

# Über Änderungen der Zellgröße im Zusammenhang mit dem Körperwachstum der Tiere.

Von **Hanns Plenk.**

(Mit 2 Tafeln und 4 Textfiguren.)

## I. Einleitung.

### I. Besprechung der Literatur.

Eine genauere, allerdings wenig übersichtliche Besprechung der Literatur über Zellgröße findet man in einer Arbeit von G. LEVI (Nr. 12). Ich beschränke mich hier darauf, den Standpunkt der wichtigsten Fragen auf diesem Gebiete so kurz als möglich zu präzisieren.

a) Zusammenhang zwischen Zellgröße und Körpergröße. Auf die Erscheinung der „fixen Zellgröße“ wurde zuerst von Botanikern hingewiesen. Man versteht darunter die Tatsache, daß die Zellgröße einer Art unabhängig von individuellen Größenschwankungen eines Organismus oder Organes zwischen ziemlich engen Grenzwerten sich bewegt. Hieher gehören die Arbeiten von SACHS (Nr. 18) und seinem Schüler AMELUNG (Nr. 1). Von Zoologen beschäftigte sich C. RABL ausführlicher mit dieser Erscheinung, indem er untersuchte, ob verschieden große Tiere derselben Art (er untersuchte Hunde) Unterschiede in der Zellgröße aufweisen. Das Gesetz der fixen, oder besser gesagt spezifischen Zellgröße bestätigte sich auch hier, mit einigen Ausnahmen, auf die ich noch zurückkommen werde.

Bei Tieren derselben Art schien also die Körpergröße kein Faktor zu sein, der imstande wäre, die Zellgröße zu beeinflussen. G. LEVI (Nr. 12) untersuchte nun durch vergleichende Messungen an zirka 20 Säugetierarten, ob die Zellgröße überhaupt mit der Körpergröße im Zusammenhang stehe. Dabei ergab sich für die meisten Zellarten, vornehmlich Epithel- und Drüsenzellen, keine Abhängigkeit der Zellgröße von der Körpergröße, d. h. eine viel

kleinere Tierart kann größere oder gleich große Zellen besitzen wie eine größere. Bei Nerven-elementen dagegen (Spinalganglienzellen, Querschnitt von Nervenfasern), Linsenfasern, wahrscheinlich auch quergestreiften Muskelfasern zeigt sich die Größe abhängig von der Körpergröße. LEVI findet den Grund für diese Erscheinung darin, daß die letztgenannten Zellarten infolge ihrer stark einseitigen Differenzierung schon frühzeitig ihre Teilungsfähigkeit verlieren, weshalb eine Vergrößerung des Organes nur durch Vergrößerung der Zellen möglich ist. Er stellt sie als „Dauerelemente“ den anderen Zellarten, als „labilen Elementen“, gegenüber, welche ihre Teilungsfähigkeit dauernd bewahren.

Es steht also nur die Zellgröße der „Dauerelemente“ in Abhängigkeit von der Körpergröße, was auch aus der Untersuchung verschieden großer Tiere derselben Art hervorgeht (vergl. LEVI Nr. 11). Auch C. RABL kommt zu ähnlichen Ergebnissen. Ich schicke voraus, daß sich diese Unterscheidung zwischen Dauerzellen und labilen Elementen auch in den Größenverhältnissen während der Entwicklung geltend macht. Die Frage des Zusammenhanges zwischen Zellgröße und Körpergröße erscheint bereits in einer Arbeit von GROBBEN<sup>1)</sup> gestreift, woselbst an Macruren und Brachyuren die Beobachtung gemacht wird, daß die Größe der Spermatozoen meist (aber nicht ausnahmslos) mit der Körpergröße der Art korrespondiert. Der Autor knüpft hieran die Überlegung, daß die Zellenzahl eines Organes nicht unter ein gewisses Minimum sinken kann, bei Arten von geringer absoluter Größe daher auch kleine Zellen die Organe zusammensetzen müssen.

