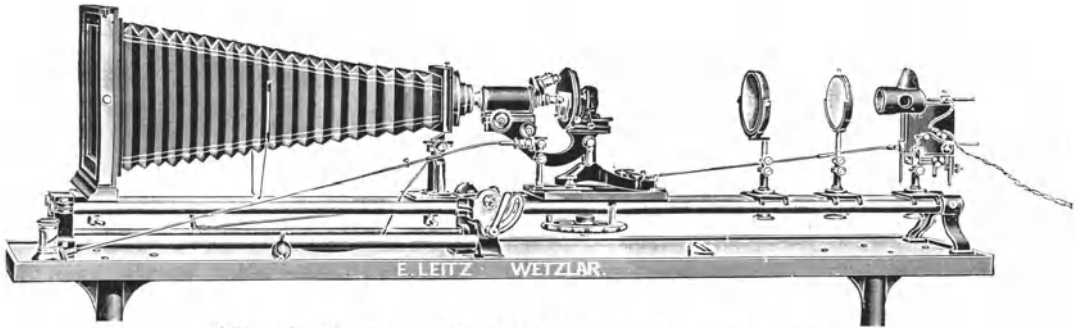


Abb. 18. Benutzung des Mikroskops zur Mikrophotographie.

Bild. Für Projektionszwecke werden eine starke Lichtquelle mit Blenden und Sammellinsen und das um 90° geneigte Mikroskop auf einer optischen Bank montiert. Diese Einrichtung wird unmittelbar zur Mikrophotographie verwendet. An Stelle des Schirmes, der das Bild auffängt, treten Mattscheibe und Platte. Tubusende und Platte werden durch einen Balg auszug vereinigt (Abb. 18).

Für manche Zwecke des Unterrichts und der wissenschaftlichen Arbeit ist die Mikrophotographie unentbehrlich. Für sehr viele Zwecke leistet jedoch eine Zeichnung dasselbe oder besseres. Die Zeichnung ist nicht nur eine Wiedergabe, sondern auch eine Ausdeutung des mikroskopischen Bildes. Es können in ihr verschiedene Ebenen des mikroskopischen Bildes vereinigt werden. Außerdem läßt sich sagen, daß eine Zeichnung nicht nur sehr viel billiger, sondern im allgemeinen auch sehr viel weniger zeitraubend in der Herstellung ist als eine gute Aufnahme, und nur eine solche kann der Zeichnung Konkurrenz machen. Dem Anfänger kann nur geraten werden, sich lieber mit dem Zeichenstift ans Mikroskop zu setzen, als Zeit und Geld mit ungeeigneten Apparaten an photographische Versuchen zu verschwenden.

Literatur zum ersten Abschnitt.

E. Abbe, Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, Jena 1904.
Kataloge und Druckschriften der Firma C. Zeiß.

- Siedentopf, Übungen zur Mikroskopie, herausgegeben von der Firma C. Zeiß, Jena. Derselbe, Über einen neuen Fortschritt in der Ultramikroskopie. Verhandl. d. deutsch. physik. Ges. XII. 1910.
 Derselbe, Über das Auflösungsvermögen der Mikroskope bei Hellfeld- und Dunkelfeldbeleuchtung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. 32, H. 1. 1911.
 W. Scheffer, Wirkungsweise und Gebrauch des Mikroskops, Leipzig. Teubner. 1911.
 O. Fischer, Medizinische Physik. Leipzig. 1913.
 Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops. Leipzig. 1892.
 Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. Leipzig. 1877. 2. Aufl.
 M. v. Rohr, Die optischen Instrumente. Aus Natur und Geisteswelt. Nr. 88. Leipzig. Teubner. 1911.
 Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena 1915.

Zweiter Abschnitt.

Die Zelle, ihr Bau, ihre Leistungen. (Allgemeine Histologie.)

¹ 14. Unsere Aufgabe. Leben ist ein Vorgang, der an den lebenden Wesen sich abspielt, die wir eben deshalb und solange das geschieht, so bezeichnen. Er ist eine Einheit, dieser merkwürdige Vorgang; als einheitliche Tatsache tritt er in die Erscheinung, gerade wie der Menschenkörper, der seine Grundlage ist. Das hindert nicht, verschiedene Einzelvorgänge daraus abzutrennen, die einzelnen Lebenserscheinungen, die aber in durchgängiger Abhängigkeit voneinander stehen und durchgehends aufeinander abgestimmt sind. Seiten des Gesamtlebens sind sie, können wir auch sagen. Die naturwirklichen Dinge oder Gegenstände, an denen diese Vorgänge ablaufen, sind die Organismen. Schon durch die Bezeichnung betonen wir eine Besonderheit in ihrem Aufbau. Organisation ist nicht Mannigfaltigkeit der Zusammensetzung schlechthin, wie sie auch ein Stück Granit besitzt, mit seinem verwickelten Gefüge aus Quarz und Silikaten, sondern die Abstimmung der Teile aufeinander ist es, der wir mit diesem Ausdruck gerecht werden wollen.

Die Anatomie — die makroskopische und die mikroskopische Anatomie — ist die Lehre von der Beschaffenheit dieser Organisation, Histologie insbesondere ist deren Verfolgung bis zu den Grenzen, die unseren Sinnen und Methoden jeweils gesetzt sind.

Wir wollen uns in diesem Buche nicht unmittelbar mit dem „Leben“ befassen, sondern mit der materiellen Beschaffenheit der Dinge, die die Lebenserscheinungen zeigen, wie sie teils notwendige Vorbedingung für den Lebensablauf ist, teils sein sichtbarer Ausdruck. Die „Struktur“ der Lebewesen bis zur Grenze des Erkennbaren ist unsere Aufgabe. „Struktur“ nennen wir dabei zunächst alles das, was wir als Verschiedenheit in der materiellen Beschaffenheit nachweisen können. Strukturen sind entweder bleibender Bestand der Organisation oder kommen und gehen im Strom der lebendigen Ereignisse.

Strukturierte Gebilde bezeichnet man in der physikalischen Chemie als Systeme und zwar dann, wenn die Teile, aus denen sie bestehen, deren Nebeneinander, ihre „Struktur“ ausmacht, voneinander abhängig sind. So nennt man Wasser und ein Salz, etwa Natriumsulfat, die man in einem Gefäß zusammenbringt, ein System, und es ist bekannt, wie die Menge beider „Phasen“ — z. B. mit der Temperatur — wechselt, wie ein Gleichgewichtszustand für jede Temperatur eintritt usw. Ein System hat man deshalb auch den Organismus genannt, ein lebendes System. Nicht daß eine Struktur überhaupt besteht,

ist das Wichtige, sondern daß ihre Teile zueinander in Beziehung stehen, voneinander abhängig sind und sich gegenseitig bedingen. Der sichtbare Aufbau des lebenden Körpers steht in der engsten Wechselwirkung mit dem Lebensvorgang, der an ihm abläuft, wenn auch, vor allem an den Objekten der Histologie, eine vorsichtige Kritik nur Vermutungen über das Wie dieser Beziehungen äußern kann.

Wenn nun unsere Darstellung auf das Sichtbare des Aufbaues sich beschränken muß, so muß dennoch der Versuch gemacht werden, seine Beziehungen zur Tatsache des Lebendigseins aufrecht zu erhalten. Die Darstellung des Organismus als lebendiges Ganzes aus lebendigen Teilen ist also unsere allgemeinste Aufgabe.

Ihrer Lösung nähern wir uns durch einen Überblick über die Grundorganisation des Körpers, die in der Lehre von der Zelle ihren Ausdruck findet. Was über die Zelle und vor allem ihre Beschaffenheit im einzelnen bekannt ist, oder behauptet wird, ist unlösbar verknüpft mit den Methoden, durch die es zum Teil erst gelingt, der Zellorganisation beizukommen. Deren kritische Würdigung ist also unumgänglich nötig, wenn wir zu einer Möglichkeit gelangen wollen, uns in der Menge der Behauptungen zurechtzufinden, die einander so oft widersprechen wie auf keinem Gebiet irgend eines naturwissenschaftlichen Faches. Erst dann wird die Möglichkeit bestehen, eine Reihe von Fragen aus der Lehre von der Zellorganisation zu behandeln.

Die Vereinigung der Zellen zu den Materialien, wie sie zum Aufbau des Körpers unmittelbar Verwendung finden, die Formen, die die Zelle dabei annimmt, bildet den Gegenstand des nächsten Schrittes. Dabei wird eine Erörterung nötig, die die Berechtigung des Zellbegriffs und die Grenzen seiner Anwendbarkeit prüft. Das umfangreiche Gebiet der an den Zellen sichtbaren Lebenserscheinungen, wozu auch die bei der Vermehrung der Zellen zu beobachtenden Strukturfolgen gehören, macht den Beschluß des allgemeinen Teiles.

Der spezielle Teil hat dann den Aufbau der Organe des Menschenkörpers aus den mikroskopischen Bestandteilen zu behandeln.

Anatomie der Zelle.

15. Zellenlehre, Pflanzenzelle. Unseren Körper als Ganzes hatten wir als lebendes System bezeichnet. Er ist gegliedert, untergeteilt, in Körperteile und Organe, die ihrerseits wieder für sich lebende Systeme bilden. Mit Hilfe des Mikroskops erkennen wir, daß dieser Aufbau der Systeme höherer Ordnung aus Gruppen von lebenden Systemen niedriger Ordnung sich weiter fortsetzt. Die letzten lebenden Systeme, zu denen wir gelangen und von denen wir mit Sicherheit wissen, daß sie selbst noch selbständig lebensfähige Systeme darstellen, sind die Zellen.

Sie sind die letzten lebenden Elemente, die wir kennen, Elementarorganismen (Brücke 1861). Der tierische Körper ist aus Zellen aufgebaut. Dies gilt streng für lange Zeiten des embryonalen Lebens (Abb. 19). Man bezeichnet sie deshalb auch als Bausteine des Körpers. Diese Bausteine entstehen niemals neu, sondern nur durch Teilung bereits vorhandener Zellen: *omnis cellula e cellula* (R. Virchow 1858).



Abb. 19. Querschnitt durch einen Hühnerembryo. Der Körper besteht nur aus Zellen. Photographie.

Äußere Form und innerer Aufbau des menschlichen Körpers kommen zustande aus der Anordnung seiner Zellen und ihrer Produkte; seine Leistungen aus der Summe der Einzelleistungen eben derselben Zellen. Dies ist in kurzem der Inhalt der Zellenlehre, die von Schleiden (1804–1881) und Schwann (1810–1882) in den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts begründet und in den darauffolgenden Jahrzehnten weiter ausgebaut wurde. Von dieser Lehre wollen wir ausgehen.

Die Zusammensetzung der lebenden Körper aus Zellen wurde zuerst an Pflanzen entdeckt. Von der Pflanzenzelle rührt der Name: *Cellula* = Kämmerchen. Ihre Entdecker meinten, diese Wandungen seien die Hauptsache und bei der Übertragung der Zellenlehre auf die tierischen Strukturen war das Suchen nach ebensolchen Wandungen zunächst der leitende Gedanke. Schon bald sah man ein, daß diese Wandungen etwas Nebensächliches sind, daß der eigentliche Träger der Lebensvorgänge, der Elementarorganismus, durch das dargestellt wird, was von diesen Wandungen eingeschlossen wird (Leydig 1856, weiter vertieft von H. v. Mohl, Kölliker, Remak, Max Schultze).

Nicht das Kämmerchen, sondern die Bewohnerin dieses Kämmerchens nennen wir jetzt die Zelle.

Die Pflanzenzelle, von der auch wir in der Betrachtung der lebenden Elementarsysteme ausgehen wollen, ist in den meisten Fällen ein vieleckiger Kasten. Seine Wandungen sind glashell, durchsichtig. Die senkrecht zum Beschauer stehenden Wände erscheinen im Mikroskop als Liniensysteme, während man durch Boden und Deckel frei hindurchsieht (Abb. 20). In jungen wachsenden Teilen wird die ganze Kammer ausgefüllt von lebender Substanz, dem Protoplasma, in dem meist ein rundes Körperchen oder Bläschen, der Kern zu erkennen ist. In diesen Teilen sind auch alle Kammern bewohnt, sie sind ganz aus lebenden Zellen aufgebaut.

Später ist das anders. In einem erwachsenen vielzelligen Pflanzenkörper sind von vielen Zellen nur die Zellmembranen erhalten, der lebende Bewohner fehlt, ist tot, und die starren Wände dienen als Stützgerüste oder Leitungsröhren weiter.

Vom lebenden Zellinhalt sieht man auch in den bewohnten Kammern oft nur den Kern.

Das kommt daher, daß ein großer Flüssigkeitstropfen, der Zellsaft, vorhanden ist. Auch dieser Zellsaft ist nicht der eigentliche lebende Zellinhalt. Dieser wird vielmehr dargestellt durch einen dünnen Wandbelag, dessen Leben zuerst daran bemerkt wurde, daß er vielfach Bewegungen zeigt. In diesem Wandbelag liegt der vorhin genannte Kern. Den Wandbelag bezeichnen wir als den Protoplasten oder das Protoplasma. Bei unseren Pflanzenzellen steht der schlauchförmige Protoplast mit der Zellwand unter einem Druck von innen, der durch den osmotischen Druck des salzreichen Zellsaftes geliefert wird. So wird der Schlauch an die Zellwand angepreßt und man bekommt nichts von ihm zu sehen. Hebt man diesen Binnendruck dadurch auf, daß man die Zelle in eine starke Salzlösung bringt, so schnurrt der Protoplast und oft auch die gedehnte Zellhaut zusammen (Plasmolyse [Abb. 21]). Der Protoplast ist dann gut sichtbar. Er ist also das, was wir jetzt die Zelle

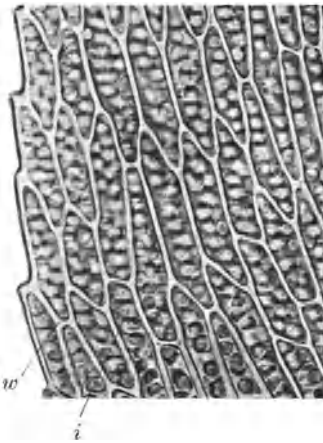


Abb. 20. Zellengefüge eines Moosblattes (*Bryum* sp.). Photographie nach dem lebenden Objekt. Das Blatt besteht nur aus einer Zellige. *w* sind die Wände, *i* der Zellinhalt mit Chlorophyllkörnern.

nennen. Sie besteht aus Kern und Protoplasma (Max Schultze 1861). Das Protoplasma nennen wir auch den Zelleib. Bei der Pflanzenzelle kommt in den weitaus meisten Fällen eine Membran, aus Zellulose bestehend, hinzu, und bei den älteren Zellen auch der Zellsaft. Beide sind Ausscheidungsprodukte des Protoplasmas.

Die älteren Autoren verstanden unter dem Begriff Protoplasma eine Substanz im chemischen Sinne, die, obwohl nicht einheitlich, doch verhältnismäßig einfach zusammengesetzt gedacht war (ein Klümpchen Eiweiß!). Man sagte, daß dieses Protoplasma bei den verschiedenen Organismen, Tieren und Pflanzen „dasselbe“ sei. Man kann sich bei diesem Satze, wenn man den Gedanken weiterdenkt, eigentlich sehr wenig Genaueres vorstellen. Denn das Protoplasma ist weder eine einheitliche Substanz, noch auch dieselbe bei verschiedenartigen Zellen desselben Körpers. Wir werden später sehen, daß es ein sehr verwickeltes System aus sehr vielen Substanzen ist, und daß gerade auf der Verschiedenheit der Protoplasmen die Verschiedenheit der Organismen beruht. Dennoch war dieser Gedanke von großer Fruchtbarkeit und Tragweite. Er drückte die Erkenntnis aus, daß es in allen Organismen Substanzkomplexe gibt, die als eigentliche Träger des Lebens miteinander vergleichbar sind und gewisse gemeinsame Grundeigenschaften haben. Die Schaffung des Protoplasma-begriffes als des stofflichen eigentlichen Lebenssubstrates oder Lebensträgers war eine der größten Taten der Biologie des 19. Jahrhunderts.

16. Organisation der tierischen Zelle. Wir wollen den Aufbau der Zelle an tierischen Zellen weiter erörtern (Abb. 22). Im Gegensatz zur Pflanzenzelle sind diese in den weitaus meisten Zellen nackt, sie haben kein Membrangehäuse, das sie von allen Seiten umgibt. Als weiches Klümpchen Protoplasma liegt die einzelne tierische Zelle vor uns. Man darf sich jedoch keineswegs etwas Einfaches darunter vorstellen. Nur ein ganz ungeheuer verwickelter Aufbau kann sie zu ihren mannigfachen Leistungen befähigen. Wenn das Gesamtleben des Körpers durch das Zusammenklingen der Einzelleben seiner Zellen zustande kommt, so birgt eben jede dieser Zellen alle Lebensprobleme. Wir werden erst nach und nach sehen, was das bedeutet.

Wir unterscheiden an der Zelle mannigfache Teile, und es ist sicher, daß diese Teile zu besonderen Leistungen in Beziehung stehen. Diese Gliederung ist also eine Organisation.

Unter Struktur hatten wir früher alle materiellen Verschiedenheiten in einem System verstanden. Wir wollen diesen Ausdruck von jetzt an beschränken auf die Verschiedenheiten in der materiellen Zusammensetzung, deren Größenordnung innerhalb des kolloidalen Zerteilungszustandes liegt. Die „Struktur“ wird damit ultramikroskopisch (Ultrastruktur)¹⁾.

¹⁾ Vgl. Tabelle S. 37.

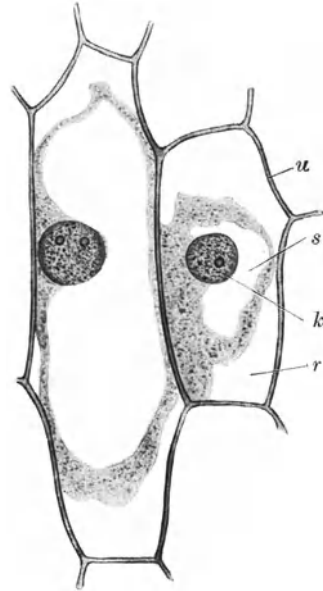


Abb. 21. Zwei Zellen aus der Oberhaut einer Zwiebelschuppe. Durch starke KNO_3 -Lösung sind die Zellen zur Plasmolyse gebracht, mit OsO_4 fixiert, mit Karmin gefärbt. *w* die Zellwand, *s* der Safttraum, *k* der Kern mit 1 bzw. 2 Kernkörperchen, *r* der durch die Plasmolyse entstandene Raum zwischen Zellwand und Protoplasten. (P.)

Die sichtbaren Zellteile nennen wir Zellorgane. Sie besitzen also selbst eine Struktur. Auf der Ultrastruktur baut sich die Organisation der Zelle auf, wie sie in den sichtbaren Zellorganen zum Ausdruck kommt. Es mag schon gleich hier hervorgehoben werden, daß diese ultramikroskopische Struktur auch eine Organisation ist, d. h. um es zunächst so auszudrücken, eine zweckmäßige Konstruktion. Es fängt wohl erst im Bereich der Atome das nicht organismische¹⁾, physikalische Gebiet an. Oberhalb dieses Gebietes ist nirgends ein Zustand vorhanden, den man etwa durch Zusammenmischen

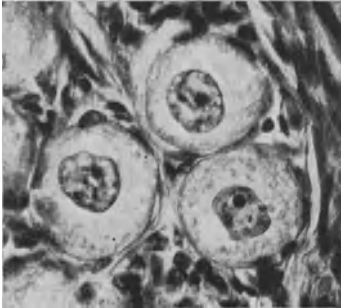


Abb. 22. Junge Eizellen aus dem Eierstock der Katze. Vergr. 900 $\times$. Man sieht den Kern mit den Kernkörperchen, den Zelleib als helles Feld mit dunkleren Teilchen. Die Außenschicht ist fester (Krusta). Ihr liegen Zellen an, Follikelzellen. (Photographie.)

von Substanzen in einem Glase erhalten könnte. Der lebende Organismus ist durchkonstruiert, durchorganisiert bis zum letzten Atom.

Außer den Zellorganen bemerkt man an vielen Zellen noch Gebilde, die nicht Bestandteile der lebenden Zellorganisation sind, sondern in diese eingelagert, wie z. B. die Stärkekörner in vielen Pflanzenzellen und ähnliches, das wir später ausführlicher besprechen werden. Wir wollen sie Zelleinlagerungen („Zelleinschlüsse“) und Zellanlagerungen nennen. Sie verleihen vielen Zellen ein charakteristisches Aussehen. Was wir mit dem Mikroskop an der Zelle unterscheiden können, sind also teils Zellorgane, teils Ein- und Anlagerungen. Beides, die Zellorgane und die Ein- und Anlagerungen, bedingen in ihrer Gesamtheit das, was wir Bau, Aufbau oder Architektur der Zelle nennen.

Wir müssen noch einer kleinen Schwierigkeit im Gebrauch der Namen gedenken. Sie betrifft das Wort Protoplasma oder Plasma. Jede Zelle hat einen Kern. Die Zelle besteht so aus Zelleib und Kern. Die häufigste Anwendung des Wortes Protoplasma setzt Zelleib = Protoplasma, dann sagt man auch Zytoplasma. Oft wird dann auch vom Karyoplasma = der Materie des Kerns gesprochen. Daneben gibt es einen Protoplasma-Begriff, der Protoplasma = lebende Substanz setzt. Wir werden später von einer Strukturtheorie des Protoplasmas hören. Man meint damit keineswegs einen Bau des Zelleibes im Gegensatz zu dem des Kerns. In durchaus folgerichtiger Weise wendet man diese Theorie auch auf den Kern an. Ebenso ist von der Chemie und Physik des Protoplasmas die Rede, und wiederum ist auch der Kern gemeint. Es gibt also einen weiteren und einen engeren Protoplasma-Begriff (= lebende Substanz und = Zelleib oder Substanz des Zelleibes). Ich glaube, man kann ohne Herbeiführung störender Mißverständnisse beide Begriffe nebeneinander gebrauchen. Wenn Mißverständnisse auftauchen können, so steht das unmißverständliche Wort Zelleib zu Verfügung.

Die Zellorgane haben eine sehr verschiedene Beständigkeit im Zellenleben. Es gibt Organe, die nur aus ihresgleichen entstehen, die also von Zelle zu Zelle weitergegeben werden. Wir können sie als Dauerorgane aus der Menge der übrigen herausheben. Das gilt sicher für den Kern (eigentlich nur für Teile von ihm) und die Chlorophyllkörner der Pflanzenzelle. Es wird das noch für andere Gebilde behauptet, z. B. die Zentren und die Plastosomen. Andere Zellorgane werden nach der Fortpflanzung der Zelle neugebildet, nach der Behauptung einiger aus Dauerorganen. Dahin gehören Muskelfibrillen und Wimperhaare. Daneben gibt es noch eine ganze Menge von Gebilden, die einmal nicht (wie eine Muskelfibrille oder der Kern), scharf von der Umgebung abgegrenzt sind, sondern unscharf in die Umgebung übergehen, Gebilde, die in den meisten Fällen nur sehr kurzlebig sind, entstehen und wieder verschwinden. Da aber dieses verschiedene Verhalten für jede einzelne Erscheinung in der Zelle strittig

¹⁾ Der Ausdruck organismisch im Sinne Rhumblers (1914).

ist, so ist es kaum möglich, darnach eine Einteilung der Organe, ein System der Organisation zu entwerfen.

Was im folgenden geschildert wird, ist nur z. T. an der lebenden Zelle zu erkennen, sondern durch Methoden sichtbar gemacht, bei deren Anwendung die Zelle getötet wird. Dadurch entstehen neue Probleme. Erst, wenn wir diese Methoden kennen gelernt haben, können wir ihnen kritisch zu Leibe gehen. Jetzt wollen wir das wesentliche der beschriebenen Organisation kennen lernen.

17. Der Kern. Die von Max Schultze (1861) gegebene Zelldefinition besagt, daß die Zelle „ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen Protoplasma sei, in welchem ein Kern liege“. Die lebende Substanz ist fast überall in Kern und Protoplasma gegliedert. So vielgestaltig auch die Zelleiber sind, die Kerne sind sich durch das ganze Reich der Organismen außerordentlich ähnlich. Die Verschiedenheit erstreckt sich nur auf nebensächliche Dinge. Das ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache und zeigt, wie wenige, die enge Zusammengehörigkeit, die innere Wesensgleichheit alles Lebendigen. Die Gliederung in Kern und Protoplasma ist auch als morphologischer Dualismus der lebenden Substanz bezeichnet worden (Lidfors 1915). In den meisten Fällen — nicht immer — ist der Kern in der lebenden Substanz im Hellfeld als heller, gleichmäßig aussehender Fleck erkennbar (vgl. Abb. 14). Dieser Fleck ist der Kernbezirk oder Kernraum. Meistens, es ist fraglich ob immer, wird der Kernraum von einer deutlich abgrenzbaren Membran umschlossen, der Kernmembran, die, wenn es gelingt den Kern vom Protoplasma frei zu bekommen, ihn als Bläschen erscheinen läßt. Bei der Teilung der Zelle verschwindet die Kernmembran zeitweilig. Sie ist kein Hauptstück des Kerns.

Als dieses, als den biologisch wichtigsten Teil, sieht man das Kerngerüst an. Allerdings ist es am lebenden Kern meist nicht zu erkennen, sondern erst nach Behandlung mit Reagenzien und Färbung (Abb. 23). Zwischen den Teilen des Gerüsts befindet sich die Grundsubstanz des Kerns. Oft ist sie flüssig (Kernsaft). Ihr verdankt die Kernmembran ihre Spannung (Turgor). Durch wasserentziehende Mittel faltet sich die Membran.

Das Kerngerüst nennen wir auch „chromatisches“ Kerngerüst (Chromatin, Basichromatin), nach seiner Eigenschaft, basische Anilinfarben stark aufzunehmen und festzuhalten. Es ist ein besonderer, im Kernraum ausgebreiteter Apparat, von dem wir noch hören werden, daß man ihn für die Erscheinungen bei der Vererbung verantwortlich macht (Idioplasma, Vererbungsträger). Er kann verschiedenes Aussehen haben, ebenso, wie seine Masse sehr verschieden sein kann. Ist der chromatische Apparat in einen Klumpen zusammengeballt, so spricht man auch wohl von einem — basichromatischen — Pseudonukleolus, zum Unterschied von den echten Nukleolen.

Diese Nukleolen oder Kernkörperchen (Abb. 22, 23) sind länger bekannt, als das chromatische Gerüst. Wo sie überhaupt vorhanden sind, sieht man sie am lebensfrischen Kern, da sie stark lichtbrechend sind und sich oft als einzig sichtbarer Stukturteil aus dem optisch leeren Kernraum abheben. So kannte man den Nukleolus der Eizelle (Abb. 22) schon vor den Zeiten der ausgebildeten Zellenlehre und unterschied ihn als „Keimfleck“ im „Keimbläschen“ (dem Kern). Auch diese Gebilde sind, wie fast alles in der Organisation der Zelle in ihrer Bedeutung umstritten. Viele halten sie nicht für einen Bestandteil der

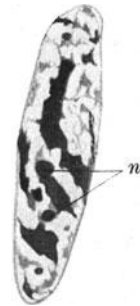


Abb. 23. Kern einer Muskelfaser von der Salamanderlarve (Carnoy, Triacid). Das Kerngerüst ist schwarz gezeichnet, die Nukleolen (n) rot. (950 ×.) (P.)

lebenden Kernorganisation, sondern für Reservematerial, für Stoffwechselend- oder Zwischenprodukte, die im Kern gestapelt würden. Sie verschwinden bei der Kernteilung, treten nachher wieder auf und erleiden mancherlei Umwandlungen.

Die Form des Kernes schließt sich meist der Form der Zelle an; er ist kugelig, wenn diese nach allen drei Dimensionen annähernd gleich entwickelt ist, länglich bei gestreckten, linsenförmig bei flachen Zellen. Doch kommen auch Kerne von unregelmäßiger, verzweigter Gestalt vor (Abb. 81). In den meisten Zellen ist ein Kern vorhanden; Zellen mit mehreren Kernen beobachtet man unter anderem regelmäßig in der Leber der Wirbeltiere.

18. Protoplasma, Allgemeines und Grundplasma. Alles, was in der Zelle nicht Kern ist, fassen wir mit dem Namen Zelleib, Zytoplasma, Protoplasma im engeren Sinne zusammen. Dieser Teil übertrifft an Volumen meistens den Kern. Sein Aussehen in der lebenden Zelle ist verschieden. Er kann glashell sein oder getrübt bis zur vollständigen Undurchsichtigkeit. Körnchen und Tröpfchen von anderer Lichtbrechung als die Substanz, in die sie eingebettet sind, rufen die Trübung hervor (Abb. 24 und 25). Der Kern kann ganz von solchen Gebilden verdeckt sein. Feinste Stäubchen werden als Mikrosomen, größere als Granula bezeichnet. Es darf damit jedoch keine weitere Vorstellung, als die der äußeren Erscheinung dieser Dinge verbunden werden. Dinge verschiedener Art können das gleiche Aussehen haben.

Wir wollen zunächst von Zellorganen aussondern, was sich irgendwie als Organ von einiger Dauer ansehen läßt. Es sind zunächst Organe

verschiedener Art beschrieben, die meist als Granula oder auch als Stäbchen und Gerüste in die Erscheinung treten. Wir nennen sie Organe des Granulums. Ferner ist ein Organ oder Organsystem hervorzuheben, das wir als Zytozentrum kennen lernen werden, endlich eine Gruppe, die vor allem Bewegungsorgane oder Organe der Reizleitung sind. Ihrer Gestalt nach nennen wir sie Organe vom Fibrillentyp. Nachdem wir schließlich noch alles, was unter die Rubrik Zelleinschluß und Anlagerung gebracht werden kann, ausgeschieden haben, verbleibt uns immer noch ein erheblicher Rest. Er ist

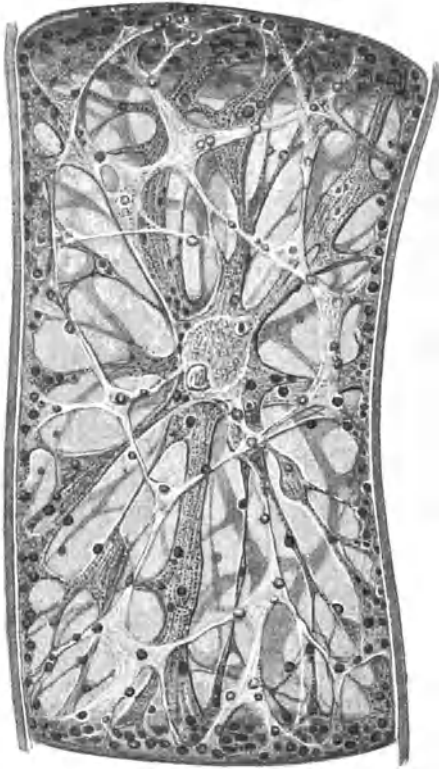


Abb. 24. Haarzelle von einer Kürbisknospe. Vierling gez. nach dem Leben. $350\times$. Die Zelle ist zylindrisch und enthält einen großen Saffraum. Vom Wandbelag aus erstrecken sich Protoplasmafäden durch den Saffraum; in der Mitte darin aufgehängt liegt der Kern mit einem Nukleolus. Das Protoplasma ist trüb (Mikrosomen), die grünen Gebilde sind Chlorophyllkörner.

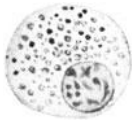


Abb. 25. Leberzelle vom Frosch, frisch zerzupft in Ringerlösung. ($600\times$). (P.) Man sieht den Kern mit Membran und Andeutungen eines Kerngerüsts. Im Protoplasma zahlreiche Körnchen, einige davon dunkel (Pigmentkörnerchen).

anscheinend nicht mit einer besonderen Aufgabe des Zellenlebens betraut. Seiner Gestalt nach bildet er das Negativ von allem übrigen. Er schließt alle übrigen Zellorgane ein und ist immer vorhanden. Meist wird er als indifferentes Protoplasma bezeichnet. Wir wollen ihn das Grundplasma der Zelle nennen. Je nach dem Ausbildungszustand der Zelle ist sein Anteil verschieden groß, je jugendlicher die Zelle ist, desto mehr tritt er hervor.

Man unterscheidet am Grundplasma die äußere Schicht, die mit der Umgebung der Zelle in Verkehr steht, das Ektoplasma von der inneren Masse, Endoplasma. Sie ist meist hell (Hyaloplasma), ohne sichtbare Struktur, fester und von stärkerer Lichtbrechung als das Endoplasma. Ist das Ektoplasma besonders derb, so spricht man von einer „Krusta“ (Abb. 22).

Im Endoplasma sind zuweilen mit tropfbarer Flüssigkeit erfüllte Hohlräume vorhanden, Vakuolen. Der Saftraum der Pflanzenzelle ist eine solche große Vakuole. Die Vakuolen sind von Wänden umgeben, die sich ähnlich wie das Ektoplasma verhalten (Tonoplast). Vakuolen mit kontraktile Wand (bei Infusorien) leiten über zu den eigentlichen Zellorganen. Die meisten Einlagerungen sind wohl unter Bildung solcher Wandschichten gegen das Grundplasma abgesetzt, sie liegen also in Vakuolen.

Es besteht eine umfangreiche Literatur darüber, ob dem Grundplasma eine besondere Architektur zukomme und welcher Art diese sei. Die verschiedenen Theorien machen mehr oder minder den Anspruch auf Ausschließlichkeit, jedes Protoplasma genüge der Theorie.

Von diesen Theorien besitzen die Altmannsche Granulattheorie und die Flemmingsche Filartheorie nur noch historisches Interesse. Sie sind verlassen und auch ohne größeren Einfluß auf den Fortschritt der Wissenschaft gewesen. Das gilt um so mehr von Bütschlis Lehre von der Waben- oder Schaumstruktur des Protoplasmas und der lebenden Substanz überhaupt.

Wir werden im nächsten Kapitel den physikalischen Zustand der lebenden Substanz kennen lernen, der auf seiner Natur als dispersem System von hauptsächlich kolloidaler Größenordnung beruht. Wir werden von einer ultramikroskopischen Struktur zu handeln haben, bei der die Größe der einzelnen Strukturteile sich in der Gegend der Lichtwellenlänge bewegt ($5-100 \cdot 10^{-6}$ mm).

Die Bütschliche Protoplasmatheorie wurde vor der genaueren Erforschung des kolloidalen Zustandes der Materie entwickelt. Sie ist von sehr großer Bedeutung gerade dafür geworden, ist sie doch selbst eine Lehre, die eine Fülle von Besonderheiten eines Systems auf den Zerteilungszustand der Phasen ineinander zurückführt.

Es muß jedoch betont werden, daß Bütschlis Waben weit über der Größenklasse des Kolloidalen liegen. Wenn auch der Urheber der Theorie an ein solches Verhältnis nicht gedacht hat, so muß doch daran festgehalten werden, daß die Bauelemente der Wabentheorie, ebenso wie der anderen Theorien, eine Ultrastruktur dieser Elemente zulassen. Diese Ultrastruktur ist unbedingt vorhanden. Daß aber nicht nur das Grundplasma, sondern auch die anderen Zellorgane noch eine überall gleichartige Organisation oder Architektur besitzen, Granula, Fila oder Waben, die sich zwischen die sichtbare Zellorganisation und die Ultrastruktur gleichsam einschiebt, muß als allgemeine Eigenschaft der lebendigen Systeme verneint werden.

Wegen ihrer großen Bedeutung für die Geschichte der Protoplasmatheorie betrachten wir die Wabenlehre näher, der noch neuerdings für das Verständnis des Protoplasmas als physikalischem System eine grundlegende Bedeutung zugemessen wurde (Rhumbler 1914). Das bekannteste Beispiel eines Schaumes ist der Seifenschaum. Er besteht aus einem Gemenge von Luft und Seifenlösung, so daß Luftblasen von dünnen Flüssigkeitswänden umgrenzt werden. Jede Wand begrenzt zwei Luftkammern. Ein Gas und eine Flüssigkeit sind zu einem Systeme vereinigt, das neue, von beiden abweichende physi-

kalische Eigenschaften hat, z. B. in gewissen Grenzen formbeständig ist. Das kommt durch die Spannung zustande, unter der die Flüssigkeitslamellen stehen (Oberflächenspannung). Man kann auch Schäume aus zwei, nicht miteinander mischbaren Flüssigkeiten herstellen, wenn man nach dem Vorgang von Bütschli fettsäurehaltiges, d. h. ranziges Öl und Pottasche (K_2CO_3) miteinander verreibt¹⁾. In Wasser gebracht, nimmt das Gebilde Wasser auf. Es bilden sich dabei Kaliseifen. Wir erhalten einen Schaum mit Kammern, deren Größe von der Feinheit der Verreibung abhängt. Das Öl bildet die Kammerwände, eine wässrige Lösung von Pottasche und Seife den Kammerinhalt. Ein Tropfen eines solchen Systems hat in seinen optischen und mechanischen Eigenschaften große Ähnlichkeit mit dem Protoplasma, vor allem von Protozoen (Rhizopoden).

Der Anblick eines solchen Schaumes unter dem Mikroskop zeigt ein Netzwerk. Die Netzlinien sind die optischen Durchschnitte der Wabenwände, von denen je drei in einer Kante, vier Kanten in einer Ecke unter konstanten Winkeln zusammenstoßen. Bütschli zeigte zuerst, daß Strukturen, die in dem lebenden Protoplasma von Infusorien und anderen Gebilden beobachtet werden können, allen Anforderungen genügen, die man an das optische Bild einer Schaumstruktur stellen muß. Bütschli deutete das Bild als Wabenwerk. Da die Theorie viele Eigenschaften der lebenden Substanz zu erklären geeignet war, so fand sie bald allgemeine Anerkennung. In der Folgezeit wurden dann an vielen Objekten Wabenstrukturen gefunden (Abb. 26a und b). Es besteht kein Zweifel, daß dabei viele Irrtümer unterlaufen sind. Viele Wabenbilder liegen an der Größe des Auflösungsvermögens der Mikroskope und sind daher nicht als objekt-treue Bilder anzusprechen. Vor allem hat nicht jede im Körper vorkommende Substanz eine sichtbare Wabenstruktur (z. B. nicht der Knochen). Es ist weiterhin sicher, daß das lebende Grundplasma und der Kern kaum einer Zelle der mehrzelligen Organismen Wabenbilder zeigen, ebenso, daß die Waben und Netzstrukturen des „fixierten“ Protoplasmas erst durch die Behandlung mit Reagenzien entstehen (Hardy). Auch können die Wabenstrukturen, die durch die Einlagerung von Tröpfchen und Körnchen in das Grundplasma zustande kommen, für die Theorie des wabigen Baues dieses Zellteiles nicht herangezogen werden. So ist man von der allgemeinen Gültigkeit der Wabentheorie zurückgekommen, jedenfalls, was eine Wabenstruktur (Spu-moidbau, Rhumbler) im Größenbereich des Sichtbaren anbetrifft. Das, was sie theoretisch leistet, die Erklärung der plastischen Eigenschaften (Rhumbler) des Protoplasmas, wird durch eine umfassende Theorie, die sich auf die Ultrastruktur der lebenden Substanzen bezieht, ebenfalls geleistet. Es mag aber zugegeben werden, daß viele Grund-plasmen und manche Kerne wohl eine Schaumarchitektur besitzen.

19. Organe vom Fibrillentypus. Weder das System der Waben, wenn ein solches besteht, noch die Körnchen und Tröpfchen, die man im Grund-plasma wahrnimmt, sind eine Dauerorganisation. Form, Größe und Lage dieser Teile wechselt. So ist die Architektur des Grund-plasmas in fortwährendem Fluß. In ihr tauchen vielfach fädige Gebilde auf. Sie leiten über zu den fadenförmigen Organen. Als Grundlage der feinen Fortsätze (Pseudopodien, speziell Filopodien) durch die gewisse Protozoen sich fortbewegen, treten stark lichtbrechende Fäden auf (Abb. 27). Sie werden beim Vorstrecken der Fäden zuerst gebildet, und verschwinden, wenn das Filopodium eingezogen wird. Aus Gewebezellen verschiedener Tiere (Darmzellen vom Frosch) werden Fadengebilde im Grundplasma beschrieben. Nach Koltzoff erhalten feste Fäden die Formen der meisten Zellen aufrecht. Sie bilden für die

Form, Größe und Lage dieser Teile wechselt. So ist die Architektur des Grund-plasmas in fortwährendem Fluß. In ihr tauchen vielfach fädige Gebilde auf. Sie leiten über zu den fadenförmigen Organen. Als Grundlage der feinen Fortsätze (Pseudopodien, speziell Filopodien) durch die gewisse Protozoen sich fortbewegen, treten stark lichtbrechende Fäden auf (Abb. 27). Sie werden beim Vorstrecken der Fäden zuerst gebildet, und verschwinden, wenn das Filopodium eingezogen wird. Aus Gewebezellen verschiedener Tiere (Darmzellen vom Frosch) werden Fadengebilde im Grundplasma beschrieben. Nach Koltzoff erhalten feste Fäden die Formen der meisten Zellen aufrecht. Sie bilden für die

¹⁾ Ein geeignetes Öl verschafft man sich, wenn man Olivenöl in einem offenen Uhrschälchen 1–2 Wochen in den Thermostaten (ca. 30–40°) stellt.

dem flüssigen Zustand nahestehende lebende Substanz eine Art von Stützgerüst (Spermienköpfe). Jedenfalls sind solche Dinge weit verbreitet. Tonofibrillen sind Dinge genannt, die in Deckepithelien beobachtet wurden. Sie ziehen von Zelle zu Zelle und überbrücken die zwischen diesen befindlichen Räume. Sie verlaufen dabei in Fortsätzen des Protoplasmakörpers. Vielleicht gehören sie in dieselbe Gruppe, wie die Bindegewebsfibrillen, die wir bei den Ein- und Anlagerungen erwähnen werden. Man schreibt ihnen auch eine ähnliche — mechanische — Aufgabe zu.

Wenn wir ein größeres Infusorium unter dem Mikroskop beobachten, so

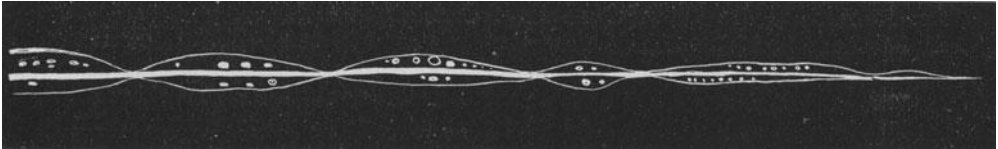


Abb. 27. Achsenfaden im Pseudopodium eines Rhizopoden, Aktinosphaerium im Dunkel-feld. (Nach Doflein 1916.)

fallen uns die schnellen Formänderungen dieser Tiere auf. Solche „zuckenden“ Bewegungen sind überall, z. B. auch in unseren Muskeln, gebunden an Fibrillen, die in den die Bewegungsorgane zusammensetzenden Zellen liegen. Wir wollen sie unter dem Namen Myofibrillen zusammenfassen (Abb. 28). Bei den Muskelfasern der erwachsenen höheren Tiere nehmen sie den größten Teil des ganzen Gebildes ein. Die Bewegung geschieht dadurch, daß sie kürzer und

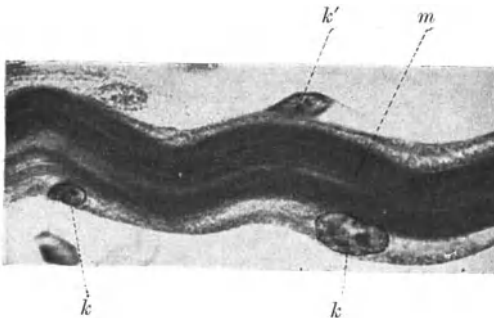


Abb. 28. Myofibrillen aus einer längsgeschnittenen Muskelfaser. *k* Kerne der Muskelfaser, *k'* an-liegender Bindegewebskern, *m* Myofibrillen. (Musc. interhyoideus einer Kaulquappe von *Rana esculenta*, Eisenalyzerinfärbung, Phot.)

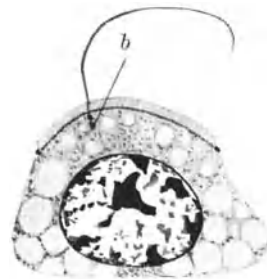


Abb. 29. Geißelzelle aus der Niere von Salamandra mit Zentralgeißel. *b* Basalkörnchen. Nach Heidenhain.

dicker werden, wie ein in die Länge gezogener Gummifaden, wenn er zusammenschnurrt (Kontraktion). Solche kontraktile Gebilde sind auch die Wimperhaare (Zilien) und Geißeln (Abb. 29). Wo feste Zellmembranen vorhanden sind, werden die Wimpern durch Löcher in diesen herausgestreckt. Sie bewirken durch ihre schwingende Bewegung im umgebenden Medium die Fortbewegung. Neurofibrillen sind feinste Fäden, die in den Nervenzellen und ihren Fortsätzen gefunden werden (Abb. 30). Man schreibt ihnen die Reizleitung in diesen zu. Alle diese Organe werden vom Grundplasma der Zelle nach Bedarf neugebildet. Zwar erhält bei der Teilung eines Infusoriums jedes Teilstück einen Teil der Zilien des früheren Bestandes. Die anderen jedoch bildet es neu. Es ist also

keinesfalls so, daß diese Dinge nur aus ihresgleichen hervorgehen könnten, wie der Kern immer aus einem anderen Kern entsteht.

20. Organe des Granulumentypus. Von Zellorganen des Granulumentyps sind mannigfache Dinge beschrieben worden. Es ist eines der dunkelsten Gebiete der Zellorganisation, in das wir uns hier begeben. Dies liegt einmal daran, daß die fraglichen Bildungen fast alle nur mit bestimmten Methoden nachweisbar sind, von denen es sicher ist, daß sie das Gefüge des Zellbaues stark verändern. Man weiß also nicht, wieweit die beschriebenen Gebilde Kunstprodukte sind. Außerdem ist es schwer zu entscheiden, ob die ihrer Wirkung nach gänzlich dunklen Methoden nicht ganz verschiedene Dinge, Zelleinschlüsse, veränderliche Architekturteile des Grundplasmas als dasselbe erscheinen lassen. Dabei ist die Methode in vielen Fällen überhaupt das einzige, was ein Wiedererkennen



Abb. 30. Neurofibrillen in Ganglienzellen aus dem Ganglion nodosum, Nerv. X der Katze. Färbung nach Bielschowsky, mod. Nach einem Präparat nach Prof. Elze. 900 $\times$. (P.)

ermöglichen könnte. Ein Körnchen, Granulum, das keine sichtbare Struktur besitzt, ist eben so wenig charakterisiert, daß man kaum etwas bestimmtes darüber aussagen kann. „Die Morphologie (im weitesten Sinne als stoffliche Erforschung) setzt zur sicheren Identifizierung einen gewissen und nicht unbedeutenden Grad von (morphologischer) Kompliziertheit ihrer Objekte voraus“ (Gurwitsch 1913). Hinzu kommt, daß diesen Dingen (vor allem den Plastosomen) eine solche Fülle von Aufgaben, Fähigkeiten und Tätigkeiten zugeschrieben wird, daß man die größten stofflichen Verschiedenheiten erwarten müßte; es erscheinen in den Präparaten stets nur Kügelchen, kurze oder längere, gerade oder gewundene Zylinder. Dabei sollen die verschiedenen Formen nicht mit der Verschiedenheit der Aufgaben dieser Gebilde zusammenhängen. Wenn es heißt, diese Granula seien „das-selbe“, so soll das vor allem einen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang andeuten. Jedoch bleibt die Entstehung nur aus ihresgleichen, „omne granulum e granulo“, wie das für den Kern und die

Chromatophoren der Pflanzenzelle durch Beobachtung des Lebenden festgestellt ist, hier nur eine vielleicht annehmbare Hypothese, vom Wert einer beobachteten Tatsache ist sie weit entfernt.

Es kommt noch eins hinzu, das uns die Lehre von diesen Zellorganen als ein so widerspruchsvolles Chaos erscheinen läßt. Es gibt verschiedene Schulen oder Gruppen von Histologen. Jede verfiert mit Eifer die außerordentliche Bedeutung gerade ihrer Objekte, und ist geneigt, die Resultate und Bilder jeder anderen als fehlerhafte Darstellungen und fehlerhafte Deutungen der von ihr postulierten Gebilde zu bezeichnen. Nach diesen kritischen Vorbemerkungen¹⁾ wollen wir uns an die Betrachtung der Erscheinungen selber machen.

Arnoldsche Granula, Plasmosomen. Als erste Gruppe wollen wir die besonders von Arnold dargestellten und studierten Granula betrachten (Plasmosomen). Durch Färbungen, besonders des überlebenden Objekts, aber auch durch andere Methoden und durch Experimente zeigte dieser Autor, daß Granula in vielen Zellen dargestellt werden können. Die verschiedenen Teile

¹⁾ Sie schließen sich vor allem an Gurwitsch an (1913).

des Stoffverkehrs in der Zelle, Aufnahme, Ausscheidung, aber auch pathologische Vorgänge seien an sie geknüpft. Er identifiziert sie z. T. mit den von anderen Autoren beschriebenen Gebilden (Mitochondrien). Abb. 31 zeigt die granulagefüllte Zelle vom äußeren Epithel einer Froschlarve (Fischel).

Plastosomen (Mitochondrien, Chondriokonten, Chondriosomen, Plasto-

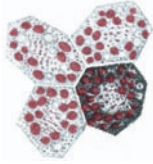


Abb. 31. Lebend gefärbte Granula aus der Epidermis einer Froschlarve. 400 $\times$. Nach Fischel. Die schwarzen Pünktchen sind Pigmentkörner.



Abb. 32. Lebende Knorpelzelle einer Salamanderlarve. Die runden Plasmainschlüsse sind Fetttröpfchen, die Stäbchen Plastosomen. 1300 $\times$. (P. V.)

chondrien, Plastokonten, Chondriom, Ergastoplasma): Sie sind in den letzten Jahrzehnten Gegenstand eines eingehenden Studiums gewesen. Es wurden in den männlichen, dann auch in den weiblichen Geschlechtszellen Körner entdeckt, die sich z. T. schon am überlebenden Objekt beobachten lassen (Abb. 32). Sie wurden dann in vielen darauf untersuchten Zellen gefunden. Sie sind an lebenden Zellen sichtbar und auch durch Vitalfärbung hervorzuheben. Bei der Befruchtung wird derjenige Teil des Samenfadens, der die Plastosomen enthält (das Mittelstück) mit in das Ei eingeführt. Hier sollen sie dann wieder frei werden, sich mit den Plastosomen des Eies mischen und von diesem Bestand sollen sich durch Teilung der Körnchen und Übertragung auf die Tochterzellen bei der Zellteilung alle Plastosomen des erwachsenen Tierkörpers herleiten. In den Zellen des Embryos sind die Plastosomen fadenförmig (Abb. 33, 34). Abb. 32 zeigt Plastosomen einer lebenden Knorpelzelle, Abb. 35 die schon lange bekannten „Basalfilamente“ einer Speicheldrüse-



Abb. 33. Fadenförmige Plastosomen aus den Mesenchymzellen eines Hühnerembryo. Nach Meves 1908. 2200 $\times$.

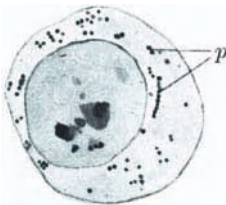


Abb. 34. Plastosomen (p) in einer Urgeschlechtszelle aus dem Hoden eines neugeborenen Hundes, teils einzeln, teils zu Fäden aneinandergereiht. Fixiert nach der Vorschrift von Meves, Bendaufärbung. 1800 $\times$ (P.).

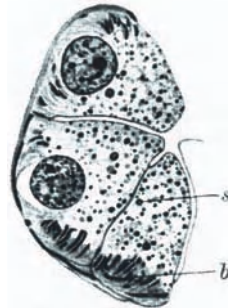


Abb. 35. Zellen aus der Glandula submaxillaris eines Menschen (Hingerichteter). Fixation Flemming, Bendaufärbung. 1200 $\times$. (V.) s Sekretgranula, b Basalfilamente.

zelle, die ebenfalls Plastosomen sein sollen. Die Plastosomen lagern vorzugsweise in unmittelbarer Nähe des Kernes, diesen umgebend oder eine Gruppe von Granulis in seiner Nähe bildend. Solche Komplexe sich von der Umgebung

abhebender Gebilde sind mit verschiedenen Namen benannt worden (Nebenkern, Dotterkern, Pseudochromosom). Jedenfalls werden von Vertretern der Plastosomenlehre alle diese Dinge als durch besondere Anordnung der Plastosomen bedingte Architekturbilder der Zelle in Anspruch genommen. An den Plastosomen ist am gefärbten Präparat hin und wieder eine Innenschicht von einer Außenschicht unterscheidbar. Wir werden später (S. 55) sehen, wie unsicher solche Färbungen (Spiegelfärbungen, A. Fischer) sind. Lipoidkörpern kommt beim Aufbau der Plastosomen sicher eine hervorragende Bedeutung zu, ob aber eine größere als den übrigen Teilen des Zellkörpers, bleibe dahingestellt. Vielleicht haben sie eine Hülle aus solchen Körpern; es gelingt nämlich Plastosomen mit Fettfarbstoffen hervorzuheben.

Man nimmt wohl nicht mit Unrecht an, daß Plasmosomen und Plastosomen wichtige Organe der chemischen Synthese in der Zelle sind. Es werden in und an ihnen besondere im Zellenleben, im Zwischenzellenleben und für den Verkehr mit der Außenwelt wichtige Stoffe gebildet. Solche Stoffe sind: Speicherprodukte für den Stoffwechsel, Drüsensekrete, und auch die Skelettsubstanzen. Wenn es sich

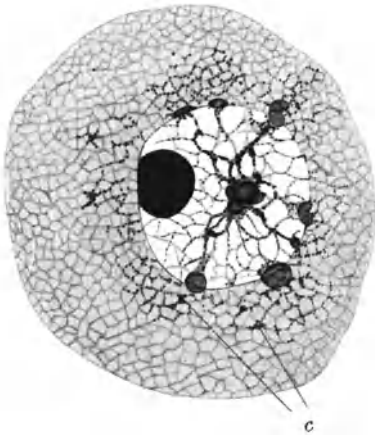


Abb. 36. Chromatinemission bei der Eibildung einer Meduse. Nach Schaxel 1910. 2250 $\times$. c aus dem Kern ausgetretenes „Chromatin“.

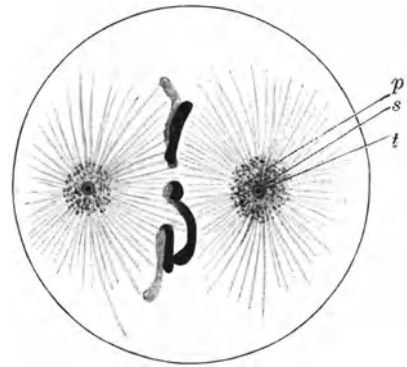


Abb. 37. Zellteilung von *Ascaris* mit den Zentren und Sphären. Nach Boveri 1900. 1400 $\times$. p Zentrosphäre, s Zentrosom, t Zentriol.

bewahrheiten sollte, daß auch die Chlorophyllkörner der Pflanzen zu den Plastosomen gerechnet werden müssen, eine besonders große Art dieser Organe sind, so wird diese Ansicht von der Bedeutung für die Synthesen in der Zelle der Plastosomen besonders gestützt. Die Chlorophyllkörner sind gerade die synthetisierenden Organe *κατ' ἐξοχήν*, in denen die Grundsynthese für das ganze Reich des Lebendigen vollzogen wird: Formaldehyd aus Kohlensäure, Wasser und Sonnenlicht. Von den Chlorophyllkörnern (Trophoplasten, Leukoplasten) wissen wir ganz bestimmt, daß immer eins aus dem anderen entsteht, niemals neue aus dem Protoplasma gebildet werden. Das wird auch von den Plastosomen behauptet. Es hat aber große Schwierigkeiten, das nachzuweisen. Zwei dicht nebeneinanderliegende, oder scheinbar zusammenhängende Körnchen können bei der außerordentlichen Kleinheit und Menge der Gebilde hierfür keinen Beweis abgeben.

Wenn nun solche Stoffwechselorgane, Organe der Synthese spezifischer Nutzstoffe, sowohl von der Samenzelle wie vom Ei, in den aus der Vereinigung beider entstehenden neuen Organismus mitgebracht werden, so kann man wohl sagen, daß sie die Eigenschaften des neuen Organismus bestimmen helfen und somit eine Rolle bei der Vererbung spielen.

Wo in der Konstitution der verschiedenen Gewebezellen und beim Vollzug ihrer Leistungen diesen Plastosomen besondere Bedeutung zukommt, werden wir sie dort zu erwähnen haben.

Chromidien, Chromidialapparat: Als Chromidien sind von R. Hertwig (zuerst 1899) Granula bezeichnet worden, die sich bei Protozoen in der Umgebung des Kerns finden und von denen er auf Grund ihres Verhaltens gegen Farbstoffe annahm, daß sie aus dem Kern stammen. Sie seien „Chromatin“, das den Kernraum verlassen habe und an wichtigen Vorgängen in der Zelle besonderen Anteil hätten¹⁾. Die Natur der Plastosomen als Zellorgane eigener Art ist durch das Studium dieser Gebilde am lebenden Objekt wohl sichergestellt. Ob alles, was als Plastosomen beschrieben oder dafür in Anspruch genommen worden ist, auch dazu gehört, ist eine andere Sache. Es ist z. B. zweifellos, daß in wachsenden Eiern Substanzen, vielleicht Nukleine und Nukleinsäuren, aus dem Kernraum austreten und für die Ablagerung der oft ungeheuren Dottermengen im Zytoplasma eine Bedeutung gewinnen (Abb. 36).

Eine Gruppe schwedischer Forscher (Holmgren und seine Schüler) beschrieben Saftkanälchen in den Zellen, die sie Trophospongien nannten. Auch davon wurde behauptet, sie seien Chromidien oder Plastosomen, deren besondere Erscheinung durch die Technik bedingt sei. In diese Trophospongien sollen Ausläufer anliegender Zellen hineinragen. So werde ein Ernährungsapparat für die trophospongienhaltige Zelle gebildet. Binnennetze („Apparato reticolare interno“) nannten Golgi und seine Schule ein Gebilde, das er durch seine „schwarze Reaktion“ (Niederschlag von $\text{Ag}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ in und um Teile von Geweben, siehe S. 54) in Ganglienzellen sichtbar machte. Solche Binnennetze wurden auch in anderen Zellen gefunden.

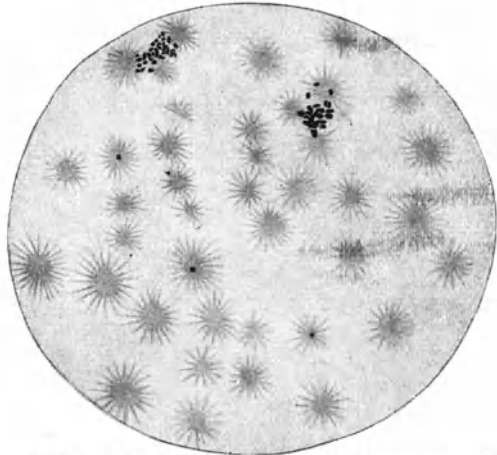


Abb. 38. Neugebildete Zentren in einem mit CO_2 behandelten Seesternei. Aus Büchner 1915.

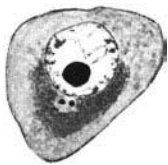


Abb. 39. Diplosom in einer Hodenzwischenzelle des Menschen. Um das Diplosom eine besondere Anordnung des Protoplasmas (Archoplasma). 1300 $\times$. (P.)

