

EUR 449.d

REPRINT

DEC 2 1963

LIBRARY COPY

EUROPÄISCHE ATOMGEMEINSCHAFT - EURATOM

LEBENDBEOBACHTUNGEN ÜBER BILDUNG
UND SCHICKSAL DES RABL'SCHEN
POLARFELDES IN ERYTHROBLASTISCHEN
KARYOKINESEN

Phasenkontrast-mikrokinematographische Untersuchungen

von

P. GORINI (Università di Pavia)
E. MAGLIULO (Euratom)
D. PECORARI (Università di Sassari)
E.G. RONDANELLI (Università di Pavia)

1963



Sonderdruck aus
ACTA HAEMATOLOGICA
XXX - 1963

HINWEIS

Das vorliegende Dokument ist im Rahmen des Forschungsprogramms der Kommission der Europäischen Atomgemeinschaft (EURATOM) ausgearbeitet worden.

Es wird darauf hingewiesen, dass die Euratomkommission, ihre Vertragspartner und alle in deren Namen handelnden Personen:

- 1° — keine Gewähr dafür übernehmen, dass die in diesem Dokument enthaltenen Informationen richtig und vollständig sind oder dass die Verwendung der in diesem Dokument enthaltenen Informationen oder der in diesem Dokument beschriebenen technischen Anordnungen, Methoden und Verfahren nicht gegen gewerbliche Schutzrechte verstößt;
- 2° — keine Haftung für die Schäden übernehmen, die infolge der Verwendung der in diesem Dokument enthaltenen Informationen oder der in diesem Dokument beschriebenen technischen Anordnungen, Methoden oder Verfahren entstehen könnten.

Die Namen der Autoren sind in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt.

This reprint is intended for restricted distribution only. It reproduces, by kind permission of the publisher, an article from "ACTA HAEMATOLOGICA" XXX - 1963, 42-64. For further copies please apply to S. Karger AG - Medical publishers - Arnold-Böcklin-Strasse 25 — Basel (Switzerland)

Dieser Sonderdruck ist für eine beschränkte Verteilung bestimmt. Die Wiedergabe des vorliegenden in „ACTA HAEMATOLOGICA“ XXX - 1963, 42-64. erschienenen Aufsatzes erfolgt mit freundlicher Genehmigung des Herausgebers. Bestellungen weiterer Exemplare sind an S. Karger AG - Medical publishers - Arnold-Böcklin-Strasse 25 — Basel (Switzerland), zu richten.

Ce tiré-à-part est exclusivement destiné à une diffusion restreinte. Il reprend, avec l'aimable autorisation de l'éditeur, un article publié dans le « ACTA HAEMATOLOGICA » XXX - 1963, 42-64. Tout autre exemplaire de cet article, doit être demandé à S. Karger AG - Medical publishers - Arnold-Böcklin-Strasse 25 — Basel (Switzerland).

Questo estratto è destinato esclusivamente ad una diffusione limitata. Esso è stato riprodotto, per gentile concessione dell'Editore, da « ACTA HAEMATOLOGICA » XXX - 1963, 42-64. Ulteriori copie dell'articolo debbono essere richieste a S. Karger AG - Medical publishers - Arnold-Böcklin-Strasse 25 — Basel (Switzerland).

Deze overdruk is slechts voor beperkte verspreiding bestemd. Het artikel is met welwillende toestemming van de uitgever overgenomen uit „ACTA HAEMATOLOGICA“ XXX - 1963, 42-64. Meer exemplaren kunnen besteld worden bij S. Karger AG - Medical publishers - Arnold-Böcklin-Strasse 25 — Basel (Switzerland).

Acta Haematologica

Editors-in-Chief: G. ROSENOW, New York, N. Y. – H. LÜDIN, Basel
S. KARGER – BASEL/NEW YORK (Printed in Switzerland)
SEPARATUM

Acta haemat. 30: 42–64 (1963).

Aus der Medizinischen Klinik der Universität Pavia (Direktor: Prof. P. INTROZZI)

Lebendbeobachtungen über Bildung und Schicksal des Rabl'schen Polarfeldes in erythroblastischen Karyokinesen

Phasenkontrast-mikrokinematographische Untersuchungen

VON E. G. RONDANELLI, P. GORINI, D. PECORARI
UND E. MAGLIULO*

* Services de Biologie, Euratom.

Bereits im Jahre 1885 hat CARL RABL (8) in seiner klassischen Arbeit über die Mitose der Epithelialzellen von Amphibien beobachtet, daß im prophasischen Knäuel und in der Knäuelphase der Kernrekonstruktion die chromatischen Fäden eine bestimmte polare Orientierung haben.

Er schrieb: «Es ist gewiß kein Spiel des Zufalls, daß junge Tochterknäuel den Anfangsknäueln des Mutterkerns in ihrem Bau so außerordentlich ähnlich sehen. So wie sich ein Kern zur Theilung anschickt, oder aus einer Theilung hervortritt, läßt er ganz deutlich eine Polseite und eine Gegenpolseite erkennen, und an der Polseite selbst wieder eine enger begrenzte Stelle, das Polarfeld. Die einzelnen Regionen werden durch den Verlauf der Fäden charakterisiert. Diese laufen von der Gegenpolseite aus, ziehen nach der Polseite und ins Polfeld, biegen hier schlingenförmig um und kehren wieder zur Gegenpolseite zurück» (8, S. 322). Das Polarfeld, mit anderen Worten, wäre «eine bestimmte, aber keineswegs scharf begrenzte Stelle, die durch den Verlauf der Fäden besonders charakterisiert wird» (8, S. 266).

Gemäß den Beschreibungen RABLS verläuft die Mehrheit der Fäden im prophasischen Kern in der Nähe der Zelloberfläche, und nur ein kleiner Teil geht durch das Kerninnere. Die Winkel, die diese zum Polarfeld bilden, werden primäre Winkel oder polare Winkel genannt. Die zahlreichen unregelmäßigen Krümmungen und Biegungen, die die Fäden auf ihrem Verlauf aufweisen, heißen sekundäre Winkel. Die primären Winkel sind konstant und als solche erkennbar während des ganzen Mitoseprozesses. Sie umgeben in der Prophase das Polarfeld, begrenzen in der Metaphase das zentrale achromatische Feld des Muttersterns, ergeben in der Anaphase die primären Winkel der Tochterchromosomen, welche dann ihrerseits das zentrale achromatische Feld der Tochtersterne begrenzen und später das Polarfeld der telophasischen Knäuel der Tochterzellen zustande bringen. Es ist vor auszusehen, daß im interkinetischen Kern eine Spur der polaren Orientierung der Fäden zurückbleibt, welche jedesmal, wenn die Zelle in Mitose eintritt, wieder deutlich erscheint.

Erst vor kurzem ist es PALUMBI (6) gelungen, in interkinetischen Kernen verschiedener Zelltypen die Existenz einer achromatischen Zone der Kernoberfläche, von ihm «cariocentro» genannt, zu beweisen. Diese erscheint im allgemeinen als schmales Streifen, umgeben von feinen Feulgen-positiven Körnchen (deren Zahl der Chromosomenzahl der untersuchten Zelltypen entspricht), mittels dünner Fäden mit den interkinetischen chromatinischen Strukturen verbunden. Außer in fixierten und gefärbten Präparaten ist eine solche Zone auch in interkinetischen Kernen von phasenoptisch untersuchten, *in vitro* überlebenden Zellen sichtbar, in der Form «einer unregelmäßigen, stark verlängerten Ellipse. . . , begrenzt von einer Umrißlinie mit deutlicher Serienanreihung von stärker kontrastierten Teilchen, an denen die endonukleären chromatinischen Bildungen verankert sind». Nach PALUMBI, der im großen und ganzen mit der RABLschen Hypothese übereinstimmt, stammt das «cariocentro» vom Polarfeld der telophasischen Figur, und von diesem stammt wiederum höchstwahrscheinlich das prophasische Polarfeld und dann das zentrale achromatische Feld des metaphasischen Sterns ab.

Neuester Entstehung ist die Hypothese von H. UND R. LETTRÉ (3, 4, 5) über die Beständigkeit der chromosomalen Spindelfasern während der Interkinese. Nach diesen Autoren gehen diejenigen Fasern, welche das Centriolum mit den Chromosomen verbinden, den gleichen Verdoppelungserscheinungen entgegen wie diese letzteren und würden so für eine konstante Verbindung zwischen Polarzentren und Chromosomen sorgen. Die Kontraktion dieser immer bestehenden Fasern, im Fall eines extranukleären Centriolums, würde die Chromosomen verleiten mit ihren Zentromeren gegen die Kernmembran zu stoßen, die sogar dadurch deformiert werden könnte. Das Bestehen solcher Verbindungen, welche offensichtlich durch Lücken (wie sie übrigens am Elektronenmikroskop beobachtet wurden) der Kernmembran dringen, könnte uns die Begründung für die Wanderbewegungen der Chromosomen im Innern des prophasischen Kerns liefern. In der späten Telophase würden diese Fasern ihren Spannungszustand verlieren, aber dank ihrer Beständigkeit wären sie verantwortlich für die Polarisierungserscheinungen von RABL, da die Chromosomen dann eine Orientierung annehmen, die während der Interkinese bis zur darauffolgenden Prophase erhalten bleiben sollte. Diese Vorgänge könnten in ähnlicher Weise auch in Zellen mit einem intranukleären Anziehungszentrum erfolgen. Auch in diesem Fall würden die RABLsche Orientierung und die gegen das Kernzentrum gerichteten Bewegungen der Chromosomen erklärt werden.