b) Zusammenhang zwischen Zellgröße und Volumen des Eies (Blastomeren). Man hat die spezifische Zellgröße auch experimentell auf die Probe gestellt, indem man bei Eiern mit totaler Furchung, bei denen die Isolation von Blastomeren gelungen war, untersuchte, ob die sich aus solchen Blastomeren entwickelnden Embryonen vielleicht kleinere Zellen aufwiesen. Es hat sich dabei herausgestellt, daß Blastomeren zwar kleinere Embryonen, aber mit normaler Zellgröße ergeben, die charakteristische Zellgröße also festgehalten wird. Diese Versuche wurden von BOVERI (Nr. 3), DRIESCH (Nr. 5), MORGAN (Nr. 14) vor allem an Seeigeleiern durchgeführt. Die abnormalen Embryonen entwickelten sich meist nur bis zum Gastrula-, höchstens Pluteusstadium. Es gab aber auch Embryonen darunter, welche deutlich kleinere Zellen aufwiesen.

<sup>1)</sup> Arb. aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien, B. I., 1878.

Namentlich BOVERI hat in sehr einleuchtender und überzeugender Weise klargelegt, daß es sich in diesen Fällen um Blastomeren handelt, die durch Isolation während eines Kernteilungsprozesses nur die halbe Chromosomenzahl besitzen; dies bedingt eine geringere Kerngröße und im Zusammenhang damit wieder eine geringere Zellgröße. Dieses als Kernplasmarelation bezeichnete Verhältnis wird noch im folgenden zur Sprache kommen.

Blastomerenversuche wurden noch an einer Reihe anderer günstiger Objekte durchgeführt. HERLITZKA (Nr. 7) gelang sogar die Züchtung eines vollständigen Tritonembryos aus einer  $\frac{1}{2}$  Blastomere, der normal große Zellen zeigte. Auch im Pflanzenreich bestätigten sich diese Befunde, wie ein Versuch von GERASSIMOW (Nr. 6) an Spirogyra beweist. — Eine genauere Besprechung aller hieher gehörigen Arbeiten findet man bei DRIESCH, auch bei PRZIBRAM (Nr. 16).

c) Zusammenhang zwischen Zellgröße und Kerngröße (Kernplasmarelation). Wie wir in obigem Abschnitt gesehen haben, stehen Zellgröße und Kerngröße in einem innigen Zusammenhang. Die spezifische Zellgröße scheint durch die Kerngröße bedingt zu sein (welche wiederum von der Chromosomenzahl abhängt), so daß eine künstliche Änderung der ersteren nur durch eine Änderung der letzteren möglich ist. R. HERTWIG (Nr. 3) macht auf die veränderte Kernplasmarelation in der Eizelle aufmerksam, wo das Gleichgewichtsverhältnis zwischen Kern und Zelle gleichsam gestört ist, woraus sich vielleicht die Schnelligkeit des Furchungsprozesses erklärt, durch welchen dieses Verhältnis zugunsten des Kernes geändert wird. STRASBURGER (Nr. 20) findet für die Kernplasmarelation embryonaler Zellen, welche einen relativ oder absolut größeren Kern besitzen, eine physiologische Erklärung darin, daß die Wirkungssphäre des Kernes für die Teilungsvorgänge enger begrenzt sei als für die hauptsächlich trophischen Funktionen desselben in der erwachsenen Zelle.

d) Zellgröße und Stoffwechsel. Schon die Ausführungen über Kernplasmarelation kommen im wesentlichen darauf hinaus, daß das Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße durch Stoffwechsellvorgänge bedingt sei, welche sich zwischen beiden abspielen. Man hat versucht, dieses Prinzip auch zur Erklärung der Zellgröße an sich zu verwenden, und ich glaube, daß man auf diesem Wege, wenn einmal genügend Tatsachenmaterial vorhanden ist, um Vergleiche anstellen zu können, zu den wichtigsten Aufschlüssen kommen wird. So vertritt HERLITZKA (Nr. 8) die Ansicht, daß

geringe Zellgröße einen regeren Stoffwechsel begünstige und daher Tiere mit trägerem Stoffwechsel, z. B. die Amphibien, eine bedeutendere Zellgröße besitzen. Einen ähnlichen Gedankengang verfolgt eine Untersuchung, die MAYEDA (Nr. 13) an quergestreifter Muskulatur anstellt; er findet bei Vergleich des Muskelfaserquerschnittes verschiedener Muskeln desselben Tieres, daß gerade die am feinsten organisierten Muskeln, welche sich durch besonders komplizierte und rege Funktion auszeichnen, den geringsten Faserquerschnitt aufweisen.