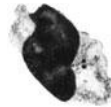


Abb. 40. $\ddagger$ Diplosom in einer Wanderzelle aus dem Dünndarmepithel des Menschen. Operationsmaterial. 1700 $\times$. (P.)

Was diese Gebilde bedeuten, ist unbekannt, wieweit sie Gebilden in den lebenden Zellen entsprechen, ebenfalls. Auch sie wurden als Chromidien oder Plastosomen angesprochen.

¹⁾ Diese Theorie wurde von ihm, Goldschmidt, Popoff u. a. zur Lehre vom Chromidialapparat der Zelle ausgebaut. Er wurde von vielerlei verschiedenartigen Zellen beschrieben. Von dieser Schule wurde dann weiter behauptet, daß die als Mitochondrien usw. beschriebenen Gebilde, ebenso, wie die Dotterkerne, Nebenerkerne usw. solche Chromidien seien. Sie alle sollten aus dem Kern herkommen. Diese Ansicht ist wohl inzwischen von den meisten verlassen worden.

21. Die Zentren. Bei der Teilung der Zelle treten im Zytoplasma (im Grundplasma) Strahlungen auf, d. h. man sieht Liniensysteme von einer Stelle aus nach allen Seiten ausgehen. Diese Liniensysteme können aus der

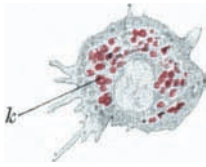


Abb. 41. Leukozyt vom Frosch, der Karminkörner aufgenommen hat. Karminaufschwemmung in den Rückenlymphsack des Frosches injiziert, Lebendbeobachtung der sich bewegenden Zelle. 1200 $\times$. (V.)

radiären Anordnung gestreckter Netz- oder Schaummaschen bestehen. Auch wirkliche Fäden oder aneinandergereihte Granula können Strahlungen bilden. Diese Anordnung geht bei der Teilung von zwei Polen aus (Abb. 37). Die Pole werden von besonderen Körperchen gebildet, die an einzelnen lebenden Objekten (Eier vom Pferdespulwurm) als stark lichtbrechende Körnchen wahrgenommen werden können (Boveri). Sie werden Zentren oder Zentrosomen genannt. Der sie umgebende Strahlenkranz heißt Sphäre. Ein

dem Zentrosom benachbarter Teil gewinnt dem übrigen Grundplasma gegenüber zuweilen besondere Selbständigkeit (Archoplasma oder Idiozom). Im Innern der Zentrosomen wurden ein oder zwei Körner als Zentriol beschrieben.

Der ganze Komplex — Sphärenapparat — wird als Teilungsorgan der Zelle auf-

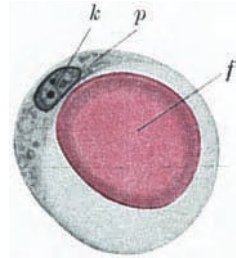


Abb. 42. Fettzelle aus dem großen Netz eines sehr mageren Menschen. Sudanfärbung. *k* Kern, *p* Protoplasma, *f* Fetttröpfchen, um diesen ein Hohlraum. 700 $\times$. (V.)



Abb. 43. Zelle aus der Epidermis einer sehr jungen Froschlarve mit Dotterkörnchen darin. Isolierung durch Zerzupfen, Lebendbeobachtung. Das Schwarze ist Pigment. 1200 $\times$. (P.)

gefaßt. Auch für dieses Organ soll gelten, daß es nur aus einem anderen hervorgehe. Die Zentrosomen entstünden also wie der Kern, wie die ganze Zelle nur durch Fortpflanzung. Dem steht entgegen, daß man Sphären mit Zentrosomen darin in Vielzahl entstehen lassen kann (Abb. 38).

Die Hypothese, Zentren entstünden nur durch Fortpflanzung, führt als Forderung nach sich, daß auch in der nicht in Teilung begriffenen Zelle, Zentren nachzuweisen seien. Das ist auch in der Tat in vielen Zellen der Fall. Im allgemeinen kommt jeder Zelle im Tierkörper ein solches Organ zu. Viele enthalten Doppelkörnchen (Diplosomen) (Abb. 39, 40). Die

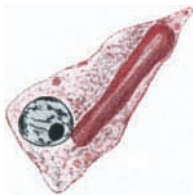


Abb. 44. Hodenzwischenzelle vom Menschen mit Eiweißkristall. 900 $\times$. (P.)

mit den Wimpern und Geißeln zusammenhängenden Basalkörnchen sind ebenfalls als Zentren gedeutet worden. Für die Schwanzgeißel des Samenfadens ist diese Deutung richtig.

Welcher Art nun aber die Funktion unseres Organs ist, ist ganz dunkel. Unter einem „Bewegungszentrum“, wofür es vielfach ausgegeben wird, kann man sich gar nichts vor-

stellen. Seine Bedeutung für die Teilung ist sicher, aber seinem Wesen nach dunkel, und nur das Äußerliche ist uns bekannt. Die Zellen der höheren Pflanzen haben keine Zentren.

22. Ein- und Anlagerungen. Als letzte Kategorie der in den Zellen wahrnehmbaren Gebilde hatten wir Dinge übrig gelassen, die nicht lebendige Zellbestandteile, sondern dem lebendigen Protoplasma als tote Materialien eingelagert sind. Diese Bestimmung verlangt, daß man einmal nachweisen kann, was von den Zellbestandteilen lebendig ist und was nicht, und zweitens, daß man weiß, was das heißen soll, lebendig und nicht lebendig. Das Dilemma, in das wir da geraten, taucht bei vielen Fragen der Zellbiologie auf. Es ist ohne philosophische Besinnung nicht zu erörtern. Es ist aber, ohne allerdings die dabei auftauchenden erkenntnistheoretischen Bedenken zu zerstreuen, wohl möglich, einen einfachen Sinn mit dieser Unterscheidung zu verbinden.

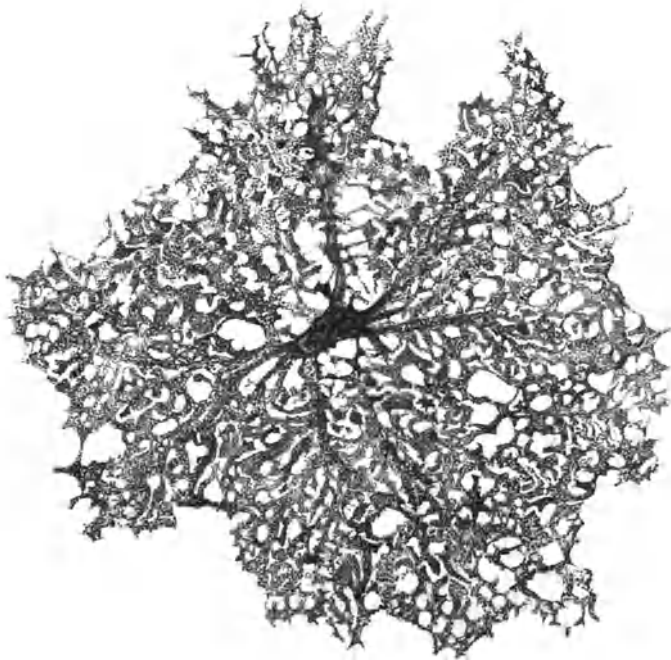


Abb. 45. Chromatophore aus dem Schwanz einer Tritonlarve. 580 $\times$. (V.) Nach einem Dauerpräparat.

Zunächst ist sicher tote Einlagerung, was von außen aufgenommen wird und in derselben Form in der Zelle liegt, z. B. die Karminkörner, die ein weißes Blutkörperchen aufgenommen hat (Abb. 41). Auf dieselbe Art in die Zelle eingelagert sind nun viele Dinge, die von der Zelle selbst gebildet worden sind. Dahin gehören Depots von Nahrungs- und Nutstoffen, die die Zelle für sich selbst oder für den übrigen Körper zur Verfügung hält, die Stärkekörner der pflanzlichen (Getreide, Kartoffel), Glykogen und Fett der tierischen Zellen (Abb. 42). Die Zellen sind oft ganz mit den Reservestoffen angefüllt. Auch Eiweiß kommt z. B. in Form von Körnern, Kristallen oder kristallähnlichen Gebilden in Zellen vor (Abb. 43, 44).

Die Substanzen, die die Färbung der Haut — z. B. auch beim Menschen — bewirken, sind in Form von Körnchen („Pigmentkörnchen“) Zellen eingelagert,

Zellen der Körperbedeckung (Epidermiszellen) oder besonderen Zellen (Chromatophoren) (Abb. 45).

Weiterhin liegen Stoffe in den Zellen, die nur kurze Zeit darin verweilen, da sie ausgeschieden werden. Die mannigfachen Produkte der Drüsentätigkeit sind als Sekretgranula oder Sekretvakuolen so in der Zelle sichtbar (Abb. 46).

Alle diese Körper hat die Zelle aufgebaut. Bei der Besprechung der in der Zelle sichtbaren Lebenserscheinungen werden wir diese Art der chemischen Aufbautätigkeit als Sekretion kennen lernen, ihre Produkte als geformte oder ungeformte Sekrete.

Geformte Sekrete sind auch die Skelettsubstanzen, die als Kalkskelette, Kieselskelette bei niederen Tieren eine solch bedeutende Rolle spielen. Vielfach (Protozoen) liegen sie in den Zellen, in den meisten Fällen aber werden sie an der Oberfläche der Zellen aufgebaut, liegen ihnen an. Wir haben deshalb diese ganze

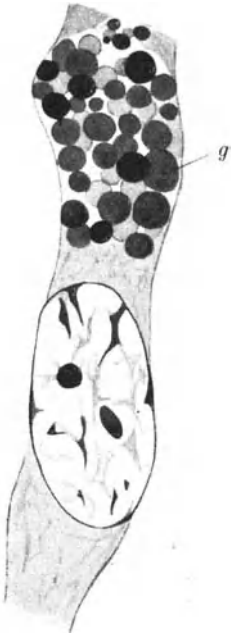


Abb. 46. Schleimgranula aus einer Becherzelle von Salamandra. *g* Sekretgranula. Nach Heidenhain.

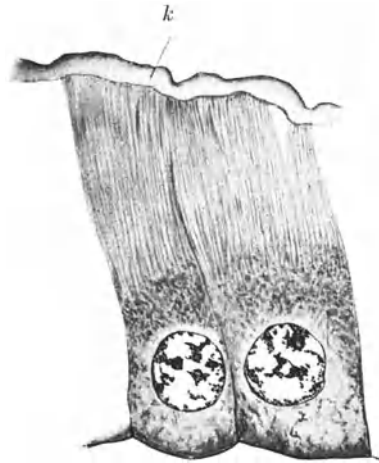


Abb. 47. Enddarm der Biene, Epithelzellen mit Chitinkutikula. *k* Kutikula. 1300 $\times$. (P.)

Gruppe Zelleinlagerungen und Zellanlagerungen genannt. Das Lageverhältnis an sich ist etwas Unwesentliches. Die Skelettsubstanzen, auch die des menschlichen Körpers (Bindegewebsfasern usw.), stehen zu Zellen in demselben Verhältnis, wie andere geformte Sekrete auch. Auch die verschiedenen Membranen, Kutikulae, gehören hierher, die bei Tieren, meist einseitig, Epithelien bedecken (Abb. 47), bei Pflanzen als Zellmembranen jede Zelle umgeben, und einen so wichtigen Bestandteil des Pflanzenkörpers bilden.

Allen diesen Gebilden ist gemeinsam, daß sie aus chemisch greifbaren Substanzen verhältnismäßig einheitlich aufgebaut sind. Keineswegs sind sie, wenn sie auch vielfach quellbare Körper sind, so kompliziert strukturiert, wie es auch die allereinfachsten Zellorgane sein müssen. Sie sind im Verhältnis zu den Dimensionen der Zellorgane derbe und grobe Gebilde. Dabei ist es auch ohne weiteres vorstellbar, wieso sie nicht unmittelbar im Zellenleben drinstecken. Sie atmen z. B. nicht. Das lebendige Getriebe in der Zelle geht an ihnen vorbei

und es bedarf meist eines besonderen Verdauungsvorganges (fermentative Aufspaltung, z. B. Stärke in Glukose), um sie ihm wieder einzufügen. „Aber genauer im Protoplasma abzugrenzen, wo das Leblose aufhört und das Lebendige anfängt, ist unmöglich“ (Höber 1919). Diese ganze Unterscheidung wird nämlich sehr anfechtbar, wenn wir ins Gebiet der ultramikroskopischen oder gar molekularen Größenordnung übergehen. Von einem Fettsäuremolekül zu sagen, es sei lebendig oder nicht lebendig, entbehrt jedes verständlichen Sinnes. Die Lebenserscheinungen laufen nur an kompliziert gebauten Komplexen, nur an Systemen aus sehr vielen Molekülen und Molekülgruppen ab, und jedes Zellorgan ist eben ein solches, lebendiges System, an dem noch das Wesentliche der vitalen Struktur vorhanden sein muß. Es wird daher um so nötiger, daß wir uns der Betrachtung dieser Struktur des Lebendigen zuwenden.

Theorie der lebendigen Struktur.

23. Chemie der lebendigen Substanz. Wir haben im vorhergehenden Kapitel die sichtbare Zusammensetzung der Zelle aus verschiedenen Teilen kennen gelernt. Ihre Organisation hatten wir das genannt und dabei schon erwähnt, daß diese Organisation sich auf einer besonderen Struktur aufbaut. Diese Struktur ist nicht mit dem Mikroskop sichtbar, aber wenigstens ihrem Prinzip nach erschließbar. Ihr wollen wir uns jetzt zuwenden, und müssen dafür vorher einen kurzen Blick auf die chemische Zusammensetzung der lebenden Substanz werfen. Diese Übersicht kann nur kurz sein. Es ist Aufgabe der Physiologie, speziell der physiologischen Chemie, die Chemie der Zellen und Gewebe zu behandeln.

Die Hauptmenge der lebendigen Substanz ist Wasser. Der Wassergehalt der Organe und vor allem der ganzen Organismen ist verschieden, doch beruht ein geringerer Wassergehalt auf der größeren Menge wasserarmer Zellmembran- oder Skelettsubstanzen. Der Wassergehalt der lebenden Zellen der Wirbeltiere bewegt sich von ungefähr 75% an aufwärts, bis zu 95% und mehr (Muskel 78–79%).

Der charakteristischste Bestandteil des Zellkörpers sind Eiweißkörper. Man hat früher die Zelle als ein Klümpchen Eiweiß bezeichnet, hat von der lebenden Substanz als lebendem Eiweiß gesprochen. Wir werden jedoch sehen, daß das so nicht zutrifft. Eiweißkörper sind Stoffe von sehr hohem Molekulargewicht. Ihre Moleküle sind aus Hunderten von Atomen zusammengesetzt, und daher sehr groß. Sie enthalten eine große Menge verschiedenartiger reaktionsfähiger Gruppen („Seitenketten“).

Man muß annehmen, daß viele Eiweißmoleküle in der Zelle keine konstante Zusammensetzung haben, sondern sich — wenigstens in der Peripherie der Moleküle — in ständigem Zerfall und Wiederaufbau befinden. Reaktionsketten, Umlagerung und Trennung der Bindungen gehen wie in einer *Chaine anglaise* über ganze Abschnitte der Zellorgane hin. Von den vielen Arten der Eiweißkörper seien, weil für den Histologen von besonderer Wichtigkeit, nur die phosphorhaltigen Nukleoproteide erwähnt, saure Verbindungen der Eiweißarten mit Nukleinsäure. Ihrer Anwesenheit verdankt das chromatische Kerngerüst sein Verhalten gegen basische Farbstoffe.

Zu den Eiweißkörpern gehören wahrscheinlich auch die meisten Fermente. Das sind Körper, die Reaktionen beschleunigen oder auch verlangsamen können. Jede Reaktion oder doch Reaktionsgruppe hat ihr besonderes Ferment. Sie können sich auch außerhalb der Zellen betätigen. Dabei werden sie dann aus der Zelle (Drüsen) hinausbefördert, um in den Hohlräumen der Organe ihre

Tätigkeit zu entfalten (Verdauungsfermente, Pepsin des Magensaftes, Trypsin der Bauchspeicheldrüse).

Erst in verhältnismäßig neuerer Zeit ist man auf die große Bedeutung aufmerksam geworden, die für den Aufbau der lebenden Substanz und die Vorgänge in ihr die Lipoidkörper besitzen. Darunter faßt man sehr verschiedenartige Körper zusammen, die nur das gemeinsam haben, daß sie in Wasser entweder ganz unlöslich sind oder doch nur in geringer Menge. Keineswegs sind sie quellbar wie die Eiweißkörper. Sie lösen sich in den sogenannten lipoidlösenden Flüssigkeiten, Äther, Benzin, Benzol usw., Chloroform, Schwefelkohlenstoff. Zu dieser Gruppe gehören einmal die Neutralfette und Fettsäuren. Diese sind jedoch im wesentlichen als Brennmaterial wichtig, nicht für den Aufbau der lebenden Struktur. Das sind hingegen die Phosphatide. Sie enthalten Stickstoff und Phosphor als Phosphorsäure. Lezithin gehört hierher.

Trotz ihres, verglichen mit dem der Eiweißkörper einfachen Baues, sind sie doch sehr mannigfaltig, artspezifisch, d. h. verschieden bei verschiedenen Tierarten und für diese charakteristisch. Weiße Blutkörperchen bestehen zu 14% ihrer Trockensubstanz aus Lezithin. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die wirksamen Bestandteile mancher inneren Sekrete (Hormone) zu dieser Gruppe gehören. Cholesterin (ein einwertiger Alkohol) gehört auch zu dieser Gruppe, er ist in vielen Zellen vorhanden (7,4% der Trockensubstanz der weißen Blutkörperchen).

In jedem Zellkörper sind auch anorganische Salze vorhanden, und zwar teils in einer Art Bindung an organische Körper, teils als freie Ionen.

Die lebende Zelle enthält weiterhin wohl immer eine Reihe wasserlöslicher organischer Körper. Unter den letzteren sind Zuckerarten, Kohlehydrate — in polymerisiertem Zustande, der Speicherform, als Zelleinschluß häufig — als Verbrauchsmaterial für den Energiewechsel von besonderer Bedeutung. Sie kommen wohl gelegentlich in allen Zellen vor oder gehen durch sie hindurch. Außerdem sind die Produkte des Eiweißumbaus — Abbaues und Aufbaues — vorübergehend in jeder Zelle vorhanden. Hierher gehören Aminosäuren, Amide, Ammoniak.

Alle diese Stoffe nehmen nun Teil am Aufbau der Zellstruktur. Diese Struktur wird aus dem besonderen physikalischen Zustand des Protoplasmas erschlossen. Ihm wollen wir uns jetzt zuwenden.

24. Physikalischer Zustand der lebenden Substanz. In vielen Beziehungen verhält sich die Zellsubstanz wie eine Flüssigkeit und es kann kein Zweifel bestehen, daß viele Teile des Zellkörpers flüssig sind. Nur der flüssige Zustand erlaubt die ständige chemische Umsetzung, die Bewegung von Stoffen im Zellleib, die mannigfachen Strömungserscheinungen in ihm. Eine Reihe von charakteristischen Eigenschaften der Flüssigkeiten sind besonders von Rumbler für das Protoplasma nachgewiesen. Dieser flüssige Zustand erlaubt es, das Protoplasma in vieler Hinsicht als wässrige Lösung zu bezeichnen. Damit stimmt sein großer Wassergehalt überein. Die Salze sind darin gelöst und in ihre Ionen zerfallen.

Die mechanischen Eigenschaften der lebenden Substanz zeigen jedoch wieder vieles vom festen Aggregatzustand. Es muß hier bemerkt werden, daß die Aggregatzustände durch eine ganze Reihe von physikalischen Größen gekennzeichnet werden. Die Werte dieser Größen sind für die verschiedenen Zustände verschieden und können in verschiedener Weise miteinander kombiniert sein. So sind Reihen von Zwischenstufen zwischen fest und flüssig möglich und als eine solche Zwischenstufe kann auch die lebende Substanz bezeichnet werden. Es sei nur die Formbeständigkeit angeführt, als eine bei der mikroskopischen Betrachtung besonders auffallende Eigenschaft. Eine ideale Flüssigkeit ist

bekanntlich ohne feste Form, da sie in sich vollkommen und widerstandslos verschieblich ist. Das ist beim Protoplasma keineswegs der Fall, es besitzt eine gewisse Formelastizität, gibt aber bei längerer Einwirkung nach, wie ein Stückchen feuchten Tons (Plastizität, Rhumbler). Die innere Reibung ist bedeutend größer als bei tropfbaren Flüssigkeiten, aber wieder viel kleiner, als bei festen Körpern, z. B. einem Kristall. Solche Zwischenstufen zwischen fest und flüssig sind charakteristisch für Gebilde, die aus mehreren verschiedenen Substanzen bestehen. Lösungen, Gemische, Zerteilungen von Substanzen miteinander und ineinander verhalten sich so. Die Lehre von den Zerteilungen ist daher von großer Bedeutung geworden für das Verständnis der lebenden Substanz und für die Theorie ihres Aufbaues aus verschiedenen chemischen Substanzen, ihrer Struktur.

25. Disperse Systeme. Wir wollen deshalb hier eine Übersicht über die wichtigsten Begriffe aus der Lehre von den Zerteilungen, des dispersen Zustandes der Materie bringen. Einen Abriß der Kolloidchemie zu geben, kann nicht Aufgabe dieses Buches sein, sondern nur eine Rekapitulation dessen, was für uns, den mikroskopierenden Biologen mit der Grundrichtung auf das Konstruktive im Organischen von Bedeutung ist und was wir zu einer Theorie der lebenden Substanz brauchen.

Als Beispiel für ein disperses System sei an ein bekanntes Ding erinnert, ein Stück feuchten Ton oder Lehm. Es ist ein Gemisch aus Wasser und in der Hauptsache Kaolin (Ton, Tonerdehydrosilikat), wobei der Ton in Wasser zerteilt ist. Er ist plastisch, formbar und kann alle Zwischenstufen zwischen fest und flüssig einnehmen, je nach dem Mengenverhältnis der beiden Anteile.

Im allgemeinen kann jeder Stoff in jedem anderen zerteilt sein. Die Bestandteile sind die Phasen; feuchter Ton ist ein zweiphasisches System. Es sei daran erinnert, daß die Phasen die Rollen wechseln können. Öl kann in Wasser, Wasser in Öl zerteilt sein, derselbe Stoff kann als disperse Phase (Dispersum) und als dispergierende Phase (Dispergens, Dispersionsmittel) auftreten.

Die physikalisch bedeutsamste Einteilung der dispersen Systeme ist die nach der Feinheit der Zerteilung, dem Zerteilungsgrade. Wir geben eine Tabelle, im wesentlichen nach v. Tschermak (kombiniert).

1. Zerteilungs- oder Disper- sitätsgrad	2. Dimensional- bezeichnung des Systems	3. Charakter- bezeichnung der Teilchen	4. Charakter- bezeichnung des Systems	5. Durchschnitt- liche Größe der Teilchen	6. Optische Größenklasse
I. fein	Dispersid oder Lösung	1. Ionen 2. Moleküle	1. Ion- disperses, 2. Molekular- disperses System	unter $5 \mu\mu$ ($5 \cdot 10^{-6}$ mm)	Amikronen (auf keine Weise sichtbar zu machen)
II. mittel	Kolloide oder Dispersoide	Molekular- verbindung (meist), Mizellen	Kolloidales System	$6 \mu\mu$ — $140 \mu\mu$	Ultra- oder Sub- mikronen (im Ultramikroskop u. U. sichtbar)
III. grob	Dispersion, Aufschwem- mung, Emulsion, Schaum	Partikel, Tröpfchen, Bläschen	Grobdisperses System	über $100 \mu\mu$	Mikronen (im Mikroskop sicht- bar) Supermikronen (mit freiem Auge sichtbar)

Wir wollen uns nur mit den Systemen befassen, bei denen eine Substanz in einer Flüssigkeit zerteilt ist. Die Systeme der Gruppe I sind die „echten“ Lösungen. Ist bei der Gruppe II und III die disperse Phase eine Flüssigkeit, so heißen sie Emulsionen (III) oder Emulsoide (II), ist sie fest, Suspensionen (III) oder Suspensoide (II). Die kolloidale Lösung ist also ein Spezialfall einer unendlichen Reihe von Möglichkeiten. Wir verweisen im übrigen auf die Lehrbücher der Kolloidchemie.

Eine Eiweißlösung ist ein disperses System. Nach der Größenklasse der Teilchen der dispersen Phase gehört sie zu den kolloidalen Lösungen. Dabei können die dispergierten Teile einzelne Moleküle sein, die bei den Eiweißkörpern außerordentlich groß sind, so groß, daß sie in die kolloidale Größenordnung fallen. Die Größe der Teile, nicht ihre Zusammensetzung aus einem oder mehreren Molekülen in chemischem Sinne, ist für die physikalische Natur des Systems maßgebend. Das Dispergieren ist Wasser oder eine verdünnte Salzlösung. Durch verschiedene Mittel, Salze von Schwermetallen, Hitze wird das Eiweiß ausgeflockt, koaguliert. Es ist dann nicht wieder löslich. Das ausgeflockte Eiweiß ist ein Gel, und zwar ein irreversibles Gel. Es ist ohne chemische Veränderung (Aufspaltung) nicht wieder in Lösung zu bringen. Die Gelteilchen sind formlose Flocken und enthalten Wasser (siehe 26). Die Eiweißlösung, von der wir ausgingen, war eine frei in sich bewegliche Flüssigkeit, wir können sie umrühren, durch Zugießen des Dispersionsmittels verdünnen. Solche Systeme sind Sole. Sie besitzen eine Struktur, Eiweißteilchen getrennt durch Wasserschichten. Sie sind flüssig, vollkommen unstarr.

26. Theorie der Gallerten. Wir betrachten jetzt ein anderes Beispiel eines dispersen Systemes. Wir legen ein Stück trockene Gelatine in Wasser; es wird weicher und gewinnt an Masse. Es hat Wasser aufgenommen. Wir bezeichnen diesen Vorgang als Quellung. Die Definition der Quellung ist die Aufnahme einer Flüssigkeit durch einen festen Körper, bei der dieser seinen Zusammenhang bewahrt. Er wird zur Gallerte. Es gibt unbegrenzt quellbare Körper, die sich schließlich in eine — meist kolloidale — Lösung des Stoffes im Quellungsmittel umwandeln. Dahin gehören Gummi arabicum, Zelloidin in Äther-Alkohol. Begrenzt quellbar ist ein Gelatinestück in Wasser und in der Kälte. Wir haben in den so entstandenen Gebilden disperse Systeme vor uns, in denen ein ursprünglich fester Körper auf eine besondere Weise mit einer Flüssigkeit vereinigt ist. Auch die Struktur irreversibler Gelflocken¹⁾ entspricht wohl der begrenzt quellbarer Körper.

Der Zustand, in den ein solcher Körper durch Quellung gelangt, ist sehr nahe verwandt mit einem anderen, den man typisch auf andere Weise erhält. Wenn wir ein Gelatinestück in Wasser erwärmen, so erhalten wir ein Sol, das beim Erkalten zu einer Gallerte erstarrt. Ein solches Gebilde wird auch ein reversibles Gel genannt, da es ohne chemische Veränderung wieder in Lösung zu bringen ist. Auf diese Weise entstehen vielerlei Gallerten, z. B. aus Seife, Stärke, Kieselsäure. Gallerten entstehen also auch aus Solen. Der Übergang aus dem einen in den anderen Zustand erfolgt allmählich und ist hauptsächlich durch das Ansteigen der inneren Reibung charakterisiert. Ein Zwischenzustand wird bei starken Verdünnungen, lange erhitzten Kleistern usw. beibehalten, und ist jedermann von einem nicht ordentlich fest gewordenen Flammeri her bekannt.

Die typische Gallerte, z. B. eine erstarrte Leimlösung, ist fest, sie zeigt eine bestimmte Form, die sie nach Deformation wieder einnimmt (Formelastizität). Sie läßt sich zerschneiden, keineswegs wie eine Flüssigkeit umrühren und ver-

¹⁾ Zu solchen irreversiblen Gelen gehören wohl manche Faserstoffe, z. B. Seide.

dünnen. Sie muß eine ganz besondere Struktur besitzen, die von der eines Sols verschieden ist. Jedoch bestehen alle Übergänge zu diesem. In unserem mißratenen Flammeri läßt sich z. B. umherrühren. Man erhält dann einzelne getrennte Teile, die sich aber, wenn man das Ganze stehen läßt, wieder zu einem gleichmäßigen Gebilde vereinigen, wie die Tropfen einer Flüssigkeit. Die Gallertenstruktur muß sich also kontinuierlich in die eines Sols umwandeln lassen.

Die Gallerten bilden den Schlüssel zum Verständnis der lebenden Substanz. Wir wollen deshalb die Theorie der Gallertstruktur näher erörtern. Die Theorie hat zu berücksichtigen, daß die Gallerten frei verschiebliches Wasser enthalten, also untereinander zusammenhängende Hohlräume, in denen eine wässrige Lösung sich bewegen kann. Man kann einen Wasserstrom durch Gallerten hindurchschicken (Ultrafiltration). Lösliche Körper diffundieren in eine Gallerte hinein, und ihre Diffusionsgeschwindigkeit ist bei geringer Molekulargröße (Salze) nicht kleiner als in reinem Wasser. So können in Gallerten Ionen und gelöste Moleküle sich frei bewegen und miteinander reagieren.

Man kommt für die Gallertstruktur so zu einer Art Gerüsttheorie, die meist in der Form der Mizellartheorie Nägelis ausgesprochen wird. Mizelle nannte Nägeli Molekülgruppen, in denen die Moleküle eine dem Kristallgefüge ähnliche Anordnung besitzen¹⁾. Zwischen den Mizellen befindet sich das frei verschiebliche Wasser, die Mizelle selbst bilden das Gerüst. Nägeli erdachte seine Theorie, um das Wachstum der Pflanzenzellhäute durch Einbau (intussuszeptionelles Wachstum) zu erklären.

Zu dieser Grundanschauung tritt nun alles das, um das wir auf Grund der Untersuchungen der Kristallstruktur mit Röntgenstrahlen, sowie der Koordinationslehre und der neueren Valenztheorie unsere Vorstellungen über den Bau der Materie bereichert haben. Diese Vorstellungen erlauben, ein sehr viel freieres und veränderlicheres Bild unserer Mizellarstrukturen zu denken, als es etwa zu Nägelis Zeiten möglich war.

In einem Kristall ist der Molekularverband in seiner Abgegrenztheit nach außen gleichsam aufgehoben. So sind in einem Kochsalzkristall die NaCl-Moleküle gleichsam nur *potentia* enthalten. Der Kristall besteht aus einem Raumgitter von Na- und Cl-Atomen. Die Kräfte, die diesen Bau zusammenhalten, sind von derselben Art, wie die chemische Bindung (letzten Endes als elektrische Kräfte gedacht). Es fällt also im Kristall der Unterschied zwischen den inter- und intramolekularen Bindungen fort, die Bausteine der Materie werden in einem Kristall prinzipiell überall durch Kräfte derselben Art zusammengehalten, der Kristall ist sozusagen ein Riesenmolekül. Dabei zeigt die Lehre von den flüssigen Kristallen, daß diese typische Raumgitteranordnung nicht den starren Körper der Mechanik zur Voraussetzung hat.

Die neuere Lehre von den Valenzen erlaubt nun, über das Gebäude, das sich aus Atomen, Atomgruppen und Molekülen aufführen läßt, sehr mannigfache Bilder zu entwickeln. Die Valenz ist nicht mehr eine starre Einheit, sondern eine Summe von Bindungsmöglichkeiten kann in Haupt- und Nebenvalenzen aufgeteilt werden²⁾. Es werden nicht nur Atome und Atomgruppen mit freier Valenz angelagert, sondern auch solche Gruppen, deren Bindungsmöglichkeiten bisher als abgesättigt angesehen wurden, d. h. Moleküle. Das Wassermolekül ist hier von ganz besonderer Bedeutung (Kristallwasserbindung u. ä.). Es wird weiterhin dem Gedanken Raum gegeben, daß viele Erscheinungen, die bisher im Rahmen der Vorstellungen von den dispersen Zu-

¹⁾ Für die Zellmembranen, für die Nägeli seine Theorie erdachte, ist eine „mikro-kristalline“ Struktur wirklich nachgewiesen.

²⁾ Im einzelnen muß hier auf die am Schlusse des Abschnittes angeführte Literatur verwiesen werden.

ständen (Kolloidchemie) erörtert wurden, sich ebenfalls und besser mit diesen Valenztheorien erklären lassen (Knoevenagel).

Es ist uns hier von Wichtigkeit, daß die Grundvorstellungen der Strukturchemie dabei alle erhalten, ja noch ausgebaut werden, z. B. in der Lehre von den äußeren und inneren Zonen, in denen die gebundenen Komplexe sich befinden. Das Wichtige, das uns der Ideenkreis der Chemie leistet, ist dieses: Sie erläutert uns spezifische Reaktionen von materiellen Gebilden (Begriff der chemischen Verwandtschaft und seine Abwandlungen), insbesondere führt die organische Strukturchemie spezifische Potenzen auf eine spezifische Struktur, d. h. Raumanordnung der materiellen Bausteine zurück. Es gibt außer der Chemie kein Begriffssystem, das das leistet, und die beiden soeben erläuterten Gedankensysteme gestatten, diese chemische Vorstellung sozusagen ins Grosse zu erweitern und auszubauen.

Wir denken uns also die Mizelle einer Gallerte aus Molekülen aufgebaut. Diese Moleküle werden unter sich, wie in sich durch das Zusammengehalten, was man chemische Bindung nennt. Nichts hindert, diese Bindungen auch von Mizell zu Mizell gehen zu lassen, so daß das Mizell lediglich zu einer Hilfsvorstellung wird, die uns gewisse kleinere Abschnitte des ganzen gerüstartigen Gebäudes, Balkchen oder etwas ähnliches bezeichnen. Der ganze Bau wird sozusagen zu einem einzigen Molekül, wie ein Kristall. In den Poren dieses Gerüsts befindet sich das frei bewegliche Wasser oder auch eine Salzlösung. Es ist das intermizellare Wasser. Jedoch auch das Gerüst besteht zu einem großen Teil aus Wasser, dem intramizellaren Wasser. Solches, z. B. an Eiweißmoleküle gebundene Wasser wird in der Kolloidchemie als Hydrationswasser bezeichnet. Es ist prinzipiell dasselbe wie Kristallwasser. Es wird angenommen, daß auch in Eiweißsolen die Eiweißmoleküle oder Molekülgruppen reichlich Wasser gebunden oder angelagert haben. Die Koordinationslehre zeigt, wie solche Anlagerungen zu denken sind.

Wenn ein solches Mizellargerüst nun weiter Wasser aufnimmt, so kann sowohl das inter- wie das intramizellare Wasser vermehrt werden. Das Gerüst reckt und streckt sich, die Poren werden größer, das Ganze lockerer, weicher. Es ist nicht zu sagen, wann der Augenblick eintritt, daß das ganze Gerüst auseinanderreißt, die Gerüstteile frei umherzuschwimmen anfangen, kurz aus der Gallerte ein Sol wird. Dasselbe, nämlich die Sprengung des Mizellargerüsts, findet beim Erwärmen statt. Die Erfahrung zeigt, daß diese Grenze vollkommen unscharf ist, daß unser Gelatinepudding sich beim Erwärmen ganz allmählich verflüssigt.

27. Das Protoplasma als disperses System höherer Ordnung. Wir hatten im letzten Kapitel von der Struktur der lebendigen Substanz gesprochen und der Organisation der Zelle. Wir hatten gefunden, daß diese Struktur eine Ultrastruktur sei, nämlich ein Aufbau aus chemisch und physikalisch verschiedenen Teilen, deren Größenordnung den kolloidalen Zerteilungsgrad nicht überschreitet. Damit war bereits angedeutet, daß alles Lebendige aus kolloidalen Systemen besteht. Es kommen jedoch, wenn man nicht nur einzelne Zellorgane, sondern die ganze Zelle betrachtet, alle drei Klassen des Zerteilungsgrades darin vor, die wir auf unserer Tabelle S. 37 unterschieden hatten. Ion- und molekular-disperse Zerteilung, kolloidale und grobe Zerteilungen sind vorhanden. Vor allem kommen auch jene Umwandlungen der kolloidalen Form darin vor, die wir als irreversible Gele bezeichnet hatten, Ausflockungen, die dann durch fermentative Spaltung wieder in den Wirbel des lebendigen Geschehens gezogen werden können.

Welcher Art sind nun die ineinander dispergierten Phasen? Ineinander-dispergiert sind: Wasser, und zwar eine wässrige „echte“ Lösung sehr vieler

verschiedener Substanzen, das ist eine Phase. Diese ist also an sich schon ein disperses System (der 1. Klasse), das wir als eine Phase behandeln. Die zweite Phase bilden hydratisierte Eiweißkörper und die dritte die Lipide. Die Zellsubstanz ist also im wesentlichen ein dreiphasisches System der kolloidalen Größenordnung.

Dieses dreiphasische System ist nun wieder strukturiert, so daß Größenklasse der Zerteilungsart, Mengenanteile und chemische Natur der Phasen von Ort zu Ort wechseln. Diese neue Mannigfaltigkeit, die sich auf der soeben erörterten dreiphasigen Struktur aufbaut, ist das, was wir die Organisation der Zelle genannt hatten. Es ist dabei nicht an eine scharfe Trennung der Mannigfaltigkeitsgruppen zu denken. Der sehr große Kern ist ein Organ, die an die unterste Grenze der Sichtbarkeit herunterreichenden Plastosomen sind ebenfalls Organe; es sind Unterorgane dieser verschiedenen Gebilde denkbar, die nur wenig über die kolloidale Größenklasse herüberreichen, so daß sie also nur aus wenigen Ultra- oder Submikronen bestehen. Die Organisation erst ermöglicht jenes Neben- und Durcheinander und sich Überkreuzen des Geschehens, das für das Leben so charakteristisch ist. Beide einander überlagernde Anomogenitäten — die Organisation und die Ultrastruktur — sind notwendige Voraussetzungen für das Lebendigsein. Ohne eine, wenn auch einfache Organisation und ohne jene dreiphasige kolloidale Struktur kennen wir kein Leben.

Zwaardemaker nannte das Protoplasma ein hochkompliziertes, heterogenes System koexistenter Phasen. Wir wollen es mit einem einfacheren Ausdruck ein disperses System höherer Ordnung nennen. Wir drücken damit aus, daß verschiedenartige, meist kolloidale Systeme auf besondere Art darin sowohl ineinander wie nebeneinander aufgebaut sind. Für Organisation können wir jetzt auch Struktur höherer Ordnung sagen. Für diese Struktur höherer Ordnung gilt dann genau so das, was wir früher (S. 22) über die Ultrastruktur gesagt haben, jene ist noch viel mehr eine Konstruktion wie diese.

28. Die Rolle der Lipide in der Zelle. Der Rolle der wasserunlöslichen oder wasserfeindlichen (lyophoben) Lipide in der Zelle ist man erst in den allerletzten Jahrzehnten gerecht geworden. Disperse Systeme mit Fettkörpern sind meist leicht veränderlich. Darauf beruht wohl zum Teil die Leichtigkeit, mit der viele Zellen geschädigt werden können. Albrecht u. a. haben auf die „Myelinfiguren“¹⁾ hingewiesen, die in „überlebend“ beobachteten Zellen, auf chemische Einwirkungen hin, auftreten. Längere Zeit hat die Theorie von Overton Geltung gehabt, nach der die Zelle von einer Lipidhaut umgeben sein soll. Diese Theorie ist in ihrer Strenge aufgegeben worden, jedoch sind sicher für die Außenhaut der Zelle Lipide von größter Bedeutung.

Es ist eine charakteristische Eigenschaft vieler kolloidaler Systeme, z. B. der meisten Eiweißlösungen, Oberflächenhäutchen zu bilden. An Grenzflächen pflegen sich die Teilchen der dispersen Phase anzusammeln, Adsorption oder Sorption nennt man das. Die Häute können sehr dick werden, z. B. die Haut gekochter Milch an der Luft-Milch-Grenze. Dabei haften dann die Teilchen an festen Grenzflächen vielfach fest, wie man das im histologischen Laboratorium leicht an Farbstoffen beobachten kann, z. B. an Methylenblaulösungen, deren Farbstoff an den Glaswänden haftet. Die Kräfte dieser Adsorptionserscheinungen sind wohl von den Kräften der chemischen Bindung nicht prinzipiell verschieden.

¹⁾ Myelinfiguren entstehen in den Markscheiden von Nerven, die überlebend in nicht ganz indifferenten Medien untersucht werden. Ein in diesen Scheiden enthaltener Lipidkörper (Myelin) entmischt sich und bildet schlierenartige Figuren.

Solche Häute also, die Anhäufungen der nicht wässerigen Phasen sind, bilden die Oberflächen auch der Zellen. Die Krustae (S. 25) sind erst die Träger dieser Häute und nicht mit ihnen zu verwechseln. Wie die äußeren Oberflächen der Zelle sind auch die inneren beschaffen, die Grenzen gegen Vakuolen und Saft-räume und wohl auch die Schicht, die die Kernvakuole vom Protoplasma trennt. Wenn auch die Außenhaut nicht überall ganz aus Lipoiden besteht, die Zelle nicht von einem Lipoidpanzer umgeben ist, so sind doch in diesen Membranen Lipoiden sicher vorhanden. Wir erwähnten schon, daß man von den Plastosomen annimmt, sie seien von einer Lipoidschicht umkleidet. Daß mit Hilfe der Lipoiden gerade auch die Strukturen höherer Ordnung zustande kommen, zeigt sich vielleicht auch darin, daß Osmiumsäure und Chromsäure, die mit Lipoiden in eigenartiger Weise reagieren, für die Erhaltung der Zellarchitektur von besonderer Bedeutung sind.

29. Die lebende Maschine. Wir wollen jetzt versuchen, eine genauere Vorstellung über die Struktur der lebenden Substanz, eine Theorie der lebendigen Struktur zu entwickeln.

Eine solche Theorie muß zunächst einmal den tatsächlichen Beobachtungen über diese Substanz gerecht werden, sie darf mit keiner wirklichen Tatsache in Widerspruch stehen. Sie muß aber auch weit genug sein, um für mannigfache Vorstellungen Raum zu geben, muß gleichsam ein Gehäuse sein, in das sich mancherlei einordnen läßt. In unserem Falle soll diese Theorie aber noch etwas ganz besonderes leisten. Sie soll uns die Forderung nach einer Lebensmaschine erfüllen. Mit dem Wort Maschine verstehen wir hier ein System aus materiellen Teilen, durch deren Anordnung und Eigenschaften die Leistungen dieses Systems als notwendige Folgen ebenso notwendiger und eindeutiger Änderungen in diesem System begreifbar werden. Alles was geschieht, soll innerhalb der raumzeitlichen von Materie erfüllten Mannigfaltigkeit nicht nur ablaufen, sondern auch bestimmt werden.

Der Vitalismus leugnet nicht diese Maschine, dieses komplizierte materielle System. Er bestreitet nur, daß diese Maschine und eine Maschine überhaupt das leisten könne, was tatsächlich von einem lebendigen Organismus, auch dem einfachsten, den wir kennen, geleistet wird. Wir müssen dieses Problem hier unerörtert lassen, jedoch die Forderung erheben, solange, wie wir irgend können, innerhalb der materiellen Welt des Naturforschers zu bleiben und so viel aus ihr zu erklären, wie sich irgendwie erklären läßt. Die Theorie einer lebenden Maschine, und das muß die Strukturtheorie des Protoplasmas letzten Endes sein, ist also eine der wichtigsten Angelegenheiten der Biologie.

Dieses Problem tritt sofort hervor, wenn wir die Möglichkeit erwägen, ob das Protoplasma oder der Kern etwa ein Sol sei. Am Kern können wir diese Frage am besten erörtern und zwar deshalb, weil ihm mit guten Gründen die Rolle des Vererbungsträgers zugeschrieben wird, wie wir später (S. 101) noch näher erörtern werden. Von den Bestandteilen des Kerns kommt nur der chromatische Apparat als Vererbungsmaschine in Frage. Die Vorstellung von den Schicksalen dieses Apparates von einer befruchteten Eizelle zur anderen durch alle Zellgenerationen der Keimbahn¹⁾ hindurch, stimmt so gut zu den Tatsachen der Vererbungslehre (Mendelismus), daß diese mit ihr, wie mit einer gesicherten Tatsache, rechnet (Goldschmidt). Nun behauptet eine Gruppe von Forschern (v. Tellyesnitzky 1905, Růžicka, Gurwitsch), es gäbe im Kern zwischen den Teilungen — im Arbeitskern, wie wir ihn in diesem Zustande nennen wollen — keinen chromatischen Apparat. Die Kernvakuole

¹⁾ Keimbahn ist die Kette derjenigen Zellen, die eine zur Fortpflanzung gelangende Zelle (im allgemeinen eine Geschlechtszelle) mit der befruchteten Eizelle, der Mutterzelle des ganzen Organismus, verbindet.

sei vielmehr erfüllt von einem Sol, aus dem vor der Teilung die Chromosomen entstanden.

Ist der Kern als Vererbungsmaschine denkbar, wenn er ein Sol ist? In einem Sol sind alle Phasenteilchen gegeneinander verschieblich, das ist die physikalische Definition einer Flüssigkeit: Ich kann darin herumrühren. Das Sol im ganzen kann also die Maschine nicht sein, ein Topf voll Flüssigkeit, wenn auch noch soviel darin gemischt ist, ist keine Maschine. Was in ihm an chemischen Reaktionen möglich ist, läuft ab, da die reagierenden Teile nicht voneinander ferngehalten werden können. Dieses Voneinandergetrenntbleiben reaktionsfähiger Teile ist eine Grundbedingung der lebenden Maschine (Hofmeister). Aus den Mischungsbestandteilen eines Sols läßt sich die verlangte Maschine nicht aufbauen, denn diese wimmeln ja beständig durcheinander.

Die Vererbungstheorie verlangt als Vererbungsmaschine eine spezifische und typische Struktur (im Sinne W. Roux'), nicht unähnlich einer außerordentlich komplizierten chemischen Strukturformel (Johannsen). Diese spezifische Struktur muß durch alle Zellgenerationen sowie aufeinanderfolgenden Tiergenerationen erhalten bleiben. Sie kann dauernd im Umbau begriffen sein, so, daß für den Abbau eines Abschnittes ein anderer aufgebaut wird usw. Es muß jedoch die historische Kontinuität der spezifischen Struktur, von deren Eigenart die spezifische Selbsttätigkeit abhängig gedacht wird, gewahrt werden und das ist in einem Sol nicht möglich.

Ist diese Maschine vielleicht in die einzelnen Teile des Sols, also etwa in die einzelnen Eiweißsubmikronen (vgl. Tab. S. 37) verlegbar? Das Eiweißmolekül, soweit wir es kennen, hat bereits etwa die Größe solcher Submikronen. Es reicht bei weitem nicht aus, um in ihm ein materielles System von der geforderten Kompliziertheit unterzubringen. Wir müssen Platz haben mit unserer Maschine, sonst setzt uns der Vitalismus mit dem, was der Organismus leistet, sofort schachmatt.

Es bleibt nichts übrig als ein Gebilde, wie der chromatische Apparat, um ihn als Vererbungsmaschine im Kern in Anspruch zu nehmen. Die Rolle der Chromosomen und mit ihnen des Kerns als Vererbungsmaschine steht und fällt mit der Kontinuität des chromatischen Apparates von Teilung zu Teilung. Besteht sie nicht und leistet der Kern dennoch, als ein mit wirklicher Flüssigkeit gefülltes Bläschen, die Vorgänge, die wir Vererbung nennen, so ist die immaterielle Maschine, d. h. der Vitalismus schon hier unvermeidlich.

Was wir vom Kern und dem chromatischen Apparat in ihm gesagt haben, gilt in derselben Weise vom Protoplasma. Ein System aus beliebig verschieblichen Teilchen ist auch hier nicht anzunehmen. Man kann ja auch im lebenden System nicht herumrühren, ohne es zu zerstören, ebenso, wie man es durch Zerquetschen und Auseinanderdrücken tatsächlich tötet. Von einer allgemeinen freien Verschieblichkeit seiner Teilchen kann also durchaus nicht die Rede sein.

Zwar kann man für das, was im Protoplasma geschieht, den Kern, für das, was im Kern geschieht, das Protoplasma verantwortlich machen. Damit gibt man aber dann für die betreffenden Teile das auf, was wir mit W. Roux für eins der wesentlichen Kennzeichen der lebenden Substanz halten müssen, seine Selbsttätigkeit (Autoergasie). Irgendwohin muß die typische Struktur verlegt werden mit ihrer historischen Kontinuität und einer Größe erheblich oberhalb der der Moleküle des Eiweißes, um die merkwürdigen Leistungen der lebenden Zellen wenigstens einigermaßen verständlich erscheinen zu lassen. Sonst ist man gezwungen, mit seinen determinierenden Faktoren (Roux) aus der materiellen Welt herauszugehen.

Gurwitsch hat durch die Tatsache, daß man bei einem Amphibienei die schweren Dotterbestandteile aus dem Protoplasma herauszentrifugieren kann,

ohne die Entwicklungsfähigkeit zu zerstören, den flüssigen — Sol- — Zustand dieses Protoplasmas beweisen wollen, da sich vor allem auch die zur Entwicklung kommende Zone an Wasser angereichert erweist. Diese Tatsache zeigt indessen nur, daß das lebende System so gedacht werden muß, daß derartige Körper, wie Dotterplättchen sich in ihm verschieben lassen, ohne das System zu zerstören.

Rhumbler hat gezeigt, daß man durch einen Schaum aus Luft und zäher Flüssigkeit Eisenfeilspäne und Schrotkugeln hindurchfallen lassen kann, ohne das Schaumkammersystem zu zerstören. Die Teile wanderten in den Kammerwänden entlang. Dies führt uns wieder auf die Wabentheorie, den Spumoidbau des Protoplasmas (Rhumbler). Die von Bütschli und anderen studierten künstlichen Spumoide bestanden aus zwei ineinander dispergierten Flüssigkeiten. Bütschli vor allem verlegte das eigentliche lebendige Ereignis in die Kammerwände. Diese sind aber in den Spumoiden der einzig mögliche Verbindungsweg im Protoplasma und es kann kein Zweifel bestehen, daß es solche Wege mit frei zirkulierendem Wasser im Protoplasma gibt (Möllendorff). Sie müßten also in den Wabenwänden liegen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß das dort der Fall ist, wo wir einen solchen Schaumbau wirklich nachweisen können. Damit wird aber offenbar, daß die Schaumtheorie der lebenden Substanz nicht die von uns gesuchte Vorstellung einer Lebensmaschine ist.

Wenn auch zugegeben werden muß, daß sicher manche Teile von Zellen dauernd oder zeitweilig in dem Zustand eines wahren Sols sich befinden, so liegt doch für die wichtigsten Teile, die funktionierenden Zellorgane die Annahme einer Gallertstruktur am nächsten, und zwar der Zustand einer Gallerte, die sich in der Nähe des Umschlagspunktes zum Sol befindet.

Wir hatten oben die Theorie einer solchen Gallerte entwickelt. Sie war eine Gerüsttheorie, bei der die Größenordnung der einzelnen Phasen nicht oder nicht weit über den der kolloidalen Zerteilung hinausgeht (Mizellen). Wir müssen uns die Mizellen aus sehr vielen verschiedenen Stoffen aufgebaut vorstellen, unter denen die Klassen der Eiweiß- und der Lipoidkörper die wichtigsten sind. Der Raum zwischen den Mizellen (Poren) ist das System der Wasserbahnen, die wir uns von kolloidaler Größe bis ins Gebiet des Sichtbaren reichend vorzustellen haben. Die von Möllendorff nachgewiesenen, jedenfalls ständig offenen Bahnen des Wasserverkehrs in der Zelle sind in diesen Vorstellungen ohne weiteres unterzubringen. Vakuolen können durch Auseinanderweichen des Gerüsts oder durch Einschmelzen von Gerüstkomplexen entstehen.

Wenn wir uns ein anschauliches Bild der Sache machen wollen, so können wir an das Labyrinth des Minos im Gebiet großer, oder an ein Ameisennest im Gebiet kleiner Dimensionen denken. Ein Gewirr unzähliger Räume, Kammern, Gänge, Säle, Galerien und Säulenhallen steht in durchgängiger Verbindung miteinander. In ihm befindet sich das Wasser, teils in Strömung, teils in Ruhe. In diesem Wasser schießen Ionen mit großer Geschwindigkeit umher, Zuckermoleküle, Moleküle von Amiden und zahlreichen anderen Substanzen sind darin enthalten¹⁾.

Das Wichtigste aber sind die Gerüstteile selbst, die Wände der Labyrinthkammern. Eigentlich bilden sie zusammen ein Riesenmolekül, denn die Kräfte, die die sie aufbauenden Atomgruppen zusammenhalten, sind zwischen allen Wandteilen von derselben Art (Valenzkräfte). Die Wände sind keineswegs starr, sondern deformierbar zu denken. Wie die einzelnen Mizellkonstituenten in der Wand verteilt sind, braucht nicht genauer vorgestellt zu werden. Jedoch wird man wohl daran zu denken haben, daß man den Lipoidkörpern vielfach die Rolle einer Tapete zuzuschreiben hat und daß man sich mit ihrer Hilfe vor allem den Abschluß von Kammern und ganzen Labyrinthabschnitten

¹⁾ In diesen Kammern lassen sich auch die in Brownscher Bewegung befindlichen Submikronen unterbringen, die Gaidukow an pflanzlichen Protoplasmen beobachtet haben will.

gegen andere Teile bewirkt denkt. In die Kammern und Galerien ragen nun reaktionsfähige Atomgruppen wie Polypenarme hinein, wie die organische Chemie sie so vielfach in ihren Strukturformeln kennen lehrt. Mit ihrer Hilfe werden aus der intermizellaren Lösung ständig die verschiedensten Dinge herausgefischt, die in die Wand einwandern. Dafür wandern andere aus usw.¹⁾.

Ein Abreißen und Einschmelzen ganzer Wände und Wandsysteme kann zu großen, mit echten Solen erfüllten Räumen führen, ebenso wie solche durch ein sich bildendes Mizellargerüst in Gang- und Kammersysteme zerlegt werden können. Gewahrt bleibt trotz allen Umbaus die historische Kontinuität im Aufbau des ganzen Gebäudes.

Die statischen Eigenschaften der lebenden Substanz entlehnt unsere Theorie der Lehre von den dispersen Zuständen, die dynamischen dem chemischen Vorstellungskreise. Die chemische Vorstellungswelt wird auch immer das wichtigste bleiben. Nur sie gibt uns Analogien zu spezifischen Reaktionen, zu Auswahlleistungen, die doch das Charakteristische an den Stoffbewegungen im lebendigen Getriebe sind. Gerade für das, was wir für die Theorie der lebendigen Struktur verlangen, die Zurückführung von Potenzen eines Systems auf eine spezifische Struktur gibt uns die organische Chemie die einzige Analogiebasis. In dieser Erkenntnis ist die bei der Vererbung weitergegebene Maschinerie, der Genotypus, d. i. eine Summe spezifischer Reaktionsarten, geradezu mit einer chemischen Strukturformel verglichen worden (Johannsen). Denken wir an ein kompliziertes Molekül, z. B. das des Chinins. Das was das Chinin im Körper des Menschen leistet²⁾, führen wir auf seine besondere räumliche Struktur aus verschiedenartigen Bausteinen der Materie zurück. Die neuere Entwicklung der Chemie, insbesondere des Valenzbegriffes, erlaubt, eine solche typische Struktur aus Molekülen und Molekülgruppen über beliebig große Räume hin aufzuführen.

Es ist noch eine wichtige Vorstellungsreihe zu erwähnen, die sich zwanglos der Mizellartheorie der lebenden Substanz einordnen läßt. Das ist die Lehre von den Hormonen (Botenstoffen) und ähnlichen Dingen, Immunkörpern, Fermenten. Es ist nämlich gar nicht zu begrenzen, wie groß die Teile des Mizellargerüsts sein können, die etwa im Säftestrom des Menschenkörpers auf die Reise gehen können. Ganze Zellen können sich aus einem Zellverbände lösen (Entwicklung der Blutzellen), sichtbar große Teile von Zellen (Blutplättchen) können dasselbe tun, von echten Molekülen und Submikronen ist es uns geläufig. Nichts verbietet, Mizellen und Mizellarverbände jeder Größenordnung auf die Wanderschaft zu schicken, und an anderen Stellen des Körpers die oft so wunderbaren Wirkungen entfalten zu lassen, die wir im Zusammenleben der Körperteile bewundern. Die Hauptsache bei einer solchen Theorie ist wohl die, daß sie einerseits dem Wunsch nach Anschaulichkeit und dem nötigen materiellen Rückgrat naturwissenschaftlichen Denkens genügt, andererseits nicht die Möglichkeit beschränkt, mannigfachen Vorstellungen Raum zu gewähren.

30. Elementarorganismen niederer Ordnung als die Zelle. Man kann aus theoretischen Gründen kaum eine Vermutung darüber äußern, welches die

¹⁾ Die wertvollen Vorstellungen, die das Bild der Biogentheorie bringt (Verworn), ebenso wie das, was von der Seitenkettentheorie Ehrlichs als dauernder Gewinn betrachtet werden darf, werden also in unsere Vorstellung aufgenommen werden. So enthalten die in den vorangegangenen Absätzen entwickelten Vorstellungen alle wertvollen Bestandteile früherer Theorien der lebenden Substanz. Sie stehen wohl mit keiner Tatsache, die über die physikalische und chemische Natur der lebenden Substanz ermittelt ist, in wirklichem Widerspruche.

²⁾ Seien das nun chemische Reaktionen im engeren Sinne oder sogenannte kolloid-chemische Vorgänge, Agglutinationen usw.

untere Größe für ein selbständig lebendes System ist. Ein gewöhnlicher Eitererreger (*Staphylococcus*) hat einen Durchmesser von $0,8 \mu$. Es gibt jedoch noch kleinere Gebilde. Der Erreger der Maul- und Klauenseuche wächst in deutlich sichtbaren Kolonien auf Nährböden. Er ist aber nur im Dunkelfeld sichtbar. Weiter gibt es filtrierbare Vira, d. h. man kann den Impfstoff durch ganz enge Filter laufen lassen, ohne seine Infektionskraft zu schädigen. Das Wesen einer Infektion im Gegensatz zur Vergiftung ist, daß der Infektionskeim sich vermehrt und das ist doch wohl ein entscheidendes Kriterium für ein lebendes Wesen. Immerhin werden wir uns ein solch kleines Lebewesen immer noch so groß vorstellen müssen, daß es aus einem System von Mizellen und Inter-mizellarräumen bestehend gedacht werden kann.

Jedenfalls sind die kleinsten bekannten Lebewesen sehr viel kleiner als die Zelle des Wirbeltierkörpers. Das ist nicht ohne Interesse für eine Reihe von Theorien, die die Zelle selbst als ein Aggregat aus selbständigen Einzelwesen auffassen, gerade wie die Zellenlehre das für den vielzelligen Körper tut, in Bezug auf seine Zusammensetzung aus Zellen. Die Lehre von den Bioblasten (O. Hertwig), den Protomeren (Heidenhain), die Granulalehre Altmanns gehören hierher. Die Zelle soll nach dem Wiederholungsprinzip gebaut sein, wie der Körper aus der Wiederholung vergleichbarer Einzelzellen.