Mit der vorliegenden Studie haben wir uns vorgenommen, erythroblastische Zellen von Triton in Karyokinese zu studieren. Diese Zellen sind sehr günstig für die morphologische Untersuchung am lebenden Objekt hinsichtlich der Entstehung und Entwicklung des Polarfeldes während der Karyokinese und auch hinsichtlich dessen Schicksals in den interkinetischen Kernen der zwei Tochterzellen nach der Zellteilung. Zu diesem Zweck haben wir zuerst eine Reihe normaler Mitosen im Phasenkontrastmikroskop untersucht, anschließend haben wir die Analyse auf karyokinetische Prozesse ausgedehnt, welche doppelkernige Zellen ergeben hatten (9); und schließlich auch auf pathologische Mitosen, bei welchen man Kernrekonstruktionen aus metaphasischen Figuren, die in ihrer weiteren Entwicklung aufgehalten wurden, beobachtet hatte (11). Die hier

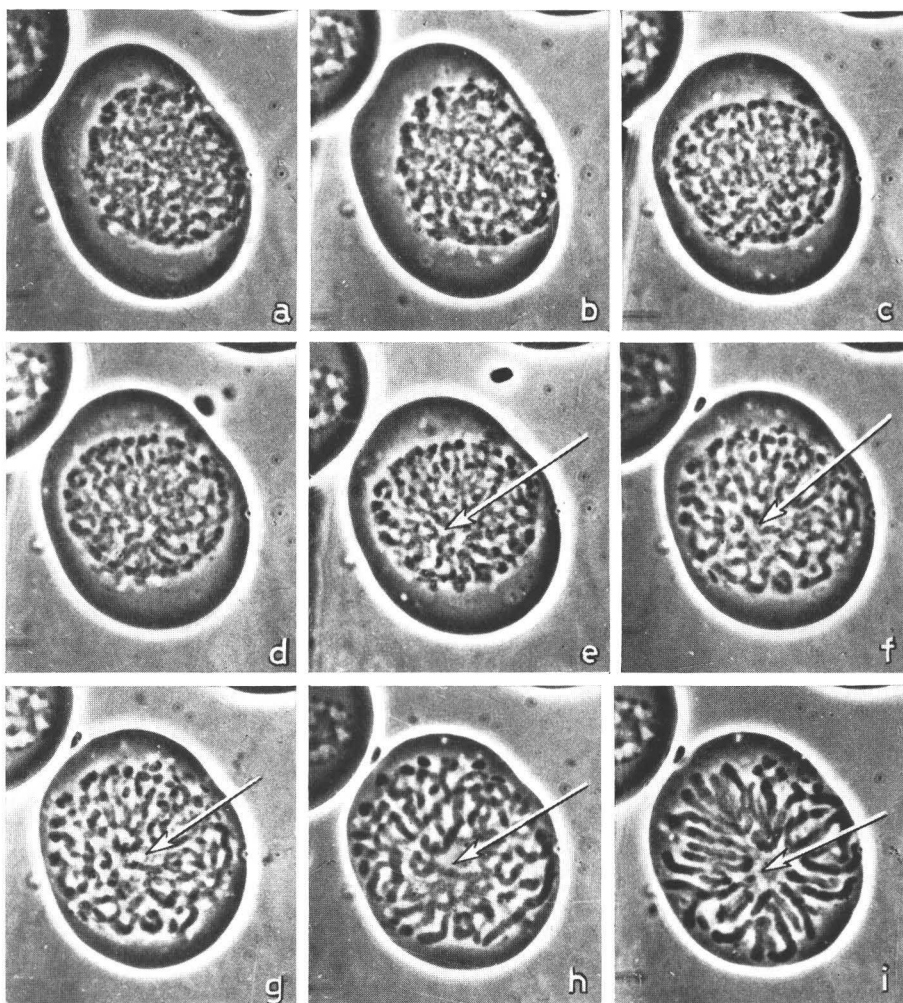


Abb. 1. Erythroblastische Mitose von Triton. Prophase und Metaphase. Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 12; c: 19; d: 27; e: 38; f: 42; g: 44; h: 46; i: 57. Gesamtvergrößerung ca. 800 \times .

aufgeführten Beobachtungen sind mit Serienmikrophotographien aus mikrokinematographischen Aufnahmen dokumentiert.

Material und Methoden

Die von uns untersuchten Zellen stammen aus Deckglaskulturen des peripheren Blutes von Triton (*Molge vulgaris* L.) in erythroblastischer Regeneration (2, 10). Die Karyokinese der Abb. 8, die in einer metaphasischen Kernrekonstruktion endet, stammt aus einem mit Benzol behandelten Tier (11).

Die mikrokinematographischen Aufnahmen wurden mit einem Zeiß-Siemens-16-mm-Apparat ausgeführt. Mit einer thermostatischen Einrichtung wurde die Temperatur der Präparate während der Aufnahme konstant auf 26 °C gehalten. Okular 6,3×; Objektiv Zeiß-Neofluar Ph, Ölimmersion, 100×; Vergrößerungsfaktor unserer Apparatur ca. 0,5; endgültige Vergrößerung auf dem Film ca. 300×. Die Photographien wurden mit einer zusätzlichen Vergrößerung gedruckt, die in den Erläuterungen zu den einzelnen Abbildungen als Gesamtvergrößerung angegeben wird.

Ergebnisse

Normale Erythroblasten-Mitose

1. Von der Prophase zur Metaphase: Die ersten 5 Photogramme der Abb. 1 (a–e) zeigen den Verlauf der Prophase in einer Erythroblasten-Mitose. Im Stadium des dichten Knäuels ist es unmöglich, eine Orientierung der Chromosom-Fäden wahrzunehmen. Diese erscheinen fein verknüpft und ohne Ordnung ineinander geschlungen. In Abb. 1d, wo die Chromosomen kürzer und dicker geworden sind, ist eine Andeutung von polarer Orientierung der Chromosomen zu sehen, während in Abb. 1e, welche kurz vor der Auflösung der Kernmembran aufgenommen wurde, die polare Orientierung deutlich sichtbar ist. Im Kernzentrum erkennt man eine unregelmäßige Zone, die von keiner besonderen Struktur begrenzt wird, aber durch das periphere Zusammenlaufen einer gewissen Anzahl primärer Winkel von Chromosomen gekennzeichnet ist, was dem Polarfeld von RABL entsprechen sollte. Die Abb. 1f, g und h zeigen deutlich, wie das prophasische polare Feld sich während der Metakinese verwandelt, bis daraus das zentrale achromatische Feld des metaphasischen Sterns entsteht (Abb. 1i). Nach dem Verschwinden der Kernmembran wird der Verkürzungs- und Verdichtungsprozeß der Chromosomen zunehmend deutlicher. Die sekundären Krümmungen der Arme werden immer spärlicher, bis sie schließlich ganz verschwinden. Die primären Winkel der Chromosom-Schleifen treten hingegen deutlicher hervor und verschieben sich in solcher Weise, daß sie sich regelmäßig um die Zone des Polarfeldes gliedern, während sich die Schenkel strahlenförmig anordnen, wobei ihre freien Enden gegen die Zellperipherie gerichtet sind. Das Polarfeld, anfänglich nur vom Zusammentreffen eines Teils der Primärwinkel der Chromosom-Schleifen bestimmt, verwandelt sich dann allmählich im Verlauf der Metakinese und wird zum Zentrum, gegen das alle Primärwinkel der Schleifen zusammenlaufen. So entsteht die typische Figur des metaphasischen Sterns.