Hier wäre auch, allerdings in anderem Sinne, eine Arbeit von STATKEWITSCH (Nr. 19) zu erwähnen, welcher die Zellen hungernder Tiere untersuchte. Er konstatierte eine Verringerung des Zellvolumens, welche zuerst die mit der Ernährung in direktem Zusammenhang stehenden Gewebe, vor allem die Drüsenzellen betraf, und sich erst später auch auf andere Elemente ausdehnte.

Zusammenfassend wäre zu sagen: Jede Tierart besitzt eine für sie charakteristische, spezifische Zellgröße. Dieselbe hängt nur bei einigen Zellarten mit der Körpergröße zusammen (Nervenelemente, Muskel- und Linsenfasern). Bezüglich der Nervenzellen wäre noch zu sagen, daß rücksichtlich ihrer Größe bei ihrer Eigenschaft als Mutterzellen von Fasern mit der Körpergröße ein Zusammenhang besteht, insoferne diese in ihrer Dicke von der Ausdehnung des zu versorgenden Gebietes, daher wieder von der Körpergröße abhängen. (Andererseits betont R. BRODMANN [Nr. 4] als mitbestimmenden Faktor auch die Kompliziertheit und Feinheit der Aufgabe; er führt vergleichende Messungen von Zellen der Großhirnrinde verschiedener Säuger und des Menschen an, wobei nicht immer Übereinstimmung mit der Körpergröße herrscht.)

Zwischen Zellgröße und Kerngröße besteht ein inniger Zusammenhang, welcher wahrscheinlich durch Stoffwechselfvorgänge zwischen beiden zu erklären ist. Die Art und Intensität des Stoffwechsels dürfte überhaupt für die Zellgröße eine wichtige Rolle spielen.

## 2. Präzisierung des Themas.

Ich habe mir in vorliegender Arbeit die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, in welcher Weise sich die Größe verschiedener Zellarten bei verschiedenen Tieren im Zusammenhang mit der Entwicklung und dem Wachstum überhaupt ändert. Meine Untersuchung setzt erst in dem Momente der Embryonalentwicklung ein, wo die

Anlagen der betreffenden Zellarten hinlänglich differenziert sind, um mit Sicherheit erkannt zu werden. Ein weiteres Zurückgehen auf die indifferenten Gewebspartien, aus denen sich mehrere Gewebearten entwickeln, hätte meine Arbeit zu sehr kompliziert.

Ich will gleich vorausschicken, daß ich an Literatur und Vorarbeiten auf diesem Gebiete so gut wie nichts gefunden habe. Man begnügte sich bisher mit der allgemeinen Formel, daß die Zelle ebenso heranwächst und sich entwickelt wie der ganze Organismus, dessen Wachstum sowohl auf einer Vergrößerung der Zellen als auf deren Vermehrung beruht. Nun liegt hierin aber noch eine Menge ungelöster Fragen: Hat die Zelle, wenn sie histologisch differenziert, also funktionsfähig ist, immer schon ihre volle Größe erreicht? Verhalten sich alle Zellarten diesbezüglich gleich? Findet bei der Entwicklung der Zelle immer nur eine Größenzunahme statt, oder kommt auch Volumsverringerung vor? Auch ein genaueres Verfolgen der Kernplasmarelation während der Entwicklung war von Interesse.

Da wir schon über viele Erscheinungen Aufschluß gewonnen haben durch Kenntnis ihrer Entwicklung, so ist dies auch für die Zellgröße zu erwarten. Dies setzt aber genauere Kenntnisse ihres Verhaltens während der Entwicklung voraus. Der Endzweck meiner Arbeit ist also, Aufschluß zu gewinnen über Faktoren, von denen die Zellgröße abhängt. Insoferne war eine Besprechung der Literatur über Zellgröße notwendig, da in den genannten Arbeiten dasselbe Problem, nur von anderen Seiten her, in Angriff genommen wird.