Es gibt keine biologische Erfahrung, die zu dieser Anschauung nötigte. Wir haben also keinen Anlaß, sie zu erfinden. Die Zellenlehre oder richtiger Zellenstaatlehre des Metazoenkörpers steht auf ganz anderen Füßen als die Lehre von den Protomeren oder Bioblasten. Wir werden uns später (S. 62ff.) noch eingehend mit ihr zu beschäftigen haben. Es ist jedoch ein Irrtum, zu glauben, die Probleme, die der menschliche Körper als Ganzes bietet, und es gibt wenige Erscheinungen, bei denen er nicht als Ganzes beteiligt wäre, würden durch die Zellenstaattheorie auch nur um etwas einfacher. Die einzelne Zelle, z. B. die Furchungszelle im Beginne der Entwicklung, kann so vielerlei, daß es schwer wird, den dazu nötigen Apparat sich in ihr untergebracht zu denken. Warum man die Maschinerie nun noch verkleinern soll, ist nicht einzusehen. Es ist erkenntnistheoretisch verfehlt, Dinge dadurch zu erklären, daß man sie Gebilden zuschiebt, von denen man gar nichts weiß.

Einen Aufbau der Zellen aus lebenden Einheiten niederer Ordnung anzunehmen, ist durch keine Erfahrung zwingend gemacht. Als Hypothese erklärt sie gar nichts. „*Entia praeter necessitatem non sunt multiplicanda.*“

Die Methoden der mikroskopischen Untersuchung.

31. Beobachtung lebender Teile. Ein wirkliches Verständnis der Lehre von der Organisation der Zelle und eine kritische Stellungnahme zu den mannigfachen und widersprechenden Angaben der verschiedenen Forscher ist ausgeschlossen, wenn man nicht die Methoden kennt, mit denen man es versucht, einen Einblick in den Aufbau der Zellen zu gewinnen.

Die einfachste und naheliegendste Forderung ist, die Zellen eben lebend zu untersuchen. Sie ist aber durchaus nicht leicht zu erfüllen. Die Untersuchung der sogenannten Einzelligen und anderer durchsichtiger kleiner Objekte, die sich ganz und lebendig zwischen Deckglas und Objektträger bringen lassen, hilft uns für die Kenntnis der Zellen höherer Tiere, vor allem unseres eigenen Körpers sehr wenig. Bei diesen hängen die Zellen in Geweben fest zusammen. Die Gewebe der Wirbeltiere lassen sich bis auf wenige Fälle (Schwanz von Amphibienlarven und ähnliches) nicht unverletzt untersuchen. Man ist also genötigt, kleine Stückchen herauszuschneiden und auf dem Objektträger

auszubreiten oder zu zerzupfen, um so die einzelnen Zellen allein und ohne Überlagerung durch ihresgleichen oder andere Teile betrachten zu können. Es ist klar, daß das eine ganz grobe Mißhandlung der zarten Gebilde ist. Das zertrümmerte Gewebe wird in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt. Man benutzt dazu Körperflüssigkeiten des Tieres oder eine isotonische Salzlösung, physiologische (0,9⁰/₀) Kochsalzlösung oder Ringerlösung¹⁾. Derartige Präparate sind sehr vergänglich. Von den Lebenserscheinungen ist daher nur wenig (Bewegungsvorgänge) zu beobachten. Sie wird ergänzt durch eine Methode, die längere Beobachtung ermöglicht. Es ist das die Deckglaskultur. An der Unterseite eines Deckglases wird ein kleiner „hängender Tropfen“ hergestellt, z. B. vom Blutplasma des betreffenden Tieres. Das Deckglas wird dann auf einen Glasrahmen gelegt, so daß sich der Tropfen in einem mit Luft gefüllten Kämmerchen befindet. Die Kammer wird luftdicht mit Vaseline abgeschlossen. Das Plasma wird in den meisten Fällen bald fest. Jedoch lassen sich Gewebe auch in isotonischen Salzlösungen oder in Nährlösungen züchten. Gleichzeitig hat man in diesen Tropfen kleine Gewebestückchen gebracht. Besonders bei Geweben von Embryonen gelingt es, daß diese unter dem Deckglas in dem Tropfen längere Zeit weiterleben, wachsen und die Zellen sich vermehren. Die Stoffe des Blutplasmas dienen zur Ernährung, die Luft des Kämmerchens zur Atmung. So können sehr wichtige Beobachtungen angestellt werden. Vor allem ist eine Entscheidung darüber, ob die beobachtete Zelle wirklich noch voll lebendig ist, sicherzustellen und so, ob eine beobachtete Struktur eben nicht doch schon eine Veränderung beim Absterben ist. Es ist dies nämlich eine große Schwierigkeit bei der Beurteilung dessen, was man an solch „überlebenden“ Zellen sieht. Es ist nicht selten, daß man zunächst an einem Präparat von lebendem Gewebe verhältnismäßig wenig unterscheidet, erst nach und nach erkennt man optische Unterschiede in den Objekten. Das kann seinen Grund sowohl darin haben, daß schon Entmischungen des lebendigen Systems entstehen, also auch in einer Gewöhnung des Auges, das erst allmählich die schwachen Unterschiede in Helligkeit und Farbe in den mikroskopischen Bildern auffaßt. Mit der Deckglaskultur scheint man diese Fragen lösen zu können. Was weiterlebt, war bei der Beobachtung sicher noch lebendig. Die Schwierigkeit der Methode liegt neben vielen Tücken des Objektes vor allem darin, daß eine Infektion des Tropfens mit Schimmelpilzen und anderen Keimen vermieden werden muß. Ihre Grenzen hat sie in dem Verhalten der Objekte selbst, ob diese eben sich züchten lassen oder nicht. Diese Methode scheint berufen, auf alle Fragen, die die Struktur und Organisation der lebenden Substanz betrifft, klärend zu wirken, und vor allem über den Lebensgang der Zellen und Gewebe, ihre Entwicklung und Veränderung ganz neue Einsichten gewinnen zu lassen.

32. Vitalfärbung. Das mikroskopische Bild der lebenden Zelle ist außerordentlich schwer zu deuten. Es läßt viele Auslegungen zu. Sie bauen sich auf theoretischen Vorstellungen auf, die dem Fixations-Färbungsbild der Zelle entnommen wurden. Die Deutung geschieht also in Wirklichkeit meist unter einer gewissen Voreingenommenheit. Eine andere Methode auf dem Wege der Mikroskopie des Lebendigen weiterzukommen, ist die sogenannte Vitalfärbung.

Sie ist etwas ganz anderes als die Färbung fixierter Präparate. Sie ist eine Reaktion der lebenden Zellen mit Farbstoffen, also ein physiologisches Experiment. Das Reaktionsergebnis wird beobachtet, es ist eine Farbenerscheinung an der Zelle. Gefärbte Gebilde in oder an ihr treten auf. Dabei

¹⁾ Die „sogenannte physiologische NaCl-Lösung“ ist für Säugetiere 0,9⁰/₀ig. Sie ist isotonisch, aber nur das, da sie als reine NaCl-Lösung geradezu giftig ist. Die Ringerlösung besitzt die Zusammensetzung NaCl 0,6⁰/₀, KCl 0,02⁰/₀, CaCl₂ 0,02⁰/₀, NaHCO₃ 0,025⁰/₀; in ihr sind die Ionen in der richtigen relativen Menge enthalten.

kann man die in voller Funktion befindlichen Zellen mit den Farbstoffen reagieren lassen, indem man Farblösungen den Versuchstieren injiziert oder sie — bei Wassertieren — dem Wasser zusetzt, in dem sich diese befinden: Vitalfärbung. Die Sachlage ist im Prinzip dieselbe, wie wenn man irgendwelche anderen Chemikalien, Arzneistoffe, Gifte auf den Körper einwirken läßt. Hier kann man mit dem Mikroskop verfolgen, was mit dem Farbstoff im Körper geschieht. Es ist nicht verwunderlich, daß man ihn z. B. nach Injektion vor allem in den Zellen der Niere wiederfindet. Er ist auf dem Wege der Ausscheidung aus dem Körper. Aber auch andere Teile werden von dem Farbstoff beladen gefunden. Ein anderer Weg, lebende Gewebe und Zellen mit Farbstoffen reagieren zu lassen, ist der, isolierte und zerzupfte Teile in einem der üblichen isotonischen Medien unter Hinzufügung von Farbstoffen zu beobachten, supravitale Färbung. Der Methode, nicht der Sache nach, findet dabei ein stetiger Übergang zur postvitalen Färbung statt. Beim Absterben ändert sich das Verhalten zu Farbstoffen, z. B. nimmt die lebende Zelle Neutralrot, die abgestorbene Methylenblau auf (Růžička). Die postvitale Färbung ist eben keine Reaktion des lebenden Protoplasmas, sondern den später zu besprechenden technischen Färbungen gleichzustellen. Es ist charakteristisch, daß die meisten Farbstoffe, z. B. Eosin, von lebenden Zellen nicht aufgenommen werden. Bei der echten vitalen und supravitalen Färbung reagieren also lebende Systeme mit den Farbstoffen. Die lebende Substanz ist aktiv beteiligt.

Es besteht ein Unterschied zwischen dem Verhalten gegen saure und gegen basische Farben. Saure Farben (z. B. Trypanblau) werden meist in der Zelle in Vakuolen abgelagert, die dabei erst entstehen, zu diesem Zweck gebildet werden, oder Teile eines vorgebildeten, mit der Außenwelt kommunizierenden Kanalsystems sind (Moellendorff). Es erscheinen so gefärbte Granula in der Zelle. Basische Farbstoffe werden wohl zum Teil ebenso behandelt. Es ist aber sicher, daß sie auch bereits bestehende Granula färben können (vgl. S. 28). Das geht daraus hervor, daß man die mit sauren Farben beladenen Granula sich mit basischen Farben umsetzen lassen kann, wobei (etwa das saure Trypanblau mit dem basischen Neutralrot) die Mischfarbe (violett) entsteht. Nicht aber umgekehrt. Wird die basische Farbe vor der sauren aufgenommen, so entstehen zweierlei Granula, rote und blaue (Moellendorff). Es eignen sich nur wenige Farbstoffe zur „Vitalfärbung“, z. B. Neutralrot, Bismarckbraun unter den basischen, Trypanblau, Wasserblau unter den sauren Farbstoffen. Alle sind synthetische, sogenannte Anilinfarbstoffe. Daß nur lipoidlösliche Farbstoffe aufgenommen werden (Overton, S. 41), hat sich nicht bestätigt. Wie alle unsere Anschauungen über das Leben und den Aufbau der Zellen, sind auch die über das Wesen der Vitalfärbung umstritten.

33. Die Methoden des „histologischen Präparates“. Das meiste, was als Bau der lebenden Substanz beschrieben worden ist, ist ermittelt durch Methoden, die mit der Tötung der lebenden Substanz beginnen. Das ist nun allerdings eine mißliche Angelegenheit und wie ein Verhängnis liegt diese Tatsache auf vielen Zweigen der Biologie, vor allem auf allen der eigentlichen Histologie. Um das lebende Gewebe zu untersuchen, muß man es zuerst einmal töten!

Die große Mehrzahl der Untersuchungen, nicht nur über den Bau der Organe, sondern auch der Gewebe und Zellen erfolgt an Präparaten, die einer langen Vorbehandlung unterworfen wurden und deren erster Akt immer darauf hinausläuft, auf irgend eine Art das Leben auszutreiben. Man glaubt zwar, und wir werden uns eingehend damit zu beschäftigen haben, durch besondere Kunstgriffe beim Töten der lebenden Zelle, diese zu „fixieren“, sie in einer dem lebenden Zustand entsprechenden Form zu erhalten. Wir werden sehen, wie weit sich das erreichen läßt.

Das mikroskopische Präparat der Zelle ist ein Kunstprodukt und es bedarf eingehender Kritik, um daraus auf den lebenden Zustand sich beziehende Dinge zu entnehmen.

Zu dieser Art des Studiums, am Präparat des Toten, nicht des Lebenden unmittelbar, ist man aus verschiedenen Gründen genötigt. Durch die früher

(31) mitgeteilten Methoden gelingt es, einzelne lebende Zellen und Gruppen von solchen, Zellprodukte usw. in eine Form zu bringen, daß man sie unter dem Mikroskop studieren kann. Über den Zusammenhang dieser Teile im Organ, den Aufbau des Organs aus Zellen und Geweben, erhält man dabei nur sehr unvollkommene Vorstellungen. Das alles wird an gefärbten Schnittpräparaten studiert. Für alles, was nicht Anatomie der Zelle ist, ist diese Methode auch vollkommen einwandfrei. Gewisse Schwierigkeiten, aus Schnittbildern ein Urteil über die Form einiger Bestandteile zu gewinnen, können durch das Studium von Mazerations- und Isolationspräparaten überwunden werden. Es ist nicht nötig, lebende Zellen dazu vor sich zu haben. In dem ersten Abschnitt dieses Lehrbuches soll jedoch die Grundlage der Lebenserscheinungen, die als Zelle organisierte lebende Substanz, besprochen werden. Wir können deshalb die Resultate der mikroskopischen Technik nicht unbezogen hinnehmen und müssen uns deshalb eine Übersicht über ihre Prinzipien zu verschaffen suchen. Eine Anleitung zur Ausübung dieser Technik ist nicht beabsichtigt, darüber gibt es Bücher genug, auf die im Anhang verwiesen ist, der eine kurze Anleitung zur Anfertigung einfachster Präparate gibt.

Durch die Anwendung der histologischen Methoden erreicht man folgendes: Das Mikroskop kann bekanntlich nur da etwas zeigen, wo optische Unterschiede vorhanden sind. Diese sind z. B. in vollkommen durchsichtigen Gebilden (Hornhaut) überhaupt nicht vorhanden, in anderen gering und die meisten lebenden Zellen lassen nur wenige undeutliche Teile in ihrem Innern erkennen. Das Ziel der zytologisch-histologischen Methoden ist, die Architektur der Zelle deutlicher zu machen, soweit sie am Lebenden schon geahnt werden konnte, dazu Neues zu zeigen, das vorher nicht sichtbar war, das Objekt „optisch zu differenzieren“. Das kann man nur dadurch, daß man Unterschiede im Brechungs- (Fixierung) und Absorptionsvermögen (Färbung) hervorruft. Das ist der erste und Hauptgesichtspunkt für das technische Verfahren. Weiterhin sind die Gewebe, auch schon die meisten Zellen, zu dick, um gut mikroskopiert werden zu können. Schnitte durch die Gewebe helfen dem ab, wobei gleichzeitig der anatomischen Forderung genügt wird, d. h. der Zusammenhang der Teile (Zellen- und Gewebsarten) erfaßt werden kann. Das Mikroskop gibt das Bild einer Ebene. Es werden verschiedene Ebenen etwa einer kugeligen Zelle nacheinander eingestellt. Man nennt das optische Schnitte. Solche Schnitte werden in der histologischen Technik realiter hergestellt, indem man dünne Scheiben aus den Objekten ausschneidet, wozu die Methoden der Mikrotom-technik zur Verfügung stehen.

34. Die Fixierung. Wir hatten im vorigen Kapitel versucht, uns eine Vorstellung von der Struktur des lebenden Systems zu machen. Wir hatten es als disperses System höherer Ordnung gekennzeichnet und waren zu der Vorstellung gelangt, daß wichtige Teile dieses Systems, vielleicht die wichtigsten einer Gallerte in unmittelbarer Nachbarschaft des Umschlagpunktes zum Sol entsprechen. Große Teile einer Zelle sind sicher ein wahres Sol, andere festere Gallerten, noch andere irreversible Gele und feste Körper verschiedener Art. Eine wichtige Rolle spielen dabei Oberflächenhäutchen. Dies ganze System ist ein höchst unbeständiges Gebilde. Der dauernde Wechsel von Formzuständen und chemischem Aufbau machen ja gerade die Lebenserscheinungen aus.

Die Absicht bei der Fixierung ist nun die, dieses instabile System in ein stabiles überzuführen, das möglichst dem festen Zustand entspricht, und ohne weiter verändert zu werden, alle Prozeduren der Technik über sich ergehen lassen kann.

Die lebendige Struktur zu „fixieren“ ist allerdings nicht möglich, denn das hieße, durch irgendeine Art von Machtspruch in einem beliebigen Augen-

blick jedes Atom an seinen Platz zu bannen. Es kommt auch gar nicht darauf an, die Struktur zu erhalten, die liegt ja unterhalb der Grenze des Sichtbaren. Wir wollen die Organisation der Zelle sehen. Es würde also genügen, wenn wir die Ultrastruktur so verändern können, daß die Struktur höherer Ordnung, die Organisation erhalten bleibt. Da die letztere sich aber auf der ersteren aufbaut, so wird man von vornherein nicht allzuviel Hoffnung darauf setzen dürfen. Immerhin ist es in gewissen Grenzen möglich.

Unsere Fixierungsmittel sind solche Reagenzien, die aus Eiweißsolen das Eiweiß in denaturiertem Zustand zur Ausflockung bringen. An Stelle des Sols erscheint dabei eine klare Flüssigkeit mit einem Häufchen Gerinnsel am Boden.

Ist das Sol nun konzentrierter, so erstarrt die ganze Masse zu einem elastischen Gebilde, wie z. B. das Weiße des Hühnereies beim Kochen. Ebenso können Gallerten verändert werden, sie erstarren und können ihre Form dabei behalten. So ist es möglich, einen Zellteil, z. B. die Krusta, zur Erstarrung zu bringen, die Form, Größe und Lage der Zelle zu fixieren. Leider gewinnt die so fixierte Masse aber eine im Bereich des Sichtbaren liegende Struktur. Sie wird zu einem feinen Gerüstwerk (Abb. 48). Die Balken des Gerüsts bestehen aus

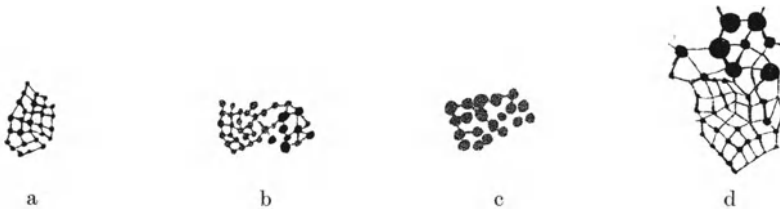


Abb. 48. a—c. Hühnereiweiß mit Sublimat gefällt (fixiert) und Eisenhämatoxylin gefärbt. Nach Hardy 1899. a dünne Lösung (13% Eiweiß). b stärkere Lösung (30%); die dickeren Körner sind Karminkörnchen, die darin verrieben wurden und die sich in den Netzknoten gelagert haben. c starke Lösung (60% Eiweiß). d Pankreas vom Frosch, ebenso behandelt. Teil einer Zelle. Alle Schnitte sehr dünn (angebl. 1 μ).

dem ausgeflockten Eiweißgel, dazwischen ist Wasser. Diese sichtbare Struktur steht höchstwahrscheinlich mit der lebendigen Ultrastruktur (Mizellarbau der Gallerte, Emulsoidbau des Sols) in gar keinem Zusammenhang. Man hat diese Strukturen vielfach als Abbilder der Schaum- und Netzstrukturen des lebenden Protoplasmas oder künstlicher Gallerten gedeutet. Das ist sicher falsch. Die sichtbare Gerinnungsstruktur ist immer viel gröber als die im Bereich des Kolloidalen liegenden Strukturen der lebenden Gebilde. Auf diesem Absinken des Dispersitätsgrades (Steigen der Teilchengröße) beruht ja gerade die Ausflockung.

Nun wäre auch dies nicht weiter störend für die Analyse des Zellaufbaues, wenn sich zwischen Organisation und Struktur eine scharfe Grenze ziehen ließe. Das ist aber, wie wir wissen, nicht der Fall. Sehr viele lebende Zellen zeigen Architekturbestandteile (Fäden, Mikrosomen aller Art), die von der Größenordnung der erwähnten Gerinnsel sind. Die Gerinnungsstrukturen verwischen also das Bild einer vielleicht vorhandenen feineren Organisation. Wenn nun noch hinzukommt, daß die Fixierung der Zelle selbst die gröbere Organisation vielfach zerstört, manche Organe überhaupt nicht oder nicht in ihren Abgrenzungen gegen andere Teile erhält, so wird klar, daß das Fixationsbild der Zelle sich nur unter ständigem Vergleich mit dem Lebenden verwenden läßt, um die Organisation der Zelle zu erschließen.

Wir wollen zunächst die gebräuchlichen Fixierungsmittel kennen lernen. Wir teilen sie nach rein empirischen Gesichtspunkten in einige Gruppen:

1. Gruppe: Hitze, Äthylalkohol (Methylalkohol, Azeton).
2. Gruppe: Säuren, Essigsäure, Ameisensäure, Pikrinsäure, Mineralsäuren.
3. Gruppe: Formalin (Formol) und Osmiumsäure.
4. Gruppe: Schwermetalle, als Kationen oder Anionen (HgCl_2 , Chromsäure und ihre Salze, Kupfersulfat, Platinchlorwasserstoffsäure).

Wir wollen diese Gruppen durch einige Worte näher charakterisieren. Der Äthylalkohol fällt, bringt wie die Hitze die Eiweißlösungen irreversibel zur Koagulation, d. h. die Gerinnsel sind, außer unter chemischer Veränderung durch starke Alkalien und Säuren, unlöslich. Das ist überhaupt eine der Grundbedingungen, die irgend einen Körper als Fixierungsmittel brauchbar erscheinen läßt, da man die Schnitte oder dünnen Lamellen hinterher mit wässrigen Farblösungen behandeln muß, wobei die Teile sich nicht verändern dürfen. Die Eiweißkörper werden bei allen diesen Fällungen nicht nur physikalisch, sondern auch chemisch verändert. Allem Anscheine nach ist diese Änderung aber durch den Äthylalkohol nicht sehr eingreifend, wenigstens was das Reaktionsvermögen der gefällten Stoffe anbetrifft. Für farbenanalytische und mikrochemische Untersuchungen wird diese Gruppe daher bevorzugt. Die Säuren setzen wohl teilweise schon bedeutendere chemische Veränderungen.

Von besonderem Interesse ist die 3. Gruppe: Formalin ist eine wässrige Lösung von Formaldehyd. Läßt man Formaldehyd auf eine starke Eiweißlösung wirken, so wird diese in eine durchsichtige Gallerte verwandelt. Ähnlich ist die Wirkung auf tierische Gewebe. Durchsichtige Seetiere bleiben bei Behandlung mit Formaldehyd wasserklar. Bei dieser Einwirkung werden die Eiweißkörper methyliert, CH_3 -Gruppen werden angelagert. Bei der Einwirkung des Osmiumtetroxyds (OsO_4) auf Zellen werden diese äußerlich ganz ähnlich verändert, wie bei der Formaldehydwirkung. Gleichzeitig wird das Osmiumtetroxyd reduziert, viele Teile des Gewebes werden geschwärzt oder gebräunt, durch Einlagerung sehr fein (kolloidal) verteilten metallischen Osmiums in die Teile.

Die letzte Gruppe, die Schwermetallsalze, die Chromsäure und ihre Salze verändern die Eiweißkörper sehr stark. Sie verbinden sich mit ihnen. Alle sind energische Fällungsmittel. Die feineren Vorgänge dabei sind nur sehr ungenau bekannt.

In den vorstehenden Bemerkungen wurden die zur Fixierung von Geweben angewandten Mittel vor allem nach chemischen Gesichtspunkten zu charakterisieren versucht. Danach wäre Alkohol das beste Fixierungsmittel. Es kommt aber für die weitaus meisten Fälle gar nicht darauf an, die die Zelle zusammensetzenden Stoffe chemisch unverändert niederzuschlagen. Das Ziel der Fixation ist vielmehr meistens ein morphologisches, nämlich die Organisation der Zelle möglichst zu erhalten. Dieser Forderung werden andere Mittel besser gerecht. Gewöhnlich wendet man Gemische an¹⁾. Diese Gemische sind nach rein praktischen Erfahrungen zusammengesetzt, wie die ganze histologische Methodik mehr der Empirie einer Köchin gleicht, als dem rationellen und planvollen Walten des analysierenden Chemikers. Es scheint aber, als ob manche Gemische, die von verschiedenen Autoren angegeben wurden, den Aufbau der Zellen ganz gut erhalten²⁾.

Die Wirkung der Fixationsmittel experimentell zu erschließen, versuchte der Botaniker Alfred Fischer (sein Buch erschien 1899). Er untersuchte die Wirkung der Fixierungsmittel auf Lösungen verschiedener Eiweißkörper in Wasser. Seine Resultate führten ihn

¹⁾ Im Anhang einige Rezepte.

²⁾ Z. B. die Chromosmiumessigsäure.

zu einem vernichtenden Urteil über die Eignung der histologischen Methoden, den Zustand und Aufbau der lebenden Zelle, des Protoplasmas, klarzustellen. Dieser Schluß ist nur zum Teil berechtigt, jedenfalls unvollständig. Das Protoplasma ist nicht eine einfache Lösung von Eiweißkörpern in Wasser, ein Hydrosol. Es gleicht, wie wir früher gesehen haben, mehr einem sehr stark gequollenen Körper, einer Gallerte, wenigstens befinden sich in allen Protoplasmen große Teile dauernd oder zeitweise in einem derartigen physikalischen Zustand. Die praktische Erfahrung zeigt, daß eine Zelle, die man mit geeigneten Fixierungsmitteln behandelt, nicht wie ein Tropfen einer dünnen Eiweißlösung ein Häufchen von Niederschlägen ergibt, sondern daß sie ihre äußere Gestalt fast in allen Fällen behält und vieles aus ihrer Organisation, soweit man sie am lebenden Objekt bereits erkennen konnte, erhalten bleibt. Es muß immer wieder betont werden, daß die ultramikroskopische Struktur der einzelnen Zellteile, ihr Aufbau als kolloidales System bei der Fixierung immer zerstört wird und daß etwas anderes, gröberes an seine Stelle tritt. Was bei den Untersuchungen des erwähnten Forschers auch ganz außer Betracht blieb, war, daß am Aufbau des Protoplasmas Fettkörper, die Lipotide, einen bedeutenden Anteil haben. Nun neigen zwar disperse Systeme mit Fetten sehr zu Änderungen ihres Baues und zur Entmischung. Es ist aber denkbar, daß gerade die Lipotide es dennoch in vielen Fällen möglich machen, selbst sehr zarte, d. h. sehr wasserreiche Zellorgane, zwischen Fethäutchen, gleichsam wie in Formen zur Erstarrung zu bringen. Es sei hier an das Verhalten der Plastosomen erinnert, die man nur durch besondere Verfahren erhalten kann.

Um das ausgeführte zu verdeutlichen, diene die Analyse des Vorgangs bei der Fixierung des Kerns. Es sind darin früher ein Kerngerüst unterschieden worden, das aus verschiedenen Substanzen besteht, und der Kernsaft, der durch seinen Turgor die Membran gespannt hält. Wir setzen diese Ansicht als richtig voraus. Der Kernsaft ist dann ein Sol, eine frei in sich verschiebbliche Flüssigkeit, das Kerngerüst eine mehr oder weniger wasserreiche Gallerte. Wenn ein solches System nun mit Fixierungsmitteln behandelt wird, so kann das Kerngerüst leidlich naturgetreu erhalten bleiben, gerade so, wie es möglich ist, einen dünnen Gelatinefaden zur Erstarrung zu bringen. Aus dem Eiweißsol aber wird ein Niederschlag flockig ausfallen und die Zwischenräume zwischen den Gerüstteilen mehr oder weniger dicht ausfüllen. Nur wenn die im Kernsaft gelösten Eiweißkörper vollständig entfernt werden, erscheint das Gerüst auf einem optisch leeren Hintergrund. Solche Gerinnsel entstehen in vielen Hohlräumen. Als Inhalt von mit Flüssigkeit erfüllten Hohlorganen sind sie eine gewöhnliche Erscheinung. Auch im Bindegewebe zwischen den Fibrillen sind sie oft zu bemerken. Diese Gerinnsel sind also insofern Kunstprodukte, als sie mikroskopische Strukturen vortäuschen, wo submikroskopische, kolloidal-disperse Inhomogenitäten, noch dazu in der frei verschiebblichen Solform in der lebenden Zelle vorhanden waren. Sie sind keine reinen Kunstprodukte, als ja dort, wo sie entstanden sind, ausflockbare Körper vorhanden waren, deren chemische Natur unter Umständen an der Reaktion dieser Gerinnsel nachgewiesen werden kann. Man kann sagen, für den Biologen, der die Zellarchitektur studiert, haben solche Gebilde den Wert von Kunstprodukten, für die chemische Erforschung der Zellsubstanzen und deren Lokalisation sind sie jedoch keine. Diese etwas knifflische Unterscheidung muß gemacht werden, wenn überhaupt eine Verständigung über die Probleme der Zellarchitektur möglich sein soll.

Das Fixationsbild der Zelle ist also das Produkt der Einwirkung der Fixationsmittel auf das lebende System, insofern ist es ein Kunstprodukt. Der Zustand dieses Systems im Augenblicke der Fixation ist aber von außerordentlich großer Bedeutung. Wenn man genau wüßte, wie die Fixationsmittel auf die in Betracht kommenden dispersen Zustände der in der Zelle vorhandenen Stoffe und auf die Architektur, die sie aufbauen, einwirken, so könnte man aus dem Fixationsbild, das sicher ein sehr grobes Zerrbild des vorhanden Gewesenen ist, sehr vieles auf die Architektur der lebenden Zelle schließen. Leider ist das nicht der Fall. Es ist aber nicht aussichtslos, auf diesem Wege weiterzukommen.

Im Fixationsbild erscheinen mithin folgende Fehler:

1. Die in ihrer Form erhaltenen Zellorgane, vor allem das Grundplasma, zeigen an Stelle der Ultrastruktur eine grobe Gerinnungsstruktur.
2. Es sind Architekturteile der Zelle ganz beseitigt (herausgelöst), z. B. Glykogen nach Behandlung mit wässerigen Lösungen.
3. Form und Zusammenhang der Architekturteile werden verändert, z. B. Schrumpfung des Kerns, der ganzen Zelle.
4. Es treten neue Gebilde auf, z. B. Granula, an Stellen, an denen ein Sol sich befand (Übergang dieser Kategorie von Kunstprodukten zu Nr. 1).

Alles das kommt nebeneinander vor und ist eine Wirkung der Fixierungsmittel. Sie wird verstärkt durch die Behandlung mit Alkohol, Benzol, Xylol, Chloroform, heißem Paraffin, die bis zur Herstellung des fertigen Schnittpräparates nötig wird. Vor allem werden durch diese Mittel alle Lipide, also sehr wesentliche Bestandteile des Zellkörpers entfernt.

Das erhaltene Bild, das dann durch die Färbung näher analysiert wird, ist also ein recht unvollkommenes Abbild der lebenden Zelle. Das gilt aber nur für die eigentliche feinere Anatomie der Zelle selbst. Die Anfertigung des Präparates hat ja nur in einem Teil der Fälle dieses Ziel. Wir müssen hier drei Stufen unterscheiden, in dem, was durch das Präparat gezeigt werden soll:

1. Zellanatomie.
2. Verhältnis der Zellen zueinander, Aufbau der Gewebe.
3. Aufbau der Organe aus Geweben.

Wir wollen das etwas näher auseinandersetzen. Ein gefärbtes Schnittbild durch die Magenwand soll den Aufbau dieses Organs aus den Schichten zeigen und die Gewebe in den Schichten deutlich erkennen lassen. Es ist dabei wünschenswert, daß die einzelnen Zellen in ihrer Form und Lage zueinander erhalten bleiben. Es ist aber keinesfalls nötig, daß die einzelnen Zellen ein getreues Abbild ihrer lebenden Organisation zeigen. Es genügt vielmehr, wenn wir von ihnen ein solches Bild gewinnen, daß sie immer wieder erkannt werden können. Was dieses Bild bedeutet, kann nur eine Spezialuntersuchung ergeben, die von der lebenden Zelle ausgeht. Gerade die Epithelzellen, die den Hohlraum des Magens begrenzen, sind dafür ein Beispiel. Wenn sie in lebensfrischem Zustande fixiert werden, so zeigen sie an ihrem freien Ende einen charakteristischen Pfropf. An diesem Pfropf können sie immer wieder erkannt werden, z. B. in den Magenschleimhautinseln der Speiseröhre. Es ist aber eine bisher ungelöste Frage, was dieser Pfropf bedeutet. Damit sei die Erörterung des Fixationsverfahrens abgeschlossen.

35. Die Färbung. Wir hörten, daß die Fixation die Zelle optisch differenziert. Sie tut das durch Herstellung von Brechungsunterschieden zwischen bestehenden oder künstlich erzeugten Bauteilen. Einige Fixationsmittel geben auch Färbungen, d. h. Unterschiede im Absorptionsvermögen der Teile. Die Osmiumsäure ist ein solches Mittel. Im allgemeinen benutzt man jedoch Farbstoffe, um solche Absorptionskontraste hervorzubringen. Der praktische Gang der Untersuchungen ist dann so, daß das Objekt fixiert, in dünne ¹⁾ Schnitte zerlegt wird und daß diese dann gefärbt werden. Die Farbe wirkt also auf fixierte und mit mannigfachen Reagenzien behandelte Objekte ein. Der gefärbte Schnitt wird dann in der Regel aufgehellt und in diesem Zustand erst der mikroskopischen Untersuchung unterworfen.

Wir wollen die Farbstoffe in vier Gruppen teilen:

1. Farbstoffe aus Tieren und Pflanzen, Karmin, Hämatoxylin. Das Karmin war der erste Farbstoff, der zum Färben histologischer Objekte ver-

¹⁾ 5—20 · 10⁻³ mm, selten dicker oder dünner.

wandt wurde. Gelegentlich einer Injektion der Gefäße mit einer durch Karmin rot gefärbten Injektionsmasse war Karminlösung durch die Gefäßwand durchgetreten und hatte die Kerne des umliegenden Gewebes gefärbt. Diese Beobachtung (Grenacher 1858, zitiert nach Frey 1873) zeigte die Möglichkeit, Gewebestandteile durch Färbungen hervorzuheben und wurde zum Ausgangspunkt der Färbemethoden der Histologie. Diese selbst sind Nachahmungen der technischen Färbungen. Karmin, der zuerst ausschließlich angewandte Farbstoff, ist ein tierisches Produkt (aus *Coccus cacti*, der Koschenilleschildlaus). Der wichtigste Farbstoff dieser Gruppe ist das Hämatoxylin, ein Pflanzenfarbstoff (aus *Haematoxylon Campechianum*).

Als zweite Gruppe nennen wir: Die synthetischen Farben (sogenannte Anilinfarbstoffe oder Teerfarben).

Als dritte: Die Metallimprägnationen.

Als vierte: Die Metallniederschläge.

Die drei ersten Gruppen sind Färbungen im engeren Sinne. Die vierte Gruppe ist die von Camillo Golgi (1873) erfundene „schwarze Reaktion“, bei der ein Niederschlag von doppeltchromsaurem Silber in kapillaren Spalträumen um Nervenzellen erzeugt wird. Auch Sekretkapillaren von Drüsenzellen können so als undurchsichtige Fäden dargestellt werden. Die Methode ist eine Silhouettenmethode. Wir werden ihrer bei Besprechung des Nervensystems noch Erwähnung tun.

Die Theorie der technischen und somit auch der histologischen Färbungen ist ein sehr umstrittenes Gebiet. Es stehen sich die Theorien der Färbung als einer chemischen Reaktion und als einer Adsorptionserscheinung, Bindung durch Oberflächenkräfte gegenüber. Viele Tatsachen zeigen indes die Abhängigkeit der Färbung von der chemischen Beschaffenheit, nicht nur vom physikalischen Zustand des zu färbenden Objektes und des Farbstoffes. Im übrigen hängt auch die Adsorption nicht nur vom Zerteilungsgrad, sondern auch von der Art der miteinander reagierenden Stoffe ab, und nach unseren früheren Bemerkungen ¹⁾ ist diese Unterscheidung wohl nicht so grundlegend, wie es zunächst aussieht. Wir müssen uns hier auf die histologisch wichtigen Tatsachen und ihre Zusammenstellung beschränken.

Nach dem Vorgang von Ehrlich unterscheidet man saure und basische Farben. Beide Gruppen sind Salze. Bei den sauren Farben ist der Säurerest, bei den basischen der Basenrest der färbende Bestandteil. Die sauren sind also nach dem Schema $\text{Na}-\text{R}$ gebaut, wobei R ein Farbsäurerest ist. $\text{R}-\text{Cl}$ sind dann die basischen Farben; R bedeutet hier einen Farbbasenrest.

Basische Farben sind z. B. Methylenblau, Toluidinblau, Methylgrün, Saffranin (rot); saure Farben sind Eosin, Orange G, Fuchsin S, Lichtgrün. Ein Beispiel für eine Färbung als chemische Reaktion ist die Färbung des Knorpels mit Methylenblau oder anderen basischen Farben. Hier findet höchstwahrscheinlich eine Bindung des Farbstoffes an die Chondroitinschwefelsäure statt, oder an eine andere Säure, die man an deren Stelle in den Knorpel einführen kann (Hansen, Moellendorff). Auch die Färbung der Nukleine des Kerns durch Methylgrün und andere basische Farben scheint eine wirkliche chemische Reaktion zu sein.

Im allgemeinen ist es jedoch wahrscheinlich, daß ein großer Teil der Färbungen keine chemischen Reaktionen im gewöhnlichen Sinne sind, sondern Oberflächenwirkungen, Adsorptionen. Solche Wirkungen gehen vor allem von gequollenen Substanzen aus und Substanzen, die mit Wasser durchtränkt sind, wie es auch die Flöckchen der irreversiblen Gele sind, die in den

¹⁾ S. 40.

die Poren begrenzenden Wänden riesige Oberflächen entwickeln. An diese lagern sich die Farbstoffe an.

Kolloidale Färbungen sind auch die Metallimprägnationen¹⁾. Die Färbung durch das kolloidale Metall erfolgt so, daß durch Reduktion von Metallsalzen (Gold- und Silbersalzen) im Objekt, das Metall in kolloidaler Zerteilung in den Geweben frei wird. So liefern z. B. Goldimprägnationen klare, blaue und violette Farbtöne. Durch Steigen der Teilchengröße des reduzierten Metalles ist der Übergang zu den Niederschlägen gegeben.

Die Schnelligkeit, mit der die Farbstoffe sich mit den verschiedenen Teilen vereinigen, ist sehr verschieden, ebenso die Zähigkeit, mit der sie festgehalten werden. Durch Kombination verschiedener Farben nacheinander und nebeneinander gelingt es, auch wenn keine chemischen Reaktionen im Spiele sind, wohlcharakterisierte Färbungen der verschiedenen Teile eines Dünnschnittes zu erhalten. Darauf nämlich kommt es an, bestimmte Teile durch die Färbung hervorzuheben. Ist alles fast oder ganz gleichmäßig gefärbt, so ist die Färbung unbrauchbar.

Das Farbenbild, das aus dem histologischen Präparat entsteht, ist also durchaus vieldeutig. Ein Gebilde kann fast nie durch Färbung allein charakterisiert werden. A. Fischer hat gezeigt, daß man große Körner eines mit einem Fixierungsmittel aus seiner Lösung gefällten Eiweißkörpers anders gefärbt bekommen kann als kleine, wenn man sie mit einem Zweifarbengemisch behandelt (Abb. 49). Dieser Effekt hängt wohl mit der Geschwindigkeit zusammen, mit der die Farbstoffe in die zu färbenden Gebilde ein- und aus ihnen auswandern.

Die Färbung ist überdies noch der Willkür preisgegeben. Man unterscheidet progressive und regressive Färbungen. Unter progressiver Färbung versteht man die Art der Färbung, bei der das Objekt so lange in der Farblösung bleibt, bis die gewünschte Färbung da ist. Dieser Zustand wird festgehalten und nur die anhängende Farblösung abgespült. Dabei hat man in der Dauer des Farbbades ein Mittel in der Hand, Willkürliches zu erzielen. Färbt man lange genug, so bekommt man in den meisten Fällen alles dicht gefärbt. Umgekehrt geht die regressive Färbung vor. Sie färbt alles sehr stark („überfärben“) und zieht dann die Farbe, z. B. mit Alkohol, bis zum gewünschten Grade wieder aus. Auch dabei hat man es zum guten Teil in der Hand, was gefärbt, was nicht gefärbt wird. Die Schnelligkeit des Ein- und Auswanderns in die einzelnen durch die Fixation entstandenen Fällungsgebilde ist dabei das Ausschlaggebende. Sie hängt wohl zum Teil von der Größe der ultramikroskopischen Poren in den Gerinnseln ab. Für die Färbung, die bei einer dieser Färbungsmethoden zustande kommt, ist also die Reihenfolge maßgebend, in der sich die einzelnen fixierten Zellteile mit Farbe beladen und sie wieder abgeben. Als scharfe Reaktion ist eine Färbung nur dann zu gebrauchen, wenn viele Teile die Farbe überhaupt nicht annehmen oder vor allem überhaupt nicht wieder abgeben. Ob sie das tun, hängt natürlich von dem Mittel ab, mit dem die Farbe ausgezogen — womit „differenziert“ — wird. So ist man in der Lage, „spezifische“ Färbungen zu erzielen. Welcher Art die dabei ablaufenden Reaktionen im einzelnen Falle sind, darüber hat man kaum Vermutungen.

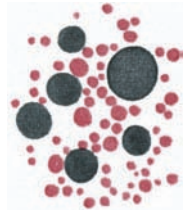


Abb. 49. Allmähliche Fällung einer 40%igen Deuteroalbumoselösung mit Platinchlorid durch steigende Konzentration. Färbung mit Methylgrün, Fuchsin S; große Granula grün (schwarz gezeichnet), kleine Granula rot. 600 $\times$. Nach A. Fischer.

¹⁾ Farbstoffe und Metalle haben viele gemeinsame Eigenschaften (vor allem optische).

Der Erfolg der Färbung hängt auch von der Vorbehandlung ab, vor allem der Fixation. Hierbei mag auch die Dichte von Bedeutung sein, in der die Eiweißkörper gefällt wurden, die Porengröße, von der weiter oben die Rede war. Aber auch chemische Vorgänge spielen sicher mit, die Fixierung wirkt dann als Beizung.

In der Färbetechnik versteht man unter Beizung die Vorbehandlung der zu färbenden Faser mit einem Stoffe, wenn diese die Farbe nicht ohne weiteres aus dem Farbbade an sich zieht. Es gelingt in vielen Fällen, den Farbstoff fest mit der Faser zu verbinden, wenn man sie vorher mit der „Beize“ belädt. Solche Beizen sind Tannin, Aluminiumverbindungen, Chromverbindungen. Die Beize verbindet sich mit der Farbe zu einem unlöslichen Körper. Die so entstehenden Farben nennt man Farblacke. In der histologischen Technik wird von dieser Möglichkeit ausgedehnter Gebrauch gemacht.

Alle Hämatoxylinfärbungen sind Beizenfärbungen. Hämatoxylin färbt für sich allein überhaupt nicht oder nur diffus, d. h. alles gleichmäßig. Die meisten Hämatoxylinfarblösungen enthalten Alaun. Meist wird aus saurer Lösung (an der deutlich roten Farbe kenntlich) gefärbt, und die Farbe mit alkalischem Wasser, kalkhaltigem Brunnenwasser, im Schnitt fixiert. Die so entstehenden Farben sind Tonerdelacke. Auch Chromlacke, Eisen- und Kupferlacke sind im Gebrauch, sowie Lacke aus Hämatoxylin und Molybdänverbindungen.

Eine besondere Bedeutung hat eine Hämatoxylineisenlackfärbung (Heidenhain) erlangt. Sie wird erzielt, indem die Schnitte mit einer Eisen-(Ferri-)Salzlösung gebeizt und dann mit einer Hämatoxylinlösung gefärbt werden. Der Schnitt wird dabei ganz schwarz. Dann wird er mit derselben Eisenlösung differenziert. Dabei werden die verschiedenen Teile des Schnittes verschieden schnell entfärbt. Im Verein mit einer geeigneten Vorbehandlung (Fixierung) kann man so ziemlich alles mit dieser Farbe darstellen, was man will. Darauf beruht ihr Wert. Sie ist aber alles andere als spezifisch. Wenn man noch die „richtig gelungenen“ Stellen aus zahlreichen Präparaten, die dabei oft wahrhaft „aus einem Brautgemach ins andere gequält“ werden, herausucht, so kann man an den Präparaten damit zeigen, was man eben will (Boveri 1900, Stauffacher). Ähnliches gilt für das Molybdänhämatoxylin (Held).

Durch eine geeignete Zusammensetzung des ganzen Verfahrens kann man auf eine dieser Weisen spezifische Färbungen für bestimmte, vorher genau bekannte Gebilde herstellen, z. B. für Markscheiden von Nervenfasern und Bindegewebsfasern. Da die Hämatoxylinfärbungen meist sehr dunkel und gut haltbar sind, so haben sie für die mikroskopische Anatomie große Bedeutung gewonnen.

Doppel- und Mehrfachfärbungen werden viel angewandt. Vor allem solche Kombinationen, bei denen der eine Farbstoff den Kern, d. h. die chromatische Substanz des Kernes färbt, der andere mit größerer oder geringerer Auswahl und Verschiedenheit im Ton alles übrige. Wenn dabei Farben ausgewählt werden, die chemische Reaktionen mit den Bestandteilen der fixierten Gewebe eingehen, so kann man von einer mikrochemischen Differenzierung sprechen. Leider liegen nur die Anfänge dazu vor, es ist auch fraglich, ob man weiter kommen kann, als saure (basophile) und basische (azidophile) Gebilde zu unterscheiden. Von besonderer Bedeutung sind hier die Untersuchungen von Paul Ehrlich geworden. Ein von ihm und anderen angegebenes Gemisch aus zwei sauren und einer basischen Farbe (Fuchsin S, Orange G und Methylgrün, „Triazidfärbung“) wird zu solchen Untersuchungen viel gebraucht. Beim Mischen der Farblösungen setzen sich diese um und Farb-Basen und Säuren bilden neue Körper, die mit den fixierten Zellbestandteilen reagieren. Wie weit alles das aber wahre chemische Reaktionen sind, ist umstritten.

Mikrochemische Reaktionen auf andere als Eiweißkörper sind fruchtbringender geworden. Fette werden durch ihre Reaktion mit Osmiumsäure

(Schwärzung) erkannt oder durch sogenannte Fettfarbstoffe (z. B. Sudan). Das sind Farbstoffe, die in Alkohol etwas, in Wasser gar nicht löslich, in Fetten und fettlösenden Substanzen dagegen sehr leicht löslich sind. Nach den Gesetzen der Verteilung bei verschiedenen Löslichkeiten wandern sie in die Fetttropfchen ein, wenn man die Schnitte, die sie enthalten, mit der alkoholischen Lösung behandelt. Auch Kohlehydrate (Stärke, Glykogen, Zellulose) können mikrochemisch nachgewiesen werden. Ebenso gilt das für manche Ionen und Metalle, z. B. Eisen, das in der Form von Hydroxyd oder anderen Verbin-

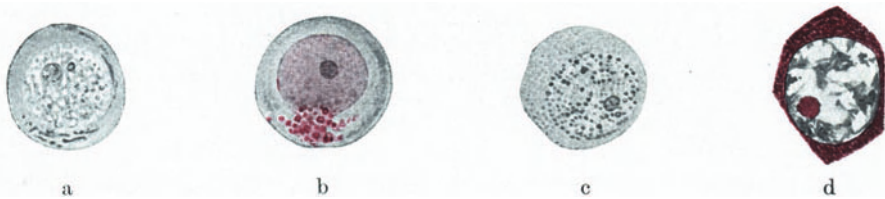


Abb. 50. 4 Bilder derselben Zellform bei verschiedener Behandlung. Spermatogonien von *Helix hortensis* durch Ausschütteln aus der Zwitterdrüse isoliert, a frisch in Ringerlösung; b frisch in Ringerlösung, Zusatz von Neutralrot, Vitalfärbung; c frisch in Ringerlösung, Zusatz von verdünnter Essigsäure; d fixiert mit Sublimat-Formol, eingebettet, geschnitten, Färbung mit Methylgrün, Fuchsin S, Orange G (Triazid). (Die eckige Form der Zelle erklärt sich aus der Lage in der Drüse. Von der Färbung ist nur die rote Farbe wiedergegeben.) a, b, c 1000 $\times$, d 1300 $\times$.

dungen in manchen Zellen vorkommt. Immer handelt es sich hier aber um Dinge, die zwar wichtige Phasen des Zellenlebens, nicht aber die eigentliche Organisation der Zelle betreffen.

36. Das Fixations-Färbungsbild der Zelle. Wir haben im zweiten Kapitel eine Übersicht über die Zellorganisation uns zu verschaffen gesucht. Hier ist noch nun einiges nachzutragen, was erst nach Kenntnis der Methoden verständlich wird, mit denen die zugrunde liegenden Tatsachen gewonnen wurden.



Abb. 51. Zwei Kerne einer Salamanderlarve. Fixierung mit Chromosmiumessigsäure (Rezept von Meves) 7 Tage. Färbung mit Saffranin. Das „Chromatin“ ist rot, das „Linin“ grau. Man beachte, daß in b das „Chromat“ in sehr viel weniger Klumpen zusammengefallen ist als in a, in b ist also viel mehr „Linin“ zu sehen. a stammt aus dem Inneren eines Knorpels (Kopf), b aus dem Gewebe daneben. Wirkung des Fixierungsmittels! 1200 $\times$. Viell. gez.

Mit dem „Fixationsfärbungsbild“ der Zelle haben wir uns nun zu beschäftigen (Abb. 50).

Die Organisation des Kerns hatten wir im wesentlichen so dargestellt, wie sie im Fixations-Färbungsbild erscheint, eine Kernvakuole mit dem chromatischen Apparat in Form eines Gerüsts oder Netzwerkes. Diese Lehre geht im wesentlichen auf Flemming zurück. Chromatin nannte er den Bestandteil, den er nach seiner Methode¹⁾ rot gefärbt erhielt. Dieses Chromatin sollte auf einem nicht mit basophilen Farben färbbaren Fadenwerk auf-

¹⁾ Fixierung mit Chromosmiumessigsäure, Färbung mit Saffranin.

sitzen, dem Achromatin (Linin, Schwarz) (Abb. 51). Neben diesen Teilen finden sich die Nukleolen, meist dem Netz angelagert. Der übrige Teil der Kernvakuole wurde dann von Flüssigkeit, dem Kernsaft, erfüllt gedacht.

Zu diesen Bestandteilen kamen nun im Laufe der Zeit noch eine ganze Reihe von Dingen hinzu. Das Chromatin wurde färberisch so dargestellt, daß es aussieht, als wenn es aus kleinen Körnchen bestände, den Chromiolen. Zu dem Basichromatin, den Basichromiolen traten das Oxychromatin, die Oxychromiolen. Diese und Bestandteile des Nukleolus wurden auch als Platin (Zacharias) dem Chromatin gegenübergestellt, genetische Beziehungen der einen Gebilde zu den anderen aus den Färbungsbildern herausgelesen, Theorien erdacht, die wesentliche Vorgänge des Zellenlebens auf Umsetzungen zwischen diesen Stoffen zurückführten (Růžicka 1910).

Die Tatsachen, die das mikroskopische Bild des lebenden Kernes und sein Verhalten bei experimentellen Eingriffen (vgl. dazu Groß 1917), zur Theorie der Kernorganisation liefern, sind dürftig. Viele lebende Kerne sind optisch leer, auch im Dunkelfeld (Della Valle nach Spek, 1920). In anderen sieht man verschiedene Körperchen gröberer und feinerer Art, zuweilen zahlreiche feine Körnchen¹⁾. Ein Netz oder Gerüst ist meist nicht sichtbar, doch wird es bei O₂-Mangel gerade so, wie der Umriß des Kernes deutlich (Zellen des Tritonschwanzes nach Groß). Da diese Zellen hinterher weiterleben, so kann man



Abb. 52. Kerne aus demselben Knorpelstück einer Salamanderlarve. a lebensfrisch; b nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure und Färbung mit Triazid. 1000×. (P.)

nicht sagen, das Sichtbarwerden des Kerngerüsts sei eine Absterbeerscheinung. Dasselbe gilt für die Sichtbarkeit der Kernteilungsfiguren. Die Kerne und die Teilungsfiguren der Bindegewebszellen sind im Tritonlarvenschwanz immer sichtbar (vgl. Abb. 89). Bei den Epithelzellen ist das nur bei O₂-Mangel der Fall. Da der Angelpunkt der ganzen Lehre vom chromatischen Apparat des Kernes dessen Verhalten bei der Teilung ist, so ist dieser Befund von Wichtigkeit. Bei der Besprechung der Teilung der Zelle (S. 90) werden wir den Chromatinzyklus näher betrachten und auch seiner Bedeutung für die Vererbungslehre einige Bemerkungen widmen. Es ist wohl sicher, daß der chromatische Apparat im lebenden Arbeitskern wirklich vorhanden ist, wenn auch nicht immer so, wie das Fixations-Färbungsbild ihn zeigt. Dasselbe gilt für die Nukleolen. Es ist kein Zweifel, daß die Sichtbarkeit der verschiedenen Gebilde eine Frage der Lichtbrechungsunterschiede ist. Sind solche nicht vorhanden, was bei stark hydratisierten Eiweißkörpern der Fall ist — alle Eiweißsole sind im Dunkelfeld optisch leer — so können doch mancherlei Grenzflächen zwischen chemisch und physikalisch verschiedenen Dingen da sein und man sieht doch nichts (vergl. Abb. 52).

Der flüssige Kernsaft ist auch sicher vorhanden. Vielleicht nimmt seine Stelle in manchen Fällen eine steife Gallerte ein (Groß 1917). Was ist nun aber mit den vielen anderen Dingen, die beschrieben worden sind?

¹⁾ Sie entsprechen nach Groß und Brüel den Oxychromiolen.

Die ganze Frage hängt zusammen mit dem unseligen Substanzbegriff, wie er durch die ältere Zellenanatomie geschaffen wurde. So bedeutet Chromatin ursprünglich eine Summe von körperlichen Gebilden, die auf eine besondere Weise sichtbar gemacht werden können, nämlich durch Färbung mit basischen Farben. Die Bezeichnung ist chemischen Begriffen nachgebildet und alle diese Ausdrücke, Chromatin, Plastin, Linin, Amphipyrenin¹⁾ sollen wohl auch eigentlich so etwas bedeuten, wie eine Substanz im chemischen Sinne. Man vergleiche Wortbildungen wie Albumin, Globulin usw. Das geht aber ganz und gar nicht an. Man darf sich nicht vorstellen, daß lebende Organe jemals aus nur einer Substanz im chemischen Sinne bestünden. So kommt es, daß Organisationsbegriffe mit chemischen Begriffen vermengt worden sind. Wir definieren heute mit Boveri das Chromatin oder den chromatischen Apparat als denjenigen Bestandteil des Kerns, der bei der Teilung der Zelle zu den Chromosomen umgebildet wird. Was das Linin oder Achromatin dabei zu bedeuten hat, ist zweifelhaft. Hat das Chromatin im Arbeitskern den Zustand einer wasserreichen Gallerte, so ist es sehr wohl möglich, daß bei bestimmten Fixierungen folgendes geschieht: Das disperse System, an dessen Aufbau auch Lipide beteiligt sein werden, wird so entmischt, daß Brocken, die gewisse Bauanteile des zerstörten Systems vorwiegend enthalten, als Körnchen auf einem Fadenwerk sitzend gefunden werden. Fäden und Körnchen bestehen dann aus verschiedenen chemischen Substanzen. Solche Trennungen sind ja das Wesen einer Entmischung (Abb. 51).

Es wird meistens, und wohl mit Recht, angenommen, daß das Chromatin seine besondere Färbbarkeit seinem Reichtum an Nukleinen und Nukleinsäuren verdankt. Nun wird aus der Entwicklungsgeschichte der Eizelle ein Vorgang beschrieben, in dem Chromatin aus dem Kernraum auswandert (Abb. 36). Offenbar handelt es sich um einen Transport saurer Substanzen — andere Charakteristika stehen uns nicht zu Gebote — aus dem Kernraum in das Protoplasma. Auch das können Nukleine sein. Später läßt sich dann der chromatische Apparat des Eies nicht mehr basophil färben. Alles das kollidiert nur mit dem Begriff Chromatin = chemischer Substanz. Das Zellorgan, das wir den chromatischen Apparat nennen, bleibt erhalten, ob er nun viel oder wenig Substanzen enthält, die sich mit Methylgrün färben lassen. Das mag durch einen Vergleich mit den Verhältnissen des ganzen Körpers deutlicher gemacht werden. Der Knochen enthält, wie bekannt, normalerweise reichliche Mengen Kalksalze in seiner Grundsubstanz gebunden. Man kann sehr schöne Präparate des Knochenskelettes eines Embryos herstellen, wenn man es mit Alizarin färbt. Es ist dies eine Reaktion des Kalkes mit dem Alizarin. Nun gibt es Krankheiten, Osteomalazie, bei denen der Kalkgehalt dieses Organs schwindet. Ebensowenig, wie man hier sagen kann, der Knochen sei fort, weil man im Präparat nichts Rotes mehr sieht, kann man sagen, der chromatische Apparat sei fort, weil man nichts Grünes oder Blaues mehr sieht. Das Chromatin oder besser der chromatische Apparat ist ebenso ein biologischer Organisationsbegriff, wie der Knochen.

Es mag noch hinzugefügt werden, daß in der befruchteten Eizelle die Menge der Kernsubstanzen während der Furchung zunimmt, während die Menge der Zelleibsubstanz sich gleichbleibt. Trotzdem ist die mit den analytischen Methoden der Chemie nachweisbare Menge der Nukleine zu Beginn und zum Schluß der Furchung gleich. Hier hat der chromatische Apparat eine große Massenvermehrung erfahren, es sind ja ebensoviele Kerne entstanden, wie Zellen, und jeder hat die Größe des Kernes der Mutterzelle erreicht. Der Bedarf an Nukleinen ist dabei offenbar aus dem im Zelleib befindlichen Vorrat gedeckt worden. Hier wird es besonders deutlich, was ein Vorgang der Organvermehrung (Wachs-

¹⁾ Die Substanz der Nukleolen.

tum, Neubildung, Neuorganisation) ist, im Gegensatz zu einem Stofftransport zwischen den Zellorganen.

Was ist nun aber das Oxychromatin? Der lebende Kern enthält sicher eine Flüssigkeit, die durch ihren Turgordruck die Kernmembran gespannt erhält. Das sieht man an isolierten Kernen, wie sie in einem frischen Zupfpräparat meistens umherschwimmen. Wird eine solche Flüssigkeit mit Fixierungsmitteln behandelt, so tritt das ein, was wir S. 52 bereits geschildert hatten, das Eiweiß wird ausgefällt und erscheint in Form von Flöckchen und Granulis zwischen den Maschen des basophilen Chromatins. Man kann von vornherein erwarten, daß der Kernraum im Fixationsbild nicht optisch leer erscheint (Abb. 53). Dann wäre das Oxychromatin ein Kunstprodukt nach

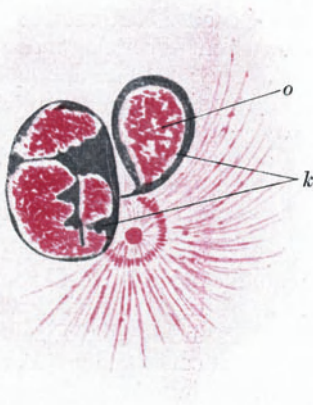


Abb. 53. Kern und Sphäre einer Wanderzelle von Salamandra. Sublimat, Triazid. 2300 $\times$. Im Kern (k) das Basichromatin und das Oxychromatin (o, rot) (Nach Heidenhain.)

Art unserer Kategorie 4 (S. 53). Es ist aber noch etwas anderes möglich, das an die Punktierungsbilder des lebenden Kerns sich anschließt. Es wird dabei angenommen, daß die Punkte der optische Ausdruck von Mikrosomen oder großen Ultramikronen sind, was nach dem, was wir im ersten Abschnitt über die Theorie der optischen Abbildungen erfahren haben, durchaus noch nicht der Fall zu sein braucht. Diese Teilchen können ein Organismus bilden, dessen Einzelorgane im Kernsaft schwimmen. Oder es handelt sich um Bruchstücke eines größeren Gerüsts, wie wir sie uns im Abschnitt über die Theorie der lebendigen Substanz ausgemalt haben. Was man im gefärbten Präparate sieht, sind dann solche agglutinierte und mit Gerinnseln verbackene Teilchen. Was sie aber zu bedeuten haben, weiß man nicht. Den Ausdruck Plastin in seiner Vieldeutigkeit läßt man am besten ganz fallen.