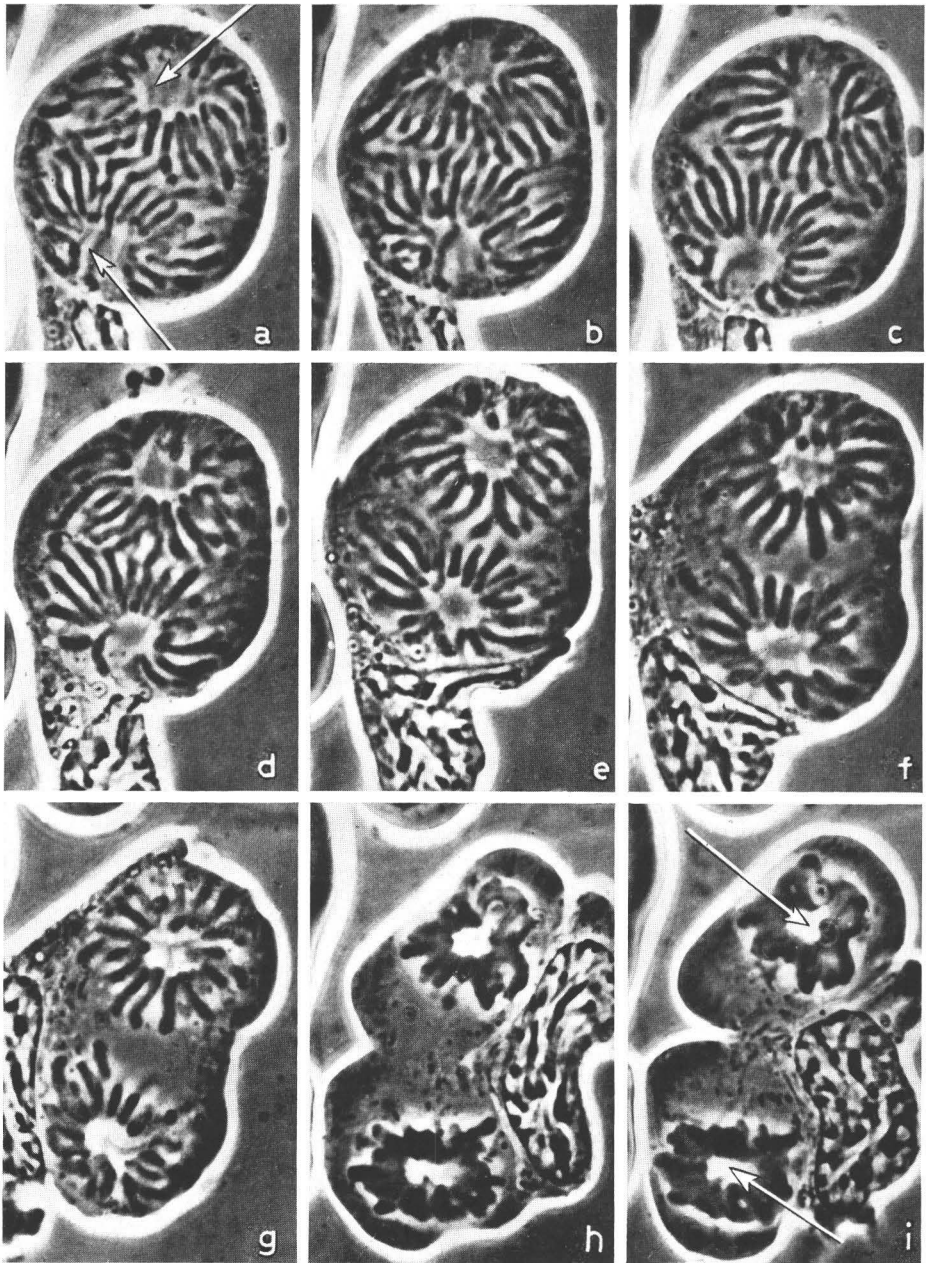
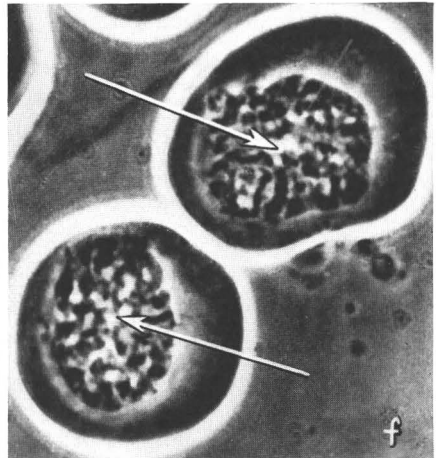
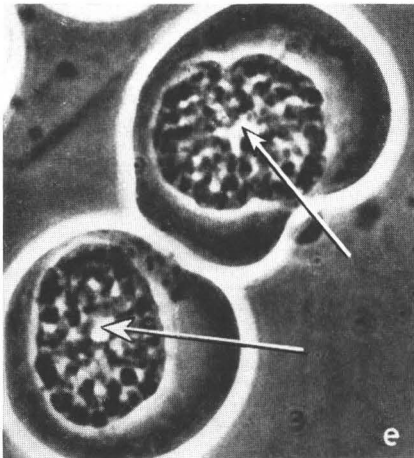
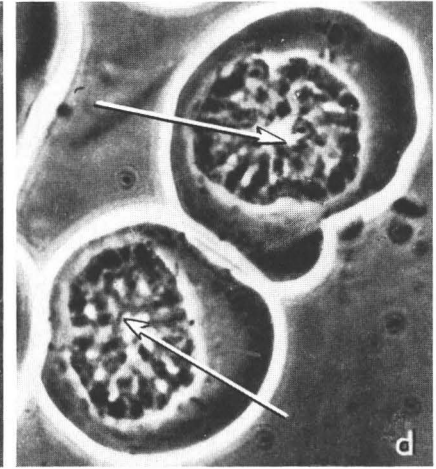
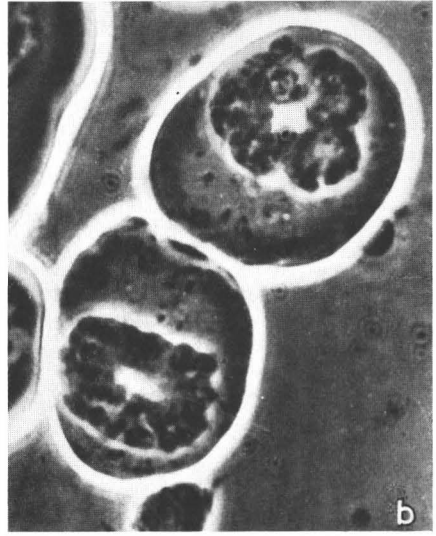
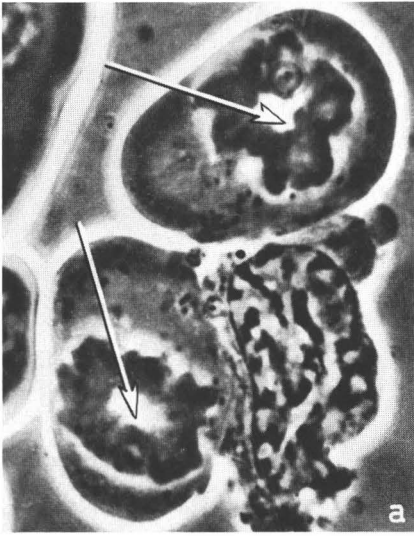


Abb. 2. Erythroblastische Mitose von Triton. Anaphase und Telophase. Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 5; c: 10; d: 14; e: 16; f: 17; g: 21; h: 24; i: 25. Gesamtvergrößerung ca. 1300 \times .

2. *Von der Anaphase zur Kernrekonstruktion:* Die Abb. 2 zeigt die Anaphase (a–g) und die Telophase (h, i) einer Erythroblasten-Mitose. Im Zentrum der Tochtersterne sind die zentralen achromatischen Felder gut sichtbar, um die die Schenkel der Chromosom-Schleifen regelmäßig strahlenförmig angeordnet sind. Diese nähern sich einander nach und nach und werden kürzer und dicker. Das zentrale achromatische Feld verkleinert sich immer mehr, bis die chromatische Figur durch eine zunehmende Konglutination der Chromosomen das Bild einer kompakten, ringförmigen Masse von ungleicher Dichte und unregelmäßigen Grenzen annimmt, in welcher keine Spur der Chromosomen mehr sichtbar ist, außer am Rand, aus welchem noch die freien, nicht zusammengeschmolzenen Enden von einigen Chromosomen auftauchen (Stadium des «kompakten Sterns», 2).

Die Abb. 3 zeigt die aufeinanderfolgenden Stadien der Kernrekonstruktion. In Abb. 3a haben sich die beiden Tochterzellen eben gelöst. Ihre Kerne haben noch das oben beschriebene Aussehen von ringförmigen Massen mit unregelmäßigen Umrissen, ohne innere Struktur. Die Chromosomen sind nicht mehr sichtbar, doch ragen noch einige freie Enden hervor. Die Kernmembran ist erst in Abb. 3b sichtbar. Zu diesem Zeitpunkt sind die Kernkonturen regelmäßiger geworden und im Innern erscheint eine Andeutung von Struktur. Das Polarfeld ist immer im Kernzentrum als kleine, stark leuchtende Zone sichtbar, rundlich im oberen, ovalförmig im unteren Kern.

Abb. 3c zeigt die beiden Zellen in einem weit fortgeschrittenen Stadium der Rekonstruktion: die Kernkonturen sind endgültig regelmäßig geworden, das Chromatin hat eine feinmaschige Struktur angenommen, obwohl eine strahlenförmige Orientierung der dicksten Chromatin-Balken feststellbar ist, welche von der Peripherie her gegen das RABL'sche Feld hin zusammenlaufen. Das Polarfeld hat sich merklich verringert, vor allem im unteren Kern. Oben, am Umriß des oberen Kerns ist eine kleine Delle sichtbar geblieben. Eine andere ist gegenüber sichtbar. Es ist jedoch nicht festzustellen, ob eine der beiden dem «Hilus» von RETZIUS entspricht, oder ob es Einschnitte sind, die auf besondere Umstände der Kernrekonstruktion zurückzuführen sind, wie z. B. Druck des Deckglases. Am Umriß des unteren Kerns ist andererseits keinerlei Einbuchtung sichtbar.



Die Abb. 3 d, e, f, nacheinander im Abstand einer Stunde aufgenommen, zeigen die weitere Wiederanordnung der endonukleären Strukturen. Die strahlenförmige Orientierung des Chromatin-Gerüsts ist immer weniger sichtbar, das RABLSche Feld schwindet noch mehr bis zur Unkenntlichkeit, wenigstens im unteren Kern. Im oberen bleibt hingegen eine kleine, klare zentrale Zone, von länglicher Form, deren größere Achse mit der des Kerns zusammenfällt und welche den interkinetischen Rest des RABLSchen Feldes darstellt.

Selten haben wir Anaphase, Telophase und Kernrekonstruktion «im Profil» betrachten können. Ein solches Beispiel findet sich in Abb. 4. Während der Prophase, die keine Besonderheiten aufwies, war die polare Orientierung der Chromosomen nicht darzustellen. Sie war auch nach Auflösung der Kernmembran nicht zu erkennen; die Chromosomen befanden sich in der Zelle ohne jegliche Ordnung. Sie verschoben sich ständig, so daß sich das Aussehen der chromatischen Figur fortwährend änderte. Ob ein dem metaphasischen Stern entsprechendes Stadium auftrat, auch nur «im Profil» betrachtet, war nicht mit Sicherheit festzustellen. Vielmehr gewannen wir den Eindruck eines Überganges von einer eindeutig metakinetischen Anordnung zu der in Abb. 4a dargestellten Anordnung, wo auf beiden Seiten der Zelle die Bildung von zwei Polarfeldern deutlich erkennbar ist, und die Chromosomen mit ihren Schenkeln sich so zu gliedern beginnen, daß sie das Profil der beiden Tochtersterne entwerfen. Die Abb. 4b, c und d zeigen die polare Wanderung: bei einer solchen Anordnung der Zellen sind nur die Hälften der beiden Tochtersterne sichtbar. Die Abb. 4e und f entsprechen der Telophase. Die Erscheinung der telophasischen Pseudokonglutination der Chromosomen ist auch hier deutlich sichtbar. Die Delle, die die beiden chromatischen Figuren auf der der Teilungsebene der Zellen entgegengesetzten Seite aufweisen, stellt den Umriß um den hellen zentralen Raum – das telophasische Polarfeld – dar. Es folgt die Kernrekonstruktion (Abb. 4g, h, i), während der die chromatische Figur immer mehr an Volumen zunimmt. Dieses Anwachsen führt zum Verschwinden der oben beschriebenen Einbuchtung an der polaren Seite der beiden Tochter-

Abb. 3. Dieselbe Zelle von Abb. 2. Kernrekonstruktion. Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 27; b: 29; c: 39; d: 60; e: 120; f: 180; Gesamtvergrößerung ca. 1500 \times .