Ich begann meine Untersuchungen mit *Salamandra maculosa*, wo ich zwischen den Zellen der Larve und des erwachsenen Tieres bedeutende Größenunterschiede feststellte. Um zu sehen, was an den hier gemachten Befunden für die Zellentwicklung typisch, und was nur auf besondere Entwicklungsbedingungen zurückzuführen sei, untersuchte ich noch mehrere andere Wirbeltiervertreter, und zwar zunächst *Ammocoetes* (*Petromyzon*) *Planeri*.

Der Salamander, insbesondere aber *Ammocoetes*, sind zu Beginn des selbständigen Lebens, am Ende der Eientwicklung, bedeutend kleiner als das erwachsene Tier, was mit der geringen oder doch verhältnismäßig geringen Dottermenge des Eies im Zusammenhange steht. Die Sauropsiden mit ihren großen Eiern, sowie die Säuger mit größtenteils placentaler Ernährung des Embryos haben Junge, welche in ganz anderem Größenverhältnis zum erwachsenen Tiere stehen. Ich wählte als Vertreter dieser Gruppen *Tropidonotus natrix* und *Mus decumanus albus*.

Der Vollständigkeit halber will ich an dieser Stelle einige Arbeiten erwähnen, welche sich mit Größenunterschieden zwischen Zellen verschieden alter Tiere beschäftigen. So zwei Arbeiten über Leberzellen von BAUM (Nr. 2) und von ILLING (10), ferner eine über quergestreifte Muskulatur von MORPURGO (Nr. 15). Ich werde gegebenen Falles darauf zurückkommen. Eine größere, allgemeinere Untersuchung dieser Art habe ich, wie schon gesagt, nicht gefunden. Natürlich ist es leicht möglich, daß mir Angaben über einschlägige Beobachtungen in histologischen oder entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten, welche keinen auf mein Thema bezughabenden Titel führen, entgangen sind.

Vor der Drucklegung dieser Arbeit fand ich in WIESNERS Anatomie und Physiologie der Pflanzen (5. Aufl., pag. 306, S. 62) eine Bemerkung, daß die Zellvermehrung den Zeiten stärksten Wachstums vorausgeht, das stärkste Wachstum selbst aber (zum Beispiel in den Internodien der Pflanzen) auf Vergrößerung und Streckung der bereits angelegten Zellen beruht. Meine Arbeit enthält im folgenden einige ähnliche Beobachtungen.

### 3. Material und Methode der Untersuchung.

Die Untersuchungen wurden durchwegs an Schnittpräparaten durchgeführt. Um die Fehlerquelle einer Veränderung der Zellgröße durch das Konservierungsmittel möglichst auszuschalten, sind die Tiere einer Spezies womöglich mit demselben Konservierungsmittel behandelt worden. Ich habe hauptsächlich Kaliumbichromat-Eisessig oder Sublimat-Eisessig verwendet. Die Dicke der Schnitte richtete sich vor allem nach der Größe der Zellen; am häufigsten wählte ich 4—6  $\mu$ . Oft zeigen dickere Schnitte deutlichere Zellgrenzen.

Die Messung erfolgte mittelst Okularmikrometers. Die bei den Einzelmessungen gefundenen Dimensionen, ausgedrückt in Teilstrichen des Okularmikrometers, wurden natürlich erst nach Aufstellung eines Mittelwertes in  $\mu$  umgerechnet. Für eine richtige Messung ist es vor allem wichtig, nur solche Zellen zu berücksichtigen, die ihrer ganzen Länge oder Breite nach getroffen sind. Dies ist wichtiger als vielleicht hundert Einzelmessungen durchzuführen, in die man durch Nichtbeachtung dieses Umstandes eine große Fehlerquelle mit aufnimmt.