Wir sind auf die Fragen des Kernbaues und seiner Erscheinung im Fixationsfärbungsbild

etwas genauer eingegangen, weil sie von grundlegender Bedeutung dafür sind, was mit den Methoden der Fixations-Färbungshistologie erreicht werden kann, und was man im Auge behalten muß, wenn man ihre Resultate für ein wirklich biologisches Verständnis der Zelle und ihres Lebens erreichen will. Sie beziehen sich ganz ebenso auf die übrigen Zellbestandteile, so daß wir diese wesentlich kürzer behandeln können.

Was am Zelleib im fixierten und gefärbten Präparate wirklich der lebenden Struktur entspricht, ist vielleicht noch schwerer zu sagen, als beim Kern. Das betrifft vor allem das Grundplasma. Was die Autoren eine „gute“ Fixation zu nennen pflegen, wird meist nicht durch Vergleich mit dem lebenden Zustand (Heidenhain), sondern aus dem Fixationsbild durch Überlegung erschlossen. Daß dabei dann in manchen Fällen die Bilder die „guten“ sind, die das zeigen, was der Autor sich eben vorstellt, was er zeigen will, ist nur zu natürlich. Das Grundplasma besteht im fixierten und gefärbten Schnittpreparat in den weitaus meisten Fällen aus einem Aggregat von feinen Gerinnseln. Oft sind Netze sichtbar. Hardy (1899) hat gezeigt, wie solche Bilder bei der Fixation von dicken Solen entstehen. Daß sie mitunter Schaumstrukturen im Lebenden entsprechen, ist möglich. Wo sie durch Herauslösen von bestimmten Teilen, Sekretgranulis, zustande kommen, entsprechen sie natür-

lich dem lebenden Zustand. Daß aber auch typische Strukturen reine Kunstprodukte sein können, hat A. Fischer gezeigt. Er füllte die leeren Zellräume des Holundermarks mit Eiweißlösung (Nukleinsäure), fixierte dieses Objekt mit Osmiumsäure und erhielt die schönsten Strahlungsfiguren (Abb. 54).

Die Krusta der Zellen wird gewöhnlich bei der Fixation als solides Gebilde erhalten. Das Schnittbild zeigt dann die Form der Zelle gut erhalten, im Innern den Kern, aber das Grundplasma um den Kern herum nur als formlose Gerinnsel (vgl. Abb. 22). So ist die fixierte Zelle häufig nur eine hohle Blase geworden.

In diesen formlosen Gerinnseln sind dann allerlei Granula sichtbar. Um sie geht vor allem der Streit. Wir haben im zweiten Kapitel darauf hingewiesen. Hier kann allein das Bild des Lebendigen entscheiden. Es muß für diese Dinge aber auf ein Postulat hingewiesen werden. Wenn ein Forscher Behauptungen über etwas aufstellt, z. B. über die Existenz und Bedeutung bestimmter Granula, so liegt ihm seinerseits der Beweis dafür ob. Nicht aber darf oder gar muß seine Behauptung bis zum Beweis des Gegenteils als erwiesene Tatsache hingenommen werden. Dieser Beweis ist nämlich meist ebenso schwer zu erbringen, wie der Beweis für die Behauptung. Es ist jedenfalls unzulässig, kritische Bedenken über die mangelnde Begründung von Behauptungen (Gurwitsch) als bequeme Skepsis hinzustellen (Duisberg). Dadurch bleibt unberührt, daß auch weniger begründete Behauptungen oft einen großen heuristischen Wert zur Erklärung anderer Phänomene und als Arbeitshypothese haben. Das betrifft aber mehr Theorien, als die Beschreibung neuer Befunde, deren Bedeutung als Abbilder lebender Bestandteile der Zelle strittig ist.

Die mancherlei Zellorgane des Fibrillentyps sind als tatsächlich dem lebenden Zustand entsprechende Gebilde weniger umstritten. Sie sind am lebenden Objekt oft auch in ihrer Funktion sichtbar.

Das Bild der fixierten und gefärbten Zelle ist also im großen und ganzen nur ein verzerrtes Abbild des lebenden Zustandes. Aus ihm diesen zu erschließen sowie die Lebensvorgänge, die gerade abliefen, als die Zelle fixiert wurde, ist sehr schwierig. Es ist das nur im engen Anschluß an das Studium des lebenden Objektes möglich. Es kann nicht geleugnet werden, daß das in einer allerdings wohl jetzt hinter uns liegenden Zeit zuweilen außer acht gelassen wurde. Die letzten zwei Jahrzehnte haben wertvolle Methoden dazu erst an die Hand geliefert (Deckglaskultur) oder doch ausgebaut (Vitalfärbung).

Die Klärung der Bedeutung des Fixations-Färbungsbildes für den lebenden Zustand braucht jedoch die Erforschung des mikroskopischen Körperbaues, der Gewebe und der Organe, sowie ihrer Entwicklung in den wenigsten Fällen abzuwarten. Für ihre Zwecke reicht ein „Äquivalentbild“ (Nißl) aus, von dem man nur zu wissen braucht, daß es zum lebenden Zustand in konstanter Beziehung steht. Wenn das Bild der Zellen im Präparat sich charakteristisch von dem anderer Zellen unterscheidet, so können wir sehr wohl damit operieren, ebenso mit charakteristischen Kernbildern, Farbenreaktionen usw. Wir wollen jedoch auch fernerhin das soeben erörterte Problem im Auge behalten. Wo es möglich ist und wo es eine Bedeutung hat, wollen wir das Studium des lebenden Zustandes in den Vordergrund stellen. Auch die Histologie soll ein Teil der Biologie, der Wissenschaft vom Lebendigen sein.

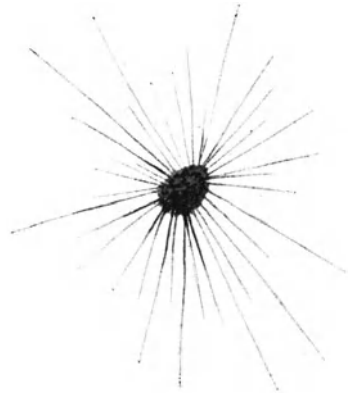


Abb. 54. Künstl. Strahlungsfigur aus einer Fällung von Deuteroalbumose mit OsO_4 innerhalb von Holundermarkzellen.

Nach A. Fischer. 550 $\times$.

Die Zelle und der Körper.

37. Eigenleben und Berufsleben der Zellen. Wir haben bisher die Zelle als Einzelwesen betrachtet, losgelöst sozusagen aus dem Gesamtleben des Körpers. Wir haben deshalb auch von der Zelle im allgemeinen gehandelt, und, nur wo es galt, Beispiele für das Vorkommen der verschiedenen Arten von Zellorganen anzuführen, haben wir von unserer Kenntnis Gebrauch gemacht, daß es verschiedene Arten von Zellen gibt. Jetzt wollen wir dieser Tatsache weiter nachgehen. Die Zellen, aus denen der Körper des erwachsenen Menschen besteht, sehen sehr verschieden aus. Sie leisten auch für den Körper verschiedenes. Man pflegt diese Tatsache durch den Begriff der Arbeitsteilung zu kennzeichnen. Das ist ein Bild, das an die Zustände der entwickelten menschlichen Gesellschaft anknüpft und sich in das weitere Bild vom Körper als einem Zellenstaat einordnet. Wir haben dieses Bild bisher benutzt und werden erst am Schlusse dieses Kapitels zu prüfen versuchen, wie weit es berechtigt sei. Dem Begriff der Arbeitsteilung entspricht folgender Sachverhalt: Jede Zelle ist ein elementarer, mehr oder minder selbstständiger Organismus und führt als solcher ein Eigenleben. Sie hat einen Stoffwechsel und Energiewechsel für sich selber. Sie nimmt Stoffe aus der Umgebung auf und gibt Stoffe an die Umgebung ab, alles zunächst für ihren eigenen Bedarf. Das gilt für jede Körperzelle. Über den Eigenbedarf hinaus leistet sie aber mehr, was erst mittelbar, über die Wohlfahrt des ganzen Körpers hinüber, ihr zugute kommt. Diese Leistung wechselt von Zellart zu Zellart. In diesen Leistungen sind die Arten spezialisiert und gerade das prägt ihnen die besondere Gestalt auf. Wir können diesen Teil des Zellenlebens ihr Berufsleben nennen. Jede Zelle hat ihren bestimmten Beruf im Körper.

Aber in dem Riesengebäude des Menschenkörpers verschwindet die Leistung der einzelnen Zelle. Erst durch viele Zellen zusammen kommt eine brauchbare Wirkung zustande. So sind nicht Einzelzellen mit besonderer Aufgabe das Konstruktionselement des Wirbeltierkörpers, sondern Verbände aus gleichartigen Zellen: Gewebe. Bei anderen Tiergruppen, von sehr viel geringerer Körpergröße, hat die Einzelzelle sehr wohl diese Bedeutung. Mit den anderen Größenverhältnissen werden andere Lösungen ihrem Wesen nach gleichartiger Konstruktionsaufgaben möglich.

Nicht die Zelle ist das Baumaterial des menschlichen Körpers, sondern das Gewebe. Die alten Histologen (Bichat), die den Zellbegriff noch nicht hatten, schufen den Begriff der verschiedenen Gewebe, aus denen die Teile des Körpers aufgebaut sind.

Ihre besondere Leistung ist der Gewebezelle aufgeprägt. Diese Leistung geht nach außen, d. h. auf die Umwelt der Zelle (zunächst nicht des Körpers). Der Zelleib ist der Teil, den diese Aufgabe vor allem trifft. Ein guter Teil der Organe des Zelleibes, die wir im zweiten Kapitel kennen lernten, sind solche Organe des Berufslebens, die Wimpern, die Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Organe der chemischen Synthese usw. So ergibt sich, daß sich die Verschiedenartigkeit der Zellen fast nur auf den Zelleib bezieht, auf das Protoplasma. Die Kerne sind in allen Zellen des Körpers einander außerordentlich ähnlich. Der Kern ist überall leicht wieder zu erkennen und da er außerdem durch charakteristische Färbung aus der Menge der anderen Dinge — der Zelleiber und der Zellprodukte — leicht hervorzuheben ist, so kommt es, daß sich an das Aufsuchen und Wiedererkennen der Kerne nicht nur die praktische Histologie, sondern auch der Entwicklungsgang der Theorie gehalten hat. Bei dieser Gleichartigkeit der Kerne in allen Zellen liegt der Gedanke nahe, daß an die Kerne

(und auch an das Grundplasma) sich die Seiten der lebendigen Vorgänge knüpfen, die allen Zellen gemeinsam sind, die also nicht so sehr das Berufsleben als das Eigenleben der Zelle betreffen. Da aber das Berufsleben nur inmitten des Eigenlebens möglich ist, sich auf ihm aufbaut, so sind auch diese Teile untrennbar in das Gesamtleben des Körpers hineinverflochten.

Es gibt aber Zellen im Körper, die aus dem soeben entwickelten Bilde herausfallen, die durch keinerlei Leistung zu dem Gesamtleben des Körpers beitragen, dem sie angehören. Das sind die Geschlechtszellen. Ihre Bestimmung liegt außerhalb des Getriebes aller anderen Körperzellen. Sie sind die Anlagen (Keime) für neue Körper. So sind sie auch nicht für ein Berufsleben im Körper ausgestattet. Das gilt vor allem für die Eizellen. Wir haben sie gerade deshalb als Typus der Zellen, als die Zelle an sich, abbilden können. Wohl sind die fertigen männlichen Geschlechtszellen für eine Leistung (Bewegung) besonders ausgebildet, aber sie kommt nicht dem Körper zugute, sondern ihnen selbst. Die Ausgestaltung als bewegliche Geißelzelle ermöglicht es ihnen, am Aufbau eines neuen Individuums, von der befruchteten Eizelle aus, teilzunehmen. Dadurch, daß die Geschlechtszellen sich vom Körper trennen, und ein neues Dasein beginnen können, fallen sie auch auf diese Art aus der Menge der übrigen Körperzellen heraus, die, wenigstens im gewöhnlichen Laufe der Ereignisse auf Leben und Sterben an den Körper gebunden sind. Damit ist nicht gesagt, daß die Anwesenheit der Geschlechtszellen ohne Bedeutung für den Körper ist, im Gegenteil. Aber sie sind dabei die Herren. Sie prägen dem Körper ihre Eigenart auf, ob er männlich oder weiblich sei. Sie zwingen sozusagen das Körperganze in ihren Dienst als Geschlechtswesen, nicht um des Körpers willen, sondern damit sie ihre Bestimmung als Keimzellen erfüllen können. Welches die Wege dieser Wirkungen sind, darüber werden wir im Kapitel über die Geschlechtszellen noch einiges erfahren.

38. Die Gewebearten. Wenn wir also ein physiologisches System der Gewebe, der Baumaterialien des Körpers entwerfen, so können die Geschlechtszellen dabei den ganzen übrigen Geweben gegenübergestellt werden. Die Einteilung in Keimzellen und Somazellen hat auch von dieser physiologischen Betrachtungsweise aus ihre Bedeutung.

Wir unterscheiden vier große Gruppen von Geweben:

Epithelien, Bindegewebe, Muskelgewebe, Nervengewebe.

Dieses System ist ein physiologisches, kein genetisches. Der Entstehung nach sind die Gruppen einander nicht gleich geordnet, sondern Epithelverbände sind das Muttergewebe für alle übrigen. Auch ist von diesem Gesichtspunkte aus die Gruppe des Muskelgewebes nicht einheitlich. Denn ein Teil der kontraktile Gewebe stammt mit den Bindesubstanzen aus dem Mesenchym, der andere, die Skelettmuskelfasern, geht typisch aus den Epithelien der Ursegmente hervor, nicht aus Mesenchym. Wir werden bei Betrachtung der speziellen Gewebelehre und der einzelnen Organe diesen Zusammenhängen einige Worte zu widmen haben.

Die Gewebe bestehen also aus Zellen, dies gilt jedoch nicht streng. Einmal kommen noch andere Dinge darin vor (Grundsubstanzen) und zweitens kann die Gliederung der lebenden Substanz in Einzelzellen aufgehoben sein. Es sind dann größere vielkernige Gebilde vorhanden, die Synzytien oder Plasmodien.

Epithelien sind flächenhafte Verbände aus Zellen und nichts anderem. Alle Oberflächen des Tierkörpers sind von Epithelien überzogen: Äußere und innere Oberflächen. Abb. 55 zeigt, was damit gemeint ist. Die Haut ist äußere, die Auskleidung des Darms innere Oberfläche. Dazu gehören auch alle Hohl-

organe, die an der Körperoberfläche oder in den Darm münden. Auch sie sind von Epithelien ausgekleidet. Die Aufgabe der Epithelien ist alles, was Oberflächen leisten können: Verkehr mit der Umwelt und dessen Verneinung, Abschluß, Schutz gegen diese. Im physiologischen Sinne ist alles

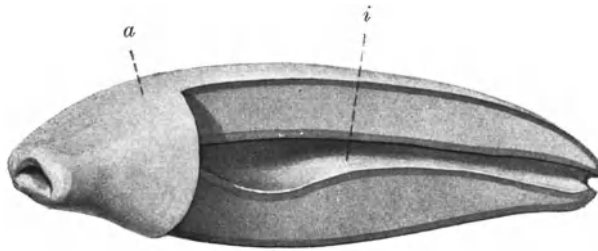


Abb. 55. Schema eines vielzelligen Tieres. *a* Äußere Oberfläche, *i* innere Oberfläche, dazwischen das eigentliche Körperinnere. Vierl. gez.

außerhalb des Körpers, was sich jenseits der die inneren und äußeren Oberflächen überkleidenden Epithelien befindet. Das betrifft die eigentliche Außenwelt, die die äußere Haut umgibt, wie auch den Inhalt des Darmes, der Blase, der Lunge. Aus der Umgebung können Stoffe aufgenommen werden: Stoffaufnahme, Resorption;

Stoffe können in sie ausgeschieden werden: Sekretion und Exkretion.

Alles das ist Aufgabe der Epithelien und die Stoffe müssen dabei von innen nach außen oder von außen nach innen, durch die Epithelien hindurch. Was sich im Innern des Darms befindet, wird erst durch ein besonderes Aufnahmeverfahren in den Säftestrom des Körpers aufgenommen. Es ist bekannt, daß die Epithelien der ableitenden Harnwege einen vollständigen Abschluß des eigentlichen Körperinnern gegen den ausgeschiedenen Harn bewirken. Wie das Blasenepithel bewirkt auch das Epithel der Haut einen fast vollständigen Abschluß nach außen. Solche Epithelien pflegen diese Aufgabe erleichternde Einrichtungen zu zeigen. Wir werden sie später kennen lernen. Wo der Epithel-

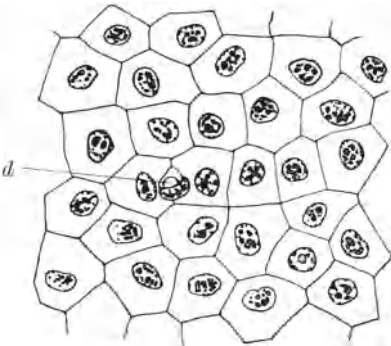


Abb. 56. Abgestoßene oberste Zellschicht der Haut von Triton. Totalpräparat von der Fläche; bei *d* eine Drüsenmündung. Man sieht den Verband der flachen Epithelzellen wie bei einem Kachelbelag. Vierl. 250×.

überzug der Oberfläche fehlt, besteht eine Wunde; an ihr sind ganz neue und besondere Verkehrsmöglichkeiten gegeben: der Abschluß durch die Epithelien erstreckt sich nicht nur auf Stoffe im chemischen Sinne, sondern auch auf Mikroorganismen, Bakterien, die dann von einer Wunde aus in den Körper einzudringen vermögen.

Verkehr mit der Außenwelt bedeutet nicht nur Stoffdurchgänge. Eine wichtige Aufgabe der Oberfläche ist auch die Aufnahme von Reizen. Sehr viele Sinnesorgane bestehen in ihrem wesentlichen Teile, dem Reizaufnahmeapparat aus Epithelgewebe: Sinnesepithelien. Alle diese verschiedenen Aufgaben (Deck-, Drüsen-, Sinnesepithelien) prägen sich der Gestalt der Epithelzelle auf. Einschichtige und mehrschichtige Epithelien verschiedener Gestalt werden diesen Anforderungen gerecht (Abb. 56—58).

Es gibt Tiere, die nur aus Epithelien bestehen (Hydra), bei denen auch die kontraktilen und die reizleitenden Elemente dem Epithelverbande angehören. Viele Würmer bestehen ganz oder fast ganz aus Epithelien, Muskeln und Nerven. Erst mit dem Anwachsen der Körpermasse wird das Problem von Bedeutung, diese Massen durch eine besondere Einrichtung zu stützen.

So sehen wir denn auch, daß bei den Wirbeltieren die Entwicklung und histologische Ausgestaltung der einzelnen Abschnitte des Stützgerüsts — im weitesten Sinne — durchaus von der Körpermasse abhängt. Bei Landtieren kommt diese Masse erst eigentlich zur Geltung, da bei allem, was im Wasser lebt, nur das Übergewicht über die verdrängte Wassermasse für die statischen Probleme Bedeutung hat. Solch zarte Wesen, wie z. B. Froschlaven, sind

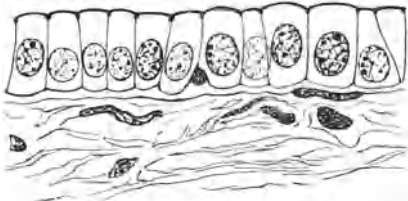


Abb. 57. Epithel aus einem Ausführungsgang des menschlichen Pankreas. Schnitt. Einschichtiges Zylinderepithel. 800 $\times$. Vierl. gez.

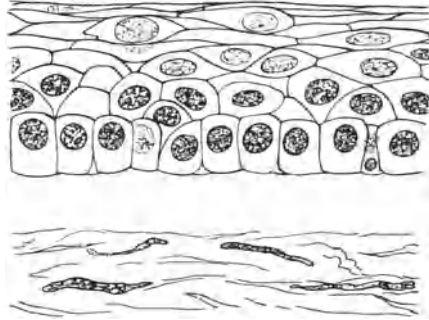


Abb. 58. Korneaepithel des Menschen. Schnitt. Geschichtetes Plattenepithel. 260 $\times$. Vierl. gez.

nur im Wasser möglich. Diese Überlegungen sind nötig, wenn die Aufgaben verstanden werden sollen, die für den Stützapparat jedes einzelnen Körperteiles, wie des Körpers im ganzen entstehen.

Nur in wenigen Fällen werden diese Aufgaben von Zellen gelöst. Die lebende Substanz ist im allgemeinen ein zu weiches und zu wenig widerstandsfähiges Gebilde, um starke Beanspruchungen durch Zug, Druck usw. auszuhalten zu können. Diese greifen vielmehr an Produkte — geformte Sekrete (S. 34) — der lebenden Substanz an. In der Mehrzahl der Fälle befinden sich diese Produkte außerhalb der Zellen des Verbandes und so spricht man von Interzellulärsubstanzen oder Grundsubstanzen (Abb. 59). Die Zellen sind für die Leistung des Gewebes

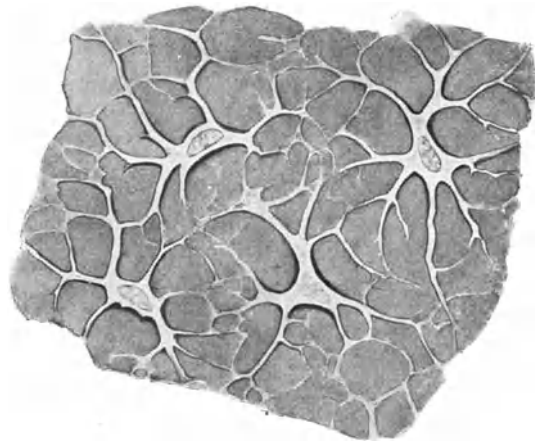


Abb. 59. Embryonales Bindegewebe, Mesenchymnetz, aus der Schwanzflosse einer Larve von *Hyla arborea*, Laubfrosch. Vierl. 540 $\times$. Nach dem lebenden Tiere. Zwischen den verzweigten Zellen befindet sich eine gallertige Grundsubstanz (grau).

nebensächlich, für alles, was lebendige Reaktion des stützenden Apparates bedeutet, die Hauptsache („Baumeister“, Brüel). In allen Grundsubstanzen der Wirbeltiere kehren als mechanisch bedeutsamste Teile Fasern wieder, leimgebende Fasern (kollagene Fibrillen, Bindegewebsfasern) und elastische Fasern. Die faserigen Binde-substanzen (Bindegewebe im engeren Sinne, Sehnen) enthalten nur diese Fibrillen. Bei den Knorpelarten und dem Knochen kommen noch andere Dinge hinzu, die die besondere Beschaffenheit dieser Substanzen bedingen. Die Mannigfaltigkeit ist gerade in der Gruppe der Binde- und Skelettgewebe so groß, wie in keiner anderen.

Die Bindesubstanzen bilden zusammenhängende, ortsfeste Komplexe, Organe im Körper. Man gliedert ihnen meist eine Gruppe von Dingen an, für die die Ortszugehörigkeit nicht gilt. Sie bilden auch keine Zellverbände, sondern die Zellen sind voneinander unabhängig. Dies ist die Gruppe der Wanderzellen. Ihrer Entstehung nach hängen sie mit dem Bindegewebe zusammen. Sie kommen in allen Körperflüssigkeiten vor, wo also bei Tieren eine geschlossene Blutbahn und ein besonderes Blut sich findet, wie bei den Wirbeltieren, vor allem dort. In solchen Fällen (Wirbeltiere) gibt es dann auch Zellen unter ihnen, die keine eigene Beweglichkeit besitzen, sondern mit dem Blutstrom umgetrieben werden, die roten Blutzellen, Erythrozyten. Zellen mit aktiver Beweglichkeit — Wanderzellen im engeren Sinne — kommen nicht nur im Blute, sondern überall, vorzüglich im lockeren Bindegewebe vor. Es gibt aber keinen Ort im Körper, kein Gewebe, in dessen Verband sie nicht eindringen, und wo man sie nicht zuweilen auf ihren rätselreichen Bahnen anträfe.

Die Muskulatur liefert den Bewegungsapparat im Körper und je nach der Konstruktion werden Gegenstände im Körper verschoben (Darm) oder der Körper gegen die Umgebung bewegt (Fortbewegungsapparate). Hier überall ist Muskulatur vorhanden.

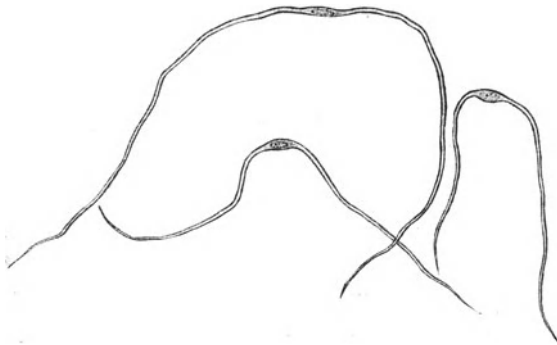


Abb. 60. Zellen der glatten Muskulatur des Darmes von einem Frosch. Mit Kalilauge isoliert. Vierl. gez. 200×.

Man faßt mit diesem Namen sehr verschiedene Dinge zusammen. Die quergestreifte Faser des Skelettmuskels, die ebenfalls quergestreifte Herzmuskulatur und die nicht quergestreifte — glatte — Muskulatur sind histologisch, wie auch in ihrem näheren physiologischen Verhalten sehr verschiedene Dinge. Die glatte Muskulatur

besteht aus typischen Zellen (Abb. 60), die Herzmuskulatur wird von einigen (z. B. Schaffer) als zusammenhängendes Synzytium aufgefaßt, von anderen als aus einzelnen Zellen bestehend (Zimmermann). Die Skelettmuskelfasern dagegen sind besondere Gebilde, Synzytien eigener Art (Abb. 61).

Wir haben das Nervensystem als Reizleitungssystem schon gekennzeichnet. Hier ist der Zellbegriff ohne Schwierigkeiten durchzuführen. Eine Nervenzelle mit ihren Fortsätzen heißt Neuron (Waldeyer) (Abb. 62). Von diesen Fortsätzen kann einer, der Neurit, besonders lang werden (meterlang). Er setzt die über lange Strecken hinführenden Reizleitungsbahnen zusammen, die „Nerven“, die den Körper durchziehen. Da die beiden Teile, der Zellkörper und der Neurit, bei der Untersuchung meist getrennt werden müssen und auch, wenn zusammengehörig, ganz verschiedenen Körperstellen entnommen werden können, so unterscheidet man von alters her in der Histologie Nervenzellen (Ganglienzellen) und Nervenfasern. Die Neurone und ihre beiden Anteile brauchen nicht immer mit ihresgleichen zusammen besondere Gewebe zu bilden, sondern kommen auch einzeln vor.

39. Nichtzellige Gebilde. In der quergestreiften Muskelfaser haben wir ein lebendes Bauelement des Wirbeltierkörpers kennen gelernt, auf das der Zellbegriff sich nicht ohne weiteres anwenden lassen will. Man hilft sich hier durch den Begriff des Synzytiums oder Plasmodiums. Solche Gebilde ent-

stehen durch Auswachsen aus einer Zelle (Muskelfaser) oder auch dadurch, daß die Leiber mehrerer Zellen mit Fortsätzen zusammenfließen (Mesenchymnetz, Abb. 59). Die Synzytien führen zahlreiche Kerne von demselben Bau und, was das Wichtigste ist, von derselben Größenordnung wie die der Zellen. In das Mesenchymnetz lassen sich Zellgrenzen ohne Vergewaltigung der Tatsachen hineinkonstruieren, wie denn auch Zellen sich bei verschiedenen Anlässen aus seinem Verbande freimachen. Bei einem Gebilde, wie der synzytialen

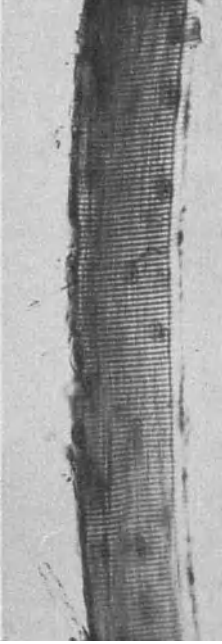


Abb. 61. Teil einer quergestreiften Muskelfaser des Menschen (Musc. tibial. ant.). Zupfpräparat eines mit Zenker'scher Flüssigkeit fixierten Objektes (Hingerichteter), das 18 Jahre in Alkohol gelegen hat. Färbung mit Hämalaun, Glycerineinschluß. Photogr. 350 $\times$. Man sieht die Querstreifung und die vielen Kerne. Einige Bindegewebsfasern hängen außen an.

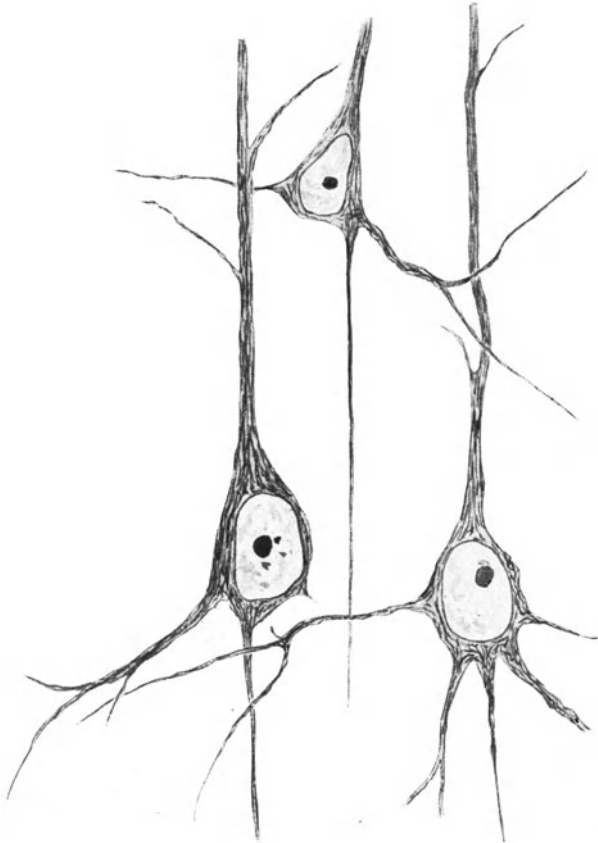


Abb. 62. Pyramidenzellen aus der Hirnrinde eines Kaninchens. Man sieht im Zelleib Neurofibrillen. Der gerade nach unten abgehende Fortsatz ist der Neurit. (Nach Ramon y Cajal aus Heidenhain.

Schicht der menschlichen Plazentarzotten (Abb. 63), ist das schon schwieriger, unmöglich bei der quergestreiften Muskelfaser (Abb. 62). Sie ist eine völlige Einheit in Bau und Leistung.

Die Grundsubstanzen der Bindegewebe machen der Zellenlehre keine Schwierigkeiten. Sie lassen sich durchaus befriedigend als Zellprodukte auffassen, sei es der Bindegewebszellen selbst (Fibrillen) oder aller Zellen des ganzen Körpers (Gewebsflüssigkeit). Daß die Gallerte des embryonalen Bindegewebes (Abb. 59) kein lebender Bestandteil des Gewebes ist, zeigt sich am besten dadurch, daß man sie durch künstliche Medien ersetzen kann. Im Explantat

breitet sich das Mesenchymnetz ganz so aus, wie in seiner eigenen Grundsubstanz. Nur die Zellen (das Synzytium) wachsen aus, die Grundsubstanz geht nicht mit in die Umgebung des explantierten Stückes hinaus (Abb. 64).



Abb. 63. Zottenquerschnitt aus einer reifen menschlichen Plazenta. Außen die synzytiale Schicht mit gestricheltem Außensaum (Härsensaum). Innen Bindegewebe, Blutgefäße und noch einzelne Zellen der inneren Zellschicht.

P. 800×.

Für den Körper des Wirbeltiers reicht also der Zellbegriff nicht mehr aus. Es gibt Komplexe lebender Substanz, die nicht Zellen sind (Muskelfasern), aber sich als ins große ausgewachsene Zellen betrachten lassen.

Dem Reich der Metazoen oder zellig gegliederten Tiere, auch Vielzellige genannt, stellt man das Reich der „Einzelligen“ (Protozoen) gegenüber. Es ist besser, „nichtzellige Organismen“ zu sagen (Bütschli, Sachs). Wohl läßt sich die einzelne einzellige Alge einem Teil des Algenfadens, eben einer seiner Zellen gleichsetzen, nicht aber geht es an, „eine hochdifferenzierte Siphonoc, z. B. *Caulerpa*, welche mit ihrem kriechenden Stengel und ihren wurzel- und laubblatt-ähnlichen Organen den allgemeinen Habitus einer hochdifferenzierten, vielzelligen Pflanze nachahmt, die aber

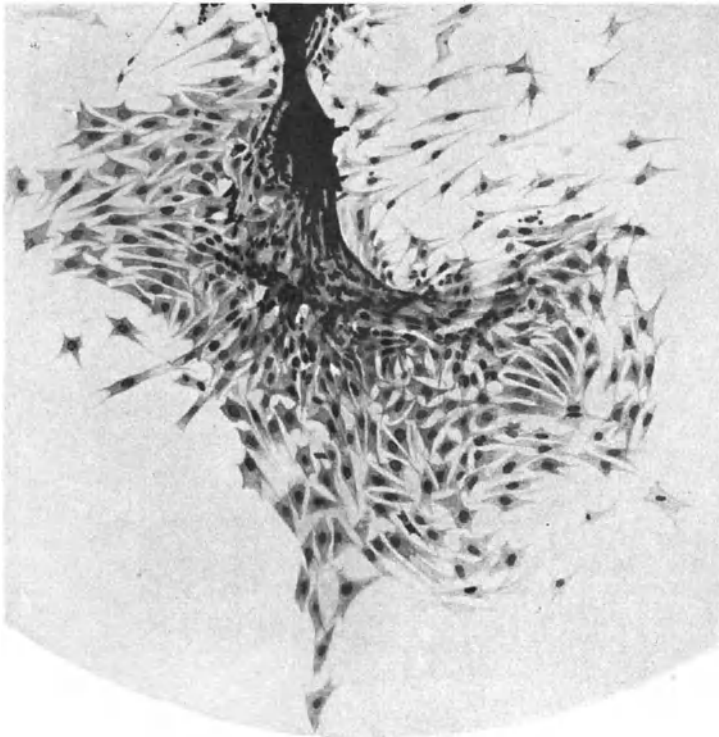


Abb. 64. Deckglaskultur von embryonalem Bindegewebe (Huhn), nach Lewis 1911, Anatomical Record, Vol. 8, Photogr. eines fixierten und gefärbten Präparates.

nichtsdestoweniger einen einheitlichen, unzertheilten Plasmakörper besitzt, als einzellig zu bezeichnen. Dies wäre eine gezwungene Auffassung. Die *Caulerpa*-

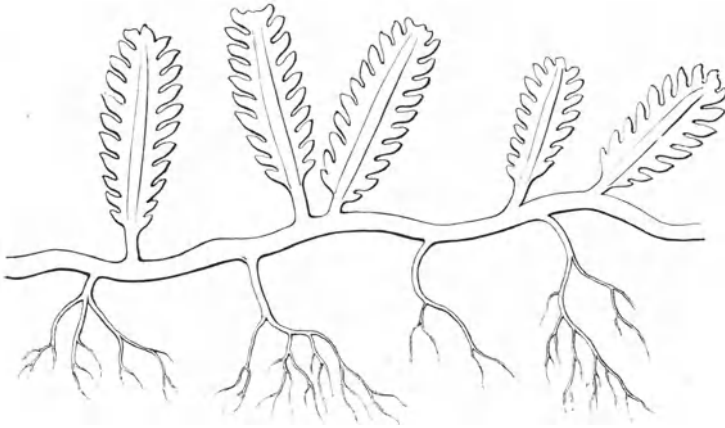


Abb. 65. *Caulerpa crassifolia*, eine Siphonee, Schlauchalge, aus dem Antillenmeer. Der Organismus ist nicht zellig gegliedert (natürl. Größe). Aus Kerner-Hansen, Pflanzenleben.

pflanze ist einer ganzen vielzelligen Pflanze zu vergleichen; ihr vielkerniger einheitlicher Plasmakörper entspricht der Summe der einzelnen, einkernigen Protoplasten eines vielzelligen Gewächses“ (Haberlandt), (Abb. 65). Wollen wir einen entsprechenden Vergleich für die Tierwelt durchführen, so bieten sich uns in einem Stentor (Abb. 66) und einem Rotator (Abb. 67), die denselben Tropfen bewohnen und in ihrer Leistungsfähigkeit inmitten ihrer Umgebung einander ungefähr entsprechen, ein ähnlicher Vergleich. Es ist eine Vergewaltigung der Tatsachen, den Stentor etwa einer einzelnen Epithelzelle des Rotators gleichzusetzen. Der eine der beiden Organismen ist nach dem Zellenstaatsprinzip konstruiert, der andere nicht. Wollen wir uns den Werdegang der zwei Reiche, des der nichtzelligen und des der vielzelligen Konstruktionen vorstellen, so können wir das so ausdrücken: Von einem, einer Zelle entsprechenden Ausgangspunkt werden gleichsam zwei konstruktive Gedanken verwirklicht. Nach dem Wiederholungsprinzip wird der Metazoenkörper entwickelt. Hier hat die mit der

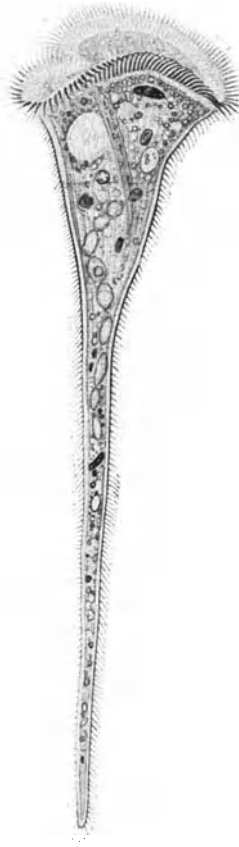


Abb. 66. *Stentor* sp., ein nichtzelliger Organismus (ciliates Infusor.). Vierling n. d. Leben. 160 $\times$.

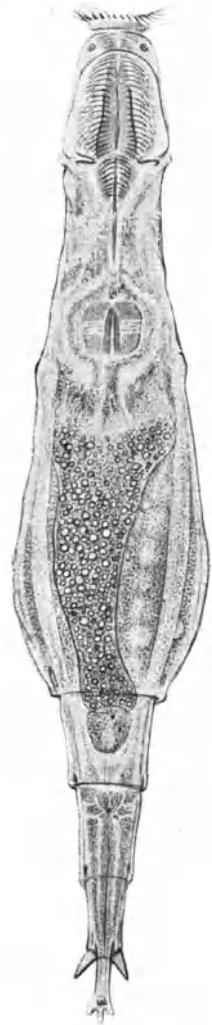


Abb. 67. *Rotifer vulgaris*. Ein zellig gegliederter Organismus von annähernd derselben Größe und denselben Lebensgewohnheiten (derselben „Merkwelt“ von Uexküll) wie Stentor. Vierling n. d. Leben. 160 $\times$. Das Räderorgan ist zum größten Teile eingestülpt. Man sieht im Innern Kaumagen und Dotterstock, Längsmuskeln.

Zunahme der Mannigfaltigkeit notwendig verbundene Massenzunahme so bald keine Grenzen. Der zellige Bau läßt die Vereinigung ungeheurer Massen lebender Substanz einheitlich in einem Individuum bewältigen (Säugetiere, Reptilien, besonders die Riesen des Mesozoikums). Die Massenzunahme ohne Unterteilung in Einzelzellen hat bald ihre Grenzen. Die Infusorien unter den Tieren stellen die höchste uns bekannte Ausgestaltung des nichtzelligen Baues dar. Unter den Pflanzen ist die Massenzunahme weitergetrieben, ebenso die Mannigfaltigkeit der äußeren Gliederung (Siphoneen, z. B. die schon genannte *Caulerpa* (Abb. 65), Pilze, Myxomyceten). Es sind wohl die statischen Probleme, die ohne Unterteilung in Zellen unlösbar werden. Aber auch im Reich des nichtzelligen Baues wird das Wiederholungsprinzip vielfach im Kernapparat angedeutet. Es werden viele Kerne in der großen Menge der lebenden Substanz verteilt (Siphoneen).

Es ist die Frage, ob es Organismen ohne Kern gibt. Der Kern ist ein Organisationsbestandteil. In ihm sind besondere Teile der lebenden Substanz (Chromatinapparat) räumlich vereinigt und gegen das übrige Protoplasma abgegrenzt. Wo das nicht der Fall ist, hat man kein Recht, von einem Kern zu reden. In diesem Sinne haben die Bakterien keinen Kern, wohl aber sind in ihnen Gebilde nachweisbar, die den Kernsubstanzen anderer lebender Systeme gleichzusetzen sind.

So sehen wir, daß die Mannigfaltigkeit der lebenden Systeme sehr groß ist und sich nicht ohne weiteres restlos mittels des Zellbegriffes einfangen läßt. Es hieße ihr Gewalt antun, wenn man jedes Konstruktionsprinzip in das Prokrustesbett der Zellenlehre zwingen wollte. Die grundsätzliche Ähnlichkeit alles Lebendigen bleibt trotzdem bestehen. Ihr wird jedoch nicht der Begriff der Zelle gerecht, sondern Max Schultzes Begriff des Protoplasmas.

40. Die Zelle und „das Ganze“. Wir haben uns bisher auf den Boden der Zellenlehre gestellt. Wir werden dieses wohlliche Gedankengebäude auch fernerhin keineswegs verlassen, das sei hier gleich vorweg bemerkt. Aber zu prüfen, wie weit wir berechtigt sind, noch darin zu hausen, werden wir doch nicht unterlassen können. Vor allem die Lehre vom Zellenstaat gibt uns zu Fragen Anlaß. Sind die Zellen wirklich Elementarorganismen, führen sie wirklich ein Einzelleben, so, daß unser Leben eine Summationerscheinung ist? Ist das Leben meines Körpers wirklich eine Summierung von Einzelleben? Sind die Zellen nicht vielmehr Organe des Körpers, so wie meine Leber ein Körperorgan ist oder wie mein Bein? Niemand wird sein Bein oder seine große Zehe als Elementarorganismus bezeichnen. Steht die Zelle zum Körper nicht genau in demselben Verhältnis wie ein Geißelfaden oder der Kern zu ihr selber? Die Botaniker haben derartige Gedanken vielfach geäußert (Sachs, Haberlandt). Gerade in der Pflanze erscheint die Zelle so sehr selbständig, eingeschlossen in das Gehäuse und nur durch den Säftestrom mit den anderen in Verbindung. Und doch ist die Pflanze ein einheitlicher Organismus, der gerade so einheitlich reagiert, wie eine Einzelzelle. Für das tierische Leben gilt diese Frage genau so. Wir wollen versuchen, sie von verschiedenen Seiten zu beleuchten.

Der ganze Menschenkörper ist ein lebendes System. Man kann ihn unterteilen in Partialsysteme (Avenarius), diese wieder in Partialsysteme niedriger Ordnung usw. Solche Partialsysteme sind auch die Zellen (erster Ordnung). Wenn man diese Partialsysteme nicht willkürlich abgrenzt, sondern, wie es die Anatomie von jeher zu tun strebt, sich dabei von der Organisation leiten läßt, so kann kein Zweifel bestehen, daß viele solche Partialsysteme, Organe, Selbständigkeit besitzen und ihr eigenes Leben, sogar außerhalb des Körpers führen können. Wir haben schon wiederholt auf die Explantate (Abb. 64)

hingewiesen. In vielen Kulturen fahren die Zellen der Gewebe auseinander und machen sich selbständig. Die Zellen sind damit als mögliche selbständige Lebewesen erwiesen. Aber auch Organe können sich ähnlich verhalten. Herzen von Unkenlarven, isoliert und unter dem Deckglas kultiviert (Braus), lösten sich durchaus nicht in Zellen auf, sondern lebten und wuchsen als typische Organe selbständig weiter, ganz wie die Einzelzelle nicht in ihre Organe auseinanderfährt. Ganz Ähnliches gilt von Transplantaten. Ein Bein bleibt Bein, und wächst als solches aus, auch wenn es als Knospe einem anderen Tier auf den Kopf gesetzt wurde (Braus). Wir sehen also, so groß ist die Sonderstellung des Partialsystems Zelle, verglichen mit anderen Partialsystemen (höherer Ordnung) in bezug auf Selbständigkeit und Einzelleben nicht.

Die eigentliche Begründung der Zellenlehre ist die Entwicklung des Metazoenkörpers. Der Ausgangspunkt dieser Entwicklung ist die Zelle, die aus der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Gameten (Geschlechtszelle) entsteht. Beide reifen Gameten entstehen als Zellen inmitten der Zellen des Körpers. Die weitere Entwicklung beginnt mit einer Reihe von Zellteilungen. Dies bedeutet nicht Aufteilung eines Systems in untergeordnete Partialsysteme, sondern wirkliche Verdoppelungen. Die entstehenden Zellen, z. B. beide ersten Furchungszellen, sind ohne unmittelbaren stofflichen Zusammenhang. Jede ist der Ausgangszelle gleich, was sich vor allem darin zeigt, daß bei der überwiegenden Masse der Tierarten jede der Furchungszellen — beim Seeigel noch bis zum 16-Zellenstadium — imstande ist, den ganzen Körper ebenso aufzubauen wie die befruchtete Eizelle, oder die durch chemische Mittel zur (parthenogenetischen) Entwicklung angereizte, unbefruchtete Eizelle. Der Metazoenkörper entsteht also durch sich wiederholende Verdoppelungen der Ausgangszelle, womit sich dann allerdings bald innere Umwandlungen der Teilprodukte verbinden. Diese sind bald — wenigstens bei den meisten Tieren — nicht mehr imstande, ihrerseits zum Ausgangspunkt einer neuen Entwicklung zu werden. Wir sehen also die Zellenlehre, die Lehre vom Zellenstaat, in den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte verankert.

Die Zelle ist in der Tat ein in sich abgeschlossenes System. Der Körper ist nicht ein Kontinuum lebender Substanz. Das ist allerdings bestritten worden. In den der Furchung folgenden Embryonalstadien ziehen Protoplasmaströme von Zelle zu Zelle, Plasmodesmen. Auch in vielen Pflanzenkörpern ist das der Fall. Aber sicher ist auch, daß viele Zellen völlig unabhängig voneinander sind und bleiben und sich im Embryonalkörper selbständig auf die Wanderschaft begeben. Die meisten Formbildungsvorgänge haben solche Wanderungen und Verschiebungen der Zellen, einzeln und in Kolonnen, zur Grundlage. Unmittelbar nach der Zellteilung ist auch die Pflanzenzelle selbständig und tritt erst nachträglich mit den Zellen der Umgebung in protoplasmatische Verbindung.

Der eigentliche Beweis der Selbständigkeit der Zellen ist die Lehre von den Chimären. Das sind Geschöpfe, die man aus Zellen aufbaut, die nicht von einer und derselben Eizelle abstammen, also künstlich zusammengesetzte Geschöpfe. Meist beschränkt man die Bezeichnung auf solche Produkte, die aus verschiedenen Arten zusammengesetzt sind. Sie sind also wirklich summenhafte Gebilde.

Jedes Pfropfreis auf seiner Unterlage zeigt das Prinzip. Vorzüglich solche Pflanzen sind aber gemeint, bei denen die einzelnen Organe, Blätter, Blüten, Früchte aus Geweben beider ineinandergepropfter Arten bestehen. Das kommt dann zustande, wenn aus der Pfropfstelle die Gewebe von Pfropfreis und Unterlage zusammen einen Vegetationspunkt aufbauen (Abb. 68).

Es gibt auch tierische Chimären. Spemann setzte solche aus zwei

Tritonarten zusammen, indem er die Gewebe in sehr jungem Stadium (Gastrula) aufeinander transplantierte (Abb. 69). Er erzeugte z. B. so ein Tier, das zur Hälfte aus der einen, zur Hälfte aus der anderen Tritonart (Bastard) bestand.

Diese Chimären zeigen, daß von einer stofflichen Einheit des aus Zellen aufgebauten Körpers nicht die Rede sein kann. Die Zellen wohnen in ihnen zusammen, leben und vertragen sich. Der Körper entsteht hier ganz offensichtlich als Zellensumme, nicht als zelluläre Organisation eines einheitlichen lebenden Systems.

Seiner Entstehung nach ist also der Körper eine Summe von Einzelzellen und es erhebt sich nun die Frage, wie er denn zu einem einheitlich funktionierenden

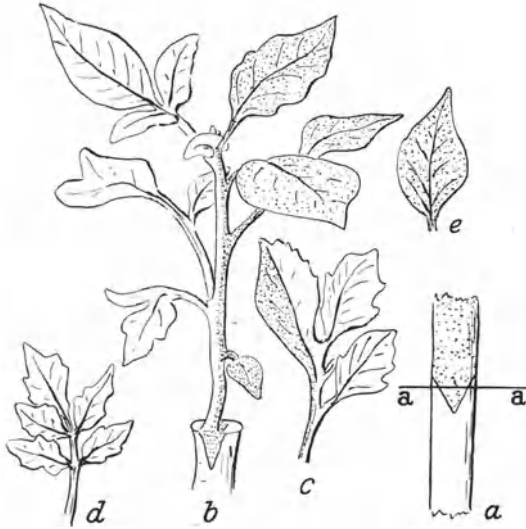


Abb. 68. Entstehung einer pflanzlichen Chimäre aus Nachtschatten (punktiert) und Tomate (weiß). *a* Pfropfstelle des Stammes und Schnittführung durch diese *a—a*. *b* Das aus der Pfropfstelle gesproßte Reis, halb Nachtschatten, halb Tomate, *c* Chimärenblatt, *d* Tomatenblatt, *e* Nachtschattenblatt. Aus Goldschmidt, Vererbungslehre nach Winkler.



Abb. 69. Kleiner Triton nach der Metamorphose, links Triton taeniatus, rechts Triton taeniatus ♀ × Triton cristatus ♂, entstanden durch Zusammensetzung der entsprechenden Gastrulahälften. Nach Spemann, Die Naturwissenschaften 1919, H. 32.

Ganzen zusammengeschweißt wird, als das wir ihn doch kennen. Jeder erlebt sich selbst doch keineswegs als Summe, sondern als Einheit, als Individuum.

Ohne auf die merkwürdigen und erkenntnistheoretisch wichtigen Beziehungen einzugehen, die diese Begriffe erkennen lassen, wollen wir uns nur mit der zugrunde liegenden Tatsache befassen. Zwei Wege sind es, auf denen die Teile des Körpers, vor allem seine selbständigen Einheiten, die Zellen, miteinander in Beziehung gesetzt werden. Der eine Weg ist der Säftestrom, der in jedem größeren Organismus den Stoffwechsel in Gang erhält. In der Lehre von den Hormonen (Reiz- oder Botenstoffen) wird dieser Weg zum Gesamt-leben zusammengefaßt. Hormone sind Stoffe, die von den Zellen irgend eines Körperteils geliefert und durch den Säftestrom verbreitet werden und andere Teile zu bestimmten Leistungen zwingen. Da dabei alles ineinandergreift, wie die Räder einer Uhr, so werden solche Stoffe für das Zustandekommen vieler

Leistungen des Körpers notwendig. Hormone sind teils Abbauprodukte des Stoffwechsels, teils Produkte einer besonderen und hierauf gerichteten Synthese (innere Sekretion). Neben den jeder Zelle zukommenden Stoffwechselendprodukten (CO_2 , NH_3 , H_2O) liefern viele Organe bei ihrer Tätigkeit Abbauprodukte, die nur ihnen eigentümlich sind und die im Blute nachgewiesen werden können¹⁾. Vom Blute werden alle Zellen erreicht, auch solche, die, wie die Wanderzellen nicht an das feste Netz eines Reiz-Leitungs-Verarbeitungs- und Verteilungssystems angeschlossen werden können.

Die oben erwähnten Plasmodiesmen bilden im Pflanzenkörper, vielleicht auch im Tierkörper (Baus) ein primitives Reizleitungssystem. Der eigentliche Träger dieser Leistung ist das Nervensystem. Die meisten Zellen sind aber nur einseitig daran angeschlossen, so daß teils Reize zu ihnen hin (Drüsen, Muskeln), oder von ihnen weg (Sinnesepithelien) laufen können, aber nicht umgekehrt²⁾; es bleibt bemerkenswert, daß die Bindestanzellen überhaupt nicht an das Nervensystem angeschlossen sind. Was die einzelne Zelle tut und treibt, wird also vor allem durch den Hormonenverkehr geregelt.

Es ist nun fernerhin nicht zu verkennen, daß für viele Vorgänge (z. B. alle Regenerationen) dieser ganze Vermittlungsapparat nur als ein ganz schwerfällig funktionierendes Gebilde gedacht werden kann, daß die tatsächlich beobachteten Vorgänge durch ihn nur wenig verständlich werden. Vielleicht kann man überhaupt sagen, daß alle die Vorgänge, bei denen der Körper als Ganzes auftritt — und es gibt z. B. unter den krankhaften Vorgängen wenige, bei denen das nicht der Fall ist³⁾ — durch die Zellenlehre, vor allem in ihrer Form als Zellenstaatslehre oder Lehre von den Zellen als Elementarorganismen nur schwer verständlich werden.

Denken wir uns einen nichtzelligen oder einzelligen Organismus. Wir können die an ihm zu beobachtenden Vorgänge so auffassen, als ob sie die Herstellung eines Gleichgewichtszustandes herbeiführten. Jede Änderung in der Umgebung z. B., die auf den Organismus wirkt, stört dieses Gleichgewicht und so lange, bis es wieder hergestellt wird, reagiert der Organismus. Dieser Ausgleich findet unmittelbar im ganzen System statt, wie in einem Flüssigkeitstropfen oder wie in einer Kerzenflamme⁴⁾, bei der ich ein Stück des Dohtes abgeschnitten habe.

Im Zellenstaat gilt dieses Gleichgewicht zunächst für jedes Element für sich. Der vielzellige Organismus verhält sich aber genau so, wie der ein- oder nichtzellige. Die Erscheinung der Regeneration oder besser Umorganisation einer verletzten Planarie (Abb. 70a) läßt den Körper genau so als einheitliches Gebilde erscheinen, wie eine einheitliche Protoplasmanasse (Stentor, Abb. 70b). Lösche ich in einem System von vielen kleinen Flämmchen eine Anzahl aus, so bedarf es der Annahme eines komplizierten Vermittlungsapparates, um die — verkleinerte — Herstellung des vorherigen Aufbaues als notwendig eintretend erscheinen zu lassen. Dieser Vermittlungsapparat, die Übertragung des Störungs- und Ausgleichsgeschehens von einer Zelle auf die andere ist es

¹⁾ Grundlage der Abderhaldenschen Reaktionen.

²⁾ Das ist allerdings sehr fraglich. Die meisten mit dem Nervensystem überhaupt in Zusammenhang stehenden Organe erhalten von diesem einen „trophischen“ Einfluß oder Reiz. Trophische Nervenfasern sind bisher nicht aufgefunden. Wahrscheinlich läuft dieser Reiz über dieselbe Faser wie die anderen Reize. Die Faser leitet doppelsinnig. Dann ist der Anschluß an das Nervensystem vollständig wie der an die Telefonleitung, durch die man hören und sprechen kann. Vgl. Elze, Die Naturwissenschaften. 1921.

³⁾ Man vgl. dazu Krehl, Patholog. Physiol. 10. Aufl. 1920.

⁴⁾ Der hier durchgeführte Vergleich des Organismus mit einer Flamme stammt von W. Roux.

gerade, der alle diese Erscheinungen am vielzelligen System nur um so schwieriger begreiflich macht.

Seiner Entstehung nach ist der vielzellige Organismus also ein Zellenstaat, eine Summierung von Einzelorganismen. In der Art aber, wie er sich verhält, wie er lebt, arbeitet, sich unter den Angriffen der Umwelt behauptet und wieder

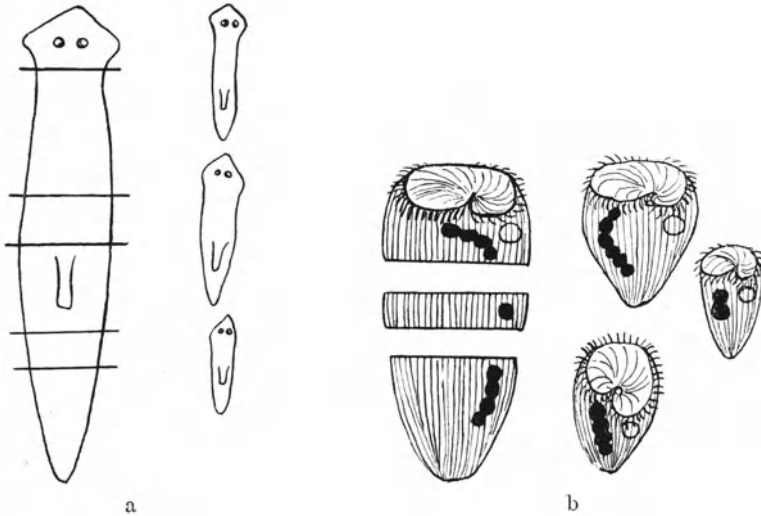


Abb. 70. a Regeneration von ausgeschnittenen Stücken einer Planarie. (Strudelwurm, vielzellig.) b Regeneration eines zerschnittenen Stentors. (Infusor, nichtzellig.) Nach Morgan aus Korschelt, Handwörterbuch der Naturw. Regeneration.

herstellt, sind die Zellen Organe eines einheitlichen Körpers. „Es hängt daher ganz von unserer Betrachtungsweise ab, ob wir die Zellen als selbständige, sogenannte Elementarorganismen oder bloß als Teile betrachten wollen“, sagt Julius Sachs 1887 von der vielzelligen Pflanze, und für das vielzellige Tier gilt dasselbe.

Die Lebenserscheinungen an den Zellen.

41. Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Wenn wir dem Leben eines Organismus als Beobachter zuschauen, so sieht es sehr mannigfaltig aus. Wir sprechen deshalb von verschiedenen Lebenserscheinungen und meinen damit das, was wir aus dem Knäuel der Lebensvorgänge als anscheinend selbständige Geschehensgruppen herauslösen können. Auch dann, wenn wir vielleicht die Ansicht nicht von vornherein ablehnen mögen, daß nicht alles am Leben aus den Änderungen einer räumlich-materiellen Mannigfaltigkeit restlos begreifen zu können sei, so müssen wir doch zugeben, daß es ohne solche Änderungen kein Leben gibt, daß zum mindesten das Leben sich in solchen Änderungen äußert.

Knüpfen wir an die im dritten Kapitel entwickelte Theorie der lebenden Substanz an und denken wir uns in unserem System eine physikalisch-chemische Änderung beliebiger Art. Nehmen wir an, es werde Energie dabei frei. Sie muß auf irgend eine Art in die Zelle hineingelangt sein. Wir wissen, daß das beim Tier immer als potentielle Energie geschieht, die in einem brennbaren Nahrungsstoff gebunden ist. Damit haben wir Energieeinfuhr und

Ausfuhr im lebenden System, und das bezeichnen wir als **Energiewechsel**. Die gedachte Änderung, nehmen wir weiter an, sei eine **Verbrennung**, **Oxydation** gewesen. Ihre Produkte werden aus dem System herausbefördert. Jedes Atom, das herauskommt, muß vorher hineingelangt sein. So geht ein **Stoffstrom** durch das System. Damit haben wir **Stoffwechsel** und **Energiewechsel** kurz gekennzeichnet, und es gibt keinen Lebensvorgang, der nicht gleichzeitig jeder dieser beiden Ketten als Glied angehörte, der nicht zugleich **Energiewechsel** und **Stoffwechsel** wäre.