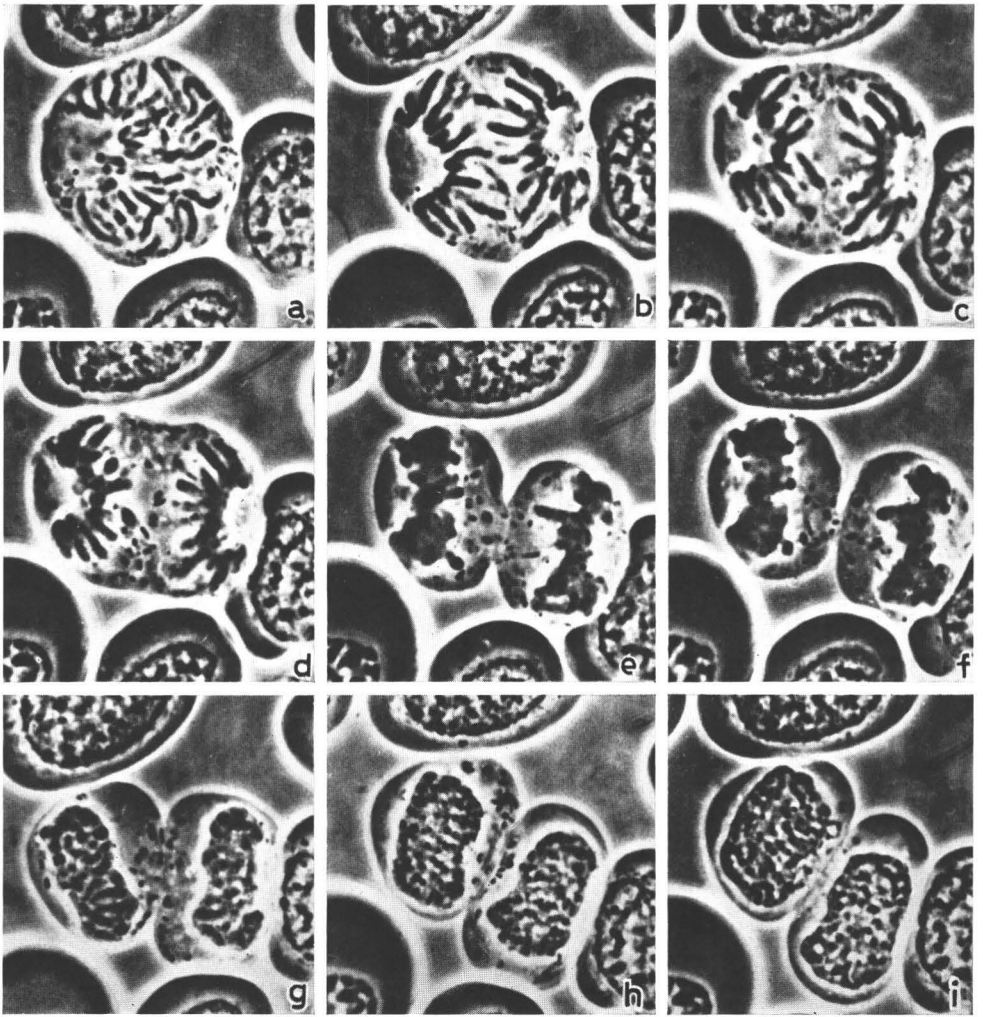


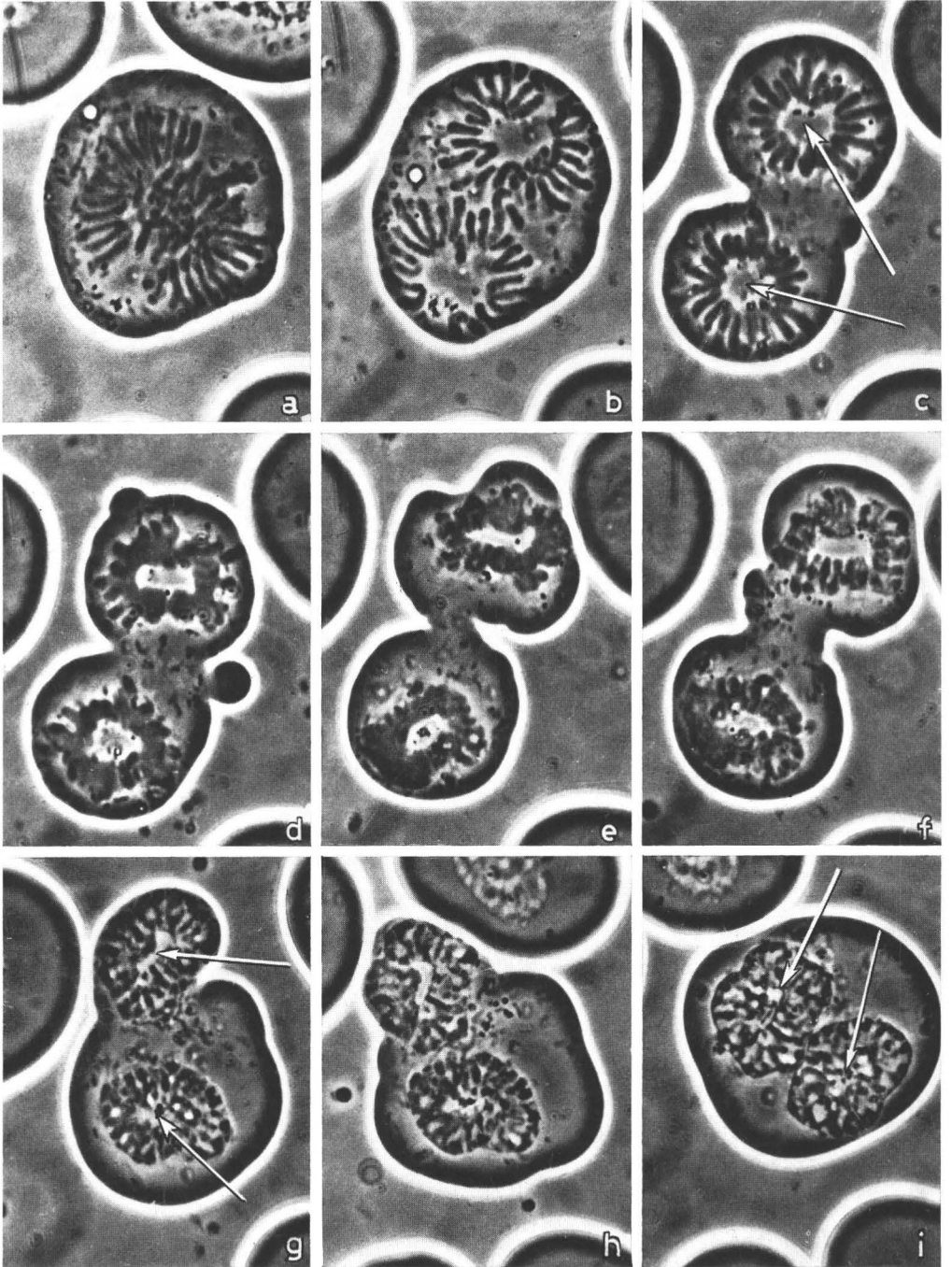
Abb. 4. Erythroblastische Mitose von Triton. Anaphase und Telophase, Profil-Ansicht. Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 8; c: 13; d: 17; e: 19; f: 21; g: 26; h: 29; i: 32. Gesamtvergrößerung ca. 800 \times .

kerne, so daß im Stadium von Abb. 4i die polare und die gegenpolare Seite nicht zu unterscheiden sind. Die Chromatingerüste sind bei Beginn der Rekonstruktion (Abb. 4g) parallel zur kleineren Achse der Kerne gerichtet, was der strahlenförmigen Gliederung entspricht, die bei der Rekonstruktion der Kerne der Abb. 3 beobachtet wurde. Parallel zur fortschreitenden Kernrekonstruktion ver-

schwindet diese Anordnung, bis sie ganz unkenntlich wird wie im rechts unten gelegenen Kern der Abb. 4 i.

Beispiele von abnormen Karyokinesen

1. *Bildung von binukleären Zellen (Abb. 5, 6, 7)*: Die 9 Photogramme der Abb. 5 zeigen die Etappen der Anaphase bis zur Kernrekonstruktion in einer Erythroblasten-Karyokinese, der keine Zellteilung folgt, so daß eine binukleäre Zelle zustande kommt, deren Entstehungsart schon anderswo eingehend besprochen wurde (9). Obschon es sich um eine atypische Mitose in bezug auf das Endresultat handelt, erscheint der Zyklus der chromatischen Figur ganz normal: tatsächlich beobachtet man nacheinander die anaphasischen Tochtersterne, die telophasische Pseudokonglutination der Chromosome, das Wiedererscheinen der interkinetischen Chromatinstruktur. Besonderes Interesse verdient aber die Entwicklung des RABLSchen Polarfeldes: in Abb. 5 f ist es durch eine unregelmäßig ovale, helle Zone von beachtlichem Ausmaß im Kernzentrum dargestellt, die nach der größeren Kernachse ausgerichtet ist. Gleichzeitig mit dem Fortschreiten der Kernrekonstruktion schrumpft diese Zone zusammen, aber die Reduktion erfolgt vor allem auf Kosten des kleineren Durchmessers, so daß sich das ursprüngliche RABLSche Feld (Abb. 5 h und i) am Ende in ein ganz dünnes, helles Streifchen verwandelt hat, welches immer noch nach der größeren Achse des Kerns ausgerichtet bleibt. Das Streifchen erscheint umgeben von einer dunklen, ununterbrochenen Linie, längs der einige granuläre Verdickungen sichtbar sind. Diese sind durch feine Fäden mit den Chromatin-Strängen des Kerngerüsts verbunden. Andererseits sieht man auch größere Chromatin-Balken in Verbindung mit jener Linie, die die oben beschriebene helle zentrale Zone begrenzt. In Abb. 6 werden die Photogramme h und i der Abb. 5 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben; die Pfeile deuten die Reste der Polarfelder an. Auch die Abb. 7 zeigt eine atypische Mitose mit Entstehung einer doppelkernigen Zelle, deren Genese schon anderswo beschrieben und diskutiert wurde (9). Hier ist zu betonen, daß auf ähnliche Weise wie bei der vorhergehenden Beobachtung die Entwicklung und der Zyklus der chromatischen Figur völlig normal ist, und vor allem, daß bei vollendeter Kernrekonstruktion im Zentrum der beiden Kerne eine klare Zone bleibt, welche zweifellos vom zentralen achromatischen Feld der Tochtersterne stammt. Im



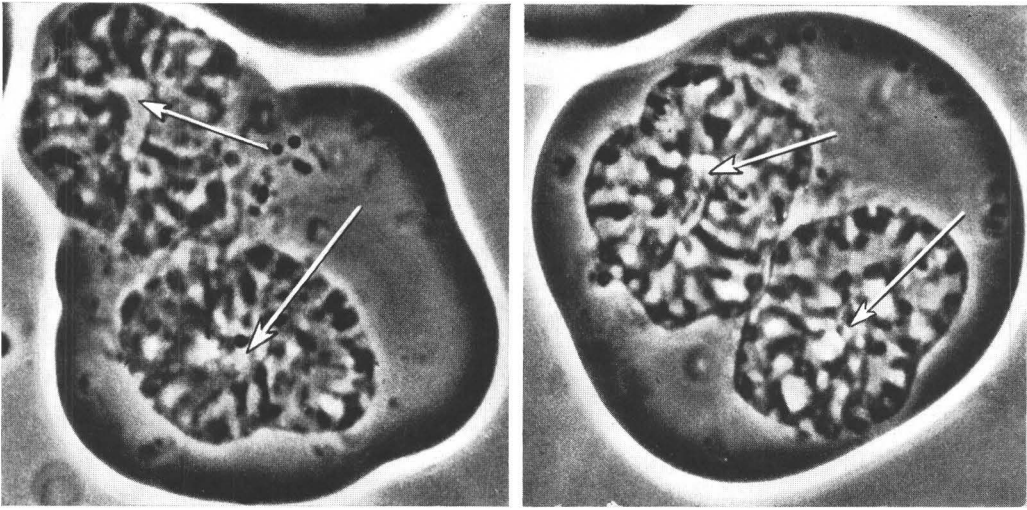


Abb. 6. Die Photogramme h und i der Abb. 5 bei stärkerer Vergrößerung (ca. 1600 \times .)

oberen Kern hat diese Zone eine längliche Form, ist nach der größeren Kernachse ausgerichtet und von einer dünnen, dunklen, ununterbrochenen Linie umrandet, in die einige der größten Chromatin-Balken zusammenlaufen. Es fehlen hingegen die granulären Verdickungen, welche im vorhergehenden Beispiel sichtbar waren. Im unteren Kern wiederholen sich die Merkmale der hellen zentralen Zone des oberen Kerns, ausgenommen in der hier runden Form.

2. *Rekonstruktion eines interkinetischen Kerns aus der metaphasischen Platte* (Abb. 8): Die morphologische Untersuchung von Zellveränderungen durch Benzol, Gegenstand einer anderen Arbeit (11), gab uns Gelegenheit, die Entwicklung des zentralen achromatischen Feldes während einer pathologischen Karyokinese zu verfolgen. Diese wird durch die Wirkung des Gifts in der Metaphase aufgehalten, und endet in einer metaphasischen Kernrekonstruktion wahrscheinlich mit tetraploidem Chromosomensatz. Bis zur Bildung des metaphasischen Sterns (Abb. 8a und b) wies die Karyokinese keine Besonderheiten auf. Anschließend, anstatt daß die polare Wanderung erfolgte, konglutinierten die Chromosome zunehmend und

Abb. 5. Bildung einer erythroblastischen zweikernigen Zelle von Triton. (Aus: RONDANELLI et al., 9). Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 27; c: 68; d: 82; e: 87; f: 106; g: 125; h: 139; i: 175. Gesamtvergrößerung ca. 900 \times .

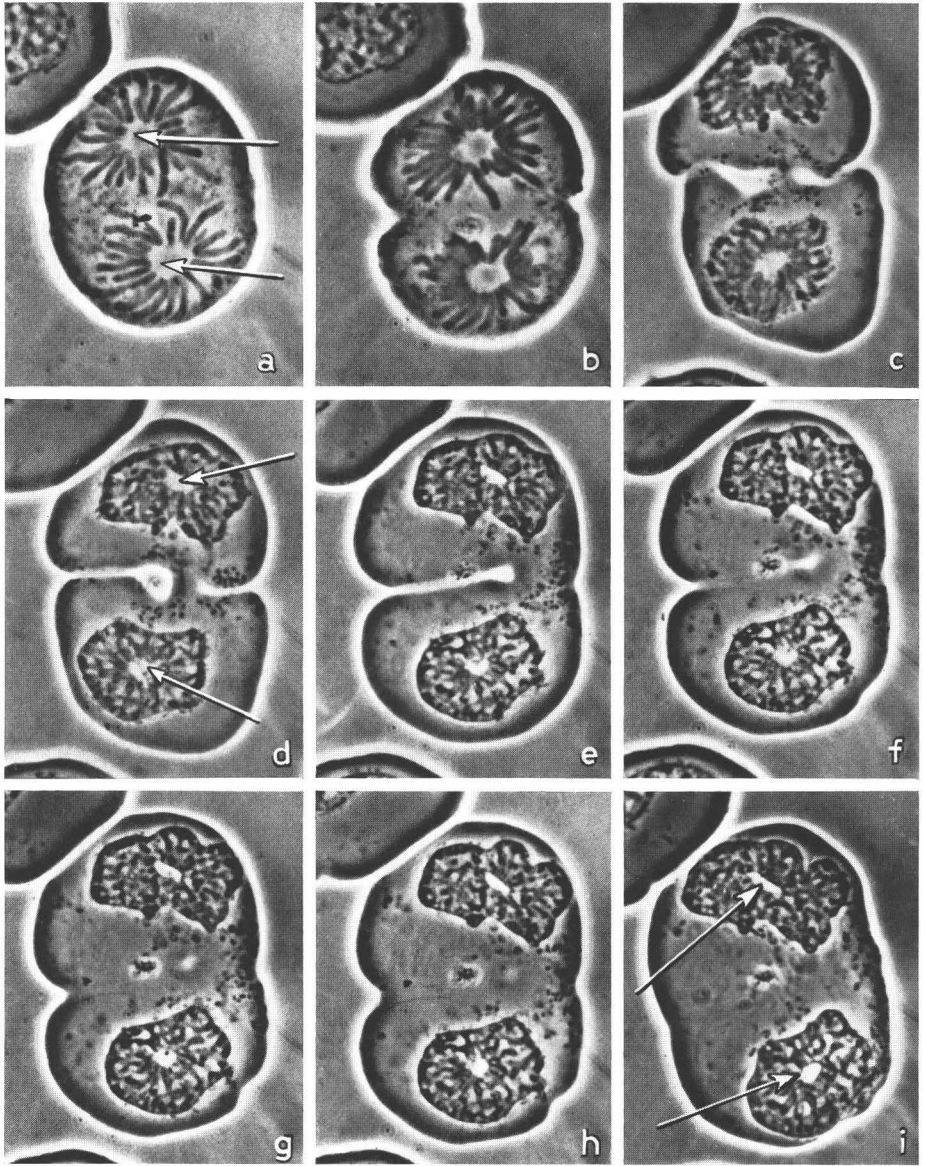


Abb. 7. Bildung einer erythroblastischen zweikernigen Zelle von Triton. (Aus: RON-
DANELLI et al., 9). Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 8; c: 37;
d: 50; e: 90; f: 105; g: 125; h: 138; i: 150. Gesamtvergrößerung ca. 750 \times .