Die meisten Zellen nehmen nur flüssige Nahrung auf und auch von dem Aufgenommenen ist im Innern der Zelle nichts zu bemerken. Man sieht, wenn überhaupt etwas, nur den Erfolg, eine **Größenzunahme**. Ganz Ähnliches gilt für die **Stoffabgabe**, auch sie erfolgt in wässriger Lösung. Einer der wenigen Körper, deren Aufnahmeweg wir zu verfolgen imstande sind, ist **Fett**. Es wird im Darm verseift, in **Glyzerin** und **Fettsäure** gespalten. Diese Bestandteile werden zwar für uns unsichtbar aufgenommen, aber in der Zelle wieder zu **Fett** zusammengebaut und als **Fetttröpfchen** dann in ihr sichtbar. Die Abb. 71 zeigt ein solches Bild der „**Fettresorption**“ aus den **Dünndarmzellen** eines Frosches.

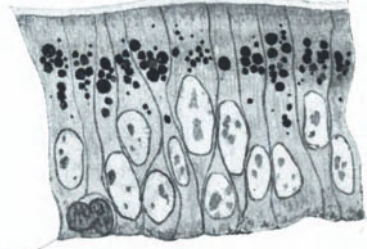


Abb. 71. "Fett, durch Osmiumsäure geschwärzt und als **runde Tröpfchen** sichtbar. **Darmepithel** eines Frosches. 525 $\times$. P.

Einige Zellen im Körper des Menschen können auch **geformte Teilchen** aufnehmen. Man bezeichnet sie als **Freßzellen**, **Phagozyten**, den Vorgang als **Phagozytose**. Die **weißen Blutkörperchen** (**Leukozyten**) sind die bekanntesten **Phagozyten** (Abb. 41). Es gibt aber noch andere (Abb. 72). Der **Kohlenstaub**, der mit der **Atemluft** in die **Lunge** gelangt, wird hier von besonderen Zellen aufgenommen. Man sieht ihn dann in ihnen als **Häufchen schwarzer Körnchen** liegen. Auch in der **Milz** gibt es Zellen mit derselben Fähigkeit, die nicht **Leukozyten** sind (**Retikulumzellen**).

Derselbe Vorgang, den wir vorhin von dem Gesichtspunkt des **Energie- und Stoffwechsels** aus betrachtet haben, kann auch von einem **Bewegungsvorgang** größerer Teile des Systems begleitet sein. **Bewegungen** sind eine weitere charakteristische Gruppe von **Lebenserscheinungen**. Die **Umsetzung im System** kann auch den **Aufbau** irgend einer Substanz zur Folge haben, die wir als **Stärke**korn oder **Kalkkristall** sehen können, die uns aber auch wie ein in **Wasser** gelöstes **Ferment**, nur mittelbar zur **Wahrnehmung** gelangen kann. Solche **Synthesen** von **Stoffen**, die für den **Organismus** noch in irgend einer Weise von **Nutzen** sind, aber nicht zur lebendigen Substanz selbst gehören (S. 33—35), nennen wir mit **Biedermann** **Sekretion**.



Abb. 72. **Staubzelle** aus der **Lunge** des Menschen. 1170 $\times$. P.

Werden bei dem gedachten Vorgang **neue Teile** in das lebende System eingebaut, so wird es größer und teilt sich schließlich gar in zwei Systeme. Damit haben wir eine andere Gruppe von **Lebenserscheinungen** vor uns, die wir **Wachstum** und **Vermehrung** nennen.

So kann man die verschiedenen **Lebensäußerungen** als **Folgeerscheinungen** von **Änderungen** unseres Systems auffassen.

Zwar gilt es als **Charakteristikum** des Lebens, daß diese soeben angedeuteten

Abläufe spontan, gleichsam von innen heraus, auftreten. Aber irgendwo ist doch immer in der Vorgeschichte des augenblicklichen Geschehens ein Anstoß von außen, ein Reiz, anzunehmen. Es gibt kein normales Leben und auf die Dauer überhaupt keines, ohne Reizaufnahme. Irgendwie kann man wohl jede Lebensäußerung als Antwort auf Reize auffassen.

Die Beantwortung des Reizes ist regulativer Art. Das heißt, der Lebensvorgang zielt oder hat die Richtung auf die Behauptung des Systems inmitten der die Reize setzenden Umwelt. Ob dabei allerdings im Einzelfall als Enderfolg eine solche Selbstbehauptung herauskommt, hängt von den Umständen ab. Sehr oft gelingt sie nicht, sonst gäbe es weder Krankheit noch Tod.

Reizbarkeit und Regulation drücken der einzelnen Lebenserscheinung ihren Stempel auf. Sie halten sozusagen das ganze Bündel lebendiger Ereignisse so zusammen, daß man von harmonischer Abstimmung sämtlicher, in allen Teilen des lebendigen Systems gleichzeitig ablaufender Vorgänge sprechen kann. Führt diese Harmonie zu Dissonanzen auseinander, so ist die Weiterexistenz des Systems gefährdet. Am Individuum macht sich das als Krankheit bemerkbar.

Wir wollen jetzt das Wichtigste dessen betrachten, was mit dem Mikroskope an Lebensäußerungen der Zelle wahrgenommen werden kann. Bewegungen und Sekretion wollen wir als erste Gruppe, Wachstum und Teilung als zweite Gruppe zusammenfassen. Dann bleiben noch die Vorgänge übrig, die die besonderen Formen der Zellen und Gewebe herbeiführen. Auch die Formbildungen sind Lebenserscheinungen und Leistungen des lebendigen Systems, die uns als letzte Gruppe dann zu beschäftigen haben werden.

42. Bewegungen. Wenn wir von Bewegungen sprechen, so meinen wir solche, bei denen ganze Zellteile, Zellorgane ihre Lage gegeneinander ändern und so Formänderungen herbeigeführt werden. Wenn dabei die formändernden Kräfte Widerstände an der Umgebung finden, so sind Lageänderungen relativ zu dieser die Folge, und zwar der Zellen oder auch des Körpers im ganzen. Wir nennen das Fortbewegungen.

Bewegungen sind vorübergehende Formänderungen. Wir werden im achten Kapitel finden, daß sie sich nicht scharf trennen lassen von solchen, die dauernde Veränderungen der Zellgestalt herbeiführen und so formbildend mitwirken.

In vielen Pflanzenzellen befindet sich der Inhalt in ständiger Bewegung. Haare, die die Oberfläche, z. B. der Kürbisblätter bedecken (Abb. 24), sind ein günstiges Objekt, um dieses Phänomen, die Protoplasmaströmung, zu beobachten. Die Haare bestehen aus einer Reihe von Zellen. Das Protoplasma in ihnen umschließt als Wandbelag den Saft Raum und durchzieht ihn in Strängen, in denen der Kern aufgehängt ist. Das trübe Protoplasma dieser Stränge bewegt sich, strömt, fließt. Die zahlreichen Körnchen, die darin enthalten sind, machen die Erscheinung noch deutlicher. Fortwährend ändert sich Form und Anordnung der Stränge, so daß das Bild von Minute zu Minute wechselt. Das Merkwürdigste ist dabei aber die Bewegung der Körnchen. Sie bewegen sich nicht gleichmäßig, sondern die Geschwindigkeit der Körnchen untereinander, wie gegen das strömende Grundplasma, ist verschieden. Oft sieht man ein Körnchen plötzlich davoneilen. Man hat das sehr passend als Glitschbewegung bezeichnet. Die Wandschicht und der Kern bleiben relativ zur Zellwand in Ruhe. Die Bewegung in Zellen mit einheitlichem Saft Raum wird als Rotationsbewegung bezeichnet. Das Protoplasma bewegt sich rund um den Saft Raum herum. Wieder ist hier der Kern und die Wandschicht in Ruhe oder nur in

geringer Bewegung. Die Blattzellen der Wasserpest (Elodea) sind ein geeignetes Objekt, um diese Bewegung zu betrachten.

Die amöboide Bewegung wird so genannt nach den niederen Organismen, Amöben, die sie zeigen. Nackte Zellen oder Zellteile zeigen sie. Auch bei ihr beobachten wir Strömungen im Protoplasma. Gleichzeitig ändert sich die Gestalt der Zelle, indem Fortsätze ausgestreckt und wieder eingezogen werden (Scheinfüßchen, Pseudopodien) (Abb. 73 u. 74).



Abb. 73. Kriechende Amöbe im Profil. Aus Gurwitsch 1913 nach Dellinger. 2 Stadien, der Pfeil zeigt die Bewegungsrichtung. Der Kreis ist der Kern.

Weißer Blutkörperchen, Wanderzellen verschiedener Art sind gute Objekte, um amöboide Bewegungen an Zellen des Wirbeltierkörpers zu studieren. Bei Zellen des Warmblüters — z. B. den eigenen Leukozyten aus einem Tropfen Blut — bedarf man dazu eines auf Bluttemperatur (37°) geheizten Objektisches oder eines Wärmekastens, in den man das ganze Mikroskop hineinstellt. Die Abb. 74 zeigt einen großen granulierten Froschleukozyten, bei dem die Bewegung auch bei Zimmertemperatur sehr schön zu beobachten ist. Der Leukozyt hat unmittelbar nach der Herstellung des Präparates die Gestalt einer Kugel. Das rührt von den Reizen her, die ihn durch die Erschütterungen usw. getroffen haben. Sein Inneres ist trüb und enthält die Granula, die Außen-

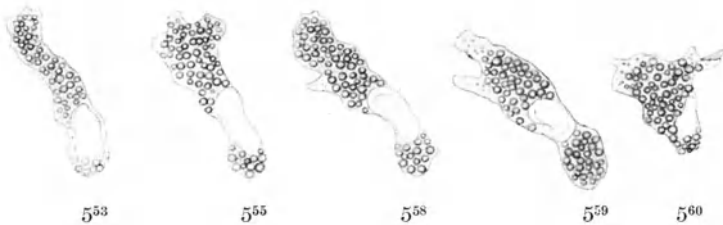


Abb. 74. Amöboide Bewegung eines großen granulierten Leukozyten vom Frosch in 5 aufeinanderfolgenden Bewegungsstadien während des Lebens gezeichnet. Die Zahlen darunter geben die Zeit an. Nach Skizzen (P) gez. von Vierl. $800\times$.

schicht ist hell und optisch leer (Ektoplasma und Endoplasma). Nach kurzer Zeit fängt das Ding an, seine Pseudopodien, meist an einer Seite, hervorzustrecken. Sie bestehen aus Ektoplasma. Bald strömt das Endoplasma nach, neue, nur aus Ektoplasma bestehende Fortsätze werden wieder vorgestreckt usw. Da an der anderen Seite die Zellmasse nachgezogen wird, so kriecht das Gebilde auf der Unterlage dahin. Dieses Nachziehen geschieht oft ruckweise und dabei kann man deutlich sehen, wie die großen Granula im Innern durcheinanderkugeln und -wirbeln und ihre Lage um den Kern herum verändern. Auch der Kern wird im Innern der Zelle mit umhergewälzt. Bei allen Bewegungsphasen, die die Oberfläche vergrößern, wird Endo- zu Ektoplasma, bei allen, die die Oberfläche verkleinern, Ekto- zu Endoplasma (Ekto-Endoplasmaprozess von Rumbler). Der Übergang von Ekto- in Endoplasma

ist besonders deutlich bei der Bildung von Bruchsackpseudopodien, die an derselben Leukozytenart zuweilen beobachtet werden können (Abb. 75). Dabei breitet sich das Pseudopodium über die Zelloberfläche aus, die bedeckten Ektoplasmateile werden zu Endoplasma.

Die Fortsätze unserer grobgranulierten Leukozyten waren breit und kurz, die anderer Formen sind dünn, spitz und länger (Abb. 41, S. 32). Bei verschiedenen Gruppen von Rhizopoden kommen ganz lange dünne Pseudopodien vor. Solche „Filipodien“ enthalten feste Achsenfäden (Doflein, vgl. S. 27). Diese Achsenfäden werden zuerst und allein herausgestreckt, geradlinig oder im schwach gekrümmten Bogen. Dann strömt das Grundplasma auf den Achsenfäden hinauf. Auf den Filipodien entwickeln sich dann alle Erscheinungen der Plasmaströmung mit dem Wandern der Körnchen, den Glitschbewegungen usw.

Die amöboide Bewegung ist einer der wenigen Vorgänge am lebenden System,

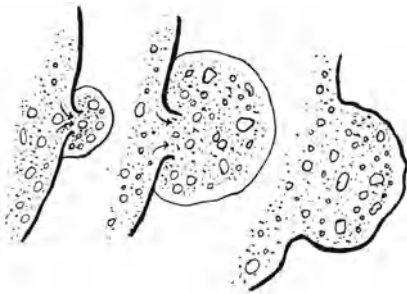


Abb. 75. Bruchsackpseudopodien einer Amöbe. Die Pfeile zeigen die Richtung der Strömung an. Nach Rumbler 1898.

dessen physikalische Bedingungen einigermaßen zu übersehen sind. Sie wird allgemein als eine Erscheinung aufgefaßt, die durch das Spiel der Oberflächenkräfte hervorgerufen wird. Man kann analoge Erscheinungen an Flüssigkeitstropfen hervorrufen, wenn man die Oberflächenspannung lokal erniedrigt. Dann ist eine Störung im Gleichgewicht der Oberflächenkräfte des Tropfens gesetzt. Man muß sich das Innere des Tropfens unter einem Druck stehend vorstellen, gleichsam, als wenn eine elastisch gespannte Haut ihn umschlösse. Wird die Spannung an einer

Stelle herabgesetzt, so wird das Innere hervorgepreßt. Das ergibt genau das Bild eines Pseudopodiums¹⁾. Es gelingt, noch einen anderen wichtigen Vorgang dabei nachzuahmen, die Aufnahme fester Körper in eine nackte Zelle. Die betreffenden Körperchen werden von den Pseudopodien berührt, erfaßt, festgeklebt, von ihnen umflossen und in das Innere der Zelle aufgenommen. Sie kommen dabei in eine Vakuole zu liegen. Diese Art der Aufnahme findet bei der Phagozytose statt, die wir früher (S. 32) schon kurz besprochen haben.

Die amöboide Bewegung ist weiter verbreitet, als man früher angenommen hat. Sie ist die charakteristische Fortbewegungsform der Rhizopoden, ein- oder nichtzelliger Organismen. Daß die Wanderzellen sich so bewegen, haben wir gehört. Aber auch sehr viele ortsfeste Zellen können sich bei besonderen Gelegenheiten amöboid bewegen. Es sind wohl alle Embryonalzellen amöboid beweglich. Die Verschiebungen und Wanderungen des Materials bei der Bildung der Organe im Körper des Embryos beruht auf aktiver Bewegung der Zellen und das kann nur eine amöboide Bewegung sein. Auch Zellen erwachsener Tiere können diese Eigenschaft noch besitzen. Eine Wunde wird gedeckt, indem sich die Epithelzellen des Wundrandes darüber breiten. Noch bevor eine ausgiebige Vermehrung einsetzt, ist in vielen Fällen, z. B. bei Larven von

¹⁾ Ein geeignetes Objekt ist ein Hg-Tropfen, den man in verdünnte HNO_3 bringt. Kristalle von $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, in die Nähe des Tropfens gebracht, locken dann Pseudopodien hervor. Wir müssen es uns versagen, diese Modellversuche hier weiter zu erörtern. Es sei besonders auf die Arbeiten von Rumbler aufmerksam gemacht; sie sind angeführt in der Publikation von 1914.

Amphibien, die Wunde überhäutet. Das machen Zellen, die vom Rande her darauf kriechen und sich flach ausbreiten. Auch andere Zellen führen bei solchen Heilungs- und Regenerationsvorgängen allerlei Bewegungen aus, die alle nach dem amöboiden Typus verlaufen. Im Explantat fangen ebenfalls viele Zellen an, sich amöboid fortzubewegen. Man kann sagen, alle jugendlichen und sehr viele erwachsene Zellen sind amöboid beweglich.

Die feinen langen Pseudopodien vieler einzelliger Organismen mit ihren Achsenfäden haben große Ähnlichkeit, sowohl ihrer Entstehung wie ihrer Verwendung nach mit Zellorganen, die wir schon im zweiten Kapitel kurz erwähnt haben und die eine zweite, weit im Reiche der Organismen verbreitete Bewegungsart vermitteln. Es sind das die Flimmer- oder Wimperhaare (Zilien) und Geißeln. Flimmerhaare sind kurze, die in großer, Geißeln lange Anhänge, die in geringer Zahl vorkommen, und die häufig der freien Oberfläche von Epithelien aufsitzen. Solche Epithelien sind Flimmerepithelien, die z. B. auch die menschlichen Luftwege auskleiden.

Einzelnes Wimperhaar besteht aus einem Achsenfaden und einem Überzug, der unmittelbar in die Außenschicht der Zelle — das Ektoplasma oder die Krusta — übergeht. Der Achsenfaden durchbohrt diese Schicht mit dem „Zwischenstück“, und endet in einem „Basalkorn“. Von diesem aus gehen dann oft Fäden in das Innere der Zelle (Abb. 76).

Diese Härchen bewegen sich. Man unterscheidet Beugung und Streckung. Die Beugung erfolgt schnell und mit Gewalt, die Streckung langsam. Es ist wahrscheinlich, daß die Beugung durch eine Kontraktion in der Außenschicht des Flimmerhaares hervorgerufen wird, während der Achsenfaden als elastisches Widerlager dient und, wenn die kontrahierten Stellen erschlaffen, die Streckung besorgt. Das Wimperhaar ist also ein „kontraktilen“ Organ.

Der mechanische Erfolg der Bewegung kommt durch die Beugung zustande¹⁾. Jedes Haar wirkt wie ein Ruder. So bewegt sich ein kleines Tier durch das Wasser fort, oder eine Flüssigkeitsschicht wird auf einer wimpernden Fläche verschoben. Die auf Abb. 66 und 67 abgebildeten Tiere, Rotifer und Stentor, zeigen beides. Haben sie sich mit dem Hinterende des Körpers festgeheftet, so strudeln sie einen Wasserstrom mit dem vorderen Wimperorgan in sich hinein, lösen sie dann diese Verbindung, so bewegen sie sich damit durchs Wasser, wie das Flugzeug mit seinem Propeller durch die Luft. In unserer Luftröhre wird die Schleimschicht durch das darunterliegende Flimmerepithel nach dem Kehlkopf zu bewegt, die Spermien schwimmen mit ihrer Schwanzgeißel in der Tube, sogar gegen den durch Flimmerhaare erzeugten Flüssigkeitsstrom in die Höhe.

Die Wirkung der Flimmerepithelien wird durch eine Zusammenarbeit (Koordination) aller der vielen einzelnen Haare ermöglicht, die darauf sitzen.

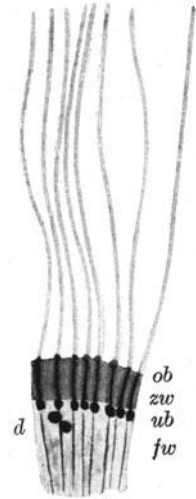


Abb. 76. Flimmerhaare u. binnenzelliger Hilfsapparat. ob obere, ub untere Basalkörner, zw Zwischenstück in der Krusta = Fortsetzung des Achsenfadens, fw Faserwurzeln, dazwischen ein Diplosoma. Darmepithel einer Muschel. Nach H. Eberhard, Arch. f. Zellforschung, 5, 1910, 2. 2250 ×.

¹⁾ Die Reibung in einer Flüssigkeit ist proportional dem Quadrate der Geschwindigkeit des bewegten Körpers. So wird der Erfolg der schnellen Hinbewegung nicht wieder durch die langsame Herbewegung ausgeglichen. Darauf beruht jede Fortbewegung in Flüssigkeiten.

Die in der Beugungsrichtung aufeinanderfolgenden Haare befinden sich stets in verschiedenem Bewegungszustand. Während das eine Haar am Ende der Bewegung angelangt ist, ist das folgende kurz davor, das dritte noch weiter zurück usw. So laufen über die Oberfläche des Wimperfeldes Wellen hin. Das Bewegungsbild ist dasselbe, wie das eines im Winde wogenden Kornfeldes, nur daß die Bewegung der den einzelnen Kornhalmen zu vergleichenden Wimpern von diesen selbst ausgeht, nicht von außen ihnen mitgeteilt ist (Abb. 77).

Der Vorgang in dem Wimperhaar, der zur Verkürzung einer Seite und somit zur Beugung führt, ist an sich unbekannt. Er ist um so schwerer verständlich, als der Bewegungstypus nicht nur verschiedener Wimpern bei verschiedenen Organen und Tieren sich voneinander unterscheidet, sondern vor allem, weil er bei einem und demselben Haar wechseln kann. Es gibt Geißeln, die sich nicht nur hakenförmig einkrümmen, sondern in verschiedener Weise zu Schraubenlinien deformieren können. Diese Tatsache macht es schwierig, für das betreffende Organ eine im einzelnen vorgebildete „Kontraktionsstruktur“ anzunehmen. Der Vorgang wird der amöboiden Bewegung seiner Natur nach



Abb. 77. Bewegungskoordination einer Wimperreihe nach Verworn.

ähnlich. Auch bei dieser ist die einzelne Bewegung nicht die Wiederholung einer früheren und damit ist ein die einzelne Bewegung Vorbildender Bewegungsapparat ausgeschlossen.

Das ist nun ganz anders bei den Bewegungsorganen *κατ' ἐξοχήν*, den Muskelzellen und Fasern. Wir hatten sie auf S. 65 schon genannt. Sie wirken, indem sie sich zusammenziehen, d. h. kürzer und dicker werden. Beide Enden des langgestreckten Gebildes sind dabei „eingespannt“, d. h. fest mit den zu bewegendenden Teilen verbunden und nähern bei der Kontraktion diese beiden Teile einander. Bei Muskelringen und Röhren aus zirkulären Fasern wird die lichte Weite des Ringes oder der Röhre verkleinert, während die Wandstärke zunimmt.

Der Verkürzungsvorgang, der unter Umständen mit erheblicher Kraft vor sich geht, findet nur in einer Richtung statt, in der Längsachse der Fasern und Zellen. Er wird den in den Fasern nachweisbaren Fibrillen zugeschrieben. In diesen findet eine Materialverlagerung statt, derart, daß jeder einzelne Fibrillenabschnitt kürzer und dicker wird. Welcher Art aber diese Verlagerung ist, wie die Bausteine der Materie dabei verschoben werden, ist unbekannt. Daß Wasserverschiebungen, Quellungs- und Entquellungsvorgänge dabei von besonderer Bedeutung sind, wird wohl allgemein angenommen. Das äußere Bild einer Kontraktion entspricht dem Zusammenschnurren eines gespannten und dann entlasteten Gummifadens.

43. Sekretion. Die Sekretionserscheinungen gehören zu den Vorgängen, denen wir mit dem Mikroskop zuschauen können. Der Typus der Sekretion ist die Tätigkeit einer Drüsenzelle. Wir werden uns bei Betrachtung der Epithelien mit der Morphologie der Drüsen zu beschäftigen haben. Was jedoch die Drüse zu dem macht, was sie ist, ist die Drüsenzelle mit ihrer besonderen Funktion. In ihr bildet sich das Sekret aus. Es wird dann auf eine epitheliale Oberfläche hin abgegeben. Das kann zunächst das Innere einer engen Röhre sein, das Lumen des Drüsenschlauchs, schließlich aber gelangt es auf eine äußere oder innere Oberfläche, wie wir sie früher definiert hatten. Das ist

das Funktionsprinzip der exokrinen Drüse. Das Sekret, das Produkt ihrer synthetischen Leistung, ist meist in Form von Körnchen oder Tröpfchen — Granulis — in den Drüsenzellen zu sehen. Größe und Anordnung dieser Granula wechselt nach dem Funktionszustand und ist experimentell mit diesem zu beeinflussen. Hat die Zelle längere Zeit kein Sekret abgegeben, so ist sie mit Granulis gefüllt, hat man die Drüse etwa durch Reizung ihres Nerven gezwungen, einige Zeit zu sezernieren, so sind die Granula fast verschwunden, sie sind ebenso schnell ausgestoßen worden, wie sie in der Zelle haben nachgebildet werden können (Abb. 78).

Die Granula, die man in der Drüsenzelle sieht, betrachtet man nicht als das fertige Produkt, sondern als eine Vorstufe davon („Zymogenkörner“). Das fertige Sekret entsteht erst aus den Granulis, wenn sie aus der Zelle ausgestoßen werden. So ist auch der Schleim, ein weitverbreitetes Drüsenprodukt, das die meisten inneren Oberflächen unseres Körpers in dünner schlüpfriger Schicht überkleidet, nicht als die bekannte homogene fadenziehende Masse in den Drüsenzellen vorhanden, sondern in der Form von Granulis. Diese verquellen erst, wenn sie ausgestoßen werden, bei der Berührung mit Wasser, und dasselbe geschieht, wenn sie mit der Mehrzahl der Reagenzien in Berührung kommen, die gewöhnlich als Fixierungsmittel angewendet werden (Abb. 46).

Bei den exokrinen Drüsen wird also das Erzeugnis der in ihnen ablaufenden chemischen Synthese in die Außenwelt abgegeben, wie wir diese früher definiert hatten. Bei den endokrinen Drüsen gelangt es in den Säftestrom des Körpers. So unterscheidet man innere und äußere Sekretion. Solche inneren Sekrete sind die Hormone oder Botenstoffe, von denen im dritten Kapitel schon die Rede war.

Alle die Substanzen, von denen wir bisher gehandelt haben, sind formlos. Sie sind gelöst in Wasser und ihre Wirkung ist chemisch. Ihnen kann man die geformten Sekrete (Biedermann) gegenüberstellen. Sie werden nicht nur als Chemikalien im Körper verwandt, sondern ihre Form hat funktionelle Bedeutung. Das Heer der Baustoffe für die mechanischen Konstruktionen und das Werkzeugarsenal des Tierkörpers gehört in diese Kategorie.

Zwischen beide Reiche, die typischen ungeformten Drüsensekrete und die typischen Skelett- und Kutikularsubstanzen, wollen wir eine Gruppe von Zellprodukten einschieben, deren wir schon im zweiten Kapitel, bei der Betrachtung der Zellorganisation Erwähnung getan haben, die intrazellularen Speicherprodukte: Fett, Eiweißkristalle, Dotterkörner, Stärke, Glykogenschollen. Ihre Bildung innerhalb der Zelle erfolgt auf prinzipiell dieselbe Art, wie etwa die der Muzingranula in der Becherzelle (Biedermann). Die Speicherprodukte verlassen im allgemeinen die Zelle nicht in der Speicherform. Sollen sie wieder dem Stoffverkehr des Körpers zugeführt werden, so werden sie abgebaut. Glykogen und Stärke sind Polymerisationen des Traubenzuckers, der Glukose. Sie werden in der Zelle aus Glukose aufgebaut und wieder zu Glukose aufgespalten, wenn sie verbraucht werden sollen. Wir haben im Rahmen der sekretorischen Leistungen der Zelle hier also einen umkehrbaren Prozeß vor uns. Diese Möglichkeit des Wiederabbaus behält sich der

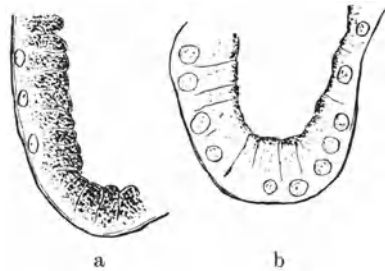


Abb. 78. Zungendrüsen von *Rana esculenta*, lebensfrisch; a Ruhe, b nach dreistündig. Reizung des Glossopharyngeus. Nach Biedermann aus Metzger in Nagels Handbuch der Physiologie.

lebende Körper auch bei vielen geformten Sekreten vor. Wir werden solchen Vorgängen bei den Stützsubstanzen begegnen.

Die geformten Sekrete im engeren Sinne sind die Skelettsubstanzen. Wir hatten von ihnen die Cuticulae kennen gelernt (Abb. 47). Membranen werden auf Epithelflächen abgeschieden und bilden hier Panzer und Außenskelette mit oft wunderbaren Skulpturen und Farben (Insekten, Krebse). Ähnlich verhalten sich die Schalen der Muscheln und Schnecken. Auch im Innern des Körpers befinden sich solche Gebilde. Abb. 79 zeigt die Entstehung von Kalknadeln im Innern eines Schwammes. Sie werden von besonderen Zellen — Skleroblasten — aufgemauert. Schließlich gehören auch die Skelettsubstanzen der Wirbeltiere hierher. Ihr wesentliches Bauelement

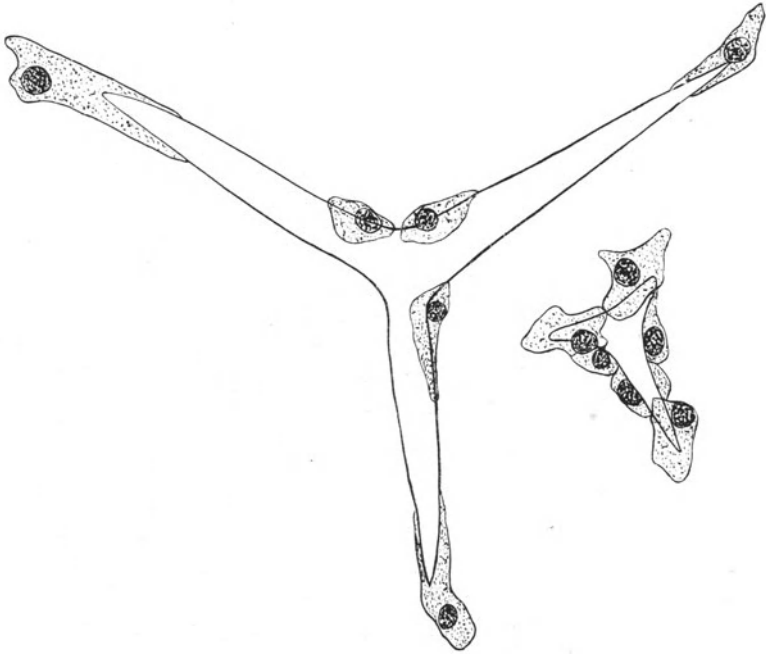


Abb. 79. Bildung von Kalknadeln in einem Kalkschwamm. Man sieht einen jungen (rechts) und einen älteren (links) Dreistrahler mit den Bildungszellen darauf. Nach Minchin aus Biedermann, Stützsubstanzen in Handb. d. vergl. Physiol.

ist die leimgebende, kollagene Fibrille. Diese hat gerade mit den Kalknadeln eine große Ähnlichkeit¹⁾. Die Kalknadeln sind Kristalle. Auch den kollagenen Fibrillen kommt aller Wahrscheinlichkeit nach eine kristalline Struktur zu, d. h. die Moleküle und Atome sind in ihnen in regelmäßiger Weise orientiert. Die Fibrillen sind doppelbrechend. Knochen und Knorpel enthalten als wichtigsten mechanischen Bestandteil kollagene Fibrillen. Abb. 80 zeigt ihre Bildung beim Aufbau eines Schädelknochens einer Froscharve.

Wir wollen noch einen Blick werfen auf das Verhältnis von Zelle und Sekret. Bekanntlich ist es das Ziel einer rationellen Fabrikation in „fortlaufendem

¹⁾ Für die Zellulosehaut der Pflanzenzelle ist eine mikrokristallische Struktur durch die in ihnen stattfindende Beugung von Röntgenstrahlen (Raumgitterwirkung) nachgewiesen. Auch diese ist doppelbrechend. Dasselbe ist neuerdings auch für Stärke und eine Anzahl Eiweißkörper (Fibrin) nachgewiesen worden. Vgl. Herzog und Janke, Die Naturwissenschaften 1921, Heft 18, S. 320 und Stübel, Pflügers Arch. 181, 1920.

Prozeß“ zu arbeiten. Man versteht darunter in der Industrie der chemischen Synthese ein Verfahren, das gestattet, an einem Ende einer Anlage fortlaufend das gewünschte Produkt zu entnehmen und das Reaktionsgemisch fortlaufend nachzufüllen. Das bekannteste Beispiel dafür ist ein Hochofen. Sehr viele Drüsenzellen arbeiten auf diese Weise. Die meisten Verdauungsdrüsen mit serösem Sekret sammeln zwar in der Ruhe, den Pausen zwischen den Nahrungsaufnahmen, Zymogenkörner an, aber auch nachdem diese ausgestoßen sind, geht die Sekretion fortlaufend weiter. Auf der einen Seite werden die Nahrungsstoffe aus dem Blute in die Zelle aufgenommen, an der anderen Seite wird das Sekret abgegeben. Die Spinnrüsen einer Spinne z. B. liefern auf diese Weise ununterbrochen viele Stunden hindurch ihr Sekret, das dann an der Luft zum Faden erhärtet. Man kann diese Art der Drüsentätigkeit wohl als den vollkommeneren bezeichnen.

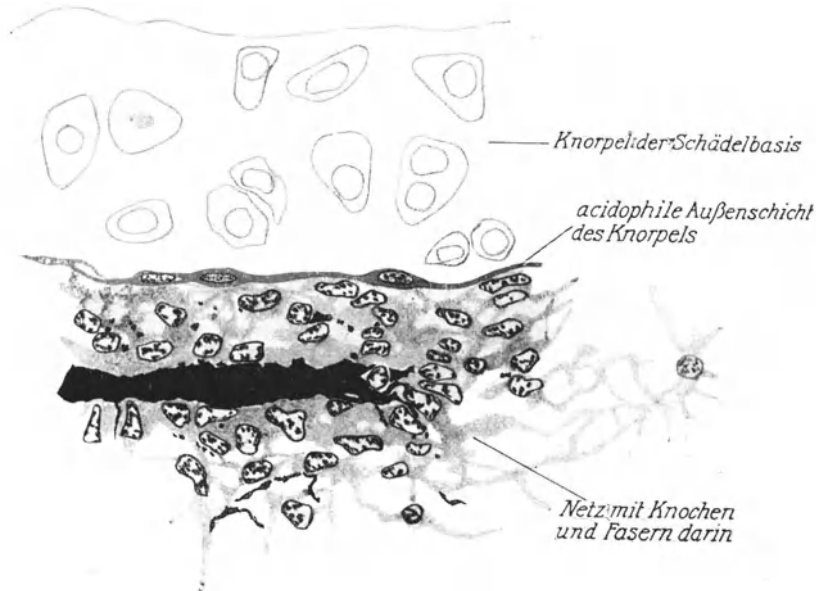


Abb. 80. Bildung des Parasphenoids bei einer Kaulquappe, der Knochen und die kollagenen Fasern schwarz. Man vergleiche die prinzipielle Übereinstimmung mit Abb. 79. Nach Petersen, Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. 1919, Fürbringerfestschrift.

Ihm gegenüber steht eine andere Art, die am deutlichsten durch die Becherzellen des Verdauungs- und Atmungsapparates dargestellt wird. Der Sekretionsvorgang geht nicht in einem fort weiter, sondern ist intermittierend. Die gefüllte Drüse entleert ihr Sekret, dann füllt sie sich wieder und kann erst jetzt neues Sekret abgeben. Es ist bekannt, daß man in der Industrie solche unterbrochenen Verfahren zu vermeiden trachtet.

Es ist umstritten, ob die Becherzelle, die einmal entleert wurde, sich überhaupt wieder füllen kann oder ob es eine neue Zelle ist, die an die Stelle der entleerten tritt. Ist das in der Tat der Fall, so wäre der Typus der intermittierenden Sekretion kaum unter den Drüsen vertreten, sondern außer dem der fortlaufenden Sekretion nur der, bei dem die Drüsenzelle bei der Sekretion zugrunde geht. Vielfach wird das so ausgedrückt, daß die Drüsenzelle „sich in Sekret umwandle“. Dieser Ausdruck ist irreführend. Er setzt voraus, daß man bei der Synthese in der Zelle unterscheiden könne zwischen solchen

Synthesen, bei denen Teile der lebenden Substanz zum Aufbau des Sekretes benutzt werden, und solchen, bei denen das nicht der Fall ist. Diese Unterscheidung ist aber nicht möglich, denn wir können die Grenze zwischen lebender und nicht lebender Zellsubstanz im Bereich der ultramikroskopischen Dimensionen nicht ziehen, und es ist bisher nicht bewiesen, daß es überhaupt Synthesen in der Zelle gibt, bei denen der ganze synthetische Vorgang lediglich innerhalb der Wasserbahnen des lebenden Systems sich abspielt. Die lebende Struktur greift wohl immer ein¹⁾. Es wandelt sich bei jeder Sekretion Material der Zelle in Sekret um, und wir wissen nicht, welche Rolle dieses vorher in der Zelle gespielt und wie es ihr eingelagert war, bevor es in die sekretorische Synthese eintrat.

Wir stellen unsere Einteilung also danach auf, ob die Zelle bei der Sekretion zugrunde geht oder nicht. Drüsen der ersteren Art nennt man holokrine, solche der zweiten Art merokrine Drüsen. Im charakteristischen Falle der holokrinen Drüsen sammelt sich Sekret in der Zelle an, und die Zelle zerfällt. Sie stirbt

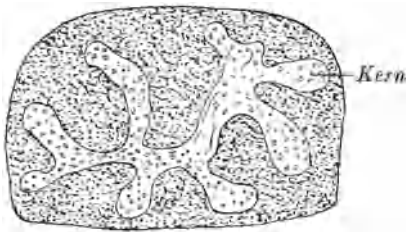


Abb. 81. Drüsenzelle aus der Spinn-drüse einer Schmetterlingsraupe mit verzweigtem Kern. Nach Korschelt aus Wilson, *The Cell in Development and Inheritance*.

und tote Zellen pflegen auch ohne Einwirkung von Fäulnisserregern zu zerfallen. So wird das Sekret frei. Die Zellen der Talgdrüsen sind das typische Beispiel für diese Art der Sekretion. Hier bleibt etwas übrig, das nicht Sekret ist, Kern- und Protoplasma-reste. Auch die Giftdrüsen in der Haut der Amphibien gehören hierher.

Es sind aber auch Fälle beschrieben, in denen Zellen sich vollständig in Sekret auflösen. Dazu gehören Zellen, die Schaffer aus den Knorpeln der Neunaugen beschrieben hat. Sie sollen vollständig in der Grundsubstanz verschwinden. Anders ist es bei der Verhornung. Hier gehen die Zellen als

lebende Wesen zugrunde, aber sie bleiben in der Form von Schüppchen erhalten. Die von den lebenden Schichten des Epithels der Oberhaut (Epidermis) gelieferte Hornschicht ist also nicht eine einheitliche Kutikula wie der Panzer der Krebse und Insekten, oder wie die hornähnliche Auskleidung des Muskelmagens der Vögel, sondern sie besteht aus lauter einzelnen Teilchen. Diese entsprechen den einzelnen Zellen, die bei der Bildung des verhornten Teils der Epidermis zugrunde gingen und eintrockneten. Man kann vielleicht sagen, daß die Verhornung im Bereich der geformten Sekrete dem Typus der holokrinen Drüsen entspricht, die Kutikulabildung dem der merokrinen Drüsen (Schaffer).

Wir müssen noch der Rolle gedenken, die der Kern bei den Synthesen der sekretorischen Prozesse in der Zelle spielt. Von der wachsenden Eizelle haben wir schon gehört, daß die basophilen Stoffe des Kerngerüsts bei der Dotterbildung beteiligt sind. Sie wandern aus der Kernvakuole aus, und sind irgendwie bei der Synthese der Dotterbestandteile beteiligt. Diese Beziehung des Kernapparates zum Sekretionsprozeß ist jedoch keineswegs eine Besonderheit der Dotterablagerung. Von vielen exokrinen Drüsen wird ein besonderes Verhalten des Kerns während der Sekretion beschrieben. Auch in der Kerngestalt kommt das zum Ausdruck. In den Zellen der Spinn-drüsen von Raupen und Spinnen, die sehr große Mengen von Sekret produzieren, gibt es verzweigte Kerne, so daß also eine große Oberfläche des Kernraumes gegen das Protoplasma erreicht wird (Abb. 81). Das hat sicher mit einem regen Stoffaustausch zwischen den beiden Zellbestandteilen zu tun.

¹⁾ Eine Ausnahme bildet wohl die Fettsynthese in der Darmepithelzelle. Sie nimmt Glycerin und Seife oder Fettsäuren auf, und bildet daraus Fett, das in Form von Tröpfchen in ihr „sezerniert“ wird (Abb. 71). Hierbei wird wohl kein Material der Zelle selbst in Sekret umgewandelt.

Wachstum und Zellteilung.

44. Wachstum. Wachstum und Vermehrung sind eines der auffälligsten Kennzeichen der Organismen. Bei den zellig gegliederten Tieren, den Metazoen, ist die Massenzunahme in den ersten Zeiten ihres Daseins, d. h. während der embryonalen Entwicklung und in der Jugend am lebhaftesten. Aus einem, oft winzig kleinem, Keim wächst ein ansehnlicher Körper heran.

Man kann ganz allgemein sagen, daß bei dieser Massenzunahme zwei Vorgänge miteinander abwechseln, die Vermehrung und die Vergrößerung der Zellen. Eine Zelle entsteht immer aus einer anderen, so, daß die „Mutterzelle“ in zwei „Tochterzellen“ sich aufteilt. Dabei bleibt nichts übrig, die Mutterzelle geht restlos in die Tochterzellen auf. Diese wachsen heran, teilen sich wieder, und so greifen Wachstum und Vermehrung der Zellen ineinander, mit dem Erfolg einer allgemeinen Massenzunahme des vielzelligen Körpers.

Nicht immer entspricht die Massenzunahme des ganzen Körpers nur einer Vermehrung des in lebendige Zellen gegliederten Protoplasmas. Ausgiebige Wasseraufnahme ist vor allem bei schnellem Wachstum von besonderer Bedeutung. Das ist z. B. bei der Entwicklung der Larven der Stachelhäuter der Fall. Die Eier des Seeigels enthalten sehr wenig Dottermaterial. Trotzdem entsteht aus der Blastula die sehr viel größere Larve, ohne daß Nahrung aufgenommen würde. Diese Larve besteht aus dünnen Epithelblättern, zwischen denen mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume vorhanden sind. Der Keim bläht sich durch Wasseraufnahme in diese Hohlräume gewaltig auf.

Auch bei Froschlarchen ist etwas Ähnliches der Fall. Die Kaulquappe, die aus dem Ei, zunächst ohne zu fressen, heranwächst, ist sehr viel wasserreicher als dieses. Die mit Flüssigkeit — Lymphe — gefüllten Räume unter der Haut sind es vor allen, die diese Geschöpfe so groß erscheinen lassen und ihnen das bekannte rundliche Aussehen verleihen. Auch in die Grundsubstanz des embryonalen Bindegewebes werden große Mengen Wasser aufgenommen. Das alles ist ein sehr praktisches Verfahren, denn Wasser steht diesen Tieren in unbegrenzter Menge zur Verfügung und so bauen sie sich sozusagen aus Wasser schnell einen Körper auf, der dann ein selbständiges, von den Nahrungsquellen des mütterlichen Körpers unabhängiges Leben führen kann. Die Kaulquappe hat dabei zunächst noch innere Nahrungsquellen zur Verfügung, die Dotterkörnchen, die in allen Zellen eingelagert sind (Abb. 43). Sie werden allmählich verbraucht, und wenn das der Fall ist, ist auch, dank der ausgiebigen Verwendung von Wasser beim Aufbauen der Organe, das Tier imstande zu fressen, zu verdauen und zu resorbieren.

Auch die Embryonen der Säugetiere und des Menschen sind sehr wasserreich. Auch bei ihnen wird das Körpervolumen zu einem guten Teil durch die Zunahme der wasserreichen embryonalen Stützsubstanzen vermehrt. Wir werden bei der Betrachtung der Skelettsubstanzen und Organe noch eingehender kennen lernen, wie auch beim Menschen die Skeletteile durch den wasserreichen, „billigen“ Knorpel zunächst sozusagen im Modell hergestellt werden und dann erst in den an organischer und mineralischer Substanz reichen Knochen übergeführt werden.

Im späteren, vor allem außerembryonalen Leben kommt dann für das Wachstum neben der Zellvermehrung und Vergrößerung, sowie der Vermehrung der Körpersäfte noch die Zunahme der festen Bestandteile der Grundsubstanzen hinzu, die den mechanisch wichtigen Anteil der ausgebildeten Stützorgane ausmachen (Knochen, Bänder, Faszien, Sehnen).

Wir wollen uns in den folgenden Abschnitten nur mit dem Wachstum und der Vermehrung der eigentlichen lebenden Substanz, d. h. der Zellen befassen.

Das Wachstum haben wir bald besprochen. Es ist unserem Auge verschlossen, nur den Erfolg sehen wir. Wie die Organe und Strukturen der Zelle es machen, sich neue Atome und Atomkomplexe einzulagern, ohne ihren konstruktiven Aufbau zu ändern und ohne ihre Arbeit einzustellen, wissen wir nicht.

45. Die Zellteilung als Verdoppelung. Das Wachstum der Zellen ist begrenzt und so schieben sich beim Wachstum des ganzen Körpers Teilungen der Zellen dazwischen. Im allgemeinen haben die Tochterzellen dieselben Fähigkeiten wie die Mutterzelle¹⁾. Wir haben früher (S. 42) das Postulat aufgestellt, an dem Prinzip — solange wie irgend möglich — festzuhalten, daß die Fähigkeiten der lebenden Systeme, also auch der Zellen auf ihrer Struktur und ihrer Organisation beruhen. Beide Tochterzellen gleichen der Mutterzelle. Bei der Zellteilung findet also eine Verdoppelung dieser Struktur und Organisation statt. Wir werden die Teilung der Zelle also unter dem Gesichtspunkt zu studieren haben, wie diese es fertig bringt, sich zu verdoppeln.



Abb. 82. Fremdkörperzelle an einem toten Knochenstück. Aus einem Transplantations-experiment an einer Unkenlarve. *k* Knochen, *n* Kerne, *v* eine Vakuole im Leibe der Riesenzelle. 300 × vergr. (P. V.).



Abb. 83. Amitosenbilder aus der Sehne einer neugeborenen Maus. Vergr. 1000 ×. Nach Novikoff. Archiv f. Zellforschung 1910.

Eine Reihe der Organe der Zelle wird auf beide Tochterzellen verteilt. Sie entstehen also nicht neu, sondern aus ihresgleichen. Am längsten ist das vom Kern bekannt: *Omnis nucleus e nucleo*. Es gilt auch für die Chromatophoren der Pflanzenzelle. Von den Plastosomen weiß man, daß jede Tochterzelle bei der Teilung eine Portion davon mitbekommt. Ob sie aber selbst immer nur aus ihresgleichen hervorgehen können, ist bei der Winzigkeit der fraglichen Objekte schwer zu entscheiden. Alle anderen Organisationsbestandteile entstehen sicher neu aus dem Grundplasma.

Wenn man einer Zellteilung zuschaut, so sieht es aus, als ob die Zelle durch eine unsichtbare Fadenschlinge in zwei Teile geteilt würde, wie man das etwa an einem Quecksilbertropfen, mit einem wirklichen Faden, am besten unter Wasser, machen kann: Die Zelle schnürt sich durch. Vorher hat sie meist eine ovale Gestalt eingenommen.

46. Die „Amitose“. Die Erscheinungen, die dabei im Innern der Zelle sichtbar werden, sind sehr mannigfacher Art. Als einfachstes Bild wollen wir zuerst das behandeln, was als „Amitose“ bezeichnet zu werden pflegt und in Gegensatz zur „Mitose“ gestellt wird. Mit „Mitose“ oder „Karyokinese“ wird ein Teilungsmodus bezeichnet, bei dem besondere Anordnungen und

¹⁾ D. h. wenn wir von den Reifungsteilungen absehen.

Bewegungen fadenförmiger („Mitose“) Kernbestandteile, der Chromosomen, eine charakteristische Rolle spielen.

Bei der Amitose schnürt auch der Kern sich durch, er wird als Ganzes geteilt, ohne eine besondere Umbildung zu erleiden. Teilungen des Kerns in verschiedene Stücke kommen bei mancherlei Zellen vor, ohne daß eine Teilung des Zelleibes sich daran schließt. Die Kernzerstückelung hat hier wohl lediglich die Bedeutung einer Oberflächenvermehrung des Kernapparates. Umfangreiche Komplexe lebendiger Substanz mit vielen Kernen darin können so entstehen (Riesenzellen, Abb. 82).

Es ist jedoch auch beobachtet worden, daß an eine solche Kernzerschnürung sich eine Teilung des Zelleibes anschließt. Dann haben wir eine wahre amitotische Zellteilung vor uns (Abb. 83). Sie kann künstlich hervorgerufen werden, bei Zellen, die sich für gewöhnlich nach dem mitotischen Teilungsmodus teilen.

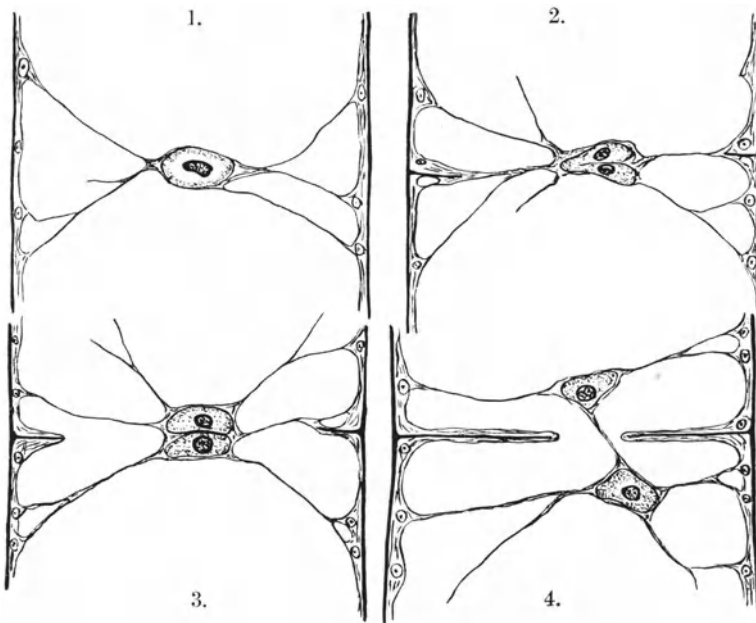


Abb. 84. Vier aufeinanderfolgende Stadien einer künstlich durch Äther hervorgerufenen Kern- und Zellteilung bei einer Alge des süßen Wassers (Spirogyra). Lebendbeobachtung einer Zelle. Nach Nathanson 1900 aus Godlewski 1909.

Es sind dabei weder im Kern noch im Protoplasmakörper besondere Anordnungen oder Umordnungen der Organisation nachweisbar, die es verständlich erscheinen lassen, wie bei diesen Vorgängen die Verdoppelungsaufgabe gelöst wird. Man hat deshalb die Behauptung aufgestellt, ein Zellenstamm, der einmal der Amitose verfallen sei, sei dem Untergange geweiht, könne keinesfalls wieder zum mitotischen Modus zurückkehren (Straßburger, Flemming, H. F. Ziegler). Das ist jedoch experimentell widerlegt. Man hat bei Algenzellen durch Behandlung mit einer Ätherlösung amitotische Teilungen hervorgerufen (Nathanson). Wurden die Algen dann wieder in reines Wasser zurückgebracht, so trat der sonst allein zu beobachtende mitotische Modus wieder ein, und zwar konnte er mit Sicherheit an solchen Zellen beobachtet werden, die durch den amitotischen Modus aus der Mutterzelle hervorgegangen waren (Abb. 84).

47. Mitose oder Karyokinese. Von einzelligen Organismen ist früher eine Durchschnürung ohne besondere Umbildung, d. h. der amitotische Teilungs-

modus vielfach behauptet worden. Genauere Untersuchungen haben aber bisher überall gezeigt, daß hier der Zellteilung ein Aufmarsch — zum mindesten der zu zerlegenden Kernorganisationen — vorangeht, so daß die wesentlichen Bestandteile dieser Organisationen gleichmäßig auf die Tochterindividuen übertragen werden (Abb. 85).

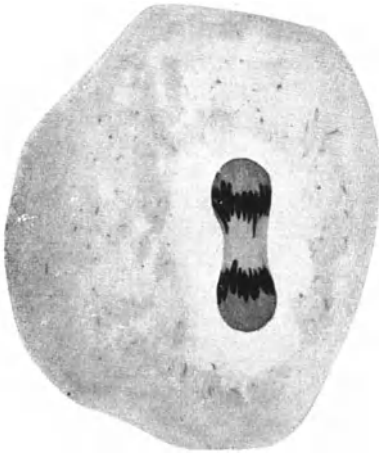


Abb. 85. Kernteilungsfigur einer Amöbe. Nach Wasiliewski und Kühn 1914.

Die weitaus häufigste Form der Zellteilung ist jedenfalls die Mitose oder Karyokinese. Vor allem die Teilungen des sich furchenden Eies verlaufen immer auf diese Art und sie haben denn auch dasjenige Objekt abgegeben, an dem die Zellteilung am genauesten, vor allem auch experimentell studiert werden konnte. Diese Objekte erlauben auch am besten die Beobachtung des Vorgangs am lebenden Objekt. Der eigentliche Entdecker der mitotischen Teilungsfiguren ist Bütschli (1876). Später wurden diese Vorgänge dann genauer studiert (Flemming, 80er Jahre, Name Mitose; Straßburger, Pflanzenzelle; van Beneden, C. Rabl, Boveri). Am Schluß des 19. Jahrhunderts war alles

Wesentliche der mitotischen Bilderreihe klargestellt. In das, was eigentlich vor sich geht, d. h. in das Spiel der Kräfte, und die Bedeutung der einzelnen sichtbaren Anordnungen, haben wir aber bisher nur eine geringe Einsicht.

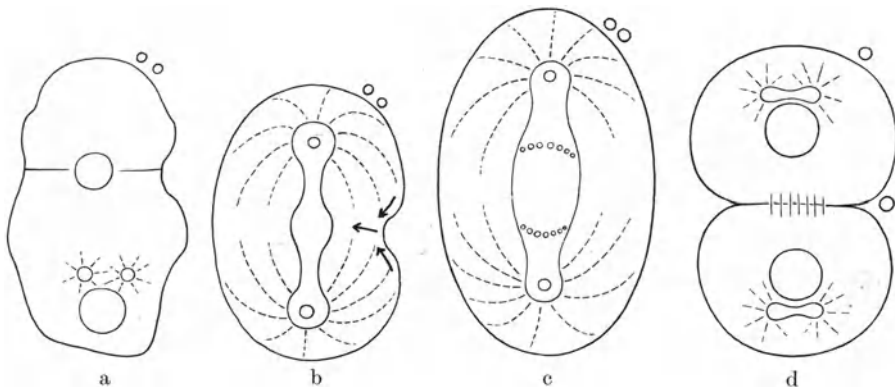


Abb. 86. Teilung des Eies von Nematoden. Bilder nach dem lebenden Objekt. Nach v. Erlanger 1898. a *Rhabditis dolichura*. Oben der Eikern nach Abschnürung des Polkörpers (die beiden kleinen Kreise) zum ♀ Vorkern umgewandelt. Von unten der ♂ Vorkern mit dem bereits geteilten Zentrum, das Ei macht amöboide Bewegungen, daher die bucklige Gestalt. b Dasselbe Tier. Anaphase. Polstrahlen gekrümmt, beginnende Einschnürung des Zelleibes, Protoplasmaströmungen (die Pfeile). c *Rhabditis pellio*. Anaphase, Chromosomen sichtbar. d Dasselbe Tier. Ende der 1. Teilung, Vorbereitung der nächsten. Die beiden Zellen hängen durch Spindelfasern zusammen.

48. Die erste Furchungsteilung, Zyklus der Zentrosomen und Chromosomen. Wir verschaffen uns zunächst eine kurze Übersicht über die Vorgänge, indem wir den Verlauf einer Zellteilung an der allerersten betrachten, die in einem vielzelligen Organismus vor sich geht, d. h. an der, mit der das befruchtete Ei seine Entwicklung beginnt. Sie schließt sich meist unmittelbar an die Befruch-

tung an. Das Spermium ist in das Ei eingedrungen, Kopf und Mittelstück haben sich vom Schwanz getrennt. Sie allein haben für den ferneren Verlauf der Ereignisse Bedeutung. Das Mittelstück enthält das Zentrosoma der Zelle (Spermatide), aus der das Spermium sich durch eine Umbildung entwickelt hatte. Nach dem Eindringen in das Ei wird das Zentrosoma als solches kenntlich (Abb. 86a). Es umgibt sich mit einer Strahlung, indem das Eiprotoplasma sich strahlenförmig um das — fremde — Zentrosoma als Mittelpunkt anordnet (Monaster). Die Kerne, der Eikern und der aus dem Spermakopf hervorgegangene Spermakern (♀ und ♂ Vorkern) nähern sich einander und verschmelzen zuweilen (Abb. 86a und 87). Als bald beginnt auch die Teilung. Der Monaster teilt sich. Das Zentrosoma beginnt damit, die Tochterzentrosomen rücken ausein-

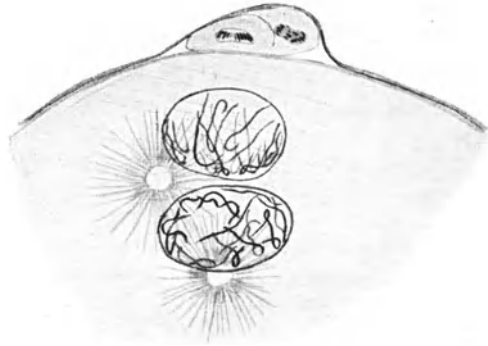


Abb. 87. Ei- und Spermakern von *Pterotrachea*, einer planktonischen Meeresschnecke. Nach Boveri 1890. Die Sphären sind schon geteilt, die Kerne kurz vor dem Verschwinden der Kernmembran, Chromosomen in ihnen schon sichtbar.

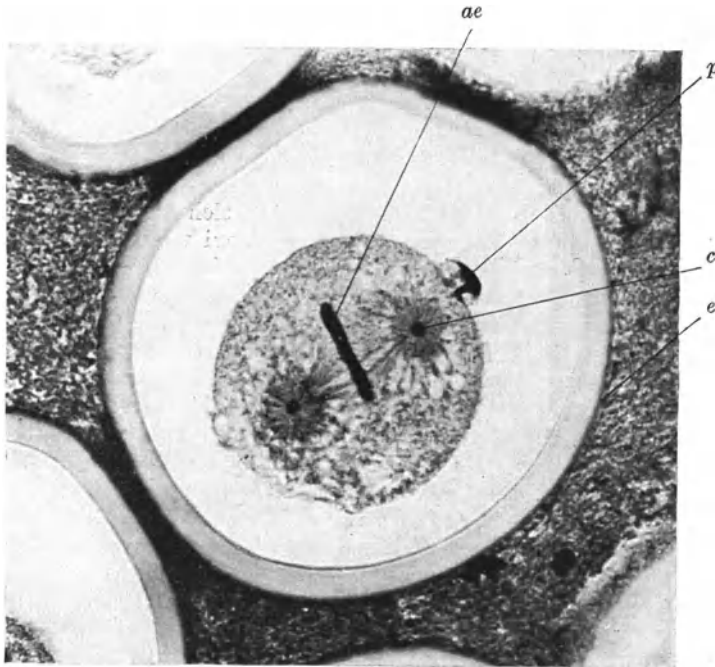


Abb. 88. Ei von *Ascaris megalocephala*. Schnitt, mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Photographie. Vergr. 850 $\times$. ae Äquatorialplatte; c Zentrosom, zwischen beiden Zentrosomen die Spindel, um jedes die Sphäre; e Eimembran; p Polkörperchen.

ander, um jedes befindet sich eine Strahlung. Der Monaster ist zum Amphister geworden. Die Zentrosomen werden als die Pole der Teilungsfigur bezeichnet. Zwischen diese Pole lagert sich der Kern oder die Kerne. Die Kern-

organisation bildet sich um. Die „Chromosomen“ werden aus dem Kern frei. Sie ordnen sich zwischen die Pole in den Amphiaster ein, so daß eine symmetrische Figur entsteht, in der die ganze Zellorganisation um die beiden Pole in spiegelbildlich gleichen Hälften angeordnet ist (Abb. 88). Der Teilung der Zelle geht die der Chromosomen voraus. Die Tochterchromosomen werden nach den Polen zu verlagert, worauf sich in der Nähe der Pole aus den Chromosomen ein neuer Kern — der Tochterkern — aufbaut, während die Strahlenfiguren um das Zentrosoma herum verschwinden. Alsdann teilt sich auch der Zelleib. Sehr bald beginnt sich jedes Zentrosoma mit einem neuen Strahlenkranz zu umgeben, zu teilen und so läuft bei der Furchung wie ein Uhrwerk eine Teilung nach der anderen ab. Es beginnt also das Zentrosoma mit der Teilung, der chromatische Apparat folgt und der Zelleib macht den Schluß. Die Teilung des Zelleibes und die Verteilung der Tochterchromosomen erscheint dabei von dem Verhalten des Zentrosomas und den um dieses erscheinenden Strahlungsphänomenen abhängig. Nicht so die Vorgänge am Kern. Die Umbildung des chromatischen Apparates ist ein von den übrigen Veränderungen unabhängiger Vorgang. Man hat deshalb von einem „Dualismus der karyokinetischen Phänomene“ gesprochen und angenommen, daß bei der Karyokinese zwei völlig selbständige nur an einem Punkt ineinandergreifende Kreisprozesse nebeneinander herlaufen, den Zyklus der Chromosomen und der den Zentrosomen (Boveri). Wir wollen jetzt die einzelnen Phänomene genauer betrachten und beginnen mit den Vorgängen am Kern.

49. Vorgänge am Kern, die chromatische Figur. Wir hatten uns früher (S. 42 ff.) mit dem Bau des Kerns befaßt. Trotz mancherlei gegenteiliger Meinungen hatten wir an der klassischen Ansicht festgehalten, daß im Kern der chromatische Apparat enthalten ist, der in vielen Fällen die Form eines Gerüstes oder Netzwerkes besitzt. Wir werden sehen, daß die Vorgänge bei der Mitose diese Ansicht stützen.

Der geschilderte Zustand des Kernes findet sich zwischen den Teilungen. Meist wird vom Ruhezustand gesprochen. Boveri wies darauf hin, daß aber gerade dann der Kernapparat seine Tätigkeit entfaltet. Für die Teilung wird er zusammengepackt, gerade wie der Inhalt eines Koffers zwischen zwei Bahnfahrten in ausgepacktem Zustand seine Funktion entfaltet, für die Reise aber in eine geeignete Form gebracht wird, um transportiert werden zu können. Wir wollen die beiden Zustände des chromatischen Apparates den Arbeitszustand — zwischen den Teilungen — und den Teilungszustand nennen. Der Chromatinzyklus, oder da wir das Chromatin nach seinem Verhalten bei der Teilung als den wichtigsten Kernbestandteil bezeichnen müssen, der Kernzyklus, besteht in der Ausbildung des Teilungszustandes aus dem Arbeitszustand, der Teilung, und der Rückbildung wieder in den Arbeitszustand. Der Teilungszustand ist ausgezeichnet durch die Chromosomen (Waldeyer). Das sind Stücke des chromatischen Apparates, die meist eine bei den einzelnen Teilungen immer wiederkehrende, z. B. schleifenförmige Gestalt haben. Sie färben sich gerade wie das Chromatin des Arbeitskernes mit basischen Farben, aber viel intensiver. Die Anordnung der Chromosomen während der Teilung wird als chromatische Figur der Mitose bezeichnet. Ihr wird alles andere als achromatische Figur gegenübergestellt.

Die klassischen Objekte, um an ihnen den Chromatinzyklus zu studieren, sind die Gewebezellen, vor allem die Hautepithelzellen, der Larven unserer geschwänzten Amphibien, Triton, Salamandra (Flemming, C. Rabl). Vor allem werden gefärbte Fixationsbilder studiert. Man kann aber die Chromosomen auch sehr gut während des Lebens beobachten. Zwar sind die Einzelheiten,

die das gefärbte Bild zeigt, nicht alle zu erkennen, jedoch ordnen sich die Beobachtungen am lebenden Objekt (Abb. 89) so gut dem durch die toten Bilder zu erschließenden Zyklus ein, daß kein Zweifel bestehen kann, daß es sich nicht nur bei den Chromosomen um Teile des lebenden Organismus handelt, sondern auch daß der Zyklus des chromatischen Apparates in seinen wesentlichen Punkten so abläuft, wie wir ihn aus den Präparaten erschließen. Die Chromosomen sind also sicher keine Kunstprodukte, ganz abgesehen davon, daß die Zahlen und Teilungsverhältnisse in ihrem gesetzmäßigen Verhalten unmöglich durch Gerinnsel aus Solen oder homogenen Gallerten erklärt werden können. In dem fixierten und gefärbten Präparat findet man nun alle Zwischenstufen zwischen den Chromosomen am Schluß der Teilung (Anaphase), wo sie am lebenden Objekt noch zu erkennen sind, und dem chromatischen Gerüst des Arbeitszustandes. Angenommen, letzteres sei ein reines Kunstprodukt, ein Niederschlag aus einem

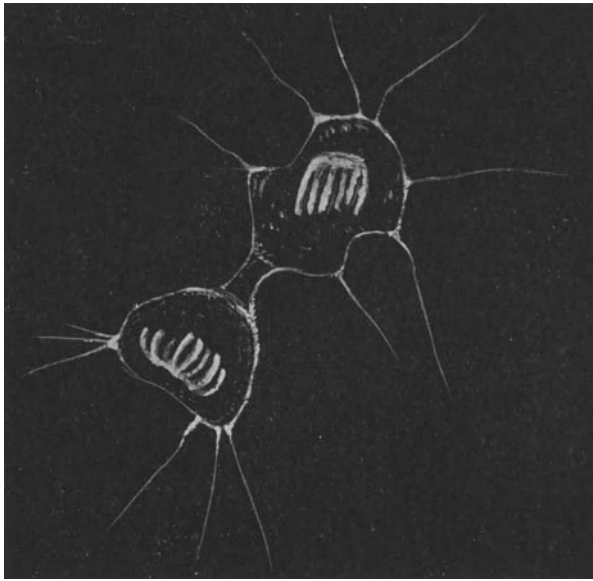


Abb. 89. Lebende Bindegewebszelle von Triton in Teilung. Nach Heidenhain 1911. (Man kann solche Bilder leicht an den Schwänzen gutgenährter Larven beobachten, die man, um das in den Chromatophoren ausgebreitete Pigment zum Zusammenballen zu bringen, eine oder mehr Stunden auf weißen Untergrund gebracht hat.)

Sol, wo ist dann die Grenze in der Bilderreihe, die die Kunstprodukte von den naturgetreuen Bildern scheidet? Man wird also nicht umhin können, auch dem Fixationsfärbungsbild des chromatischen Gerüsts irgend ein Äquivalent im Arbeitskern zuzuerkennen, wenn auch vielleicht bei ihm mehr Veränderungen gegenüber der Beschaffenheit im Leben vorhanden sind, als das beim Teilungszustand des chromatischen Apparates der Fall ist.

Man teilt den Verlauf der mitotischen Teilung in vier „Phasen“ ein, die Prophase, die Metaphase und die Anaphase¹⁾ (Abb. 90).

Während der Prophase (Abb. 90, 2—4) entstehen die Chromosomen aus dem Kern. Der Weg, auf dem das geschieht, ist bei verschiedenen Tieren

¹⁾ In Bezug auf die Einteilung der Vorgänge bei der Mitose herrscht einige Verschiedenheit. Die hier angewandte schließt sich Gurwitsch (1904) an.

verschieden. Bei den meisten Eiern verdichtet sich das Kerngerüst, die Verzweigungen und Verbindungen des Netzwerkes schwinden, und nur wenige Stränge bleiben übrig. So ist es beim Pferdespulwurm (*Ascaris megalocephala*). Diese Stränge sind die Chromosomen. Bei den auch in diesem Buche abgebildeten Kernen der Amphibienepithelzellen wird zuerst ein zusammenhängender Faden gebildet, Kernfaden, der erst lang und dünn, dann kürzer und dicker ist. Er ist dementsprechend eng oder locker im Kernraum aufgekäuelt, und man unterscheidet so das Stadium des engen Knäuels (Abb. 90, 2), dem das Stadium des lockeren Knäuels (Abb. 90, 3) folgt. Das Knäuel heißt

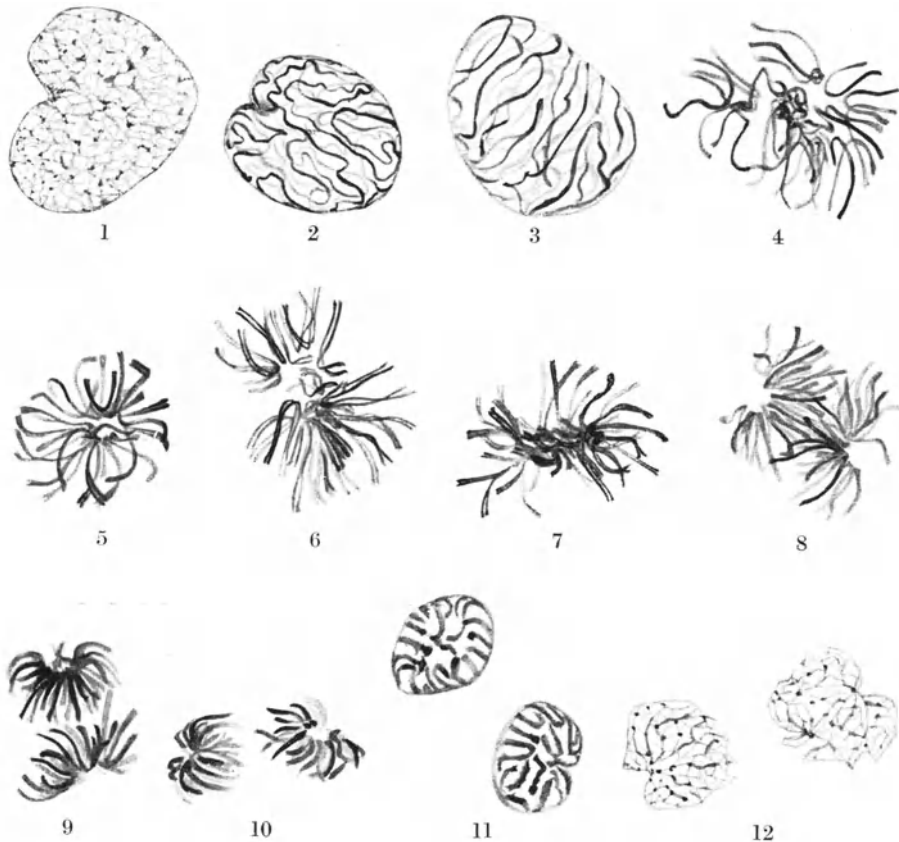


Abb. 90. Chromatinzyklus. Epithelzellen des Tritonlarvenschwanzes. 825 $\times$. P.
1 Arbeitskern, 2–4 Prophase, 5–7 Metaphase, 8–12 Anaphase.

auch Spirem. Dieser Faden zerfällt dann in Segmente, die Chromosomen. Bei unseren Amphibien sind das Schleifen (Kernschleifen). Jetzt werden sie aus der Kernvakuole frei, indem deren Membran verschwindet. Dieser Augenblick bezeichnet das Ende der Prophase (Abb. 90, 4).

In der Metaphase (Abb. 90, 5–7) ordnen sich die Chromosomen zu einer meist sternförmigen Figur an. Von einem Kernbläschen ist dann nichts mehr nachzuweisen. Die Kernmembran verschwindet und die Chromosomen liegen scheinbar frei im Grundplasma. Immerhin ist aber der Raum, in dem sie jetzt liegen, von besonderer Beschaffenheit (siehe S. 94). Auch die Nukleolen werden aus der Kernvakuole frei. Sie verschwinden jedoch, lösen sich auf

und nehmen an den Veränderungen, die nun erfolgen, nicht teil. Die sternförmige Figur liegt genau in der Mitte zwischen den beiden Polen (Abb. 88) und wird als „Äquatorialplatte“ bezeichnet. Sie stellt den Höhepunkt der Mitose dar. Dieser Zustand dauert auch verhältnismäßig am längsten. Die Ebene in der die Äquatorialplatte liegt, ist die zukünftige Teilungsebene der Zelle.

Als bald teilen sich die Chromosomen. Jedes Chromosoma wird der Länge nach in zwei Teile zerlegt. Die Teilung ist in vielen Fällen schon angedeutet, wenn die Chromosomen aus dem Kern frei werden. Die Spalthälften der Schleifen wandern nach entgegengesetzten Seiten, d. h. auf die Pole der achromatischen Figur zu (Abb. 90, 8, 9, 10). Diese Vorgänge sind die Anaphase, zu denen man auch noch den Wiederaufbau des Arbeitskerns aus den Schleifen rechnet (Abb. 90, 11, 12). Bei unserem Triton umgeben sich alle Chromosomen zusammen mit einer Kernmembran, sie liegen dann in einer Vakuole (Abb. 90, 11). Das ist der mit dem Kernsaft erfüllte Kernraum. Bei anderen Zellen, z. B. den vielstudierten Eiern der Seeigel, wird zunächst jedes Chromosoma für sich zu einem kleinen Kern. Am Pol liegen dann also viele kleine Kerne (Karyomeren), die sich erst später zu einem gemeinsamen Kern vereinigen. Bei anderen Tieren

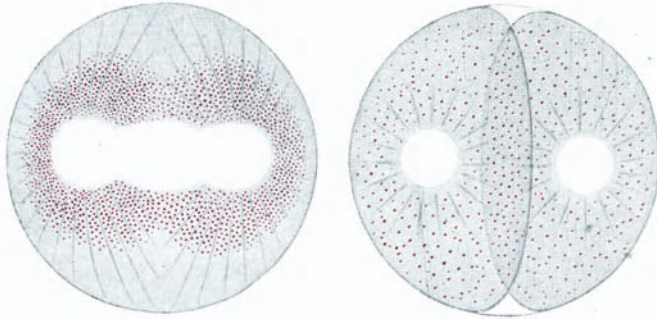


Abb. 91. Seeigeleier in Teilung, lebend, mit Neutralrot gefärbte Körnchen in ihnen. Nach Fischel 99.

bleiben solche Teilkern längerer Zeit, unter Umständen bis zur nächsten Teilung erhalten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß darauf manche als Stadien amitotischer Vorgänge beschriebenen Bilder während der Furchung zurückzuführen sind.

Im allgemeinen ist der Wiederaufbau des Arbeitskerns ein Abbild seiner Umbildung zum Teilungskern. Bei unseren Objekten, den Tritonen, besteht nur der Unterschied, daß ein zusammenhängender Kernfaden nicht wieder gebildet wird. Die Chromosomen erhalten gleich Fortsätze, durch die sie sich untereinander verbinden (Abb. 90, 11). Dieser Chromatinbrücken werden immer mehr, das Bild der Schleifen verwischt sich und zwei Tochterkerne sind aus den Mutterkernen entstanden, die diesem vollkommen gleichen, nur kleiner sind.

50. Die achromatische Figur. Die Wandlungen und Veränderungen der chromatischen Figur sind, wie erwähnt, nur zum Teil der Beobachtung während des Lebens zugänglich. Dasselbe gilt von der achromatischen Figur. Die Zentrosomen sind an den Polen zuweilen als hellglänzende Körnchen sichtbar (Nematoden, Abb. 86 b c). Die beiden Strahlensonnen, die von ihnen ausgehen, sind an den sich furchenden Eiern vieler Tiere oft das einzige, was von dem ganzen Teilungsgeschehen in der lebenden Zelle sichtbar ist (Abb. 91). Zwischen beiden Polen befindet sich meist ein optisch leerer Raum. Hier befindet sich

auch die Äquatorialplatte (vgl. Abb. 86). Körnchen und Trübungen, wie sie sonst im Zelleib vorkommen, fehlen hier (Abb. 91). Auch die Plastosomen liegen außerhalb dieses tonnen- oder spindelförmigen Raumes. Sie ordnen sich um ihn herum an und werden dann auf beide Tochterzellen verteilt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß er von einem Mittel gefüllt wird, das dünnflüssiger als das Grundplasma ist. Er würde also eine Art von undeutlich abgegrenzter Vakuole darstellen, in der sich die Bewegung der Chromosomen vollzieht.

Am fixierten Präparat ist hier die Spindel sichtbar. Ein System von Fäden spannt sich zwischen den beiden Polen aus. Man unterscheidet die Zentralspindel von den Mantelfasern (Drüner). Die Fäden der Zentralspindel laufen durch, von Pol zu Pol. Sie werden so von den Chromosomen umlagert, daß sie durch die Mitte der Äquatorialplatte gehen. Die Mantelfasern heften sich an die Chromosomen an. Von jedem Pol gehen an die zugeordnete Hälfte jedes Chromosomas ein oder mehrere Fäden (Abb. 92). So zeigt sich auch im Spindelapparat die symmetrische Figur, zu der sich die Zellorganisation während der Metaphase aufbaut. Die Symmetrieebene geht durch die Mitte der Äquatorialplatte, also im idealen Falle durch die Spalten in den Chromosomen. Spindel und Polstrahlen werden durch diese Ebene genau halbiert. In der Anaphase wandern die Chromosomen die Spindel entlang gegen die Pole zu unter gleichzeitiger Verkürzung der Mantelfasern.

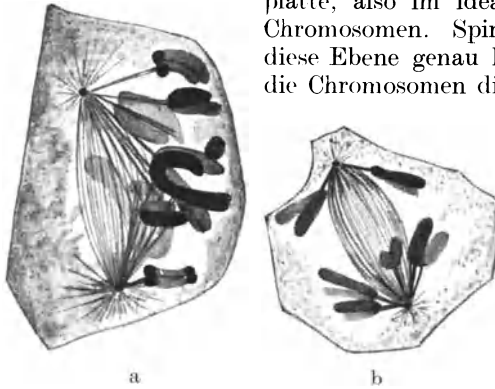


Abb. 92. Achromatische Figuren aus der Spermatozytenteilung des Salamanders. (Nach Drüner 1895.) a Ende der Prophase, die Chromosomen werden von den Zugfasern ergriffen. b Anaphase. Zentralspindel und Mantelfasern, an den Chromosomenspalthälften angeheftet.

Die Entstehung der Spindel ist verschieden. Bei einem Teil der Fälle entsteht sie sicher zwischen den sich teilenden Zentren im Protoplasma. Von anderen Objekten wird beschrieben, daß die Spindel im Kern entstünde, indem dieser zwischen die beiden Tochterzentrosomen gelagert und in der Kernvakuole eine Spindelgebildet werde. Die Teilung des Zelleibes geht durch die Spindel hindurch, von der vielfach noch Fäden übrig bleiben, die die beiden Tochterzellen eine Zeitlang verbinden (Abb. 86d).

Die achromatische Figur ist der variabelere Teil der mitotischen Teilungsbilder. Während bei den Furchungsteilungen und denen der Ei- und Samenzellen die Strahlungsfiguren sehr umfangreich zu sein pflegen und sich vielfach durch das ganze Protoplasma erstrecken, sind sie bei den Teilungen vieler Gewebezellen klein oder fehlen. Auch die Zentralspindel kann fehlen (*Ascaris*).

51. Die teilenden Kräfte. Um über das Kräftespiel bei diesen im vorstehenden geschilderten Vorgängen eine Vorstellung zu gewinnen, müßte man zunächst einmal über die physikalische Natur der den optischen Bildern zugrunde liegenden Gebilde eine genaue Kenntnis haben. Leider ist das nicht der Fall. Das betrifft vor allen Dingen Spindel und Strahlungen. Sind diese fest, d. h. in unserem Falle von größerer innerer Reibung als die Umgebung, das Grundplasma, so liegt der Gedanke nahe, daß die achromatische Figur einen Teilungsapparat für das Chromatin oder auch für die ganze Zellorganisation darstelle.

Dieser Apparat wird folgendermaßen wirkend gedacht. Inmitten eines leichtfließenden Mediums, im schon erwähnten optisch leeren Feld (Teilungs-

raum, Drüner)¹⁾, entwickelt sich die Spindel, die beide Pole miteinander in lesle velollaulgl orngl. Die mantellfasern sind Zuglasern, sie ziehen sien an die aus der Kernvakuole freiwerdenden Chromosomen und ziehen sie in die Mitte der Zentralspindel. Dann werden die Chromosomenspalthälften auseinandergezogen, durch die sich kontrahierenden Mantelfasern, die also eine Art von Myofibrillen sind. Gleichzeitig entfernen sich die Spindelpole voneinander. Das letztere, das Auseinanderweichen der Spindelpole und die damit einhergehende Streckung des Zelleibes in der Richtung der Spindel ist am lebenden Objekt zu beobachten. Die Polstrahlen sollen dabei die Pole in der Zellkrusta verankern, die Zentralspindel entweder als Widerlager dienen oder durch Längenwachstum das Auseinanderweichen der Pole unterstützen, wenn nicht allein bewirken (Theorien der ziehenden und stemmenden Wirkung des Spindelapparates).

Eine Reihe von Tatsachen sind für diese Theorie beigebracht worden. Vor allem sprechen die dafür, die eine feste Beschaffenheit des Spindelapparates wahrscheinlich machen. Er kann sich als Ganzes mit den jungen Asteren

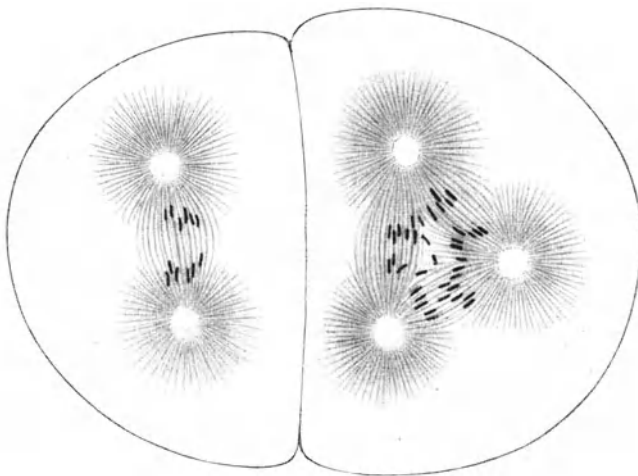


Abb. 93. Triaster eines Seeigeleis im Zweizellenstadium. Nach Baltzer 1908.

im Zelleib verschieben, auch läßt er sich aus einzelnen lebenden Objekten herauspräparieren.

Diese Tatsachen sind nur schwer mit der Ansicht in Einklang zu bringen, die in dem ganzen streifigen Feld, in dem die Bewegungen der Chromosomen vor sich gehen, den optischen Ausdruck von Strömungen sieht. Dabei werden die Spindelfäden als Flüssigkeitsfäden aufgefaßt, die aus einer relativ starren Umgebung sich abheben. Die Fixierungsbilder selbst sind mit beiden Ansichten vereinbar.

Es ist fernerhin versucht worden, die Ähnlichkeit, die die ausgebildete Figur in der Metaphase — allerdings auch nur in dieser — mit den Kraftlinien eines magnetischen Feldes zwischen zwei ungleichnamigen Polen besitzt, zur physikalischen Deutung zu benutzen. Diese Ähnlichkeit ist nur oberflächlich und derartige Erklärungsversuche sind als mißlungen zu betrachten²⁾.

¹⁾ Die Vorstellung von der achromatischen Figur als einem Teilungsapparate ist am eingehendsten von Drüner entwickelt (vgl. auch die Abbildungen).

²⁾ Ebenso beruht die Ableitung Rhumblers, der die Figur als Trajektoriensystem, also als eine Anordnung des Materials in Linien größter Spannung angesehen wissen will,

Jede Theorie der Karyokinese muß die mehrpoligen Mitosen berücksichtigen. Die klassische Methode, solche Figuren zu erzeugen, ist die Überbefruchtung des Seeigeleies. Dringen zwei Spermien in ein Ei ein, so liefert jedes aus seinem Mittelstück zwei Pole, die sich zu einem „Tetraster“ zusammensetzen. Wird die Teilung des einen Zentrums unterdrückt, was z. B. durch Schütteln der Eier nach der Befruchtung erreicht werden kann, so entsteht ein „Triaster“ (Abb. 93). Dabei ordnen sich die Chromosomen der drei Kerne — ein Ei-, zwei Spermakerne — nach dem Zufall zwischen die Pole ein. Solche Vorgänge werden schwer nach einer anderen Auffassung zu deuten sein als der, die in den Spindeln wirkliche Fadengerüste zwischen den Polen sieht. Der Spindelapparat ist entschieden ein Organ zur Verteilung des Chromatins. Die Chromosomen sind sicher bei der Teilung ganz passiv. Dahin deutet auch ihr Verhalten bei den mehrpoligen Mitosen. Wie die Lage der Kerne es fügte, werden sie in den Spindelapparat hineingezogen.

Wir schließen uns also der Theorie an, die in der Spindel einen Apparat aus starren und kontraktilem oder aus beiderlei Gebilden sieht. Dennoch bleibt vieles dunkel. Vor allem die Bedeutung der Zentrosomen und der Polstrahlungen.

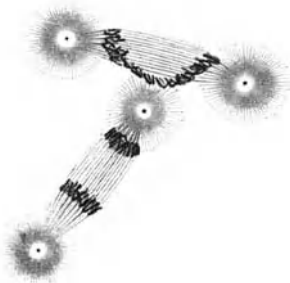


Abb. 94. Teilungsfiguren aus dem Dotter einer Forelleneisenscheibe mit Störung der Anordnung der Chromatinschleifen. Aus O. Hertwig.

Bei den Teilungen der Zellen höherer Pflanzen fehlen Zentrosomen und auch Polstrahlen sind nicht vorhanden. Hier, wie auch bei Teilungen einzelliger Organismen, fehlen Pole, die Spindelfasern verlaufen nahezu parallel oder konvergieren tonnenförmig gegen einen Punkt, der außerhalb der sich teilenden Zelle liegt. Hält man fernerhin dazu, daß angeblich Zentren mit Strahlungen neu und in Vielzahl entstehen können (Abb. 38), so wird die Rolle dieser Gebilde ziemlich dunkel. Die Vorgänge bei der Befruchtung hinwiederum scheinen darauf hinzuweisen, daß hier ein Teilungsorgan von sehr selbständigem Verhalten in die Zelle eingeführt wird, wie das auch in dem Boverischen Satz von den zwei Zyklen (S. 90) zum Ausdruck gelangt.

Sind die Spindelfasern besondere Zellorgane, so gilt das doch nicht auch von den Polstrahlen. Es sind zwar eigenartige Störungsbilder beschrieben, die zeigen, wie die Chromosomen einer Spindel, die in den Strahlenkranz eines andern Pols geraten, von diesem angezogen, gestört werden (Abb. 94). Man hat aus diesen und anderen Gründen zum mindesten die Mantelfasern der Spindel für dasselbe wie die Polstrahlen erklärt. Alles übrige, vor allem ihr Verhalten am lebenden Objekt, spricht aber dafür, daß die Asteren eine besondere Anordnung des Grundplasmas um die Zentren sind, eine radiäre und zum Teil auch konzentrische Schichtung. Sie sind also wohl selbst nicht Teil eines mechanischen Apparates zur Teilung etwa des Kerns oder der Zelle, sondern spielen im Zellprotoplasma dieselbe Rolle wie die Chromosomen im Kern. In ihnen kommt der Umbau der Zellorganisation zur Teilung zum Ausdruck. Es wird die schon mehrfach betonte symmetrische Organisation, die einer Verdoppelung der Zellorganisation entspricht, hergestellt, unter Zentrierung des ganzen Zellinhaltes auf die Spindelpole. Gerade bei der Furchung geschieht das mit besonderer Gründlichkeit, die Asteren sind besonders ausgebildet. Mannigfache

auf einem physikalischen Irrtum. Die zahlreichen Modelle zur Erläuterung der Karyokinese haben ebenso zur Erklärung bisher nichts beigetragen. Die Beobachtung des lebenden Objekts und die experimentelle Bearbeitung des Problems, wie sie die Arbeiten Boveris angebahnt haben, haben unsere Anschauungen weit mehr gefördert und geklärt.

Bewegungen und Strömungen im Zelleib bezeichnen diesen Umbau. Die Abbildungen zeigen das an Körnchen, die man durch Vitalfärbung in Seeigeleiern hat entstehen lassen (Abb. 91). Also auch der Zelleib hat einen Arbeits- und einen Teilungszustand. Der letztere kommt eben in den Asteren zum Ausdruck.

Die Zellteilung selbst, die Durchschnürung des Zelleibes, läßt sich nach dem Vorgange Bütschlis auf Oberflächenkräfte zurückführen. Eine Erhöhung der Oberflächenspannung am Äquator oder ihre Herabsetzung an den Polen würde tatsächlich die Bildung jenes unsichtbaren Schnürfadens rund um den Zelläquator zur Folge haben, den wir uns früher zur Veranschaulichung des Vorganges dachten. Die Zone höherer Spannung schneidet die Zelle wie ein sich kontrahierender Ringmuskel durch. Am lebenden Objekt sieht man Strömungen verschiedener Art (Abb. 86 b) und in einigen Fällen hebt sich sogar eine besondere Zone am Äquator der sich durchschnürenden Zelle ab. Hier ist der „Ringmuskel“ also zu sehen (Abb. 95).

Wenn der Teil des Problems der zellteilenden Kräfte noch dunkel ist, der sich darauf bezieht, wie sie wirken, wenn sie einmal da sind, so ist das noch viel mehr der Fall mit dem Problem, wie dieser Kräfteapparat entsteht. Es mag sein, daß alle unsere bisherigen Erklärungsversuche aus dem Grunde daneben greifen, weil sie zu sehr an die Verhältnisse bei größeren Dimensionen anknüpfen. Unsere Theorien sind Modellvorstellungen in einem ganz falschen Dimensionsbereich. Gerade die Lehre von den Zerteilungszuständen hat die Bedeutung gezeigt, die der Größenordnung der Teile für ihr Verhalten zueinander zukommt. Unsere Theorien der Zellteilung lassen außer acht, daß alle Zellorgane eine sehr geringe Masse haben, dafür vergleichsweise sehr große Oberflächen. Im Vergleich zu allen Kräften, die Funktionen der Oberflächen sind, wie z. B. Reibung, Kapillarkräfte usw., sind die zu überwindenden Trägheits- und Schwerewiderstände verschwindend klein. Die Entfernungen sind so gering, daß Molekular- und Atomkräfte wirksam werden können, von denen man bei größerer Entfernung der Teile nichts merkt.

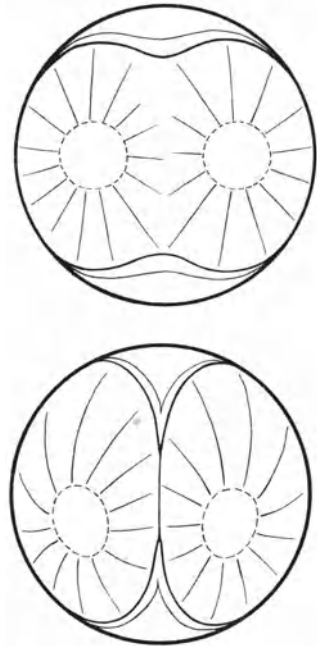


Abb. 95. Oberflächenschicht bei der Teilung von Seeigeleiern. Nach H. E. Ziegler 1903.

52. Dauer und Richtung der Teilung. Wir wollen noch einen Blick werfen auf einige Umstände bei der Zellteilung, die wir bisher außer acht gelassen hatten. Zunächst, wie lange dauert eine Zellteilung? Wie alle Lebensvorgänge ist sie von der Temperatur abhängig und auch an ihr zeigt sich natürlich das besondere Verhalten der verschiedenen Tierarten in bezug auf Lebensablauf und Temperatur. Bei der dem normalen Leben eines Tieres entsprechenden Temperatur dauert die Teilung höchstens Stunden. Nach G. Levi dauerte die Zellteilung in embryonalem Hühnerbindegewebe in der Deckglaskultur ein bis zwei Stunden (bei 37°), nach Jolly die von Erythrozyten des Wassersalamanders zweieinhalb Stunden¹⁾. Weiter wäre die Frage zu erörtern, wodurch

¹⁾ Nach Jolly aus Gurwitsch: Dichtes Knäuel 25'; lockeres und Mutterstern 40'; Diaster bis Beginn der Durchschnürung 15'; Durchtrennung 10'; vollständige Rekonstruktion des Kerns 10'. Nach eigener Beobachtung dauerte die Teilung einer Bindegewebszelle am Schwanz einer Tritonlarve bei Zimmertemperatur im Sommer (ca. 20°) von Beginn der Metaphase bis zur vollendeten Durchschnürung 10'.

die Teilungsebene bestimmt wird. Wir hatten gesehen, daß sie im allgemeinen mit der Lage der Spindel gegeben ist, denn sie geht durch deren Äquator. Damit ist die Frage aber nur verschoben, denn wodurch wird die Lage der Spindel bestimmt? Sie pflegt einmal in gewissen Beziehungen zur Gestalt der Spindel zu stehen.

O. Hertwig hat für die Furchung der Eier die Regel gegeben, daß die Spindel sich in der Richtung der größten Ausdehnung einstellt, daß also senkrecht zu dieser Richtung die Zelle geteilt werde. Die Teilung erfolge also in einem kleinsten Schnitt des Zellkörpers. Dabei gilt, daß das Grundplasma der gemessene Teil ist, nicht der Zelleib, der durch hineingestopfte Dottermassen oft eine riesige Ausdehnung nach einer Seite hin erhält, wie das z. B. am Vogelei der Fall ist.

Diese Massenverteilung der Zellbestandteile ist allerdings nur einer der bestimmenden Faktoren. Eigenschaften des Eibaues, die im einzelnen unbekannt sind, wirken bestimmend auf die Richtung der Zellteilung ein. Es gelingt nicht immer, dadurch die Lage der ersten Furchungsspindel zu verschieben, daß man durch Pressen dem Ei eine Gestalt gibt, deren größter Durchmesser nicht in die Ebene fällt, in der am undeformierten Ei die Lage der Spindel zu erwarten gewesen wäre. Die Spindel liegt trotz der Deformierung in der alten Ebene (Boveri 05). Für die Gewebezellen des entwickelten Körpers gelten ebenfalls andere Beziehungen.

53. Ursachen der Zellteilung. Was die Zelle veranlaßt, in die Teilung einzutreten, ist im einzelnen unbekannt. R. Hertwig hat den Begriff der Kernplasmarelation aufgestellt. Man versteht darunter das Verhältnis der Quantität des Kernes zu dem des Zelleibes. Jedoch wird von manchen nicht das einfache Verhältnis der Massen oder Volumina für maßgebend gehalten, sondern das Verhältnis der Kernoberfläche zur Protoplasmanenge. Man kann das als die spezifische innere Oberfläche des Protoplasmas gegen die Kernvakuole bezeichnen. Unter spezifischer Oberfläche wird die Größe der Oberfläche verstanden, die auf die Volumeinheit des betrachteten Gebildes entfällt. Die Kernplasmarelation gibt also die Größe der Grenzfläche gegen die Kernvakuole an, die auf die Volumeinheit des Protoplasmas oder auch der ganzen Zelle entfällt. So ist z. B. $\frac{r^2}{R^3}$ die Kernplasmarelation einer kugeligen Zelle, deren Gesamtradius R, deren Kernradius r ist.

Es ist durch viele Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, daß die Kernplasmarelation einem konstanten Wert zustrebt. Im befruchteten Ei ist $\frac{r^2}{R^3}$ klein, kleiner als der Normalwert in den Zellen der betreffenden Tierart. Nun erfolgen solange Zellteilungen, bis die dem Normalwert möglichst nahe Größe der Relation erzielt ist. Die Kerne sind bei beiden Teilungsprodukten gleich. Sie wachsen auf die ursprüngliche Größe an, während ja bei den Furchungszellen der Zelleib nicht wächst. Damit ist die Relation gestiegen, denn r ist sich gleich geblieben, R gefallen. Unregelmäßigkeiten in der Plasmaverteilung auf beide Teilprodukte ermöglichen auch den Ausgleich bei atypischen Ausgangswerten, vor allem da die Anzahl der bis zum Abschluß der Furchung (Blastula, Beginn der Gastrulation) erfolgenden Zellteilungen sehr groß ist. Die Kernplasmarelation und ihre Rolle bei der Furchung ist um so wertvoller, als sie, wenigstens für eins der zahlreichen Geschehen bei der Furchung und ersten Entwicklung einen Automatismus erkennen läßt, der zugleich regulierend wirksam sein kann. Die Kernplasmarelation ist zu mancherlei Vorgängen in

den Geweben in Beziehung gesetzt worden. Uns interessiert hier nur die zur Zellteilung.

54. Bedeutung der Chromosomen. Wir hatten schon mehrfach betont, daß die Zellteilung eine Verdoppelung des Ausgangssystems bedeutet und daß bei der mitotischen Kern- und Zellteilung die Umordnung der Organisation der Zelle auch sichtbar dieser Verdoppelungsaufgabe gerecht zu werden scheint. Es entstehen zwei gleiche Hälften. Das gilt nicht nur für die Massen. Hier werden noch am ehesten Abweichungen beobachtet. Jeder Zellbestandteil wird verdoppelt. Am genauesten bekannt ist das für die chromatische Substanz des Kerns. Wie weit es für das Protoplasma gilt, ist unsicher. Wir haben früher (S. 30) gesehen, daß es für die Plastosomen von Manchen behauptet wird.

Das Chromatin oder besser der chromatische Apparat ist der Kernbestandteil, der sich bei der Teilung in Chromosomen umwandelt. So hatten wir es nach Boveri definiert. Damit stehen diese Gebilde im Mittelpunkt der Kernorganisation und wir wollen uns mit ihnen jetzt etwas näher befassen.

Die Zahl der Chromosomen, die bei jedem Individuum und im allgemeinen bei jeder Tierart auftritt, ist konstant. Der Feuersalamander, eins der beststudierten Objekte, hat in der Äquatorialplatte seiner Körperzellen 24 Chromosomen. Auch der Mensch hat 24 Chromosomen (Grosser)¹⁾.

Es ist von einigen — gerade vom Salamander — behauptet worden, diese Zahl schwanke, sei ein Durchschnittswert, und die wirklichen Zahlen ordneten sich nach dem Fehlergesetz um den Wert 24 herum an. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß die Zahlenreihe nicht der Variation der Chromosomenzahl, sondern der Variation der Zählfehler entspricht. Es ist bei den meisten Objekten nicht möglich, die Zahl der Chromosomen mit Sicherheit bis auf ein oder zwei auszuzählen. So war es z. B. an dem Tritonlarvenschwanz der den Abbildungen (90) zugrunde lag, an all den vielen Dutzenden von Mitosen nicht ein einziges Mal möglich, die Zahl genau zu bestimmen, das heißt jede Schleife von ihrem einen Ende bis zum anderen, genau festzulegen und von den anderen Schleifen sicher zu trennen. Wenn also die Zählungen bei manchen Objekten keine Konstanz ergeben, so liegt das an der Zählung und nicht am Objekt.

Das Zahlengesetz der Chromosomen lautet genau genommen so: jeder Kern läßt so viele Chromosomen aus sich hervorgehen, wie bei seiner Bildung Tochterchromosomen in ihn eingegangen sind (Boveri). Kreuzungsbefruchtung von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl läßt z. B. dieses Gesetz gut erkennen.

Besondere Verhältnisse herrschen bei den Geschlechtszellen. Die beiden Vorkerne (S. 89), die in die erste Furchungsspindel eintreten, weisen jede die Hälfte der normalen Chromosomenzahl auf. Das ist die haploide Zahl $\left(\frac{n}{2}\right)$, das Doppelte davon — also die Chromosomenzahl der Körperzellen — ist die diploide Zahl (n). Bei den Tieren führt nur die reife Geschlechtszelle die haploide Zahl. Bei Pflanzen ist das anders. Die Spore des Farns besitzt die haploide Zahl, und dementsprechend auch der daraus hervorgehende Vorkeim in allen seinen Zellen. Erst mit der Befruchtung, der Vereinigung der vom Vorkeim gelieferten Geschlechtsprodukte, wird die diploide Zahl wieder hergestellt. So wechselt eine haploide mit einer diploiden Generation ab. Aus allen diesen Tatsachen ergibt sich, daß irgendwo und irgendwann in der Reihe der Generationen der Zellen, die die befruchteten Eizellen miteinander verbinden (Keimbahn), die

¹⁾ Demonstration auf der Anatomenversammlung 1921 zu Marburg.

haploide Zahl aus der diploiden entstehen muß. Man bezeichnet diesen Vorgang als Reduktion.

Bei den Tieren fällt die Reduktion in die letzten zwei Zellteilungen vor der eigentlichen Geschlechtszellengeneration. Man bezeichnet sie als die Reifung der Geschlechtszellen und die beiden Teilungen als Reifungsteilungen. In die erste Reifungsteilung tritt die doppelte, diploide, Zahl chromatischer Elemente ein ($2n$). Diese haben aber nicht die gewöhnliche Form der Chromosomen. Sie sind kleiner und je vier von ihnen sind zu „Tetraden“ oder Vierergruppen angeordnet (Abb. 96). Haben wir $2n$ -Elemente und je 4 davon zu einer Gruppe vereinigt, so resultieren $\frac{2n}{4} = \frac{n}{2}$ Vierergruppen. Das heißt, die haploide Zahl

tritt bereits in der Zahl des Tetraden in die erste Spindel ein. Bei den beiden Reifungsteilungen wird nun auf jedes der vier Teilprodukte je ein Korn aus jeder Tetrade verteilt (Abb. 96). Wie das geschieht und wie vor der ersten

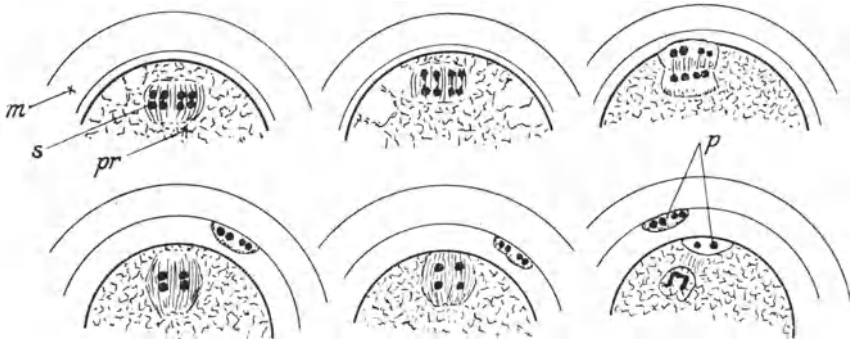


Abb. 96. Reifungsteilungen des Eies vom Pferdespulwurm (*Ascaris megaloccephala*). Nach Boveri aus Buchner. *m* Eimembran, *s* Reifungsspindel mit Tetraden, *pr* Protoplasma, *p* Polzellen (Produkte der Reifungsteilungen). Reihenfolge von links oben nach rechts unten.

Reifungsteilung aus dem diploiden Kern die Tetraden entstehen, das genauer zu schildern, ist Sache der Entwicklungsgeschichte und wir können uns hier nicht darauf einlassen.

Nach dem Gesetz, daß immer so viele Chromosomen aus einem Kern entstehen, wie in ihn eingegangen sind, ermöglicht allein die Reduktion die Erhaltung der Chromosomenzahl. Der Vorgang muß geradezu gefordert werden, wenn man ihn noch nicht kannte, und Weismann hat auch in der Tat etwas Derartiges vorausgesagt, wie es in der Reduktion der Chromosomenzahl bei der Reifung der Geschlechtszellen (Tiere) oder der Ausgangszellen der ungeschlechtlichen Generation (höhere Pflanzen) tatsächlich später entdeckt wurde.

Alle die angeführten Tatsachen, Regeln und Gesetze werden am besten erklärt durch die Annahme, daß auch im Arbeitskern die Chromosomen nicht vollständig verschwinden, sondern irgendwie darin enthalten bleiben. Das Zahlengesetz wäre anderenfalls vollständig unerklärlich¹⁾. Diese Annahme wird meist als Individualitätstheorie der Chromosomen ausgesprochen (Rabl, Boveri). Diese Theorie nimmt an, daß die ganzen Chromosomen im Kern erhalten bleiben, sich bei der Bildung des Arbeitskerns dadurch unkenntlich

¹⁾ Diese Annahme steht logisch durchaus auf derselben Stufe wie die, daß in 58,5 g NaCl tatsächlich die 23 g Na und die 35,5 g Cl enthalten seien, die da hineingingen, als das NaCl aus den betreffenden Mengen der Elemente entstand und die unter bestimmten Bedingungen wieder daraus frei werden.

machen, daß sie Fortsätze ausstrecken, die miteinander, etwa wie die Fortsätze der Mesenchymzellen, anatomisieren, und so ein Netzwerk bilden, eben das chromatische Kerngerüst¹⁾, in dem die einzelnen Chromosomenindividuen wohl enthalten aber nicht unmittelbar zu sehen sind. In dieser Form wachsen sie. Sie gehen chemische Veränderungen ein, so daß sie verschieden reagieren können, gerade wie das z. B. eine Leberzelle in den verschiedenen Zuständen des Körpers, Verdauung, Hunger, Überernährung usw. tut und dabei als Individuum doch erhalten bleibt²⁾.

Für die Theorie der Individualität der Chromosomen besteht die Hauptschwierigkeit darin, daß man nicht in allen Arbeitskernen, die tatsächlich aus Chromosomen nach der Teilung entstehen, ein Kerngerüst im Leben nachweisen kann. Es genügt auch theoretisch, daß man für jedes Chromosoma einen Repräsentanten, eine Art Keim oder Anlage im Kern annimmt, aus dem oder an dem dann das Chromosoma vor der Teilung sich bildet. Wir haben uns früher (S. 43, 58) der Ansicht angeschlossen, die ein Kerngerüst auch im Arbeitskern anzunehmen sich berechtigt glaubt.

Es wird von vielen Seiten großer Wert darauf gelegt, daß bei bestimmten Behandlungen Kerngerüst und Chromosomen nicht einheitlich sind, sondern aus einzelnen Körnern, den Chromiolen, aufgebaut erscheinen. Diese Chromiolen sollen die eigentlichen Chromatinindividuen sein, und die Chromosomen nur Verbände von solchen Chromiolen, die sich im Arbeitskern auflösen und vor der Teilung, unter Umständen in einer neuen Kombination wieder zusammentraten.

55. Die Chromosomen als Vererbungsträger. Alle diese Dinge sind deshalb von besonderem Interesse, weil man gute Gründe hat die Chromosomen und ihre Schicksale mit den Tatsachen der Vererbungslehre in näheren Zusammenhang zu bringen.

Wenn es auch hier nicht unsere Aufgabe ist, dieses umfangreiche Gebiet ausführlich zu behandeln, so können wir dennoch in wenigen Worten die Grundlinien wenigstens der Fragestellung kennzeichnen und deren logische Struktur aufzeigen. Ein besonderes Problem der Vererbung, d. h. des Verhältnisses, in dem die Beschaffenheit von Eltern und Kindern zueinander steht, kommt durch die Tatsache zustande, daß zwei Organismen je eine Zelle zum Aufbau des neuen Organismus liefern, und daß die beiden Partner verschieden sein können. Entsteht ein neues Geschöpf aus einer Zelle nur eines Individuums (z. B. parthenogenetisch) und sind beide Tochterzellen einander so gleich, daß sie unter denselben Bedingungen dasselbe tun, also auch sich gleich entwickeln, so schrumpft das ganze Vererbungsproblem auf das Problem der mitotischen Zellteilung, auf das Verdopplungsproblem zweier Zellen zusammen. Die produzierten Fortpflanzungszellen sind dann einfach eine zahlreichere, aber genau gleiche Auflage derjenigen Zelle, die das betreffende Individuum aus sich hervorgehen ließ und das Problem ist dann nur das, wie diese wiederholte Verdoppelung der Ausgangszelle abläuft.

Nun sind aber, z. B. beim Menschen immer beide Eltern verschieden, nicht

¹⁾ Das Verhalten des Chromatins in der Teilung ist der Hauptgrund, dem chromatischen Apparat auch für den Arbeitskern eine Existenz und Bedeutung zuzuweisen. Für die anderen „Kernsubstanzen“ besteht eine solche Nötigung nicht.

²⁾ Man hat die Chromosomen geradezu bezeichnet als eine Art von selbständigen Organismen, die in der Kernvakuole ein selbständiges Dasein führen. Man hat sogar die Hypothese geäußert, daß es sich hier um eine Symbiose zweier verschiedener Organismen handle. Dieser Gedanke ist durchaus nicht phantastisch, sondern steht mit beiden Beinen in der wirklichen Natur, kennen wir doch niedere Tiere genug, in deren Zellen andere Organismen, Algen, leben (Hydra viridis und viele andere), ja komplizierte Organismengebäude, die Flechten, sind aus zwei Pflanzenarten, einem Pilz und einer Alge, aufgebaut und biologisch ganz einheitliche und außerordentlich leistungsfähige Gewächse.

nur dem Aussehen nach, was ja auch durch Entwicklung unter verschiedenen Umständen zustande gekommen sein konnte (Phaenotypus), sondern auch in dem, was sie an Fähigkeiten (Potenzen) von ihren Eltern erhalten haben und ihren Nachkommen weitergeben können (Genotypus). Damit ist dann die ganze Fülle der eigentlichen Vererbungsprobleme gegeben, nämlich wie der Konflikt gelöst wird zwischen dem, was der Vater und dem, was die Mutter an Möglichkeiten der Entwicklung weitergeben können und im einzelnen Befruchtungsfalle weitergegeben haben. Das wird um so wichtiger, als jeder, der väterliche und der mütterliche Vererbungsanteil, für sich allein eine vollständige Organisation bestimmt. Die Bastardforschung (Mendelismus) bearbeitet diese Frage.

Von hier aus erhebt sich dann das Problem des Vererbungsträgers. Wenn beide Zellen, die väterliche und die mütterliche Geschlechtszelle einander in jeder Beziehung gleich wären, so wäre zunächst gar kein Anlaß da, zu fragen, welcher Zellbestandteil denn die Potenzen zu der speziellen Ausbildung — nach Art des Vaters oder der Mutter bei jedem Organ — übertrage. In den weitaus meisten Fällen sind aber Ei und Spermium sehr verschieden. Das



Abb. 97. Doppelter Chromosomensatz einer Wanze. Nach Wilson aus V. Haecker Vererbungslehre. a die Äquatorialplatte, b die Chromosomen paarweise geordnet.

Spermium ist im Verhältnis zum Ei winzig klein, ein großer Teil seines Körpers ist Hilfsorgan zum Aufsuchen des Eies und Eindringen in dieses und bleibt entweder bei der Verschmelzung von Ei und Spermium draußen oder wird im Ei zerstört. Nun sind aber wie die Bastardforschung zeigt, die vom Vater und von der Mutter dem neuen Individuum mitgegebenen Potenzen einander gleich. Es ist naheliegend auch nach einem materialien Etwas, einem Organ zu suchen, das beide in gleicher Weise für das neue Wesen liefern. Ein solches Organ gibt es nun in der Tat und zwar ist es der Kern. Die Kerne beider Zellen, richtiger die Chromosomen, die aus ihnen entstehen, sind einander völlig gleich. Der Kopf des Spermiums enthält einen komprimierten Kern, aus dem bei Wasserzufuhr im Protoplasma des Eies ein Kern von der gleichen Beschaffenheit wird, wie der, den das Ei besitzt (männlicher und weiblicher Vorkern) (Abb. 87). Beide enthalten gleich viel Chromosomen, die haploide Zahl, und aus der Vereinigung beider entsteht der Kern des befruchteten Eies mit der diploiden Zahl. So ist man dazu gekommen, im Kern, speziell in den Chromosomen, den Vererbungsträger, das von Nägeli geforderte „Idioplasma“, zu sehen, wie das zuerst von O. Hertwig ausgesprochen wurde.

Diese Theorie wird von einer Menge anderer Tatsachen gut ergänzt. Es sei hier nur an den doppelten Chromosomensatz erinnert (Abb. 97). Manche Tiere haben unter sich auch dem Aussehen nach verschiedene Chromosomen. Von jeder Sorte läßt sich ein Paar finden, dessen Glieder sich zwanglos auf väterliche und mütterliche Herkunft zurückführen lassen. Sowohl der weibliche wie der männliche Vorkern reichen allein zur normalen Entwicklung aus. Das

erstere wird dadurch erwiesen, daß man Eier durch chemische Reize, ohne Befruchtung, zur Entwicklung veranlassen kann (künstliche Parthenogenese), das zweite durch die Tatsache der „Merogonie“, d. h. durch die Entwicklung von Eiern, deren Kern man durch Radiumbestrahlung abgetötet und dann befruchtet hat, oder kernloser Eibruchstücke, in die man ein Spermium hat eindringen lassen. Man hat die Merogonie mit Bastardbefruchtung vereinigt, d. h. kernloses Eiprotoplasma mit artfremden Spermakernen zur Entwicklung gebracht. Die Larven zeigten nur die Eigenschaften der väterlichen Art. Wenn diese Experimente ganz eindeutig wären, so kämen sie einem Beweise der Theorie gleich, die in dem Kern den Vererbungsträger sieht.

Hält man noch dazu, daß die Tatsache der Reduktionsteilung die Parallele im Zellgeschehen zu den Spaltungen liefert, die bei der Weiterzüchtung von Bastarden beobachtet werden (Mendelspaltung)¹⁾, so kann man in der Tat von einer gut begründeten Theorie sprechen, die die vom Vater und die von der Mutter dem neuen Individuum übermittelten Potenzen irgendwie an den chromatischen Apparat des Kerns gebunden sein läßt. Die am nächsten liegende Vorstellung ist die, diese Bindung eben in einer besonderen Konstitution zu suchen, die nach Art einer chemischen Strukturformel vorgestellt wird, wie wir das früher (S. 45) näher zu entwickeln versucht hatten.

Das Werden der histologischen Formenwelt.

(Das Problem der Entwicklungsmechanik in der Histologie.)

56. Das Materialproblem in der Entwicklungsmechanik. Zu den Leistungen des lebendigen Systems gehört auch die Form, die es im Laufe der Ontogenie entwickelt. Das ist ja das Merkwürdige an den Lebewesen, daß sie ihre Organisation sich selbst aufbauen im Laufe der Entwicklung von der Eizelle bis zum fertigen Körper. Der Erfolg von Wachstum und Vermehrung ist nicht Massenzunahme allein, sondern Aufbau einer bisher nicht vorhandenen oder doch nicht sichtbaren Mannigfaltigkeit.

Wir hatten (S. 62) die Gewebe als das Material bezeichnet, aus dem der Körper zusammengesetzt ist. Das Bauelement des Gewebes ist wiederum die zu einer besonderen Aufgabe ausgerüstete Zelle und ihre Produkte. Wenn also ein Organ eine besondere Aufgabe erfüllen soll, so ist erste und Grundbedingung, daß sein geweblicher Aufbau es dazu befähigt. Wie es im Organismus untergebracht ist, ist dafür von minderer Wichtigkeit.

Die Histologie hatten wir als die Lehre von den Zellen und Geweben bezeichnet, sowie davon, wie aus ihnen die Organe sich zusammensetzten. Als Histologen haben wir also eine ganz unmittelbare Beziehung zur Funktion des Organs. Wir werden die Formbildungsprobleme deshalb auch hauptsächlich unter dem Gesichtspunkt zu betrachten haben, wie der funktionstüchtige Aufbau des Organs zustande kommt. Das können wir schon durch eine Einteilung der Organisation vorbereiten.

Wir fassen das Werden der Organisation auf als die Lösung einer Konstruktionsaufgabe. Nun gilt ganz allgemein, daß eine solche Aufgabe eine sehr große Reihe von Lösungen zuläßt. Die einzelnen Lösungen müssen aber in der Verwendung der Gewebe zu den Konstruktionsteilen übereinstimmen. Ein Organ, das Verdauungsssekrete liefern soll, erfordert Drüsenepithelien, ein Reservoir für den Harn, eine von Epithel ausgekleidete Muskelblase usw.

¹⁾ Für Näheres vgl. man die Lehrbücher der Vererbungslehre.

Die Lösungstypen sind die Baupläne. Sie meistern das Raumproblem. Der gegebene Körperbau, seine Architektur, kommt immer durch die Verschmelzung des Raumproblems mit der konstruktiven Aufgabe zustande. Die einzelnen Baupläne oder Organisationstypen, wie wir sie in den Stämmen, Klassen und Ordnungen des Tierreiches vorfinden, bestimmen die Lage der Organe im Körper und dadurch meist auch einen Teil ihrer Form. Bei vielen Organen ist diese Form auch von der Funktion vorgeschrieben. Die Kugelform des Auges ermöglicht seine Funktion; die Schnecke des Gehörorgans zeigt einen solchen Zusammenhang nicht. Sicher läßt sich das Organ auch anders konstruieren, als gerade in Spiralwindungen. Hier kommt das Raumproblem zur Geltung.

Der Bauplan ist nur als geschichtlich gegebene Organisationsgrundlage verständlich. Der Ausgangspunkt, von dem aus die Entwicklung beginnt, ist ererbt, d. h. durch das gegeben, was Ei- und Samenzelle zum Aufbau der befruchteten Eizelle beigetragen haben. Die Erbkonstitution (Genotypus) ist das im Augenblick letzte Ende einer langen Vorgeschichte, in der sich Generation an Generation in unabsehbare Fernen verliert.

Die in den vorigen Absätzen angedeuteten Architekturprobleme stehen in looserem Zusammenhang mit dem, was geleistet werden soll. Verschiedene Baupläne lassen dieselbe Leistung zu. Wir stellen ihnen die Materialprobleme gegenüber. Auch bei ihnen kommt eine nur geschichtlich verständliche Eigentümlichkeit der Tierarten zur Beobachtung. Nicht jedem Tier steht jedes Material zur Verfügung. So besitzen unter den Wirbeltieren nicht alle Formen das Material Knochen (Knorpelfische), um ihre Skelettkonstruktionen aufzuführen.

Das Materialproblem ist das histologische Problem in der Lehre von der Formenbildung. Auf welchem Wege kommt das Organ des fertigen Organismus zu seiner histologischen Zusammensetzung? Wie wird sie? Das ist unsere Frage. Dieses „Werden“ schöpfen wir dabei ganz aus, wir fragen im Sinne W. Roux' nicht nur nach dem Ablauf selbst, sondern auch nach seinen Ursachen.

Wir skizzieren zunächst kurz wie der Verlauf der Ontogenie aussieht, wenn wir ihn aus dem Gesichtspunkt unseres Problems betrachten.

57. Der allgemeine Ablauf der Ontogenie. Der Bauplan des Wirbeltierkörpers wird zuerst in Primitivorganen ausgeführt. Das sind die Keimblätter und ihre ersten Sonderungen, die wir als Primitivorgane erster, zweiter usw. Ordnung unterscheiden können. Solche Primitivorgane sind Ektoderm, Entoderm, Mesoderm, Medullarrohr, Myotome, Seitenplatten (Abb. 19). Sie sind Organe nur im Sinne der Architektur. Sie haben keine verschiedenen Leistungen, außer in der Formbildung. Räumliche Kennzeichen sind es, die sie unterscheiden. In ihren Zellformen sind sie sehr ähnlich. Man kann nur zwei Arten des Verbandes unterscheiden: Epithelverbände, die jedoch nur in der Anordnung der Zellen den späteren Epithelien mit ihren Oberflächenfunktionen entsprechen und Blasteme, d. h. lockere oder dichtere Anhäufungen vielgestaltiger und wohl auch immer amöboid beweglicher Zellen. Die innere Organisation ist überall so gut wie ganz dieselbe. Die Zellen entbehren spezifischer Organe für Berufsfunktionen. Man bezeichnet sie als embryonale Zellen (Abb. 99).