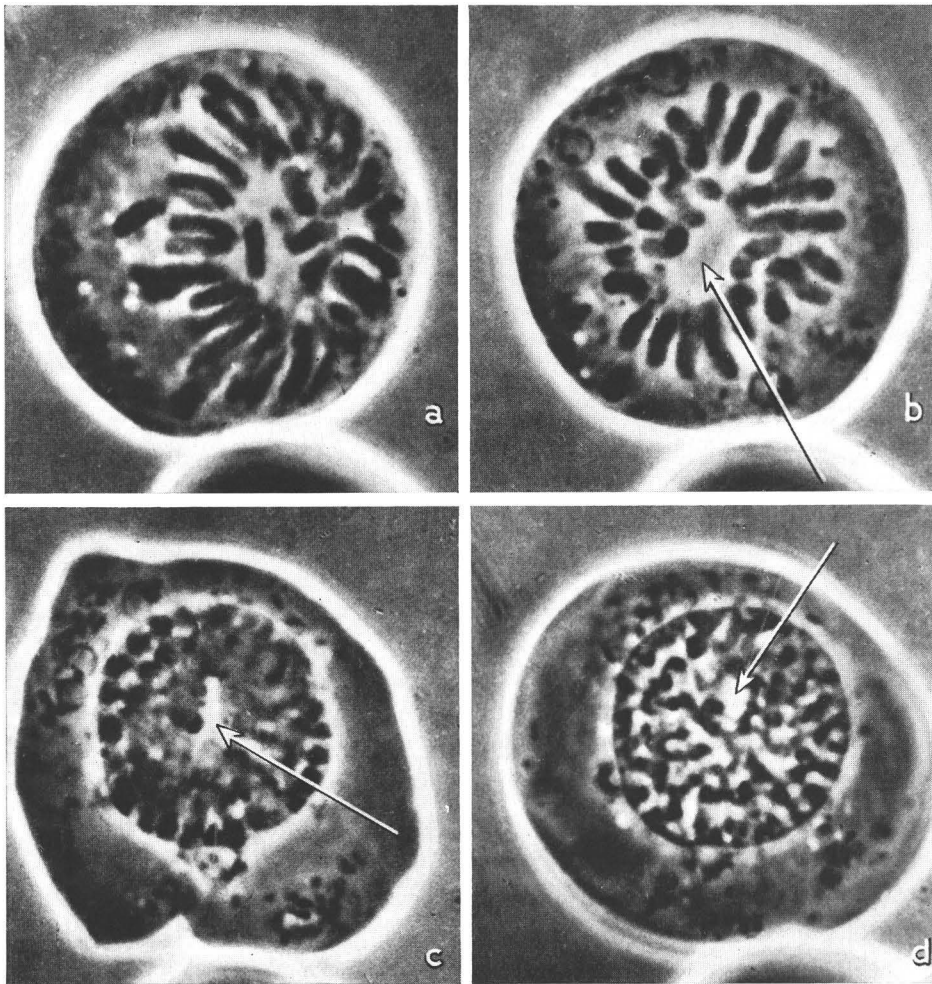


Abb. 8. Metaphasische Kernrekonstruktion bei Benzolvergiftung von Triton. (Aus: RONDANELLI et al., 11). Zeitfolge in Minuten der einzelnen Aufnahmen: a: 0; b: 25; c: 65; d: 97. Gesamtvergrößerung ca. 1700 \times .

bildeten eine einzige ringförmige Masse, um die herum bald die Kernmembran entstand (Abb. 8c). Im Zentrum des so rekonstruierten Kerns blieb der Rest des zentralen achromatischen Feldes als kleine, helle Zone von länglicher Form mit unregelmäßigen und undeutlichen Konturen gut sichtbar. Eine halbe Stunde nach der Aufnahme der Abb. 8c kann die Rekonstruktion des Kerns als endlich abgeschlossen betrachtet werden (Abb. 8 d). Dennoch er-

kennt man im Kernzentrum noch die vorher beschriebene kleine, helle Zone, obwohl sie nun eine rundliche Form angenommen hat und merklich kleiner geworden ist.

Diskussion

1. *In allen von uns während der Phase des dichten Knäuels untersuchten Mitosen war es nie möglich, eine polare Orientierung der Chromosomen und die Existenz einer Zone, die als Polarfeld betrachtet werden könnte, mit Sicherheit zu belegen.* Das könnte damit zusammenhängen, daß nicht gleichzeitig beide Zellseiten beobachtet werden können. Man kann sich auch denken, daß die Orientierung der prophasischen Chromosomen in den Erythroblasten zunächst maskiert sei, und daß erst später im Stadium des lockeren Knäuels wegen der zunehmenden Verkürzung der einzelnen Chromosomen und der Abnahme der Zahl der sekundären Biegungen sich die polare Orientierung und das Polarfeld abzeichnen. Auf Grund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung gibt es jedoch keine gültigen Argumente, die diese Hypothese stützen. Es ist aber auch nicht anzunehmen, daß die polare Orientierung der Chromosomen und das Polarfeld sich «de novo» während der späten Prophase bilden.

2. *Die polare Orientierung und das Polarfeld sind zu verschiedenen Zeitpunkten während der zweiten Hälfte der Prophase, d.h. während der Phase des lockeren Knäuels wahrzunehmen.* Auch JOLLY (2) und TÖRÖCK (14) haben bei ihren Untersuchungen von fixierten und gefärbten Erythroblasten von Triton das Polarfeld erst in karyokinetischen Figuren, die diesem Stadium entsprechen, beobachtet. Wir können ferner beifügen, daß während in gewissen Fällen die polare Orientierung schon einige Minuten vor der Auflösung der Kernmembran sichtbar ist, ist sie in anderen Fällen auch im Augenblick der Kernmembranauflösung (wenn überhaupt erst nachher) nur mit Mühe zu erkennen. Auch dies könnte einerseits von der verschiedenen Orientierung des Kerns, andererseits von einer effektiven Veränderung im Auftreten der polaren Orientierung abhängen.

3. *In günstig ausgerichteten Zellen erscheint das Polarfeld in der späten Prophase und besonders während der Metakinese als rundlicher Raum, im Zentrum der chromatischen Figur gelegen, begrenzt durch die Primärwinkel der Chromosomschleifen.* Wir können nicht mit Gewißheit behaupten, ob tatsächlich alle Primärwinkel um das Polarfeld herum zusammenlaufen, oder ob dieses um sich nur einen Teil davon versam-

melt, weil es in diesem Stadium mit dem Phasenkontrastmikroskop unmöglich ist, die verschiedenen Chromosomen einzeln zu verfolgen und vor allem mit Genauigkeit alle Scheitel der dem Polarfeld entsprechenden Chromosomschleifen zu zählen. Nach Beginn der Metakinese, wenn die Chromosomen schon eine merkliche Verkürzung und Verdickung aufweisen und sich die Schenkel der Schleifen immer mehr gegen die Zellperipherie ausstrecken, befreit sich auch der Grundboden des Polarfeldes von den Fäden, die ihn vorher bedeckten; und durch die gleichzeitige Verschiebung einiger Schleifen in exzentrischer Richtung verwandelt sich das Polarfeld in einen unregelmäßig zylindrischen Raum, der die chromatische Figur von einem Teil zum andern durchquert.

Bei sorgfältigem Drehen der Mikrometerschraube kann die Achse dieses Raumes, wenn sie der optischen Achse des Mikroskops entspricht, ohne Mühe von einer Seite zur anderen verfolgt werden. Beim selben Vorgehen bekommt man ferner den Eindruck, daß die ganze chromatische Figur im Achsensinne des hellen zentralen Raumes langsam zusammengedrückt wird. Folglich kann nun auch von der gegenpolaren Seite der Zelle das Polarfeld gesehen werden, da die distalen Portionen der Chromosomschleifen, die es anfänglich maskierten, jetzt nicht mehr vorhanden sind. Übrigens hatte schon RABL behauptet, daß man zu einem gewissen Zeitpunkt nicht mehr von polarem und gegenpolarem Teil sprechen kann. Durch eine allmähliche Verschiebung der Chromosomschleifen verwandelt sich nämlich auch der gegenpolare Teil so, daß er dem ursprünglichen polaren Teil sehr ähnlich wird; und von diesem Moment an weist der Kern zwei einander gegenüberliegende Polarfelder auf (vgl. RABL, 8, S. 242).

Denkt man nun an die räumliche Organisation des Kerns im Stadium des lockeren Knäuels oder der Metakinese, so versteht man leicht, daß in zahlreichen Fällen die oben beschriebenen Einzelheiten der Orientierung der Chromosome nicht gut zu beobachten sind. Es genügt in der Tat, daß die Achse des zentralen Raumes leicht schief zur optischen Achse des Mikroskops steht oder daß auch ein sehr geringer Druck einige Chromosomschleifen verschoben hat, um die Möglichkeit einzuschränken, solch delikate strukturelle Einzelheiten ausfindig zu machen.

4. *Am Ende der Metakinese wird die oben geschilderte helle Zone zum achromatischen Zentrum des metaphasischen Sterns.* In den von uns beobachteten Erythroblasten-Mitosen gelangt man tatsächlich zu einem Stadium, das einer sternförmigen Figur entspricht, deren Hauptebene (Teilungsebene) parallel zur Ebene des Objektträgers liegt. Das Sternzentrum wird durch einen rundlichen hellen Raum von relativ geringer Dichte gebildet, begrenzt durch die Scheitel der Chromosomschleifen. Die sekundären Biegungen der Chromosomen sind nun fast vollständig verschwunden; die Arme erstrecken sich strahlenförmig mit ihren freien Enden gegen die Peripherie, wie die Stäbe eines geöffneten Schirms. Erst in diesem Zeitpunkt kann mit Sicherheit behauptet werden, daß sich alle Scheitel der Chromo-

somschleifen rund um das zentrale achromatische Feld ansammeln, (außer natürlich in Fällen von anormalen Metaphasen, über die wir jedoch hier nicht berichten.)

Mit unserer Beobachtungstechnik kommt man fast immer zu einem der oben beschriebenen Stadien, welche auch immer die anfängliche Orientierung der Zelle gewesen sein mag, wenn auch die Figur des metaphasischen Sterns nicht in allen Fällen so deutlich ist wie z.B. in Abb. 1 i. Diese Erscheinung muß sehr wahrscheinlich auf besondere Umstände innerhalb der Zelle zurückgeführt werden, welche, wenn auch nur leicht, zwischen Objektträger und Deckglas zusammengedrückt ist. Deshalb ordnet sich die chromatische Figur so an, daß die Ebene, in der sie sich vornehmlich entwickelt, senkrecht zur Richtung der auf sie drückenden Kraft, d. h. parallel zur Glasebene, liegt. Es ist tatsächlich vorstellbar, daß der prophasische Kern mit seiner ungefähr sphärischen Form irgendwelche Lage in bezug auf die Gläser annehmen kann; da sich aber seine Form allmählich ändert, von einer kugelförmigen zu einer zusammengedrückten, wird der Kern die oben geschilderte Stellung einnehmen.