Aus den Primitivorganen entstehen die Anlagen für die Organe. Auch dabei ist der Zelltyp embryonal. Die Organanlagen stellen die erste sichtbare Sonderung des Zellmaterials dar für die Hauptbestandteile der künftigen Organe. Ihrem sichtbaren Hervortreten geht ein Zustand voraus, in dem sie zwar noch in den Primitivorganen stecken, jedoch schon als Organanlage bestimmt, „determiniert“, sind (Abb. 109).

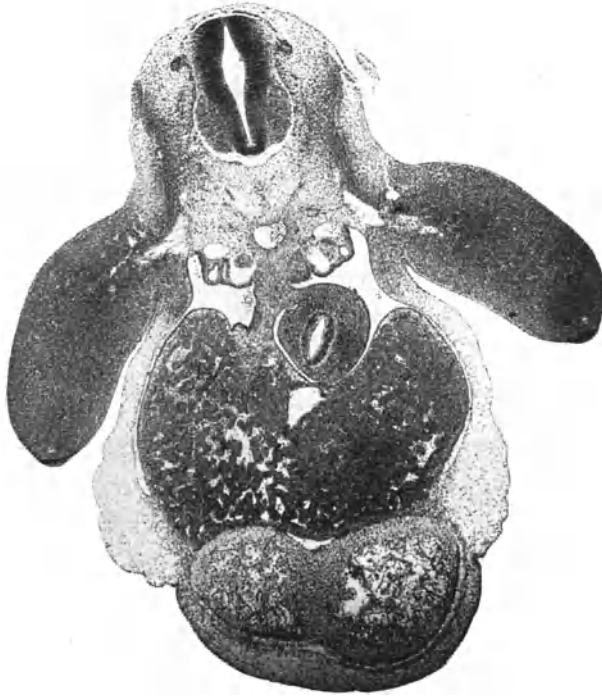


Abb. 98. Menschlicher Embryo mit Extremitätenanlagen. Die Extremität besteht aus epithelüberzogenen Blastemknospen. Nerven und Gefäße wachsen hinein. (Es empfiehlt sich eine Lupe zu benutzen.) Embryo im Besitz von Prof. Braus. Phot. 37 $\times$.

m *w* *us* *e* *u*

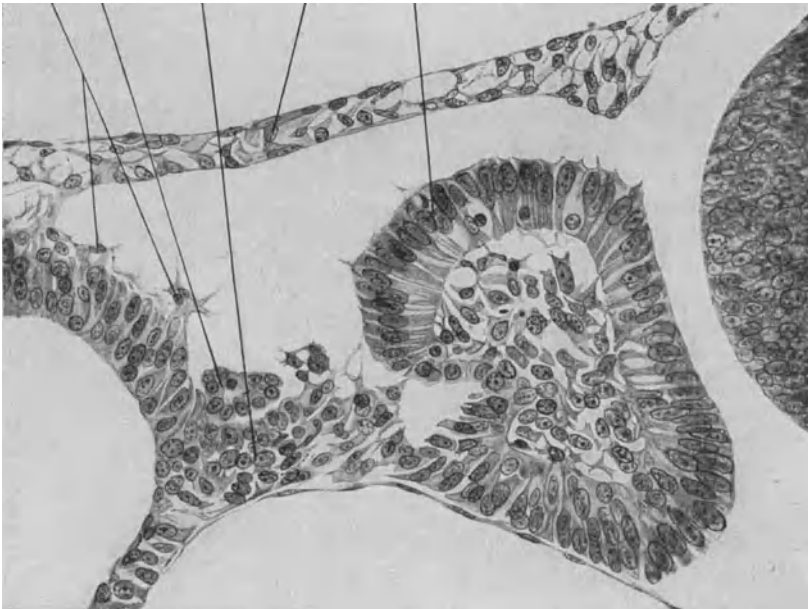
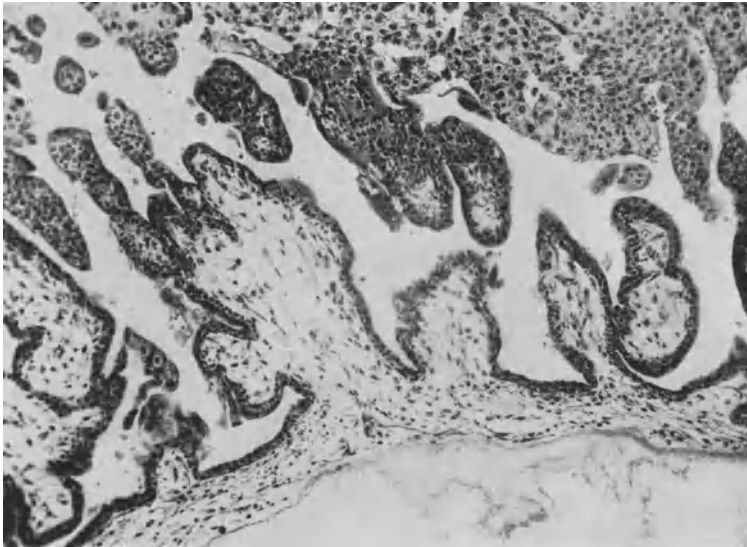


Abb. 99. Aufbau der Primitivorgane aus „embryonalen“ Zellen. Ente, 72 Stunden bebrütet; Ursegment; Phot. überzeichnet nach dem Präparat (Vierl). *u* Ursegment, Höhle von Zellen erfüllt, *us* Ursegmentstiel mit *w* Wolffschem Gang, *e* Ektoderm, *m* auswandernde Mesenchymzellen.

In den Organanlagen setzt die histologische Ausgestaltung ein. Zugleich mit dauerndem Wachstum wird aus der Anlage das Organ mit den zur Funktion tauglichen typischen Geweben.

Dieser Abschnitt der Entwicklung ist der bei weitem längste. Er beginnt beim Menschen mit dem zweiten Monat, dauert also etwa 8mal solange, wie die Sonderung von Primitivorganen und Anlagen. Das Tempo, in dem diese Ausgestaltung erfolgt, ist in den verschiedenen Organen sehr verschieden, je nach dem Zeitpunkt, in dem sie ihre typischen Funktionen übernehmen. Vorher muß die histologische Ausgestaltung soweit gediehen sein, daß die Funktion auch wirklich einsetzen kann. Das geschieht bei den einen Organen früher, bei den anderen später. Die Keimhüllen, das sind die Ernährungsorgane des Keims, eilen allen übrigen Teilen weit in der Funktion voraus und damit in der histologischen Ausgestaltung. Am ausgesprochensten ist das beim

Mütterliches Gewebe.



Fötales Gewebe.

Abb. 100. Chorionzotten eines sehr jungen menschlichen Embryos. (Embryo beschrieben von Finzer, Sitzungsbericht d. Heidelb. Akad. 1921.) Phot. 100 $\times$.

Menschen. Der Plazentarbezirk ist weit entwickelt, wenn im eigentlichen Embryonalbezirk kaum erst die ersten Primitivorgane erkennbar sind (Abb. 100).

58. Die Funktion als formbildender Faktor. Was wir bisher betrachtet haben, war so gut wie ganz bestimmt durch die formbildenden Faktoren, die aus dem befruchteten Ei, d. h. aus der Erbkonstitution mitgebracht wurden. Mit der Funktion setzt ein neuer Faktorenkomplex ein, der, wenn überhaupt, vor allem in der geweblichen Differenzierung sich äußert. W. Roux hat danach zwei Perioden unterschieden, die Periode der reinen ererbten Formbildung und die der funktionellen Reizgestaltung. Das soll nun keineswegs so verstanden werden, daß der eine Faktorenkomplex den anderen ablöse. Die mitgebrachten, d. h. die von den Eltern ererbten, Faktoren wirken während des ganzen Lebens weiter. Es kommt durch die Funktion nur etwas hinzu. Das ist der durch die Funktion gesetzte Reiz. Die Erbfaktoren reichen schon allein aus, viele funktionstüchtige Organe zu bilden. So ist das Kniegelenk in seiner typischen Form da, lange, ehe es gebraucht wurde. Und doch ist die Funktion

imstande, gerade in den Gelenken und Knochen neue Formen, z. B. nach Verletzung oder Operation zu erzwingen.

Die Architektur der Knochenspongiosa zeigt eine bestimmte Beziehung zur typischen Belastung des Knochens (Abb. 102). Sie entspricht den Linien des größten Druckes und Zuges, die durch die typische Belastung in einem soliden Stücke der gleichen Form entstehen würden. Diese Linien sind in Knochensubstanz ausgeführt. Das bedingt große Material- (Gewichts-) Ersparnis bei gleichbleibender mechanischer Leistungsfähigkeit. Wird nun durch einen schiefe geheilten Bruch oder eine Operation eine andere Knochenform erzeugt, so bilden sich allmählich unter dem Einfluß der neuen ständigen Belastung neue Architekturen der Spongiosa aus, die den neuen Druck- und Zuglinien entsprechen. Abb. 101 zeigt eine Tibia, die distal amputiert wurde, und auf deren Schnittfläche das Tuber Calcanei aufgesetzt wurde. Beide Teile sind verschmolzen und mit einer neuen Spongiosa-konstruktion versehen. Nicht nur diese gröberen Verhältnisse der Knochen sind von den auf den Knochen wirkenden Belastungen abhängig. Es

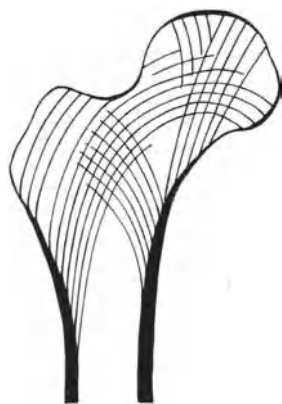


Abb. 102. Anordnung der Spongiosabälkchen im Femurkopf des Menschen. Normale Verhältnisse. Aus Braus, Anatomie. 1921. Julius Springer, Berlin.

ist wahrscheinlich, daß auch die feinere Durchbildung jedes Knochenbälkchens der Spongiosa oder jedes Teilchens der Kompakta der Belastung entspricht. Der histologische Aufbau der Knochensubstanz entspricht an jedem Ort den besonderen Anforderungen dieses Ortes (Gebhard)¹⁾.

Ähnliches gilt für viele Bindesubstanzen. Ein zusammengedrehter Strang lockeren Bindegewebes, der unter Muskelzug steht, bildet sich der Zugrichtung entsprechend in Sehngewebe um (Rehn). Damit die Belastung in den bisher erörterten Fällen jedoch gestaltend wirken kann, muß bereits eine Gewebemasse vorhanden sein, an der diese Belastung angreifen kann und die dabei nicht von vornherein zerstört wird. Den form- und materialbauenden Fähigkeiten des Körpers bleibt also immer die wichtigste Rolle (Bier). Die Funktion kann ein druck- und zugfestes Gewebe verbessern, aber nicht erzeugen²⁾.

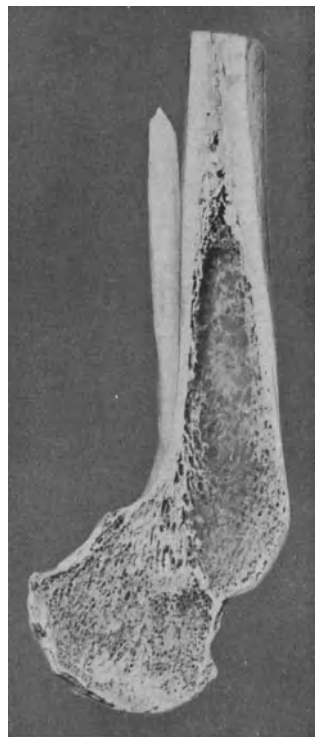


Abb. 101. Spongiosaarchitektur in einem Amputationsstumpf nach Pirogoff. (Das angefrischte Tuber calcanei wird auf den Stumpf des Unterschenkels aufgesetzt.) Es hat sich in dem durch Verwachsung der beiden Teile neugebildeten Knochen eine den neuen mechanischen Verhältnissen entsprechende Spongiosaarchitektur gebildet. Phot. Charl. Ziesma.

¹⁾ Vgl. Braus, Über die Gesetzlichkeit der Körperform, Verhandl. Nat.-hist. Verein, Heidelberg, XIV, 1920.

²⁾ Etwas anderes ist es, ob das Bedürfnis nach einem bestimmten Material, oder einer bestimmten Form, das durch die Funktion oder meist durch die Änderung einer

Aber auch abgesehen davon, ist die Gestaltungskraft der Funktion beschränkt und die Beispiele, die man kennt, sind nicht allzu zahlreich. Um so mannigfaltiger sind die Erfahrungen darüber, daß Organe der Tätigkeit oder der Benutzung bedürfen, um ihren geweblichen Aufbau zu bewahren. Das ist die Erhaltungswirkung des Gebrauchs. Die Zelle braucht die Tätigkeit; sonst geht ihre berufliche Ausgestaltung verloren, die Zelle „degeneriert“. Die Drüsenzelle geht zugrunde, wenn sie durch die Verlegung des Ausführungsganges verhindert wird, ihre Tätigkeit auszuüben. Der von seinem Nervenzentrum getrennte Muskel degeneriert. Von besonderer Bedeutung sind bei dieser Erhaltung der beruflichen Ausbildung der Zellen und Zellverbände Reize, die vom Zentralnervensystem kommen (trophische Reize). Leidet die Verbindung mit diesem, so sind oft eigenartige Veränderungen die Folge (Arthropathia tabica, Veränderungen der Nägel und Epithelien bei Nervenstörungen). Man kann ganz allgemein sagen, daß die Zelle der Reize bedarf, um gesund zu bleiben. Ein ausgiebiges Reizleben ist für die Erhaltung des lebenden Systems überhaupt notwendig.

Bei gewissen Degenerationszuständen kann die äußere Gestalt des Organs erhalten bleiben, seine typischen Zellen werden durch Fettgewebe ersetzt. Ein degenerierender Muskel kann so durch Fettgewebe seine äußere Gestalt bewahren; die Mamma kann noch als voluminöses Organ sichtbar sein, wenn nur noch Fett vorhanden und das Drüsengewebe bis auf geringe Reste verschwunden ist.

59. Das Schicksal der Zellstämme. Wir wollen nun versuchen, das Werden dieser beruflichen Ausprägung von Zellen und Zellverbänden näher zu analysieren. Wir richten an dieses Werden zunächst Fragen im Sinne unserer Konstruktionsaufgabe, von der wir oben geredet hatten. Warum entsteht an einem bestimmten Ort des Gebäudes dieses oder jenes Gewebe, noch dazu nach Form und Menge genau in die Konstruktion sich einfügend? Wir können aber auch fragen, wie das Schicksal der einzelnen Zellen und jeder ihrer Nachkommen bestimmt wird. Beide Fragen meinen offenbar denselben Vorgang, die erste vom Standpunkt des Ganzen aus, die zweite vom Standpunkt des Teils, der Zelle, aus.

Nun läuft ganz offenbar die normale Entwicklung nach bestimmten Regeln ab. Bei den einzelnen Keimen geraten die Nachkommen der einander entsprechenden Furchungszellen allem Anscheine nach auch in entsprechende Keimblätter. Für die „prospektive Bedeutung“¹⁾ (Driesch) der einzelnen Zellstämme²⁾ gibt es sicherlich eine bestimmte Regel. Bei den Wirbeltieren sind diese Vorgänge nicht so durchsichtig. Bei anderen Typen läßt sich das Schicksal der einzelnen Zellstämme bis ins kleinste klarlegen (Cell-Lineage, Wilson) (Abb. 103). Mit der Zugehörigkeit zu einem Keimblatt ist im Körper des Wirbeltieres das histogenetische Schicksal der Zellstämme wenigstens teilweise gegeben. Das betrifft aber mehr ein Negatives. Mit der Zugehörigkeit zum Ektoderm, dann weiter zum Medullarrohr steht für den Zellstamm fest, daß er z. B. nicht Bindesubstanzen bildet. Was aber das Positive anbelangt, so haben wir nur geringe Einblicke. Wie, wann, wo und ob überhaupt die Sonderung von Stämmen nach ihrem Schicksal als Glia- oder Nervenzelle erfolgt, solange noch im Medullarrohr Vermehrung und Umgruppierung des Zellmaterials vor sich gehen, darüber sind unsere Kenntnisse nur lückenhaft.

Funktion gesetzt wird, irgendwie formbildend oder materialbildend wirkt. Hierbei kann von einem unmittelbaren Reiz durch die Funktion nicht die Rede sein.

¹⁾ Die prospektive Bedeutung eines Keimteiles wird durch das charakterisiert, was aus ihm im einzelnen Falle wird. Seine „prospektive Potenz“ durch das, was alles aus ihm werden kann.

²⁾ Zellstamm im Sinne der Genealogie, des Stammbaums.

60. Die Frage nach den Potenzen und der Determination. Diese Überlegungen gelten für die Regeln, nach denen das Schicksal der Zellen sich vollzieht. Ist nun das, was wir als normale Entwicklung sehen, unumstößliches Gesetz? Wodurch wird dieses Schicksal bestimmt? Jede Epithelabschürfung an meiner Hand, die ohne weiteres heilt — wenn sie das nicht täte, wäre ich ja gar nicht lebensfähig — zeigt, daß im Gebiete formbildenden Geschehens, sehr wohl Dinge geleistet werden, die unmöglich vorher planmäßig festgelegt sein können. Was aus einem Zellstamm wird, ist auf keinen Fall, bis in alle Einzelheiten, bis zu einem wirklichen Ende, im Erbgut festgelegt. Die Zellen können vieles, sie tun aber natürlich immer nur das eine. Die prospektive Bedeutung der Zellstämme in jedem einzelnen konkreten Fall, laufe er regel-

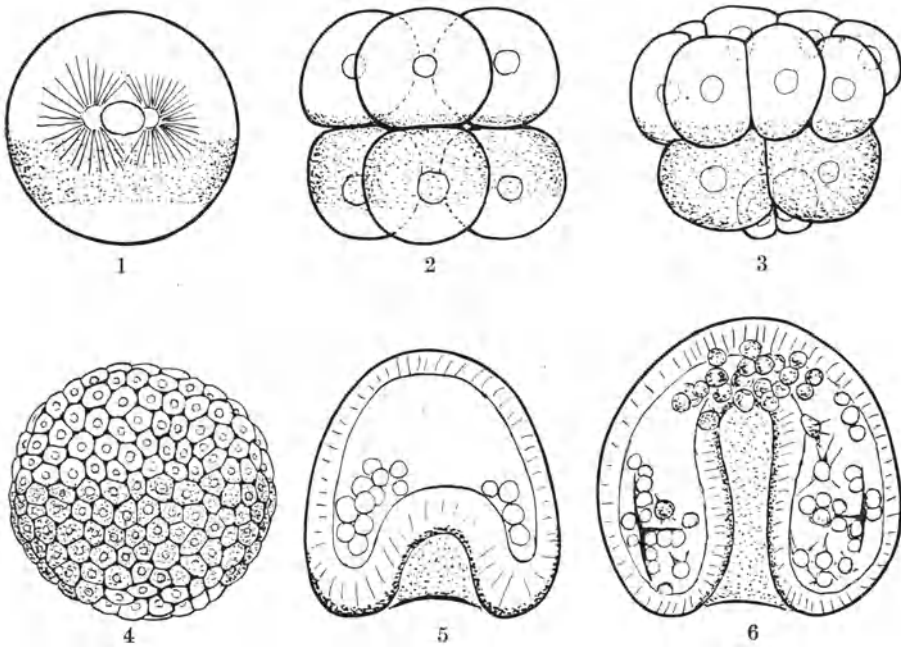


Abb. 103. Entwicklung des Seeigelleis, nach Boveri 1901. Die pigmentierte Zone der Eioberfläche punktiert. Sie ermöglicht die Verfolgung der Zellstämme bei der Entwicklung (Cell-Lineage). 1. Erste Teilung; 2. 8-Zellen-, 3. 16-Zellenstadium; 4. Blastula; 5. und 6. Gastrula. Das 16-Zellenstadium aus 3 Zellkränzen, Mesomeren (8), Makromeren (4), Mikromeren (4). Aus den Mesomeren wird das Ektoderm; aus den Makromeren das Entoderm und sekundäre Mesenchym (Nr. 6, die punktierten Zellen im Innern); aus den Mikromeren das primäre Mesenchym (Nr. 5 und Nr. 6, die hellen Zellen im Innern, die zwei — schwarzgezeichnete — Skelettnadeln aufgebaut haben).

recht oder regelwidrig ab, ist eine Möglichkeit unter vielen. Die prospektive Potenz ist mit der prospektiven Bedeutung in der Formbildung nicht erschöpft, das zeigt jede geheilte Verletzung.

Damit sind wir bei zwei Fragen angelangt, nach denen man die Probleme der Formbildung gruppieren kann. Wir nennen sie das Potenzproblem und das Determinationsproblem. Das Potenzproblem fragt nach den möglichen Schicksalen, das Determinationsproblem danach, wie das wirkliche Schicksal bestimmt wird.

61. Entwicklungsmechanik der Extremität. Harmonisch-äquipotentielle

Systeme. Eine Extremität¹⁾ ist in der Hauptsache ein mechanischer Apparat aus Knochen, Gelenken, Bändern, Faszien, Muskeln und Sehnen. Dazu kommen Fett und lockere Bindegewebsschichten, die die Verschieblichkeit der Teile gegeneinander ermöglichen. Sie wird von Nerven und Gefäßen durchzogen, von der Haut überkleidet. Die Entwicklung beginnt mit einer Knospe. Sie besteht aus einem Blastem, das von der embryonalen Epidermis überzogen wird (Abb. 104, 98). Aus dem Blastem entwickelt sich der mechanische Apparat. Nerven und Gefäße wachsen von außen herein; wir wollen sie für unsere Erörterungen außer Betracht lassen. Zur Ausführung der Konstruktion steht am Beginn der Entwicklung also das Blastem zur Verfügung, in dem die nötigen Potenzen demnach vorhanden sein müssen. Die Entwicklung der Einzelteile dieses Materials muß nun mit der ständig fortschreitenden Vermehrung und Umbildung so geleitet werden, daß jedes Gewebe in der nötigen Menge und

Lagerung an den richtigen Platz kommt. Sonst kommt ein leistungsfähiger Apparat eben nicht zustande.

Dieser Erfolg ist auf dem Wege der Mosaikentwicklung denkbar: sehr viele kleine Partialsysteme — und wir denken dabei natürlich an die sich ständig vermehrenden Zellen — arbeiten unabhängig voneinander und die Arbeitsergebnisse stimmen nachher zusammen. Jedes Partialsystem entwickelt sich durch „Selbstdifferenzierung“. Es ist sicher, daß diese Selbstdifferenzierung für die ganze Beinknospe gilt, denn in einem Zustand transplantiert, in dem sie wirklich noch nichts anderes ist, als ein mit Blastem gefülltes Epithelmützchen, entwickelt sie sich zum typischen Organ (Abb. 104).

Gewisse Beobachtungen über die Anpassungsfähigkeit der Teile aneinander lassen hier allerdings gleich einige Zweifel auftauchen. Die Beinknospe als Ganzes entwickelt sich selbständig. Gilt es auch für ihre einzelnen Teile? Zu-



Abb. 104. Vordere Extremitätenknospe einer Unkenlarve. Nach Braus, Morphol. Jahrb. 39. 1908. *kh* Kiementöhle, *pr* Peribronchialraum, *e* Extremität.

nächst kann diese Selbstdifferenzierung unmöglich nach Zellstämmen vor sich gehen. Das geht aus folgendem hervor:

Das System Beinknospe besitzt das Vermögen der Selbstdifferenzierung, schon in einem Zustande, in dem es aus etwa 100 Zellen besteht. Nun kommt es vor, daß eine solche transplantierte Knospe sich verdoppelt. Es entstehen aus ihr nicht ein Bein, sondern zwei Beine, die einander meist spiegelbildlich gleich sind (Abb. 105). In diesem Falle ist das Schicksal der einzelnen Zellstämme ein gänzlich anderes, als in dem normalen Falle.

Das Blastem der Beinknospe ist vielmehr ein harmonisch-äquipotentiell System. Harmonisch-äquipotentielle Systeme (Driesch) sind solche Systeme, von denen jeder Teil dieselbe Potenz hat. Das zeigt sich vor allem darin, daß es, beliebig zerteilt, zum typischen — wenn auch kleineren — Endzustand sich entwickelt. Und das gilt auch für die Beinknospe (Braus, Harrison,

¹⁾ Die Entwicklungsmechanik der Extremität wurde vor allem von Braus studiert. Vgl. Literaturverzeichnis.

Detwiler). Jeder Teil des Systems zu Beginn der Entwicklung kann also jeden Teil des fertigen Zustandes liefern¹⁾. Es gleicht einem Orchester, in dem jeder

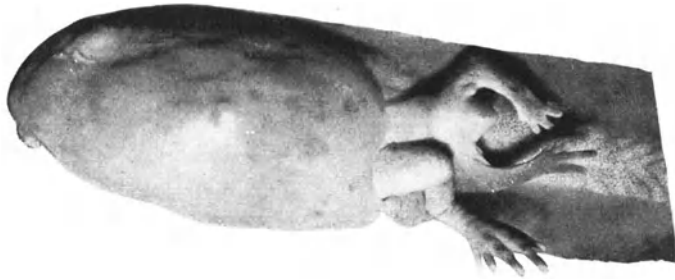


Abb. 105. Unkenlarve. Über die hintere Extremität ist eine vordere transplantiert. Diese hat sich verdoppelt. Nach Braus, *Morphol. Jahrb.* 39. 1908.

Musiker nicht nur jeden anderen Part spielen, sondern auch mehrere zugleich übernehmen kann, wenn ein Teil der Mitglieder ausfällt. Das Zusammenspiel ist immer harmonisch, es kommt immer dieselbe Melodie heraus. Über die Grenzen, bis zu denen diese Verkleinerung gehen kann, ist dabei nichts ausgesagt. Wahrscheinlich bestehen sie nach unten hin. Oberhalb dieser Grenze ist wirkliche Äquipotentialität vorhanden.

62. Der Gang der Determination. Wie erfolgt nun die Determination der Teile, die sich doch immer so entwickeln, daß sie zueinander passen? Über die determinierenden Faktoren wissen wir sehr wenig. Wie ist aber der Gang der Determination?

Zunächst ist für viele Fälle sicher, daß im Laufe der Entwicklung die Potenzen der einzelnen Teile eingeengt werden. Das befruchtete Ei bildet das Ganze. Ebenso liefert jede der ersten Blastomeren isoliert einen verkleinerten ganzen Embryo (Abb. 106). Beim Seeigel gilt das noch für ein Stadium, in dem der Keim aus 16 Zellen besteht. Diese 16 Zellen sind in drei Zellkränzen angeordnet

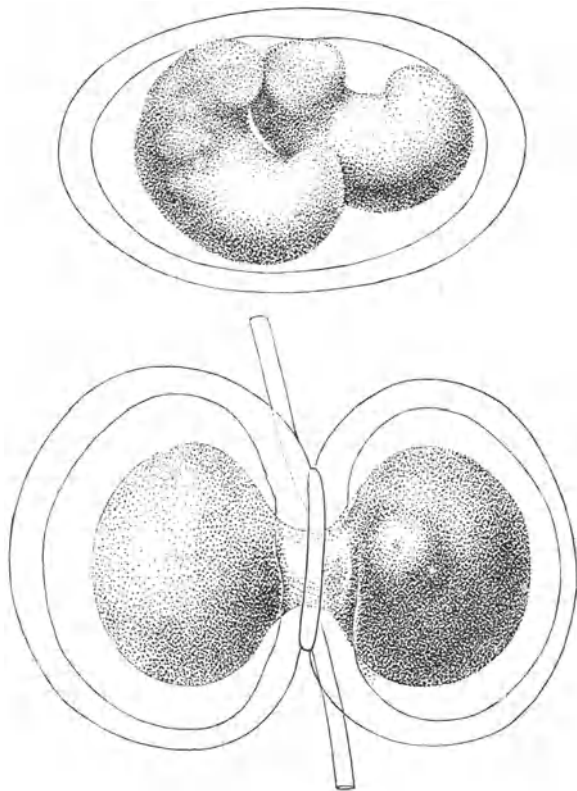


Abb. 106. Durchschnürung eines Tritoneis entsprechend der 1. Furche. Es entstehen 2 Embryonen. Nach Spe mann, „Die Naturwissenschaften“ 1919, Heft 32.

¹⁾ Für das harmonisch-äquipotentielle System gilt: die prospektive Bedeutung seiner Teile, ist eine Funktion ihrer Lage im Ganzen, jedes kann jedes.

(Abb. 103, 3). Der erste Kranz besteht aus 8 Zellen, Mesomeren. Sie liefern bei ungestörter Entwicklung das Ektoderm. Darauf folgen 4 Makromeren, aus denen das Entoderm, und 4 Mikromeren, aus denen das Mesenchym hervor-

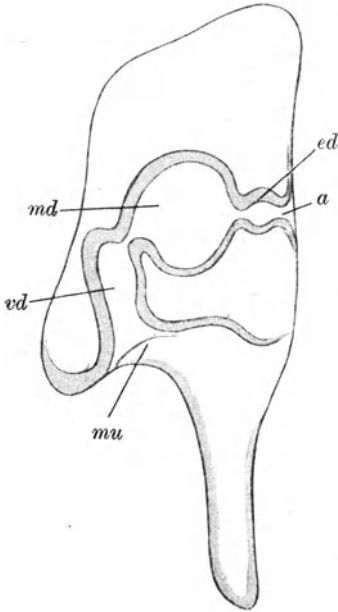


Abb. 107. Junge Larve eines Seeigels (*Sphaerechinus granularis*) mit der Gliederung des Darmes. Aus Godlewski nach Boveri. *mu* Mund, *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *a* After.

geht. Dieses Gebäude ist ein harmonisch-äquivalentielles System. Selbst eine isolierte Makromere gastruliert noch, liefert also Ektoderm und Entoderm. Der Makromerenstamm (im 16-Zellenstadium mit 4 Zellen beginnend) hat also um diese Zeit noch die Potenz zum Ganzen, vor allem zum Ektoderm. Ist nun die Gastrulation erfolgt, so besitzt die junge Larve einen Urdarm. Die Zellen dieses Urdarms sind die Nachkommen jener vier Makromeren. Der isolierte Urdarm ist aber nicht mehr imstande, Ektoderm zu bilden. Die Gastrula ist kein

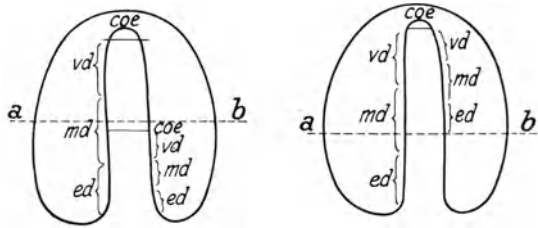


Abb. 108. Das Entoderm einer Seeigellarve als harmonisch äquivalentielles System. Nach Driesch aus Herbst. Bezeichnungen wie in Abb. 107. *coe* Coelom, *a - - b* Schnittführung durch die Gastrula. Auf der linken Seite des Urdarms zeigt die Beschriftung die prospektive Bedeutung der Urdarmabschnitte bei normaler Entwicklung, auf der rechten Seite bei der Entwicklung des abgetrennten Stückes.

äquivalentielles System mehr. Der Urdarm in sich ist aber eins. Beliebige Abschnitte von ihm liefern einen ganzen Darm (Abb. 107 u. 108).

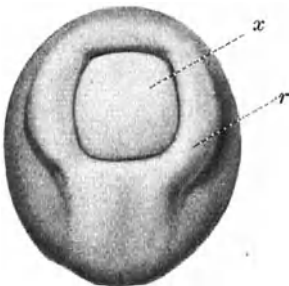


Abb. 109. Ei von *Rana esculenta* mit Medullarplatte. Schnittführung in dieser. Das umschnittene Stück wird um 180° gedreht. Nach Spemann, Zool. Jahrb., Festschrift f. Spengel, Suppl. 15, 1912. *r* Rand der Medullarplatte, *x* umschnittenes und zu drehendes Stück.

Es scheint, als ob das, was hier deutlich ist, der allgemeine Typus des Entwicklungs-geschehens überhaupt ist. Die Entwicklung geht von einem äquivalentiellen System zum andern mit immer geringerer Potenzbreite. Wir wollen das so ausdrücken: Ein System hat eine Aufgabe. Es ist in Bezug auf diese Aufgabe äquivalentiell, es reguliert. Es teilt sich beim Ablauf dieser Entwicklung in Partialsysteme mit Selbstentwicklung und Partialaufgaben. Diese Partialsysteme sind in Bezug auf ihre Partialaufgaben wieder äquivalentiell, regulierend. Der nächste Schritt ist gerade so: Teilung der Systeme, der Aufgaben, Selbstentwicklung — in sich jedoch regulierender — Partialsysteme. Wie weit die Teilung in selbst-differenzierende Partialsysteme in jedem Augenblick gediehen ist, und nach welchem Prinzip sie erfolgt oder gar wodurch, ist wenig bekannt. Wir kennen aber viele Erscheinungen, die diesen hier

vermutungsweise ausgesprochenen Entwicklungstypus wahrscheinlich machen. Das Auge ist in der Medullarplatte angelegt, so, daß man es heraus schneiden kann, bevor es als Auge erkennbar ist (Spemann). Diese Anlage ist harmonisch-äquipotentiell, denn in zwei Teile geteilt, ergibt sie zwei kleine ganze Augen, nicht etwa zwei halbe (Abb. 110a u. b).

63. Das Materialproblem im harmonisch-äquipotentiellen System. Diese Sachlage geht nun recht eigentlich unser Materialproblem an (S. 104). Wir müssen fragen: sind die Zellstämme in solchen Systemen verschieden? Gibt es verschiedene Zellrassen darin? Oder sind alle Stämme gleich? Sicher sind sie im Wirbeltierembryo von einem gewissen Zeitpunkt an ungleich. Wir werden das bei der Regeneration sehen (S. 125 ff.). Wie verhält sich aber das Blastem der Beinknospe? In einem solchen System gibt es nicht nur die architek-

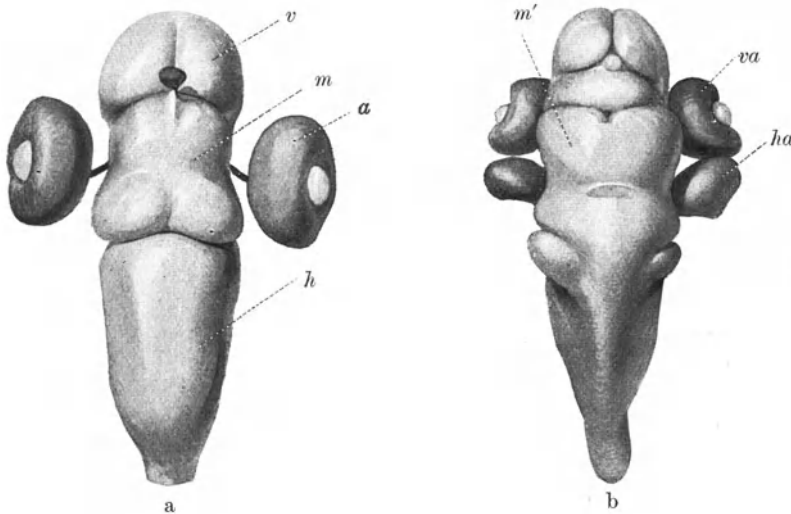


Abb. 110. a normales Gehirn mit Augen einer Quappe von *Rana esculenta*. b Mittelhirnanlage mit angrenzenden Stücken von Vorder- und Endhirnanlage gedreht. Erfolg des Experiments Abb. 109. Die Augenanlage in der Medullarplatte (Abb. 109) ist durchtrennt. Die vier Teilstücke dieser Anlage haben sich zu vier kleinen Augenbechern entwickelt. Den hinteren fehlt die Linse, da sie fern von der Epidermis liegen. *v* Vorderhirn, *m* Mittelhirn, *m'* gedrehter Hirnteil, *h* Hinterhirn, *va* vorderes Auge, *ha* hinteres Auge. Nach Spemann, Zool. Jahrb., Festschrift f. Spengel, Suppl. 15, 1912.

tonischen Teilaufgaben, Oberarm, Unterarm, Hand, Streckseite, Beugeseite usw., sondern auch Teilaufgaben im Material, Knochen, Knorpel, Muskel, Synovialhaut, Sehne usw. Die architektonischen Teilaufgaben sind im Blastem nicht endgültig verteilt, sind es vielleicht die im Material? Gibt es in der Beinknospe Zellrassen, etwa gemäß den genannten Teilaufgaben, Zellstämme, von denen die einen nur dieses, die andern nur jenes Material, oder doch nur einen Ausschnitt aus der erforderlichen Fülle bilden können¹⁾? Das ist wohl nicht der Fall. Die Regeneration und Regulation sich entwickelnder Beinknospen verlaufen nicht so, daß dabei die verschiedenen Zellrassen auseinander sortiert würden.

¹⁾ Das erforderliche Experiment würde, der Fragestellung nach, den Boverischen Chromosomenexperimenten (Zellstudien VI) nachgebildet sein. Dieser Autor zeigte, daß die verschiedenen Chromosomen funktionell verschieden sind, dadurch, daß in den Zellen, denen Sorten oder Rassen fehlten, Störungen eintraten. In unserem Falle würde gegebenenfalls nicht nur die Störung, sondern ein spezieller Ausfall an Gewebearten zur Beobachtung gelangen.

Im Laufe der Entwicklung werden nun die architektonischen Aufgaben — Schulter, Oberarm, Unterarm — im Blastem verteilt. Wenn das früher erfolgt als die Verteilung der Materialaufgaben, so wird sozusagen eine Zelle eher erfahren, wo sie, d. h. ihre Nachkommen sich zu betätigen hätten, z. B. in der Schulter oder im Oberarm, als, was sie dort eigentlich vorzustellen haben würden, denn das drückt sich in der Gewebeart aus. Einiges werden wir später noch erwähnen. Was wir wissen, ist wenig, auf der Landkarte unseres Wissens ist hier einstweilen noch ein großer weißer Fleck.

64. Die Rolle der Zelle bei den Potenzen. Es hat sich ergeben, daß die Regulationsbreite der Organe und Körperteile bei den Tieren sehr verschieden ist. Dabei verhalten sich im System einander nahestehende Formen oft ver-

Abb. 111–113. Bilder zur Entwicklung der Linse.

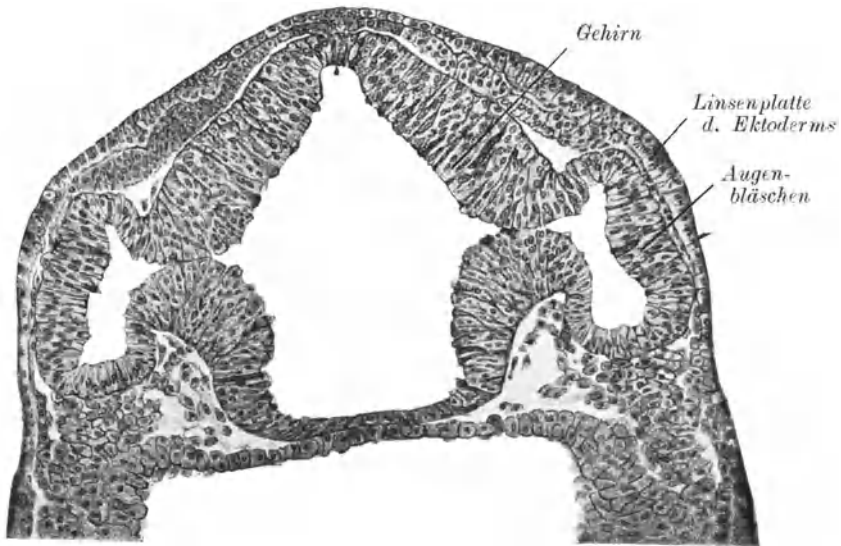


Abb. 111. Frontalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Rana fusca*. Phot. überzeichnet von Vierl.

schieden. Die Fähigkeit, verlorene Teile aus Stümpfen wiederherzustellen, wechselt ganz unabhängig von den sonstigen morphologischen und physiologischen Ähnlichkeiten. Das legt den Gedanken nahe, daß die Einengung der Potenzen, über die die einander nachgeordneten Systeme verfügen, nicht das Wesentliche des Determinations- und Differenzierungsgeschehens, der „Aufgabenverteilung“ ausmacht. Sie ist sozusagen ein nebensächlicher Begleiterfolg der Differenzierung¹⁾. Wir waren zu dem Schluß gelangt, daß die Entwicklung von einem harmonisch-äquipotentiellen System zum anderen geht, mit im allgemeinen kleiner werdenden Teilaufgaben. Mit deren Verteilung im System soll nicht notwendig verknüpft sein, daß der Teil, dem eine Aufgabe zufällt, damit seine Potenzen zu anderen Aufgaben verliert. Dieser Verlust ist nämlich nach Umfang, Zeitpunkt usw. nicht nur bei Arten, sondern auch Rassen und Individuen verschieden. Der Ton bei unserer oben angedeuteten

¹⁾ Man ist wohl auch gar nicht gezwungen, eine scharfe Grenze zwischen Können und Nichtkönnen zu ziehen. Man kann an Schichten von Formbildungsfähigkeiten denken, die durch geeignete Bedingungen zur Betätigung gebracht werden können.

Hypothese liegt also auf der Äquipotentialität der Teile oder des Ganzen. Es fragt sich nun, wieso damit das Vorkommen selbst differenzierender Systeme sich vereinigen läßt. Die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ist hier sehr groß.

Ein Bezirk in der Gehirnplatte ist die Augenanlage. Herausgeschnitten, wird er nicht wieder ersetzt. Wir nennen ihn *a*; die ganze Platte, *X*, besteht dann aus $a + b + c + d$ usw.¹⁾ *a* reguliert, d. h. es bildet sich in ihm unter Umständen jeder Teil aus jedem andern. *X* kann aber das verlorene *a* nicht ersetzen. Das ist aber nicht immer so. Die Determinierung seines selbstdifferenzierenden, in sich regulierenden Teils *a* in einem System bedingt keineswegs, daß *X* die Fähigkeit verliert, *a* zu regenerieren. Das zeigt das Verhalten der Vorderbeinanlagen bei Exstirpation. Bei *Rana fusca* werden sie wieder ersetzt, bei *Bombinator* nicht.

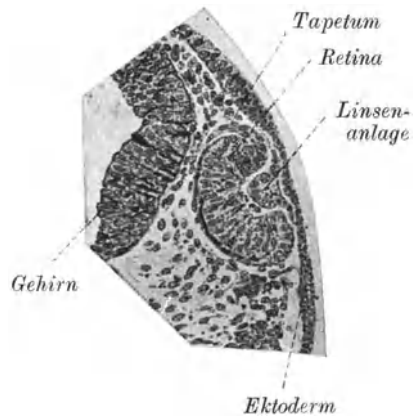


Abb. 112. Bildung des Augenbechers und der Linse. *Rana fusca*. Phot. nach dem Präparat überzeichnet von Vierl.

Diese Sachlage, daß sich nahe verwandte Formen so verschieden verhalten, war eine sehr unerwartete Entdeckung der experimentellen Embryologie. Das bestbekannte Beispiel dafür ist das Verhalten von Linse und Augenbecher bei verschiedenen Amphibien. Die Linse entsteht dort, wo der Augenbecher sich an die Epidermis anlegt (Abb. 111, 112 u. 113). Viele Fälle zeigen, daß das Ursache und Wirkung ist. Die ganze Sachlage ist aber sehr kompliziert und jedes Amphibium zeigt dabei seine Besonderheiten²⁾.

Um sich nun überhaupt eine Vorstellung von diesen labyrinthartigen Verwicklungen zu machen, nehmen wir wohl am besten an, daß die wesentliche Grundbedingung, das Ganze, d. h. für uns zunächst alle Körperteile und alle Ge-

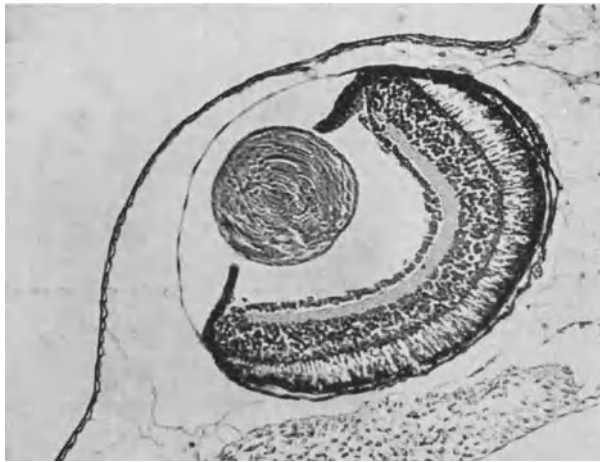


Abb. 113. Auge einer jungen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Membrana Descemeti und Kornea sind noch getrennt. Linse, Iris, die sehr dicke Retina und Tapetum sichtbar. Die lockere dunkle Schicht die Chorioidea.

¹⁾ Diese Bezirke greifen übereinander. Es hat z. B. ein größerer Bezirk der Körperwand die Fähigkeit ein Bein zu bilden, als normalerweise dazu verwandt wird (Harrison).

²⁾ Das Auge und die Extremität sind die einzigen Partialsysteme des Wirbeltierkörpers, die überhaupt eingehender bearbeitet sind. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn wir unsere Beispiele immer wieder daher nehmen. Abbildungen zur Problem der Extremitäten: 98, 104, 105; zur Entwicklung des Auges 109, 110, 111, 112, 113, 114.

webe, zu bilden, in allen Partialsystemen 1. Ordnung, d. h. in den Zellen, vorhanden sind. Wenn ein Partialsystem 1. oder höherer Ordnung irgend etwas nicht kann, so liegt das daran, daß eine Hilfsbedingung oder auch mehrere fehlen. Diese Hilfs- oder Nebenbedingungen sind es, die variieren und das verschiedene Verhalten der verschiedenen Tiere verursachen.

Die formbildende Potenz beruht also auf zwei Systemen, I und II, und es ist nur eine Konsequenz der Zellenlehre, wenn wir sie in jede einzelne Zelle hineinverlegen. Das System I wollen wir als den eigentlichen Potenzapparat bezeichnen, von dem das Ganze und seine Teile bestimmt werden. Wir nennen ihn auch den Selbstdifferenzierungsapparat. Das System II ist dann ein System von Hilfsmitteln, die der Potenzapparat zu bestimmten Leistungen braucht. Es fällt zum großen Teil zusammen mit den organbildenden Substanzen. Es enthält sie jedenfalls ganz, ist aber vielleicht noch etwas umfangreicher und mannigfaltiger zu denken. Diese organbildenden Substanzen sind zur Erklärung der Mosaikentwicklung von Eiern angenommen worden. Wenn man schon aus dem ungeführten Ei Organe heraus schneiden kann¹⁾, so führt man das nicht darauf zurück, daß man im Ei einen vorgebildeten Organismus zerstört, sondern daß man notwendige Hilfsmittel, die mit der Befruchtung im Eiprotoplasma in bestimmter Weise angeordnet werden, verringert (Herbst) oder ganz ausschaltet.

Jede Zelle besitzt den ganzen Potenzapparat (System I). Sie trägt also die Fähigkeit zum Ganzen in sich. Nun leistet jeder Zellstamm in der Entwicklung etwas Bestimmtes und in der Regel auch etwas Vorhersagbares (Cell-Lineage). Er leistet also einen Ausschnitt aus der Breite seines Könnens²⁾. Er tut das deshalb, weil er das andere, das er auch könnte, zu leisten verhindert wird. Dieser Zwang in eine bestimmte Bahn (Determination) kann also als ein Apparat von Hemmungen bezeichnet werden³⁾. Er beruht also nicht darauf, daß die Zellen Teile ihres Selbstdifferenzierungsapparates verlieren (erbun-

¹⁾ Z. B. fehlen einer Rippenquallenlarve Wimperreihen, wenn das Ei in bestimmter Weise zerschnitten wurde.

²⁾ Es ist hier der Ort, noch eine Bemerkung zum Potenzbegriff zu machen. In ihm steckt der Begriff der Möglichkeit. Wir müssen diesen so fassen, wie ihn R. Avenarius in der Kritik der Reinen Erfahrung (II. Aufl., Leipzig, 1907) für den allgemeinen Begriff der Änderung eines Systems gefaßt hat. Möglich ist jede Änderung, die durch die Anfangsbeschaffenheit des Systems (vor der Änderung) zugelassen wird. Die möglichen Änderungen sind also immer unendlich zahlreich und der Begriff ist so ohne konkreten Inhalt. Hier handelt es sich um formbildende Potenzen, d. h. die vom System aus möglichen Änderungen, die zu Formbildungen führen. Auch hier sind die möglichen Resultate unendlich zahlreich. Es liegt jedoch ein ganz ähnliches Problem vor, wie das, den Begriff der Beweglichkeit eines kinematischen Verbandes zu kennzeichnen. (Vgl. Petersen, Bänderkinematik, Abhandlungen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Heidelberg 1918.) Analytisch geschieht dies durch den Begriff des Freiheitsgrades. Die möglichen Bewegungen bilden n-fach unendliche Mannigfaltigkeiten. Die Kennzeichnung des Verbandes ist die, daß gewisse Mannigfaltigkeiten fehlen. Ein Verband mit 2 Freiheitsgraden ist zweifach unendlich mannigfaltig beweglich. Es fehlen ihm gewisse Beweglichkeitskategorien, eben der 3., 4., 5. und 6. Freiheitsgrad. Es scheint mir die einzige Möglichkeit, die Potenz schärfer zu fassen, daß man auch hier Mannigfaltigkeits- oder Freiheitsgrade unterscheidet. Die Potenz wird also dadurch bestimmt, was das System nicht kann, welche Kategorien von Formen es nicht bilden kann. Innerhalb des Bleibenden kann immer noch Unendlichkeit bestehen. Wenn die Zellen der menschlichen Epidermis vielleicht gar nichts mehr können, als nur wieder Epidermis bilden, so bleibt hier immer noch eine unendliche Reihe möglicher Ereignisse. Man denke an die unendliche Möglichkeit, in der Epitheldefekte an einer Stelle gesetzt und gedeckt werden können.

³⁾ Wenn mit Selbstdifferenzierung begabte Zellen nun aller Hemmungen beraubt werden, so verlangt unsere Theorie, daß sie nicht über den ersten Schritt hinauskommen. Jede neue Generation fängt immer wieder von vorne an, das Ganze zu bilden. Das ist in der Tat der Fall: z. B. wachsen Explantate von embryonalem Bindegewebe ins Unendliche, ohne etwas anderes zu werden als was sie sind.

gleiche Teilungen), oder daß die Hilfsmittel des Systems II in bestimmter Weise vermindert werden, sondern auf etwas anderem, noch Unbekanntem. Immerhin ist die Determination wohl meist mit einem Verlust im System II verbunden, aber mehr zufällig und in wechselnder Weise¹⁾.

65. Die Mittel der Determination. Worauf nun das Determinationsgeschehen beruht, ist bisher sehr wenig geklärt. Man hat von formativen Reizen gesprochen (Begriff und Wort stammen von Rudolf Virchow). Nun kann ein Entwicklungsreiz von ganz unbestimmter Art sein. Ein Beispiel ist die Befruchtung. Der Anstoß, den das eindringende Spermium setzt, kann durch verschiedene chemische und physikalische Reize vertreten werden (künstliche Parthenogenese). Die verschiedenartigsten Anstöße lösen immer dieselbe Folge von Ereignissen aus. Hier liegt eine reine Auslösung vor, wie z. B. bei der Explosion des Pulvers auf verschiedene Ursachen hin.

Der Begriff der Determination verlangt aber mehr. Hier setzen Gedanken ein, die Goldschmidt (1920) entwickelt hat. Er sucht die Ausprägung der Organe und Körperteile zum männlichen oder weiblichen Typus auf chemisch wirkende Substanzen zurückzuführen²⁾. Spemann zeigte (1918), daß bei Tritonen von der dorsalen Urmundlippe aus die Rückenorgane des Embryos, Medullarplatte, Chorda, Myotome (vgl. Abb. 19, die die Organe bei einem Hühnerembryo zeigt) bestimmt werden. Dadurch wird die Lage auch aller übrigen Teile des Embryos festgelegt. Die Organe des Rückens werden von der erwähnten Stelle aus, gleichsam wie auf ein weißes Zeichenblatt, in das vor ihr gelegene Material hineingezeichnet. Wenn dieses Material nämlich um 90° gedreht wurde, so entstanden dennoch die Medullarplatte in der Lage, die der Lage des Urmundes entsprach. Ferner zeigte Spemann, daß Ektoderm der Bauchseite, zu Beginn der Gastrulation in die Rückenseite eingepflanzt, sich zu Medullarplatte und Medullarrohr entwickelt. Das geschieht auch dann, wenn es einer anderen Art angehört. Dabei behält es aber die Charaktere seiner Art bei. Es bildet Medullarrohr, aber Medullarrohr wie es das Tier hat, dem es entnommen wurde. (Vgl. auch den Absatz über die Chimeren, S. 71). Man wird wohl kaum an etwas anderes als an Wirkungen von Stoffen denken, sofern man überhaupt den Versuch macht, sich ein Bild dieser Vorgänge zu machen. Wenn jede Zelle des beeinflussten Materials zunächst jedes konnte, so mußte eine Reihe von möglichen Reaktionen gehemmt oder eine andere Reihe beschleunigt werden. Ein System relativer Hemmungen und Beschleunigungen von Vorgängen chemischer und physikalisch-chemischer Natur ist das Mittel, mit dem die Determination arbeitet und das ist ja gerade das, was Fermente und Enzyme leisten können.

66. Entwicklungsmechanik und Vererbung. Wie sollen wir uns nun den Potenzapparat vorstellen? Wir hatten den Vererbungsträger im chromatischen Apparat des Kerns gefunden. Der Selbstdifferenzierungsapparat und der Vererbungsapparat sind nun der Sache nach in der Tat ein und dasselbe.

Was vererbt wird, sind Potenzen. Nicht Organe oder Organanlagen werden vererbt, sondern die Fähigkeit, Organe zu bilden, die Fähigkeit zu form-

¹⁾ In der entwickelten Theorie findet auch die Erkenntnis ihren Platz, daß die Zellteilung mit der Determination nichts zu tun hat. Früher nahm man an, daß erbungleiche Zellteilungen ein Anlagensystem auf die Tochterzellen verteilen. Das Beispiel vom Seeigelndarm ist ein guter Gegenbeweis. Alle Nachkommen der 4 Makromeren zusammen können nicht mehr das, was eine einzelne Makromere konnte, nämlich Ektoderm bilden.

²⁾ Quantitative Abstufungen seien bei diesen Vorgängen von grundlegender Bedeutung. Es wäre jedoch verfehlt, diese Quantitäten so zu verstehen, daß wirklich bestimmte Mengen wirksamer Substanzen weitergegeben, „vererbt“ würden. Hier ist ein außerordentlich wertvoller und wahrhaft biologisch gedachter Teil der Ehrlichschen Seitenkettentheorie heranzuziehen, dessen Bedeutung noch neuerdings wieder von Bier (1917/18) betont wurde. Es kann sich bei derartigen Dingen immer nur um Fähigkeiten des Organismus zur Produktion handeln. Ehrlich ließ bestimmte Elemente des Körpers „Seitenketten“ besitzen, die reagieren, sich ablösen und — vermehrt — regeneriert werden sollten. Eine Seitenkette ist also ein Produktionsort für einen chemisch wirksamen Körper. Was vererbt wird, können immer nur Produktionsorte wirksamer Stoffe in der Vererbungsstruktur sein, nicht diese Stoffe selber. Die quantitativen Abstufungen wären dann verschiedene Zahlen solcher Produktionsorte spezifischer Substanz.

bildenden Leistungen. Diese Summe von Fähigkeiten deckt sich mit dem, was die Vererbungslehre als Genotypus bezeichnet. Er ist auch als Reaktionsnorm bezeichnet worden. Darin kommt zum Ausdruck, daß das Resultat der formbildenden Leistungen nicht von den Potenzen allein, sondern auch von den Umständen abhängig ist, unter denen sie sich auswirken. Dieses Produkt ist eins unter vielen möglichen, ein „Phänotypus“, eine Erscheinungsform des Organismus. Unter denselben Umständen bleibt der Phänotypus einer Generationsreihe erbgleicher Individuen derselbe. Man kann eine Summe von Umständen als die „normalen“ Umstände bezeichnen. So stehen sich Phänotypus und Genotypus ganz ähnlich gegenüber, wie prospektive Bedeutung und prospektive Potenz. Beide sind Parallelbegriffe, die dieselben Phänomene vom Standpunkte der Vererbungslehre und der Formbildungslehre aus bezeichnen. Das, was geschieht, oder in einem bestimmten Falle geschehen ist, ist immer ein Spezialfall, der von den jeweiligen Umständen mitbedingt ist.

Es ist schon wiederholt erwähnt worden, daß Johannsen den Genotypus geradezu mit einer chemischen Strukturformel verglichen hat. Wir können das, an der Hand unserer Theorie der lebenden Substanz, wörtlich nehmen. Was vererbt wird, ist eine riesenhafte Strukturformel, und was bei der Entwicklung geschieht, ist von deren Beschaffenheit abhängig. Die Entwicklung ist also die Reaktion des Potenzapparates auf mannigfache äußere und innere Umstände, seine Betätigung unter diesen Umständen.

Im großen und ganzen ist das Resultat dabei dasselbe. Die Anatomie des einen Menschen gleicht der des anderen. Geht man aber ins feinere Detail, etwa im Aufbau eines Gelenkbänderapparates, so sieht man, daß keiner dem anderen wahrhaft gleich ist. Jeder Körper ist eben eine Neuschöpfung! Die Potenzen mögen gleich sein, aber die Verwirrung der Geschehnisse bei der Formbildung ist so ungeheuer, daß jeder Körper seine Konstruktionsprobleme schließlich auf seine eigene Art behandeln, daß er im einzelnen selber eine Lösung der konstruktiven Aufgaben finden muß. Die Entwicklung und alle Formbildung ist von vornherein und jederzeit regulativ. Der Begriff des Phänotypus gilt für jedes Organ, genau so, wie für den Körper im ganzen. Irgendwie sind die inneren Umstände, z. B. beim Aufbau eines Gelenks, jedesmal verschieden und so kommt die Übereinstimmung im großen, aber die Verschiedenheit in jeder Einzelheit unter den einzelnen Menschenkörpern zustande. Es werden ja nicht Organe vererbt, sondern die Fähigkeit, sie aufzubauen, und das tut jeder Körper letzten Endes auf seine Weise¹⁾.

Der chromatische Apparat gewinnt durch die im vorstehenden angedeutete Theorie eine ganz gewaltige Bedeutung für die formbildenden Vorgänge. Diese Bedeutung weist ihm die Vererbungslehre schon lange zu, und unsere Theorie vom System I ist nur eine Folgerung aus der, die den chromatischen Apparat als Vererbungsträger in Anspruch nimmt. Der Kern, d. h. der chromatische Apparat, macht jede Zelle zur Artzelle (O. Hertwig). Er bewirkt, daß die Formbildungsleistung eines Partialsystems, wie wir gesehen hatten (S. 117), auch dann arttypisch ist, wenn sie weder ihrer ursprünglichen prospektiven Bedeutung entspricht, noch auf einem Tier vor sich geht, das derselben Art angehört (Spemann). Nach allem, was wir wissen (Boveri), ist der chromatische Apparat der Zelle kein harmonisch-äquipotentiell System, er ist vielleicht der einzige Apparat, von dem das überall mit Bestimmtheit verneint werden kann. Ein durch die Mendelspaltung verlorenes Merkmal kommt auf keinen Fall wieder. Das System des chromatischen Apparates kann sich eben nicht in seinen Teilen vertreten, noch auch Verlorenes ersetzen.