Wenn man wie JOLLY Präparate mit einem kleinen Abstand zwischen Objektträger und Deckglas verwendet, wird der oben beschriebene metaphasische Stern nur selten sichtbar, da die chromatische Figur nicht komprimiert wird. Jedoch ist bei solchen Präparaten die Klarheit des Phasenkontrastbildes so sehr beeinträchtigt, daß keine Mikrophotographien oder Mikrofilmaufnahmen angefertigt werden können.

5. *Im Moment der polaren Wanderung entstehen aus dem zentralen achromatischen Feld des Muttersterns die zentralen achromatischen Felder der Tochtersterne.* Hat sich nun ein typisch metaphasischer Stern gebildet, erhält man den Eindruck, daß, wenn sich die Tochterchromosomen endgültig getrennt haben, ein Tochterstern auf dem andern in Richtung auf einen Pol der Zelle hin gleitet, während sich der andere Tochterstern in entgegengesetzter Richtung verschiebt. Die entsprechenden Stellungen der primären Winkel der Chromosomschleifen werden im allgemeinen beibehalten, so daß keine merkliche Deformation des zentralen achromatischen Feldes vorkommt, während die Schenkel der Chromosomschleifen verschiedene Verschiebungen ausführen können. Fast durchwegs entsteht jedoch ein mehr oder weniger typischer Diaster mit sehr gut sichtbarem zentralem achromatischem Feld und strahlenförmig rund herum angeordneten Chromosomschenkeln. Selten haben wir eine Rotation des metaphasischen Sterns festgestellt, eine Erscheinung, bei der dieser sich aus einer zur Ebene der Gläser parallelen Lage seitlich um 90° vor der polaren Wanderung dreht, und zwar so, daß auch die Tochtersterne diese Lage beibehalten.

6. *Der Anfang der Kernrekonstruktion wird durch eine Konglutination der einzelnen Chromosomen der Tochtersterne charakterisiert, so daß sich diese in ringförmige strukturlose Massen mit unregelmäßigen Rändern (Stadium des kompakten Sterns von JOLLY) verwandeln.* Es handelt sich um eine

schon an Erythroblasten von Triton beobachtete Erscheinung, so von TÖRÖCK (14) und JOLLY (2); dieser letztere hat ferner bemerkt, daß in normalen Mitosen die Teilung der Tochterzellen stets dann vorkommt, nachdem die chromatische Figur dieses Aussehen schon angenommen hat. Diese Pseudokonglutination der Chromosome bei der Bildung des kompakten Sterns wurde von uns auch in den mitotischen Prozessen, aus welchen doppelkernige Zellen entstanden, wenn auch mit geringerer Deutlichkeit festgestellt. Es ist deshalb naheliegend, an eine Erscheinung zu denken, die dem Entwicklungszyklus der Chromosome eigen ist, der erste Schritt nämlich der Verwandlungen, die zur Rekonstruktion des interkinetischen Kerns führen; und dies unabhängig von eventuellen Veränderungen der zytoplasmatischen Dynamik und der Mechanismen, welche die Anordnung des chromatischen Materials in den Tochterkernen regeln.

7. Während der gesamten Kernrekonstruktionsphase, falls die Zelle günstig liegt, ist innerhalb des Kerns der Rest des zentralen achromatischen Feldes des Tochtersterns sichtbar (telophasisches Polarfeld). Bei abgeschlossener Rekonstruktion ist dieses hingegen nur in wenigen Zellen sichtbar, während es im allgemeinen nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden kann. Während der Phase des «kompakten Sterns» sieht der Rest des telophasischen Polarfeldes wie eine kleine helle Zone mit unregelmäßigem Rand aus, welche durch keine spezifische Struktur begrenzt wird. In einigen seltenen Fällen erscheint es später jedoch umgeben von einer dünnen Membran, wie in den Beispielen der doppelkernigen Zellen von Abb. 4 und 5. Während der Kern allmählich das balken-netzförmige Aussehen des interkinetischen Zustandes annimmt, verkleinert sich in der Regel die helle Zone, bis sie meistens nicht mehr sicher festgestellt werden kann. Manchmal bleibt sie aber sichtbar, wie beispielsweise in der oberen Zelle von Abb. 3c, und in der metaphasischen Rekonstruktion der Abb. 8, auch wenn der nukleäre Rekonstruktionsvorgang als abgeschlossen bezeichnet werden darf.

Man gewinnt tatsächlich den Eindruck, daß die ringförmige Masse, die den kompakten Stern bildete, bei fortschreitender Kernrekonstruktion aufquillt, während der Rest des zentralen achromatischen Feldes des Tochtersterns sich langsam, während der Kern wieder sphärische Form annimmt, in einen mehr oder weniger großen Spalt verwandelt, der den Kern von einem Ende zum andern durchzieht. Man überzeugt sich am besten von dieser Erscheinung mittels direkter Beobachtung der Zelle in günstiger Lage, indem man diese langsam von oben nach unten und umgekehrt bei sorgfältigem Drehen der Mikrometerschraube beobachtet. Dieser Spalt bildet sich allmählich mit

zunehmender Verwandlung der Kernstruktur zurück, ohne daß er jedoch zu existieren aufhört. Es ist tatsächlich so, daß die mangelhafte Besichtigung des telophasischen Polarfeldes, wie es in der Mehrzahl der Fälle vorkommt, von der Verdichtung des endonukleären Gerüsts abhängig ist, welche es von den anderen Maschen des Chromatin-Netzes nicht mehr unterscheiden läßt. Die Dauer der Sichtbarkeit des Polarfeldes hängt vermutlich von Faktoren ab, welche die totale Kernrekonstruktion verhindert oder verzögert haben. So einmal der Druck, der das Annähern der Ränder des Polarfeldes verzögern kann, während er nur geringe Wirkung auf das Fortschreiten der inneren Gliederung der Chromatinstrukturen hat. Es können so Bilder entstehen, beginnend von einem normal geformten Kern mit einem kleinen hellen Raum im Zentrum, der das Überbleibsel des RABLSchen Feldes anzeigt, bis zu einem ringförmigen Kern, der die ursprüngliche Form des telophasischen kompakten Sterns beibehalten hat.

3. *Der Verlauf der polaren Orientierung der Chromosomen während der Mitose ist ein indirektes Zeichen für die gleichzeitige Entwicklung des achromatischen Apparates (Spindelapparat).* Mit dem Phasenkontrastmikroskop ist es nicht möglich, die achromatischen Strukturen zu beobachten, jedoch gestattet das Studium der Veränderungen der chromatischen Figur einige diesbezügliche Folgerungen. Das Erscheinen der polaren Orientierung in den späten Prophase ist offensichtlich verbunden entweder mit dem vermutlichen Andauern der polaren Orientierung seit der vorhergehenden Telophase durch die ganze Interkinese hindurch bis zur neuen Prophase, oder mit dem Wiederauftreten dieser Orientierung während der Prophase durch den Einfluß der polaren Zentren. In beiden Fällen könnte die Erscheinung nicht anders geklärt werden, als daß die Zentromeren der Chromosomen (die ja auf der Höhe der primären Winkel liegen) irgendwie mit dem Anziehungszentrum verbunden bleiben. Andererseits ist es nicht möglich in unserem Fall, die Natur dieser Verbindungen genau zu schildern, noch können wir das Anziehungszentrum mit Bezeichnungen belegen, die einem morphologischen Bild entsprechen (Centriolum, Centrosom, usw.). Man kann jedoch vermuten, daß die besondere Polarisierung der Chromosomen in der Prophase einer Orientierung um den sich bildenden Spindelapparat zugeschrieben werden kann; und dies in Übereinstimmung mit einigen Autoren, die die Möglichkeit hervorheben, daß die Bewegungen der Chromosomen schon vor der Auflösung der Kernmembran beginnen, und daß die Chromosomen auch unter diesen Umständen unter der Kontrolle der Anziehungszentren stehen.

FELL UND HUGHES (1) haben tatsächlich beobachtet, daß die Chromosomen im Innern des prophasischen Kerns sich an die Kernmembran in Zonen gliedern, welche sich in der Nähe der außerhalb der Membran stehenden Anziehungszentren befinden. SCHRADER (13) hat in Eiern von *Anisolabis* während der ersten meiotischen Teilung beobachtet, daß die Chromosomen im Kerninnern gleichsinnige Bewegungen zu denen

der Anziehungszentren ausführen, und daß anschließend die Wanderung zu den beiden Zellpolen erfolgt. Diese Untersuchungen zeigen, daß die Chromosomen die Auflösung der Kernmembran nicht abwarten müssen, um eine bestimmte Orientierung anzunehmen, und daß die Kernmembran selbst kein Hindernis für die Wirkung zwischen Anziehungszentren und Chromosomen darstellt.