¹⁾ Hier wären Gedanken einzufügen, die W. Roux vor langer Zeit (1881) in dem Wort vom „Kampf der Teile im Organismus“ zusammengefaßt hat. Die einzelnen Bildungsvorgänge laufen nebeneinander her, treten in Wettbewerb, kreuzen sich. Aus den Keibel'schen Normentafeln zur Entwicklung ist z. B. ersichtlich, wie groß die Unterschiede im zeitlichen Nebeneinander bei den verschiedenen Formbildungsvorgängen sind. Solche Variationen schaffen auch neue innere Bedingungen für die Betätigung der Potenzen.

67. Der Begriff der Regulation. Man erkennt ein harmonisch-äquipotentiell System daran, daß es reguliert. Dieses regulative Verhalten ist mit der Existenz der Systeme I und II an und für sich noch nicht gegeben. Es ist damit eine bestimmte Art gemeint, in der sich die Leistungen vollziehen, eine Fähigkeit, die zu den übrigen Fähigkeiten hinzukommt. Sie gibt es nur bei Organismen.

Ein System reguliert, heißt: der Erfolg seiner formbildenden Leistungen ist eine meist recht nahe Annäherung an einen Typus. Diese Annäherung wird auf verschiedene Weise und von verschiedenen Ausgangszuständen aus erreicht. Wir sehen dabei Umordnungen, Neuordnungen vor sich gehen in einer Weise, die nicht im Ererbten vorgesehen sein kann. Es wird kein Repertoirestück abgespielt, sondern Kompositionsarbeit geleistet. Dieser Leistungstyp ist sehr eigenartig, aber uns im Grunde außerordentlich bekannt und vertraut. Wir erleben ihn stündlich an uns selber.

Hier ist der Angelpunkt des Vitalismus (Driesch): Eine Maschine könne das niemals leisten, ja es widerspräche dem Begriff der Maschine, auch wenn wir ihn so fassen, wie wir ihn früher (S. 42) entwickelt haben. Wir sind hier in der Tat beim Grundgeheimnis des Lebendigen angelangt. Hier bleibt ein ungelöster Rest, wenn wir die Einheit des lebendigen Geschehens in Teilerscheinungen aufzulösen versuchen. Vielleicht lassen sich die hier auftauchenden Schwierigkeiten nur lösen, wenn wir zurückgehen auf die Grundlagen unserer Erkenntnis. Hier ist nicht der Ort dazu.

Damit wollen wir unseren Versuch abschließen, in die allgemeinen Probleme der Formbildung, soweit sie die Histologie angehen, einen Einblick zu gewinnen. Wir wollen uns jetzt dem Tatsächlichen der histologischen Umbildungen zuwenden.

68. Das Werden der Zellformen. Sachs hat den Gedanken geäußert, daß zwischen dem Phänomen der amöboiden Bewegung und dem formbildenden Wachstum ein enger Zusammenhang bestünde. Er wies darauf hin, daß in der Art, wie sich das Plasmodium eines Schleimpilzes über das Substrat, etwa über ein Häufchen Lohe, ausbreite, eine weitgehende Übereinstimmung herrsche damit, wie ein Thallophyt oder auch eine höhere Pflanze ihren zellig gegliederten Körper auseinanderbreite. Diese Übereinstimmung gilt auch für die Formentwicklung vieler Zellen im tierischen Körper. Die Zelle treibt z. B. einen oder mehrere Fortsätze hervor. Das geschieht ganz so, wie ein Wurzelfüßer seine Scheinfüßchen hervorsteckt (S. 77). Bei ihm werden diese Fortsätze wieder eingezogen, während sie bei den histogenetischen Vorgängen zu dauernden Zellorganen werden.

Für die Entwicklung der Geißelfäden hat Heidenhain auf diesen Zusammenhang aufmerksam gemacht. Die Entwicklung der Neuriten einer Nervenzelle läßt sich in der Deckglaskultur verfolgen (Harrison, Braus). Der Fortsatz wird wie ein Pseudopodium hervorgestreckt. Die Zelle erstarrt dann gleichsam in der Form, solange aber der Fortsatz weiter wächst, behält das vordere Ende,

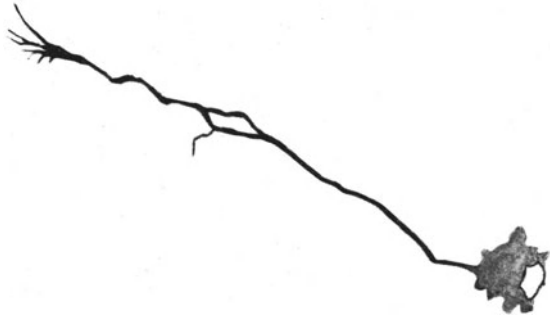


Abb. 114. Auswachsener Neurit. Deckglaskultur von Neuroblasten der Unke. Am Ende des Fortsatzes die amöboid bewegliche Wachstumskeule. Nach Braus, Die Entstehung der Nervenbahnen 1909.

die Wachstumskeule, ihre amöboide Beweglichkeit (Abb. 114). Goldschmidt beobachtete die Spermatogenese eines Schmetterlings in der Deckglaskultur (Abb. 115). Nach den Reifungsteilungen bildet sich die Zelle (Spermatide) zum Samenfaden um, der durch den Besitz eines Schwanzes ausgezeichnet ist. Dieser entsteht als ein Pseudopodium unter vielen. Eins der Pseudopodien wird nämlich länger und bildet sich sehr schnell zu einem ganz dünnen Faden um. Das ist der mit einem dünnen Protoplasmaüberzug versehene Achsenfaden des Schwanzes. Solche Achsenfäden sind auch in den Pseudopodien der Wurzelfüßer beobachtet worden (Doflein) (S. 27, Abb. 27). Die verzweigten Zellen des Mesenchymnetzes behalten ihre amöboide Beweglichkeit wohl dauernd.

Mit diesen Feststellungen ist schon etwas erreicht. Die Ausbildung der Zellformen, die man wohl nicht ganz mit Recht auch als Wachstumsvorgänge

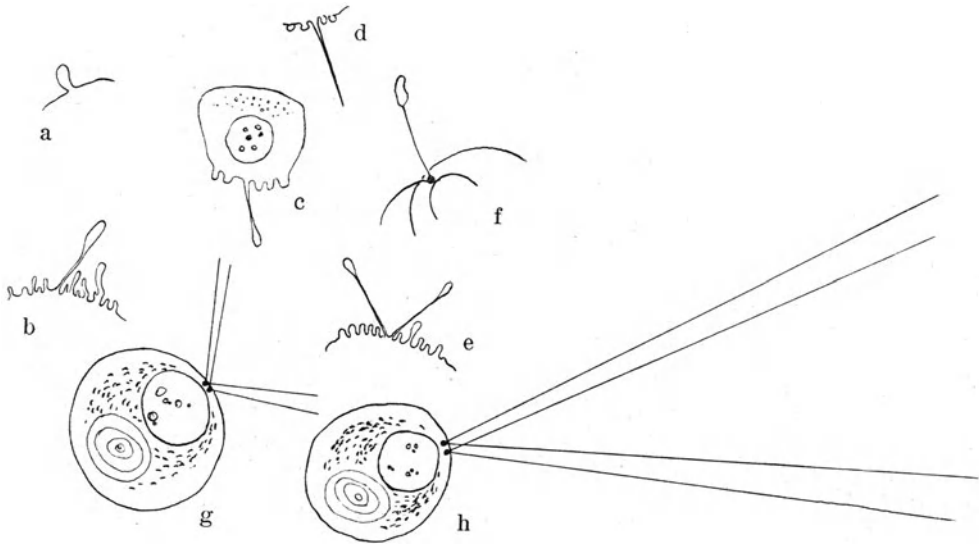


Abb. 115. Aus der Entwicklung der Samenfäden eines Schmetterlings, *Samia cecropia*. Beobachtung der Deckglaskultur. Nach Goldschmidt. Archiv f. Zellforschung 1917. Die spermielliefernden Zellen kleiden ein Bläschen (Follikel) aus. Die dem Follikelinnern zugewendete Zelloberfläche bedeckt sich mit zottenartigen Pseudopodien (a, b); von diesen stark lichtbrechenden, meist etwas gebogenen Zotten wächst eine aus und wird sehr dünn, mit einer Anschwellung am Ende (c, d). Daraus entsteht der Schwanz des Spermiums. Noch eine solche Geißel entsteht e, f. Diese Geißeln sind mit den Zentren verbunden (g, h). Der ganze Apparat wird verdoppelt, dann die 4 Geißeln auf die 4 Teilprodukte der Reifungsteilungen verteilt. Die Granula in g und h sind Plastosomen.

bezeichnet¹⁾, wird als übereinstimmend mit Bewegungsvorgängen erkannt. Statt zweier Probleme hat man also eins. Die Fixierung des Zustandes, den der Bewegungsvorgang lieferte, wird wohl durch Vorgänge in der Außenschicht erreicht. Die Krusta bildet sich jetzt erst aus oder wird doch fester²⁾.

Die Gewebeart wird jedoch nicht nur durch die Form der Zellen charakterisiert, sondern auch durch eine bestimmte innere Organisation. Das Aussehen mancher Kerne und Grundplasmen von Gewebezellen ist im Fixationsfärbungsbild so bezeichnend, daß man sie daran erkennen kann. Was das aber

¹⁾ Ausbildung der Form (histol. Ausgestaltung, Differenzierung) hat mit Massenzunahme, Wachstum, nichts zu tun.

²⁾ Daß die Formen der Zelle immer durch Skelettfäden aufrechterhalten werden (Koltzoff), ist wohl nicht richtig.

im Einzelfalle mit den beruflichen Leistungen der Zelle zu tun hat, ist dunkel. Das trifft nicht zu für manche besonderen Organe. Am besten sind hier die Muskelfibrillen bekannt, an die der Kontraktionsvorgang gebunden ist. Von den Vertretern der Plastosomenlehre (S. 29) wird die Entstehung derartiger Zellorgane in Beziehung zu diesen Gebilden gebracht. Für das einzelne muß hier, soweit Genaueres überhaupt bekannt, auf die Kapitel der speziellen Gewebelehre verwiesen werden.

69. Die Gewebefunktion der Keimblätter. Im allgemeinen ist die prospektive Bedeutung der Zellstämme, was die Gewebeart anbetrifft, durch die Keimblätter gegeben. Sie ist von der Herkunft aus dem Keimblatt abhängig. Wir erwähnten das schon und wollen jetzt diese „Gewebefunktion“ der Keimblätter etwas genauer kennen lernen. Das Wort Funktion ist hier in dem in der Mathematik üblichen Sinne gebraucht. Wir sehen die Gewebeart also

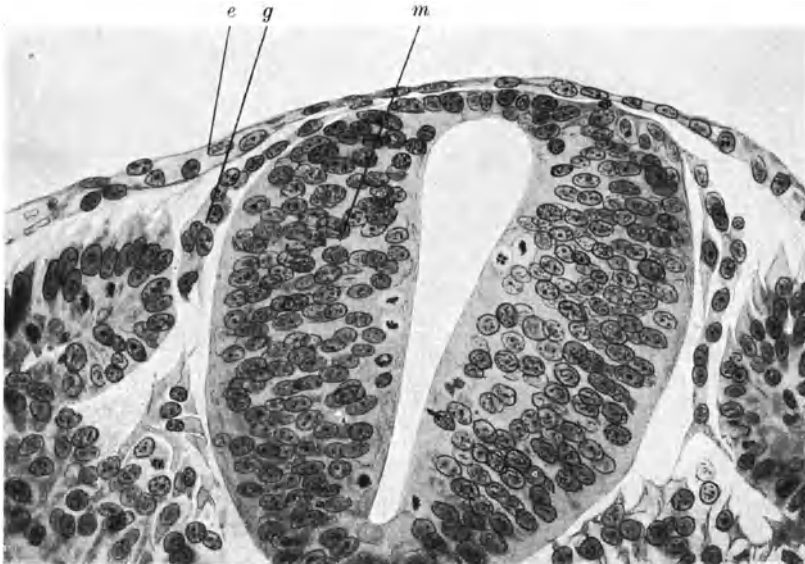


Abb. 116. Entenembryo 72 Stunden befruchtet. Medullarrohr (*m*) und Ganglienleiste (*g*). Ektoderm (*e*). Phot. überzeichnet von Vierl.

jetzt als Funktion der Keimblätter an¹⁾. Dabei unterscheiden wir eine Potenzfunktion und eine Bedeutungsfunktion. Diese Unterscheidung soll ausdrücken, ob es sich nur um eine Regel im normalen Ablauf (Bedeutung) oder um ein Gesetz, d. h. um einen Kausalzusammenhang handelt (Potenz). Uns gehen hier nur die Wirbeltiere an. Die drei Keimblätter sind das Ektoderm, das Entoderm und das Mesoderm. Davon haben Ektoderm und Mesoderm für uns besonderes Interesse.

Das Ektoderm gliedert sehr früh das Medullarrohr ab. Dieses ist die Anlage des gesamten Nervensystems. Alle Nervenzellen, die es im Wirbeltierkörper gibt, stammen aus ihm. Die peripheren aus der Ganglienleiste (Abb. 116). Auch das Auge geht daraus hervor. Das Medullarrohr enthält also folgende Materialpotenzen: Nervenzellen (Ganglienzellen), Sinneszellen (Stäbchen- und Zapfenzellen der Retina), Pigmentepithel der Retina, Gliazellen, unter ihnen die Ependymzellen der Innenauskleidung der Hirnventrikel und des Zentralkanals des Rückenmarks. Es ist wohl sicher, daß diese Zellarten nur aus dem

¹⁾ Gewebeart = *f* (Keimblatt).

Medullarrohr kommen, daß es sich also um Potenzen handelt, die festgelegt werden, sowie überhaupt die Medullarplatte determiniert ist¹⁾. Wie, wann, wo und wodurch die genannten Zellarten dann wieder bestimmt werden, ist nicht bekannt.

Was vom Ektoderm nach Abgliederung des Medullarrohres zurückbleibt, liefert die Epidermis. Sie ist die Bedeckung des Körpers. Auch das ist wahrscheinlich eine Potenzfunktion. So besteht die Beinknospe aus dem Blastem und dem epidermalen Überzug (Abb. 98 u. 104). Beide bleiben immer getrennt. Zwischen ihnen ergeben sich sehr interessante Wechselbeziehungen in der Determination des Extremitätenapparates. Wir müssen dafür auf die Literatur verweisen (Spemann).

Das Mesoderm ist eine Quelle sehr verschiedenartiger Gewebe. Blasteme sind für die Formbildungen aus ihm charakteristisch. Es besteht im Rumpfg Gebiet aus den Seitenplatten, an denen nach der Medianebene zu die Ursegmente mit den Ursegmentstielen sitzen (Abb. 99). Diese wohl abgegrenzten Primitivorgane lösen sich zum guten Teil auf zu einem Blastem, Mesenchym, das sich überall zwischen die Primitivorgane und Organanlagen einschiebt. Das Kopfmesoderm löst sich ganz auf, weiter schwanzwärts bleiben Seitenplatten und die Außenwände der Ursegmente stehen und auch die Ursegmentstiele werden teilweise unmittelbar — ohne blastematisches Zwischenstadium — zu Organanlagen, nämlich den Vornierenkanälchen, aufgebraucht. Auch im Bereich der stehenbleibenden Teile findet eine reichliche Zellauswanderung statt, so dem Mesenchym weiteren Zuwachs liefernd. Bei den einzelnen Arten und Gruppen der Wirbeltiere sind diese Vorgänge etwas verschieden²⁾.

Diese lockere Zellmasse, die die Organanlagen und Primitivorgane umhüllt und ein vollständiges Negativ aller ihrer Formen bildet, ist nun eine außerordentlich interessante Quelle, aus der die verschiedenartigsten Gestaltungen zutage treten. Seine Zellen sehen sich überall außerordentlich ähnlich und wir wissen nicht, ob schon früh nach Materialpotenzen verschiedene Zellrassen in ihm stecken.

Die quergestreifte Muskulatur leitet sich zum Teil von jenen oben genannten Resten der Ursegmente her. Es ist jedoch kein Zweifel, daß z. B. die Extremitätenmuskeln von Säugetieren, einschließlich des Menschen und der Amphibien aus einem Blastem entstehen, bei dem wir einen unmittelbaren Zusammenhang mit den Ursegmenten nicht nachweisen können. Bei Knorpelfischen wächst auch die Extremitätenmuskulatur in der Form von Knospen aus den Ursegmenten aus. Wo das nicht geschieht, könnte man an Zellrassen im Blastem mit ihrem Ursprung in bestimmten Ursegmenten denken, es ist aber bisher nicht gelungen, etwas Derartiges nachzuweisen.

Ein weiteres charakteristisches Element mesodermaler Herkunft sind die Endothelschläuche der Gefäße. Ihrer nicht ganz geklärten Entstehung im Mesoderm können wir hier nicht nachgehen. Von einem gewissen Zeitpunkt an entstehen neue Endothelrohre, die Grundlage aller Gefäße, nur durch Auswachsen aus bestehenden Röhren. Hier liegt also höchstwahrscheinlich eine Zellrasse mit besonderen Potenzen vor.

Die glatten Muskelzellen stammen aus dem Mesenchym. Jedoch nicht alle. Der Dilator pupillae und die Muskeln der Schweißdrüsen entstehen

¹⁾ Vgl. Lit. Spemann 1918, 1919.

²⁾ Dabei bleiben sicher Beziehungen zur segmentalen Gliederung im Mesenchym erhalten. Wenigstens ist nur ein Teil des Mesenchyms der Körperwand imstande, das Blastem einer Beinknospe zu liefern. Vgl. Braus 1922, ferner derselbe Anatomie des Menschen, I. Berlin 1921, S. 26 ff.

aus ektodermalen Epithelien, diese aus denen der Schweißdrüsenanlagen, jene aus denen der Iris.

Das Wort Mesenchym wird nicht immer in demselben Sinne verwendet. Wir hatten jenes Blastem so genannt, das durch Auflösung der mesodermalen Primitivorgane entsteht und z. B. die Extremitätenknospe erfüllt¹⁾. Man nennt auch das embryonale Bindegewebe so. Das ist aber schon ein wohlcharakterisiertes Gewebe mit Berufsfunktionen. Es besteht aus verzweigten Zellen und einer Grundsubstanz, die an vielen Stellen von gallertiger Beschaffenheit ist und auch sehr bald kollagene Fasern enthält. In Bezug auf seine formbildenden Potenzen ist dieses Gewebe aber der wahre Rechtsnachfolger jenes ersten Blastems. Was geht nicht alles aus ihm hervor! Alle Stützsubstanzen, Sehnen, Knochen, Knorpel, Faszien, die Gefäßwände — alles außer ihrem Endothel —, Lederhaut, Fettpolster, Schichten des Darmkanals und der ableitenden Harnwege, kurz eine Fülle von Gestaltungen. Auch dann bleibt noch immer ein etwas rätselhafter Rest, das lockere, faserige Bindegewebe übrig, das man wieder als den Nachfolger des sekundären Mesenchyms oder embryonalen Bindegewebes bezeichnen kann. Was nun in diesen formlosen Geweben, dem primären und sekundären Mesenchym und vor allem in dem lockeren Bindegewebe, für verschiedene Zellformen stecken, was diese für Potenzen haben, was alles aus ihnen werden kann, darauf können wir hier nicht eingehen. Vieles gehört den „pathologischen“ Vorgängen an und wird in der Lehre der Entzündung behandelt. Das lockere Bindegewebe ist auf jeden Fall ein außerordentlich bildungs- und wandlungsfähiges System. Durch seine Beziehungen zu verschiedenen Formen von Wanderzellen werden diese Fähigkeiten noch bedeutsamer.

Das Entoderm liefert die Epithelien des Darmsystems. Vor allem gehen auch Drüsenepithelien aus ihm hervor. Im übrigen ist seine gewebebildende Bedeutung an Mannigfaltigkeit mit der des Mesoderms nicht zu vergleichen. Wir müssen uns hier mit diesem Überblick über die Gewebefunktionen der Keimblätter begnügen und uns darauf beschränken, die Fülle der hier ruhenden Werdeprobleme mehr anzudeuten, als wirklich zu erörtern.

70. Das Verhalten der Gewebe beim Wachstum des Körpers. Mit der Ausbildung der Organanlagen aus den Primitivorganen und der histologischen Ausdifferenzierung der Zellen, die sie zusammensetzen, sind die Formbildungsvorgänge im Körper durchaus nicht zu Ende. Sie laufen unter dem Bilde des Körperwachstums weiter. Was als Vergrößerung der Dimensionen des Körpers wesentlich in die Erscheinung tritt, ist der Erfolg des Zusammenwirkens vieler Komponenten. Viele Forscher haben sich bemüht, das Wachstum auf diese Komponenten, die Vorgänge in Organen und Geweben im einzelnen zurückzuführen.

Zunächst ist ganz sicher, daß manche Wachstumsvorgänge auf Zellvergrößerungen beruhen. Die Pflanze, die ihr Laub entfaltet, ihre Sprossachsen verlängert, tut das, indem sie die Zellen durch Wasseraufnahme gewaltig vergrößert. Die Zellvermehrungen laufen nur in den Vegetationspunkten und in deren näherer Umgebung ab. Es gibt auch Tiere, bei denen von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung an das Wachstum nur noch durch Zellvergrößerung bestritten wird. Diese Tiere haben eine konstante Zellenzahl, jedes Organ besteht bei allen Individuen aus derselben Anzahl Zellen. Diese Zellen nehmen bei der Entwicklung an Größe gewaltig zu. Zu diesen Tieren gehört

¹⁾ Wir wollen es primäres Mesenchym nennen und im Gegensatz dazu ein wohlcharakterisiertes embryonales Bindegewebe sekundäres Mesenchym. Eine scharfe Trennung nach Zeit und Ort läßt sich natürlich nicht machen. Das eine entsteht aus dem anderen.

auch das wichtige Objekt der Zellforschung, der Pferdespulwurm, *Ascaris megalocephala* (weiter andere Nematoden und Rotatorien).

Bei den Wirbeltieren gehören aber Zellvermehrung und Zellvergrößerung, miteinander abwechselnd, zusammen. Die Schichten aus glatter Muskulatur, Epithelplatten, vergrößern sich so. Für die quergestreifte Muskulatur fällt beides auseinander. Eine Vermehrung der Fasern findet in der Jugend statt, das spätere Wachstum wird durch Vergrößerung der Elemente bestritten. Dies zeigt folgende Tabelle, die das Wachstum der *Musculi radiales* bei der weißen Ratte nach Mopurgo¹⁾ erläutert.

Alter	Anzahl Fasern in einem Muskel	Anzahl Kerne pro cmm Muskel	Muskelquerschnitt in qmm (37× vergr.)
neugeboren	5919	570	552
15 Tage	7252	357	868
1 Monat	7625	139	2766
Erwachsen, Vater der drei vorigen	8014	37	11817

Bei allen diesen Dingen handelt es sich darum, daß ein Organ im ganzen wächst. Nun findet aber im postembryonalen Leben auch eine Vermehrung von Organen statt. Solche Organe sind Drüenschläuche, die auf einer Epithelfläche münden, Zotten, die sich über sie erheben, Haare, Sinnesorgane, wie die Geschmacksknospen (Abb. 117). Es hat nicht beobachtet werden können, daß die größere Anzahl, über die der Erwachsene verfügt, auf dieselbe Weise geliefert wird, auf die die erste Entstehung dieser Organe vor sich geht. M. Heidenhain hat durch eine umfassendere Theorie, die Teilkörpertheorie, diese Probleme zu lösen versucht. Wir haben (S. 46) die Zusammensetzung der Zelle aus selbständigen und durch Teilung sich erhaltenden Einheiten, Protomeren, ablehnen zu müssen geglaubt. Für die Partialsysteme höherer Ordnung hat dieser Autor es

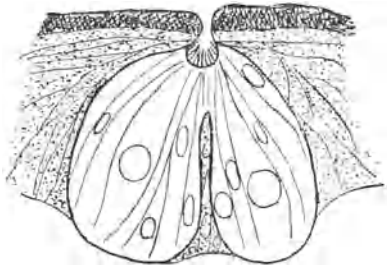


Abb. 117. Verdoppelung eines Schmeckbechers aus der Papilla foliata des Kaninehens. Nach Heidenhain 1914. Schmeckbecher hell, Epithel punktiert, die oberste verhornte Schicht schwarz.

aber wahrscheinlich gemacht, daß sie sich in der Tat durch Teilung vermehren. Ob nun wirklich von einem Aufbau des Körpers aus sich teilenden Partialsystemen gesprochen werden kann, ob man wirklich formbildende Vorgänge in erheblichem Maße auf Vermehrung von Teilkörpern zurückführen kann, erscheint fraglich. Bei sehr vielen Vorgängen, z. B. Regenerationen, findet nämlich nicht nur Vermehrung bestehender Organisationen, sondern wirkliche Neukonstruktion statt. Es scheint vielmehr, als ob eine durchgeführte Teilkörpertheorie mit Erfahrungen nicht in Einklang zu bringen sei, die viele Partialsysteme und gerade solche höherer Ordnung, als harmonisch-äquipotentielle Systeme erweisen. Wie dem nun auch sei, jedenfalls liegen hier wichtige Probleme vor, und das Wachstum des Körpers, scheinbar ein so einfacher Vorgang, ist in Wahrheit das Ergebnis vieler an sich schon sehr verwickelter Ereignisse. Es ist es um so mehr, als die Formbildung hier bei voller Funktion aller Teile vor sich gehen muß. Das ganze, wachsende System wird ständig ausgebaut, ohne daß seine Funktion gestört wird und werden darf.

71. Differenzierung und Teilungsfähigkeit der Zellen. Bei diesen Vorgängen kommt nun ein neues Problem zutage. Es handelt sich um die Frage, ob eine zur vollen beruflichen Leistungsfähigkeit ausdifferenzierte

¹⁾ Anat. Anzeiger 1899, 15.

Zelle noch teilungsfähig ist. Ist das nicht der Fall, so muß der Zuwachs an Elementen, auf dem die Massenzunahme der einzelnen Organe beruht, von einem Reservefond jugendlicher undifferenzierter Zellen, Zellen embryonalen Charakters, wie wir sie in den Primitivorganen kennen gelernt haben, herrühren. Derartige Reservezellen haben sich bis jetzt sehr wenig auffinden lassen. Einiges, das dahin gehört, können wir aber doch anführen.

Am längsten bekannt ist das Verhalten der Epithelien, die den Darmkanal auskleiden. Sie werden verbraucht und in das Darmlumen abgestoßen. Ihr Ersatz erfolgt von den Darmkrypten aus, den sogenannten Lieberkühnschen Drüsen. Hier allein trifft man Teilungsfiguren. Hier vermehren sich indifferente Zellen und schieben sich auf die unmittelbar mit dem Darminhalt in Berührung tretenden Flächen herauf.

Es gilt aber keineswegs für alle Wirbeltiere zu allen Zeiten ihres Lebens, daß die funktionierenden Zellen der Darmauskleidung sich nicht teilen. Die Abbildung 118 zeigt eine Magendrüsenzelle einer Salamanderlarve. Sie enthält gerade wie ihre Nachbarzelle einige Sekretgranula, dabei ist sie in Teilung begriffen. Ebenso teilen sich bei diesen Tieren die voll ausdifferenzierten Magenepithelien auf den Kuppen zwischen den Krypten.

Allgemein anerkannt ist die Lehre von der Vermehrungsunfähigkeit voll ausdifferenzierter Zellen für das Nervengewebe. Die Ganglienzellen entwickeln sich aus den Zellen des Medullarrohres und viele Forscher sind der Ansicht, daß die Neubildung von Nervenzellen schon auf einem sehr frühen Embryonalstadium abgeschlossen sei (Held). Für das Nervensystem des Menschen liegen also ähnliche Verhältnisse vor, wie für gewisse niedere Organismen im ganzen. Die Konstruktion des Apparates arbeitet mit einer gegebenen Zellenzahl. Ist diese erreicht, so erfolgt alles weitere durch Wachstum und Ausdifferenzierung dieser Zellen. Das gilt nicht streng, wie Agdur (1920) nachwies. Es gibt eine Neubildung von Neuronen auch nach der Geburt, und auch Regenerationen sind — allerdings in sehr geringem Ausmaß (Borst) — beobachtet worden. Die Neubildung erfolgt auf dieselbe Weise, wie die Neuronenbildung in der ersten Entwicklung. Neuroblasten bilden sich zu Nervenzellen um, entwickeln typische Fortsätze und Neurofibrillen. Ob diese Neuroblasten nun ein unbegrenzt nachwachsendes Reservoir bilden, ob sie sich teilen, ob sie vielleicht von der Innenschicht, die Gehirn- und Rückenmarkshöhlen begrenzt (Ependym), nachgeliefert werden können, konnte der erwähnte Forscher nicht mit Sicherheit entscheiden.

72. Regeneration. Alle diese Probleme bleiben sozusagen versteckt, solange sich nichts Außergewöhnliches mit dem Organismus ereignet. Der Zuwachs, die

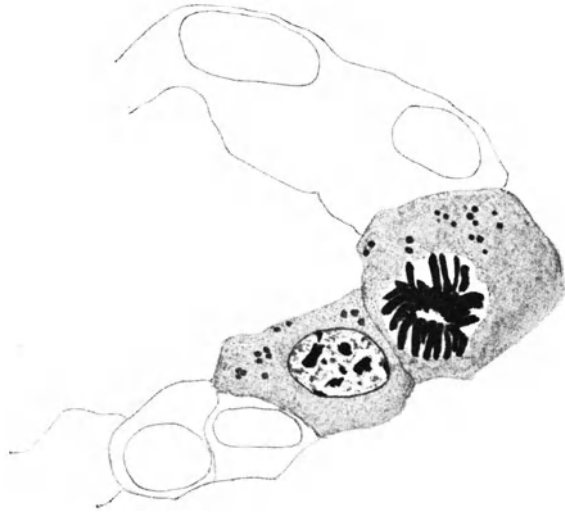


Abb. 118. Mitose in einer funktionierenden Magendrüsenzelle von *Salamandra maculosa*, Larve. (P.) 850 $\times$. Die schwarzen Körnchen Sekretgranula.

Neubildungen und der Ersatz verbrauchter Elemente entziehen sich der Beobachtung, und es ist schwer, etwas davon zu sehen zu bekommen. Das wird ganz anders, wenn eine Verletzung oder ein Krankheitsvorgang den Organismus zwingt, ein Erhebliches an Formbildung noch im erwachsenen Zustande zu leisten. Woher kommt das Material bei Wundheilung und Regeneration? Im allgemeinen können wir hier, besonders für den Menschen, den Satz aufstellen, daß Gleiches nur aus Gleichem entsteht. Das Epithel wird vom Epithel des Wundrandes, unter Umständen auch von Drüsenresten aus gebildet. Das gilt für die Haut und alle Hohlorgane. Die Knochenwunde wird vom Periost aus gedeckt, das Bindegewebe vom Bindegewebe aus ersetzt, Gefäße wachsen vom Endothel der angrenzenden aus hinein. Was beim Menschen auf diese Weise wieder gebildet wird, ist verhältnismäßig wenig. In den meisten Fällen wird nicht der alte Zustand wieder hergestellt, sondern mit einem Füllgewebe, einem „Flicken“, wird der Verlust gedeckt. Es entsteht eine „Narbe“. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß unter günstigen Umständen weit mehr an Ersatz geleistet werden kann. Die einzelnen Gewebe verhalten sich beim Menschen und den höheren Wirbeltieren sehr verschieden, sie sind sehr verschieden empfindlich gegen Schädigungen, Störungen und Hindernisse bei der Heilung und Regeneration. Die Erhaltung einer Lücke und deren Ausfüllung durch einen geeigneten „Nährboden“ sind dabei von Bedeutung. Als solche haben Ergüsse von Blut, Lymphe, flüssigem Wundsekret und ähnliches zu gelten (Bier)¹⁾.

Die Organe, die aus den Stütz- und Bindesubstanzen aufgebaut sind, werden nicht immer von den angrenzenden gleichartigen Organen aus regeneriert. Das lockere Bindegewebe erweist sich hier, auch beim Menschen, als ein Mutterboden mit einem großen Schatz formbildender Fähigkeiten. So wird ein verlorenes oder durch Auseinanderweichen der Stümpfe fehlendes Stück Sehne aus dem umgebenden Gewebe (Peritononium) wiederhergestellt, eine Faszie aus dem lockeren Unterhautbindegewebe. Welche Zellen dabei beteiligt sind, ist noch dunkel.

Das soeben Angedeutete bezieht sich auf Neubildung von Gewebearten. Es sollen aber nicht nur Organe oder fehlende Stücke von solchen ersetzt werden, sondern es handelt sich darum, einen ganzen Organkomplex in der richtigen Abstimmung aller Teile aufeinander wiederzubilden. Solche harmonischen Regenerationen sind auch beim Menschen beobachtet worden. Der Einfluß der Funktion scheint hier und bei der Ausarbeitung des histologischen Materials von besonderer Bedeutung zu sein, mehr jedenfalls, als das bei der ersten Bereitstellung der Organe zur Funktion, der eigentlichen Embryogenese, der Fall ist.

Man hat vielfach geäußert, daß die Fähigkeit, verlorene Teile wieder herzustellen, abhängig sei von der „Organisationshöhe“, wenigstens in der Reihe der Wirbeltiere, so daß mit zunehmender „Organisationshöhe“ die Fähigkeit zur Regeneration sinke. Das stimmt jedoch nicht ganz. Diese Fähigkeit wechselt nämlich bunt durch die Reihe selbst nahe verwandter Tiere. So regeneriert die Unke ihre Vorderbeine nicht, wenn deren Knospe entfernt wurde, wohl aber die Hinterbeine, während *Rana fusca* und *esculenta* beides wieder herstellen. Unter den Amphibien befinden sich die bestuntersuchten Fälle von Regeneration überhaupt und ausgiebiger Regeneration im besonderen. Schon Spallanzani im achtzehnten Jahrhundert wußte, daß man einem Wassermolch 6mal dasselbe Bein abschneiden kann, und daß es immer wieder wächst. Man kann also von einem Molch Beine ernten, wie von einem Schaf die Wolle

¹⁾ Diese und die folgenden Erörterungen im Anschluß an Bier, Beobachtungen über Regeneration beim Menschen, siehe Literatur-Verzeichnis.

und von einer Spargelstaude die Schöbllinge. In dem nachwachsenden Bein entsteht nur das Epithel, die Blutgefäße und die Nerven im Zusammenhang mit den entsprechenden Organen des Körpers. Bei den Nerven handelt es sich überdies nur um die Regeneration abgeschnittener Zellfortsätze, Neuriten, die allerdings dann in die richtige Bahn hineinwachsen müssen. Die ganze übrige Organisation, Knochen, Knorpel, Muskeln usw. werden aus einem Blastem herausdifferenziert, das ganz dem Blastem bei der ersten embryonalen Entwicklung der Extremität gleicht (Abb. 119). Man hat deshalb von einer Wieder-

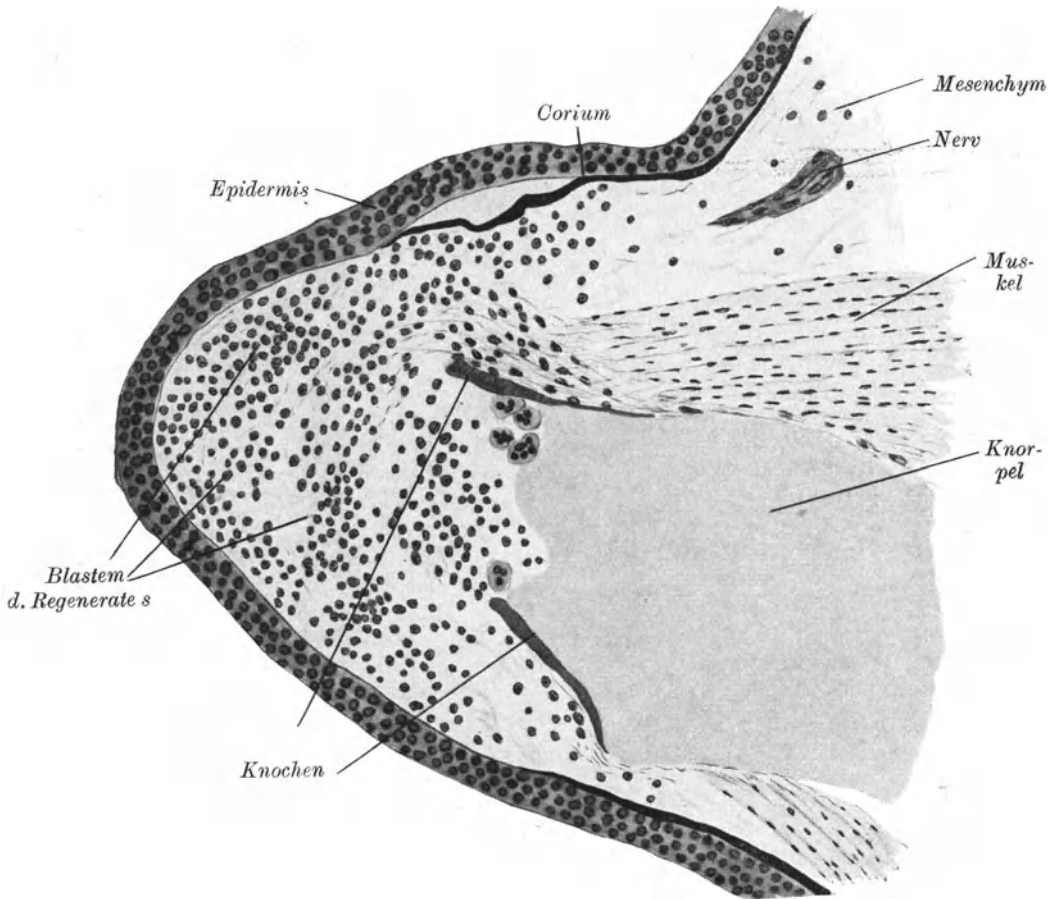


Abb. 119. Längsschnitt durch den Amputationsstumpf eines Vorderbeins von *Salamandra maculosa*, Larve. Amp. im Oberarm, 15 Tage nach der Operation (nach Fritsch 1911).

holung der Ontogenese bei der Regeneration gesprochen. Damit weiß man aber noch nicht, woher dieses Blastem kommt, und das ist eben das Kernproblem der ganzen Angelegenheit. Das Wahrscheinliche ist, daß es aus dem lockeren Bindegewebe stammt, das bei der Larve noch dem faserarmen embryonalen Typus entspricht. Damit erweist sich dieses als der wahre Potenznachfolger des primären Mesenchyms, als ein undifferenzierter Rest von ihm, nicht ganz unähnlich den Reservezellen, die für Neu- und Nachbildungsvorgänge auch bei anderen Organen und Geweben verantwortlich gemacht werden (S. 125).

Die Regeneration erfolgt von einem beliebigen Ausgangszustand aus. Damit

sind wieder die Bedingungen eines äquipotentiellen Systems gegeben und man kann vielleicht den Organismus einer solchen alles oder beinahe alles regenerierenden Molchlarve auffassen als eine Ineinanderschachtelung solcher äquipotentieller Systeme. Das Epithel ist eins, das Bindegewebe ist eins oder eine nach Segmenten geordnete Reihe, das System der Endothelschläuche ebenfalls. Hier sind die Teilaufgaben nach dem Material, nicht nach der Architektur im Organismus verteilt.

73. Metaplasie. Unter Metaplasie versteht man eine Gewebsumbildung, Ersatz eines Gewebes durch ein anderes. Das kann auf zweierlei



Abb. 120. Regeneration der Linse vom Irisrand bei einer Tritonlarve. *i* Iris, *l* neugebildete Linsenanlage, *r* Retina, *t* Tapetum nigrum, *ch* Chorioidea, *c* Cornea. Nach H. Wachs, Arch. Entw.-Mech. 39/1914.

Auges. Die Linse im Auge entsteht ontogenetisch aus der Epidermis (Abb. 111, 112, 113). Regeneriert wird sie vom Irisrande. Auch die Retina kann aus derselben Quelle nachgeliefert werden (Abb. 120 u. 121). Bei wirbellosen Tieren, Planarien, Regenwürmern, Manteltieren kommen noch ganz andere wunderbare metaplastische Regenerationen vor. Oft sind sie mit einem vollständigen Umbau des ganzen regenerierenden Tierrestes verbunden.

Nun sind die Iriszellen oder die des Tapetum nigrum, das über ähnliche Potenzen verfügt, keineswegs embryonale Zellen, sondern zu besonderer Aufgabe ausgerüstet. Sie funktionieren als Lichtschirme und sind dazu mit schwarzem Pigment versehen. Dieses verlieren sie, wenn sie sich zu den erwähnten Neubildungen anschicken. Das ist ein Fall von Rückbildung oder Entdifferenzierung. Als zweiter Fall mögen die Fischelschen Experimente mit trans-

Weise geschehen. Erstens können dieselben Zellen zu einem neuen Gewebe sich umgruppieren und umdifferenzieren. Damit sind dann Rückbildungsvorgänge an den Zellen, auf die wir gleich zu sprechen kommen verbunden, notwendig verbunden. Die zweite Art, die man der ersten „wahren“ als „falsche“ Metaplasie gegenüberstellen kann, besteht darin, daß ein Gewebe ein anderes verdrängt. Das verdrängte wird dabei vernichtet. Das beste Beispiel dafür ist der Ersatz des Knorpels durch Knochen bei der Entwicklung des Skeletts.

Wird bei der Regeneration der ontogenetische Formbildungsmodus nicht wiederholt, so kann man von metaplastischer Regeneration sprechen. Die am besten studierten Beispiele liefern wieder Amphibien. Die Molche (Tritonen), vor allem ihre Larven, regenerieren fast alles, so auch große Teile ihres

plantierten Linsen erwähnt werden. Die ausgebildete Linse ist ein kompaktes Organ aus fadendünnen Zellen, den Linsenfasern. Sie entstehen aus Epithelien. Zu solchen bilden sie sich zurück, wenn die Linse isoliert unter die Körperhaut gebracht wird. Hier findet man dann nach einiger Zeit statt der Linse ein Epithelbläschen, das dem ontogenetischen Stadium des Linsenbläschens außerordentlich ähnlich ist.

In diesem Zusammenhange von Neubildungen und Umbildungen möge noch einer außerordentlich wichtigen Wachstumserscheinung gedacht werden, die wir aber nur kurz erwähnen können. Sie bildet einen wichtigen Gegenstand der Pathologie. Das sind die bösartigen Geschwülste. In ihnen haben Körperzellen den Charakter bösartiger Parasiten angenommen. Sie wachsen, wuchern und zerstören allmählich die Organe und den ganzen Organismus.

Es gibt eine Geschwulst, bei der das sicher körperfremde Zellen sind. Das Chorionepitheliom ist eine Geschwulst, deren Zellelemente Nachkommen der Epithelien sind, die die Chorionzotten des Fötus in der Plazenta überziehen. Speziell aus der Schicht gehen sie hervor, die wir in der Abb. 63 als Beispiel eines Synzytiums abgebildet haben. In seltenen Fällen gewinnen sie die Eigenschaft, auch über den Plazentarbezirk hinauszugreifen, sich gewaltig zu vermehren und in den Körper einzudringen. Diese Geschwulst zeichnet sich durch ganz besondere Bösartigkeit aus. Es ist sehr sonderbar, daß körpereigene Epithelzellen sich genau so verhalten können. Sie vermehren sich und dringen in die Unterlage des Epithels ein. Eine solche Wucherung ist ein Krebs (Carcinoma). Ob solche gefährliche Potenzen immer oder zeitweilig in allen Körperzellen schlummern, wie sie zur Wirkung gebracht werden, alles das ist sehr dunkel. Uns interessiert dabei nur das eine, nämlich daß die Mannigfaltigkeit der Potenzen, die die Gewebe unseres Körpers in sich tragen, sich auch einmal zum Bösen gegen den eigenen Körper kehren können.

Damit eine typische und brauchbare Formbildung zustande kommt, sei es im ersten Wurf der Ontogenie, sei es bei den Nachbildungen der Heilung und Regeneration, bedarf es eines Mehr als bloß der Fähigkeit zu wachsen und sich zu differenzieren. Was geschieht, muß zu einem harmonischen Zusammenklang gebracht werden, zur richtigen Zeit und am richtigen Ort muß der richtige Vorgang stattfinden. Wie der Organismus das fertig bringt, oft unter den widrigsten Umständen, das ist eins der dunkelsten Geheimnisse des lebendigen Geschehens.

74. Absterbeerscheinungen. Im Anschluß an Differenzierung und Form-

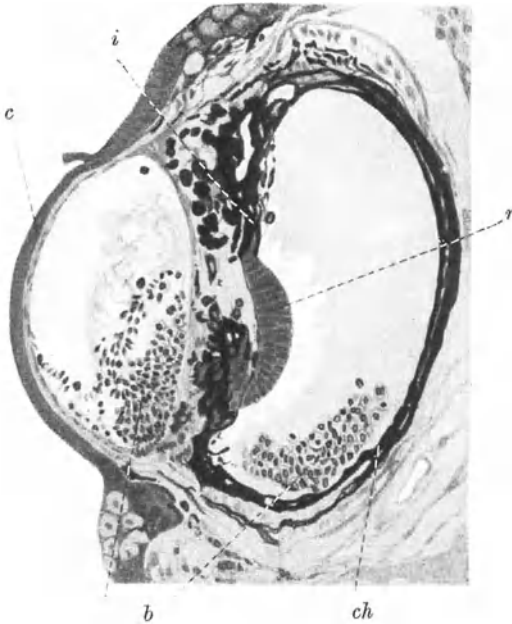


Abb. 121. Regeneration der Retina im Auge einer Tritonlarve von der Iris aus. *i* Iris, *r* Retina, *c* Cornea, *ch* Chorioidea, *b* Blutergüsse. Nach H. Wachs, Arch. Entw.-Mech. 46/1920.

bildung wollen wir noch einen Blick werfen auf das, was an Zellen und Geweben zu beobachten ist, wenn sie zugrunde gehen, wenn sie absterben. Mit dem Tode von Zellen und Geweben wollen wir uns noch befassen. Auch darauf können wir nur einen Blick werfen und müssen eine ausführliche Behandlung des Themas der Pathologie überlassen.

Wir haben von einer Zelldegeneration gesprochen, die dann eintritt, wenn das Gewebe in seiner Funktion behindert wird und die darin besteht, daß die Zellen ihre berufliche Differenzierung verlieren. Es ist klar, daß sich dabei eine scharfe Trennung von den Rückbildungen bei regenerativen und restitutiven Vorgängen nicht ziehen läßt. Ein Verlust der Differenzierung kann auch der Anfang einer Neubildung sein.

Weiterhin braucht auch eine auf Giftstoffe eintretende Degeneration nicht tödlich zu sein. Beim Unterleibstyphus degenerieren zuweilen quergestreifte Muskelfasern, wohl unter dem Einfluß von Giften, mit denen die Typhusbazillen den Körper überschwemmen. Dabei gehen die Fibrillen zugrunde. Heilt die Krankheit, wird der Organismus der Bazillen und ihrer Gifte Herr, so stellt sich die Muskelfaser wieder her, indem neue Fibrillen vom Sarkoplasma gebildet werden. Es waren nur die Organe der Kontraktion, die Fibrillen zerstört.

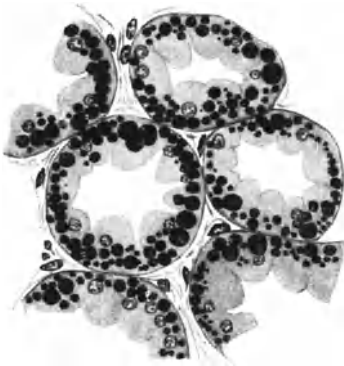


Abb. 122. Degeneration von Nierenepithelien unter Verfettung. Osmiumreaktion. Nach v. Gierke in Aschoff, Pathol. Anat. Jena 1913.

Auch der Zelltod tritt nicht auf einmal ein. Allmählich einsetzende und fortschreitende Veränderungen führen zum Tode (Nekrobiose). Das kann unter verschiedenen Bildern, die für mancherlei Erkrankungszustände charakteristisch sein können, eintreten. Ein solches Bild ist z. B. die fettige Degeneration. Im Protoplasma der dem Tode verfallenen Zellen tritt dabei Fett auf (Abb. 122). Veränderungen der Kerne sind ebenfalls häufig. Das Chromatin zeigt Verklumpungen (Pyknose) oder der Kern löst sich auf, zerfällt (Chromatolyse, Karyolyse, Karyorexis). Solche Erscheinungen kommen auch im normalen Lebensablauf vor. Der Zelltod ist eine auch im gesunden Körper verbreitete Erscheinung. Viele Drüsen liefern ihr Sekret dadurch, daß Zellen in ihnen zugrunde gehen, zerfallen und so Stoffe, die in ihnen gebildet wurden, frei werden (Talgdrüsen).

Der partielle Gewebstod, bei dem ganze Gewebeabschnitte sterben, ist jedoch im menschlichen Körper immer eine Krankheitserscheinung. Man erkennt solches „nekrotisches“ Gewebe daran, daß die Kerne nicht mehr in ihm färbbar sind, in vorgerückten Stadien zerfällt der ganze Komplex und bildet eine mehr oder weniger gleichmäßige Masse.

Auch dabei sind die Erscheinungen mannigfach. Die Pathologie studiert sie. Uns, die wir allein auf das normale mikroskopische Leben in unserem Körper abzielen, soll das nicht mehr beschäftigen. Nur die Tatsache nehmen wir zur Abrundung unseres Überblicks über die Lebenserscheinungen an den Zellen zur Kenntnis. Auch Krankheit und Sterben sind Lebenserscheinungen.

Literatur zum zweiten Abschnitt.

Die hier gebotene Literaturübersicht gibt nur verhältnismäßig wenige Schriften an. Es ist aber möglich, von den hier angegebenen aus weiter zu finden. Die mit L oder L!

bezeichneten Schriften geben wichtige kleinere Zusammenstellungen (L), oder ausführliche Verzeichnisse (L!).

Lehr- und Handbücher, zusammenfassende Schriften. 1. O. Hertwig (und G. Hertwig), Allgemeine Biologie. Jena, verschiedene Aufl. (L!). — 2. Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena, zahlreiche Aufl. — 3. A. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. — 4. Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena 1913. — 5. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. Jena 1907 und 1911 (L!). — 6. P. Buchner, Praktikum der Zellenlehre. Bd. 1, Berlin 1915 (L). — 7. Jensen, Leben, in Handwörterb. d. Naturwissenschaften. Bd. 6, 1913 (L). — 8. L. Brühl, Zelle und Zellteilung (zoologisch). Ebenda Bd. 10, 1915 (L). — 9. E. Küster, Zelle und Zellteilung (botanisch). Ebenda Bd. 10, 1915 (L). — 10. Allgemeine Biologie, Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt. Bd. 1, Leipzig 1915. (Kürzere Aufsätze verschiedener Autoren) (L). — 11. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882 (historisch bedeutsam).

Für die weiteren Kapitel sind stets auch die vorstehenden Schriften heranzuziehen. Im folgenden sind spezielle Schriften zu diesen Kapiteln genannt.

Anatomie der Zelle. 12. Julius Arnold, Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena 1914 (L!). — 13. Duesberg, Plastosomen, Aparato reticulare interno und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 20. 1911, 2. Hälfte (L!). — 14. Koltzoff, Studien über die Gestalt der Zellen. I. Arch. f. mikroskop. Anat. 67. 1905; II. Arch. f. Zellforsch. 2, 1909.

Theorie der lebendigen Struktur. 15. H. v. Tschermak, Allgemeine Physiologie. 1. Lieferung. Berlin 1915 (L!). — 16. L. Rhumbler, Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebn. d. Physiol. 14, 1914 (L!). — 17. Eichwald und Fodor, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Berlin 1919. — 18. Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914. — 19. R. Zsigmondy, Kolloidchemie. Leipzig 1920. — 20. W. Ostwald, Die Welt der vernachlässigten Dimensionen. Leipzig 1919. — 21. H. Bechhold, Die Kolloide in Biologie und Medizin. Leipzig 1919 (L). — 22. E. Knoevenagel, Über die Natur der Quellungsvorgänge. Kolloidchem. Beihefte 13, Heft 8, 1921. — 23. Stock, Ultrastrukturchemie. Berlin 1920. — 24. Werner, Valenzlehre. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 10, 1915 (L). — 25. Lepeschkin, Über die kolloidchemische Beschaffenheit der lebenden Substanz. Kolloidzeitschr. 13, 1913 (Lipoidtheorie, Pflanzenzelle) (L). — 26. Biedermann, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 7. u. 8. Beitr., Arch. f. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 174, 1919 (Lipide in der Zelle). — 27. W. v. Moellendorff, Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikroskop. Anat. 90, 1918 (L!). — 28. Derselbe, Über das Eindringen von Neutralsalzen in das Zellinnere. Kolloid Zeitschr. 23. 1918. — 29. Petersen, Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung. Arch. f. Entwicklungsmech. 45. 1919.

Methoden der mikroskopischen Untersuchung. 30. Lehr und Handbücher der mikroskopischen Technik, u. a.: Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin, verschiedene Aufl. (L); Böhm und Oppel, Neuaufgabe von Romeis, Taschenbuch der mikroskopischen Technik (L!), Berlin-München 1921; Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, herausgegeb. von Ehrlich, Krause u. a. 2. Aufl. Berlin 1910 (L!). — 31. A. Fischer, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899. — 32. Ružicka, Über tinktorielle Differenzen zwischen lebendem und totem Protoplasma. Arch. f. d. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 107, 1905. — 33. A. Fischel, Untersuchungen über vitale Färbungen usw. (sep.). Leipzig 1918. — 34. W. v. Moellendorff, siehe 27 und 28. — 35. R. Groß, Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Arch. f. Zellforsch. 14, 1917 (L). — 36. W. B. Hardy, Strukturaufbau des Protoplasmas. Journ. of physiol. 24, 1899. — 37. Stauffacher, Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 95, 1910 (L).

Die Zelle und der Körper. 38. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1887, Kap. 6–12. — 39. Derselbe, Gesammelte Abh. 1893; Abh. 41 (1892). — 40. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl., Leipzig 1918, 1. Abschnitt. — 41. Lidfors in Kultur der Gegenwart siehe 10 (L). — 42. Schaxel, Zellen und Plasmodien. Zool. Jahrb. Bd. 40, 1917 (L).

Lebenserscheinungen an den Zellen. 43. Jensen, Allgemeine Physiologie der Bewegung. Handwörterb. d. Naturwiss. 1, 1912 (L). — 44. Tröndle, Bewegungen der Pflanzen. Ebenda 1, 1912 (L). — 45. R. du Bois-Reymond, Physiologie der Bewegung, Handb. d. vergl. Physiol., herausgegeb. von Winterstein, Bd. 3, 1. Hälfte, 1. Teil, Jena 1914 (L!). — 46. Doflein, Zell- und Protoplasma Studien, Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. 39, 1916. — 47. W. Biedermann, Sekretion und Sekrete. Arch. f. ges. Physiol. (Pflügers Arch.) 167, 1917.

Wachstum und Zellteilung. 48. L. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* 29, 1895. — 49. Boveri, Zellenstudien 1–6, für dieses Kapitel besonders 5 und 6. Jena 1905 und 1907 (L.). — Derselbe, Ergebnisse über die chromatische Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — 51. v. Erlanger, Befruchtung und Teilung von Eiern kleiner Nematoden. *Biol. Zentralbl.* 17, 1897. — 52. Kristine Bonnevie, Über die Rolle der Zentralspindel während der indirekten Zellteilung. *Arch. f. Zellforsch.* 5, 1910 (L.). — 53. Baltzer, Über mehrpolige Mitosen bei Seeigelleiern. *Verh. d. physik.-med. Ges. Würzburg*, N. F. 39, 1908 (L.). — 54. G. Hertwig, Schicksal des väterlichen Chromatins im Kreuzungsexperiment. *Arch. f. mikrosk. Anat.* 94, 1920 (L.). — 55. Maximow, Amitose in embryonalen Geweben bei Säugern. *Anat. Anz.* 33, 1908. — 56. Novikoff, Zur Frage nach der Bedeutung der Amitose. *Arch. f. Zellforsch.* 5, 1910. — 57. Godlewski, siehe nächsten Absatz 61. — 58. Vgl. vor allem auch O. Hertwig, 1, (L!), Büchner, 6 (L), Die Lehrbücher der Vererbungslehre, bes. V. Haecker.

Die Probleme der Formbildung in der Histologie. 59. W. Roux, Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1905. — 60. Derselbe u. a., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Pflanzen und Tiere. Leipzig 1912. — 61. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von W. Roux, Leipzig, Berlin, I; W. Roux, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft, 1905, IX; Godlewski, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik 1909 (L), XXII; Ungerer, Die Regulationen der Pflanzen. 1919 (L), XXIV; Goldschmidt, Die quantitative Grundlage der Vererbung und Artbildung. 1920. — 62. Przibram, Experimentelle Zoologie. Leipzig 1913 (L!). — 63. Derselbe, Physiologie der Formbildung, in *Handb. d. vergl. Physiol.*, herausgegeben von Winterstein, Bd. 3, 2. Hälfte. Jena 1910 bis 1914 (L.). — 64. Herbst, Entwicklungsmechanik, in *Handwörterb. d. Naturwiss.* Bd. 3, 1913 (L). (Zur Einführung in die Entwicklungsmechanik die geeignetste der angeführten Schriften (L).) — 65. H. Braus, Gliedmaßenproppung und Grundfragen der Skelettbildung. *Morphol. Jahrb.* 39, 1909. — 66. Derselbe, Der Brustschulterapparat der Froschlurche. *Festschrift f. Fürbringer*, Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad., Abt. B, 1919 (L). — 67. Derselbe, Bericht über die neuesten Gliedmaßenproppungen. *Die Naturwissenschaften* 1922. — 68. Wachs, Restitution des Auges nach Exstirpation von Retina und Linse bei Tritonen. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 46, 1920 (L!). — 69. Ekmann, Experimentelle Beiträge zum Linsenbildungsproblem bei den Anuren. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 39, 1914 (L). — 70. Spemann, Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. *Die Naturwiss.* 1919, Heft 32 u. *Arch. Entw. Mech.* 47, 1921. — 71. Derselbe, Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryos 1–6. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 43, 1918 (L). — 72. C. Fritsch, Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskeletts der Amphibien. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol.* 30, 1911 (L!). — 73. Korschelt, Regeneration. *Handwörterb. d. Naturwiss.* Bd. 8, 1913 (L). — 74. Barfurth, Transplantation. *Ebenda* Bd. 10, 1915 (L). — 75. Derselbe, Regeneration und Transplantation. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 22, 1914 (L!). — 76. Bier, Beobachtungen über Regeneration beim Menschen. *Deutsche med. Wochenschr.* 43, 1917, 44, 1918, 45, 1919 (L). — 77. Payr, Über Wiederbildung von Gelenken. *Deutsche med. Wochenschr.* 44, 1918. — 78. Driesch, Philosophie des Organischen. Leipzig 1909. — 79. Derselbe, Die Physiologie der tierischen Form. *Ergebn. d. Physiol.* 5, 1906 (L). — 80. Schaxel, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915 (L). — 81. W. Köhler, Die physischen Gestalten in Ruhe und stationärem Zustand. Braunschweig 1920. (Von großer Bedeutung für das Problem „Das Ganze und die Teile“.)