Im Fall der von uns untersuchten Zellen ist es hingegen sehr wahrscheinlich, daß der Zentralapparat sich im Innern des interkinetischen und prophasischen Kerns befindet. Wenn im Erythroblast von Triton die endonukleäre Lage des Zentralapparats auch nicht direkt gezeigt werden kann, kann sie doch auf Grund indirekter Daten abgeleitet werden. In diesen Zellen wurde nämlich während der Interkinese und der Prophase das Vorkommen außerhalb der Kernmembran von einem oder allen konstitutiven Elementen des Zentralapparates nie beobachtet, im Gegensatz zu dem, was in anderen Zellen von Triton gesehen wurde (Granuloblast, Lymphoblast, Histiocyt usw.), bei denen der Zentralapparat immer außerhalb der Kernmembran mit allen seinen konstitutiven Elementen (Centriolum, Centrosom, mitochondriale Strahlung) (vgl. 12) gesehen wurde. Ferner kann die endonukleäre Lage der Anziehungszentren im Tritonerythroblast von den folgenden Daten in Vergleich mit anderen Zelltypen, bei denen die Anziehungszentren außerhalb des Kerns liegen, abgeleitet werden:

a) In Zellen mit extranukleärem Zentralapparat zeigen die Mitochondrien charakteristische strahlenförmige Hin- und Herbewegungen auf die zentrosomale Zone gerichtet. Dagegen erscheinen die Mitochondrien in den hier untersuchten Erythroblasten ohne irgendwelche Ordnung im Zytoplasma zerstreut und zeigen keine geordnete Bewegungen.

b) Der Kern der Erythroblasten stellt sich sphärisch dar, während die Zellen mit extranukleärem Zentralapparat meist eine kennzeichnende Einbuchtung des Kerns auf Höhe der zentrosomalen Zone aufweisen (7).

c) Der prophasische Kern der Erythroblasten weist vollständige, ruckartige Rotationsbewegungen um die eigene Achse auf, was in anderen Zelltypen, bei denen der Zentralapparat sicher extranukleär ist, nicht vorkommt; der Zentralapparat ist nämlich mit der Kernmembran verbunden und verhindert das Zustandekommen solcher Bewegungen (4, 5).

Es ist also zu vermuten, daß in den von uns untersuchten Zellen der Zentralapparat sich in der Gegend des RABL'schen Polarfeldes organisiert, und anschließend die Verwandlung des lockeren Knäuels in einem metaphasischen Stern sowie die Teilungsachse der Zelle bestimmt.

Nachdem die polare Wanderung und die Trennung der Tochterzellen erfolgt sind, erhält jede dieser beiden die Hälfte des ursprünglichen Zentralapparats, der sich in der Mitte der ringförmigen, von den Chromosomen gebildeten Masse befindet. Die beiden Anziehungszentren liegen innerhalb der entsprechenden achromatischen Felder und sind wahrscheinlich für das konzentrische Zusammenziehen der Chromosomschleifen rund um das achromatische Feld verantwortlich. Das Andauern der strahlenförmigen Orientierung des Chromatingerüsts nach dem Stadium des kompakten Sterns (vgl. z. B. Abb. 3c, d, e) bestätigt die Annahme, daß die Verbindungen der Scheitel der Chromosomschleifen mit dem

Anziehungszentrum immer noch erhalten sind, und daß dieses im Polarfeld des sich rekonstruierenden Kerns liegt. Mit einer solchen Hypothese stimmen auch die morphologischen Befunde der Mitosen, die doppelkernige Elemente ergaben, überein.

Was die metaphasische Rekonstruktion von Abb. 8 angeht, bemerken wir, daß das Benzol eine Verletzung bewirkt hat, wodurch die polare Wanderung nicht erfolgen konnte. Jedoch erlaubt die Tatsache, daß die Kernrekonstruktion ohne eine Umorientierung der Chromosomen eintritt, den Schluß, daß die Verbindungen der Scheitel der Chromosomschleifen mit dem Anziehungszentrum auch in diesem Fall nicht unterbrochen werden.

Schlußfolgerung

Zusammenfassend zeigen die hier beschriebenen Untersuchungen, daß im lebenden Erythroblast von Triton (*Molge vulgaris* L.) die polare Orientierung des RABL'schen Feldes in günstig orientierten Zellen schon im Stadium des lockeren Knäuels nachweisbar ist. Aus dem prophasischen Polarfeld entsteht anschließend das zentrale achromatische Feld des metaphasischen Sterns. Aus diesem leiten sich die zentralen achromatischen Felder der Tochtersterne ab, die sich in den hellen Spalten verwandeln, die während der Kernrekonstruktion sichtbar sind. Dieser Spalt verschwindet meistens wieder, und bei fortgeschrittener Rekonstruktion ist er nicht mehr mit Sicherheit nachweisbar. Alle diese Übergänge und Veränderungen sind nur in gut orientierten Zellen sichtbar, nämlich wenn ihr polarer Teil gegen die Frontlinse des Objektivs gerichtet ist. In anders orientierten Zellen entgehen uns viele dieser morphologischen Einzelheiten. Andererseits stellt die «im Profil» angelegte Untersuchung der Karyokinese eine nützliche Ergänzung der frontalen Beobachtung dar, besonders weil sie hilft, sich die Tridimensionalität der chromatischen Figur besser vorzustellen.

Was die mehr oder weniger gesicherte Identität der Überbleibsel der Polfelder, wie sie in den interkinetischen Kernen der Tochterzellen sichtbar sind, mit dem achromatischen Streifen von PALUMBI (6) betrifft, können wir ohne weiteres diese Möglichkeit annehmen. Es bekräftigen diese Behauptung vor allem die morphologischen Analogien, welche zwischen den Überbleibseln der polaren Felder, die von uns in den Kernen der Tochterzellen beobachtet wurden, und den von PALUMBI in Ruhekernen beschriebenen Struk-

turen bestehen. Die vorliegenden Untersuchungen verbürgen also die Annahme, daß das von PALUMBI beschriebene «cariocentro» das interkinetische Äquivalent zum RABL'schen Polarfeld der telophasischen Figur darstellt.

Zusammenfassung

An Hand von mikrokinematographischen Untersuchungen an lebenden Erythroblasten von Triton mit dem Phasenkontrastmikroskop beschreiben die Verfasser die Entstehung des RABL'schen Polarfeldes während der Prophase, seine Umwandlungen während des ganzen Zellteilungsvorgangs und sein Schicksal in den Ruhekernen der Tochterelemente. Es wird die Auffassung vertreten, daß die neulich von PALUMBI in Ruhekernen beschriebene Struktur (achromatisches Streifen, «cariocentro») mit großer Wahrscheinlichkeit das Überbleibsel des RABL'schen Polarfeldes der telophasischen Figur darstellt.

Summary

Cinemicrographic examination of living triton erythroblasts with the phase contrast microscope revealed the development of RABL's polar field during the prophase, its modifications throughout the whole mitotic process and its fate in the resting nuclei of the daughter cells. The view is put forward that the achromatic strip or «cariocentro» recently described by PALUMBI in resting nuclei is in all probability the remnant of the RABL polar field of the telophasic element.

Résumé

Les auteurs décrivent à l'aide d'études microcinématographiques d'érythroblastes vivants du triton sous le microscope polarisant la formation du champ polaire de RABL pendant la prophase, ses transformations pendant toute la division cellulaire et son destin dans les noyaux de repos des cellules-filles. Les auteurs sont d'avis que les structures des noyaux de repos, décrites dernièrement par PALUMBI (bandelette achromatique, «cariocentro») représentent très probablement les restes du champ polaire de RABL de la télophase.

Literatur

1. FELL, H. B. AND HUGHES, A. F. W.: Zit. 13.
2. JOLLY, J.: Recherches expérimentales sur la division indirecte des globules rouges. Arch. Anat. micr. 6: 455-562 (1903/1904).
3. LETTRÉ, H. UND LETTRÉ, R.: Persistenz der Chromosomen-Spindelfaser, eine Arbeitshypothese zur Deutung der karyokinetischen Vorgänge. Naturwissenschaften 44: 406 (1957).
4. LETTRÉ, H. ET LETTRÉ, R.: Un problème cytologique. La persistance des structures du fuseau dans l'intervalle des mitoses. Rev. Hémat. 13: 337-362 (1958).
5. LETTRÉ, H. ET LETTRÉ, R.: Le mécanisme de la mitose discuté à la lumière de l'hypothèse de travail sur la persistance de la fibre fusoriale du chromosome; in Action antimitotique et caryoclasique des substances chimiques, pp. 25-40 (Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris 1960).

6. PALUMBI, G.: Sulla persistenza nel nucleo a riposo di un campo polare residuo: il cariocentro. *Z. Anat.* 120: 302-326 (1958).
7. POLICARD, A. ET BESSIS, M.: Étude microcinématographique et micro-électronique du centre cellulaire des leucocytes des vertèbres. *Exp. Cell Res.* 4: 202-207 (1953).
8. RABL, C.: Über Zellteilung. *Morph. Jb.* 10: 214-328 (1885).
9. RONDANELLI, E. G.; GORINI, P.; PECORARI, D. UND FIORI, G. P.: Über die Bildung von doppelkernigen hämopoetischen Zellen: phasenkontrastmikrokinematographische Untersuchungen. *Z. Zellforsch.* 49: 668-676 (1959).
10. RONDANELLI, E. G.; GORINI, P. AND PECORARI, D.: Method for testing the influence of drugs and physical agents upon mitosis. *Nature* 183: 190 (1959).
11. RONDANELLI, E. G.; GORINI, P.; PECORARI, D.; TROTTA, N. ET COLOMBI, R.: Effets du benzène sur la mitose erythroblastique. Investigations à la microcinématographie en contraste de phase. *Acta haemat.* 26: 281-302 (1961).
12. RONDANELLI, E. G.; TROTTA, N.; SCOTTI-FOGLIENI, C. ET VANNINI, V.: La centrosphère de l'histiocyte de Triton. Étude en contraste de phase à l'état vivant. *Nouv. Rev. franç. Hémat.* 1: 55-64 (1961).
13. SCHRADER, F.: *Mitosis*. 2nd Ed. (Columbia Univ. Press, New York 1953).
14. TÖRÖK, L.: Die Theilung der rothen Blutzellen bei Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* 32: 603-613 (1888).

Adresse der Autoren: Dr. E. G. Rondanelli, Dr. P. Gorini, Dr. D. Pecorari und Dr. E. Magliulo, Medizinische Univ.-Klinik, Pavia (Italien).