Dazu kommt noch eine weitere, oft schwierige Frage, welche Durchmesser man messen soll. Bei einem einschichtigen Epithel ist Höhe und Breite der Zellen meist leicht zu konstatieren; dasselbe gilt für die Kerne. Bei kugeligen Zellen und Kernen genügt die

Angabe eines Durchmessers, bei elliptischen muß man meist zwei anführen. Am schwersten ist die Messung polygonaler Zellen, welche verschieden große Durchmesser haben; in solchen Fällen (zum Beispiel Leber-, Pankreaszellen) muß man trachten, immer denselben Durchmesser zu messen (zum Beispiel vom Lumen der Acini bis zum basalen Rande der Zelle), oder man registriert die größten Durchmesser, die man überhaupt findet.

Eine weitere Schwierigkeit besteht in folgendem: Ein in Entwicklung begriffenes Gewebe kann verschieden große Zellen enthalten (wenn es eben im Charakter der Zellart liegt, auch nach erlangter histologischer Differenzierung zu wachsen). Charakteristisch für das betreffende Stadium wäre ein Durchschnitt aus möglichst vielen Messungen. Nun ist man aber nicht Maschine genug, um alle vorhandenen Größen gleichmäßig zu berücksichtigen, umsoweniger, als man die richtig getroffenen Zellen an verschiedenen Stellen des Schnittes zusammensuchen muß. Ich habe es daher vorgezogen, in solchen Fällen die obere und untere Grenze, eventuell die größten, überhaupt gefundenen Werte anzugeben. Dies ist auch deshalb berechtigt, weil die Zellgröße sich auch beim erwachsenen Tier zwischen gewissen Grenzen bewegt. Der Durchschnittswert ist daher vielfach nur geeignet, das Bild zu verwischen, da darin tatsächliche Größenunterschiede und Fehler beim Messen durcheinander geworfen werden.

Aus allem dem ist ersichtlich, daß die Konstatierung eines Größenunterschiedes mittelst Messung oft sehr schwierig ist. Vergleicht man dagegen die bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat hergestellten Bilder zweier Gewebepartien, so fällt eine Größendifferenz auf den ersten Blick auf, eben weil man eine größere Anzahl von Zellen auf einmal überblickt und beide Bilder unmittelbar vergleichen kann. Ich habe mich dieser Methode in allen schwierigeren Fällen bedient und sie außerdem im Verein mit der Mikrophotographie dazu benützt, einige der gefundenen Tatsachen zu illustrieren. Die Messung hat ihren Hauptwert darin, daß man den Grad der Größenschwankungen zu Vergleichszwecken ziffernmäßig festhalten kann.

Bezüglich des Materials möchte ich noch hinzufügen, daß man sich durch Untersuchung einer größeren Anzahl von Objekten gegen verschiedene Fehlerquellen schützen muß, wie zum Beispiel abnormalen Ernährungszustand, krankhafte Degeneration, schlechte Konservierung usw. Ich glaube, diese Vorsicht überall in ausreichendem Maße beobachtet zu haben.

## II. Besprechung der untersuchten Tiere.

Ich beginne, entgegen der systematischen Reihenfolge, mit *Salamandra maculosa*, da ich bei Besprechung der anderen Arten vielfach auf das hier Gesagte zurückkommen muß. Bezüglich der histologischen Nomenklatur halte ich mich an K. C. SCHNEIDERS Lehrbuch der vergl. Histologie.

### I. *Salamandra maculosa*.

Als Ausgangspunkt für meine Untersuchungen dienten mir neugeborene, schon selbständig lebensfähige Larven. Dieselben werden normalerweise im Frühjahr ins Wasser abgesetzt, doch findet man schon im Herbst wohlentwickelte Larven im Uterus trächtiger Weibchen, die sich leicht herausnehmen lassen, wenn man das Muttertier chloroformiert und aufschneidet. Bei den um diese Zeit gewonnenen Larven fand sich immer noch Dotter im Bereich des Dünndarmes; trotzdem nahmen die Tiere sofort Nahrung auf. (Ich fütterte mit Tubifex.) Die folgende Tabelle enthält eine kurze Charakteristik der in den Messungstabellen angeführten Stadien. Ich habe von dem untersuchten Material nur diese Stadien als zur Charakteristik der Zellgrößenänderungen ausreichend herausgegriffen. Larve wird durch L, Salamander nach der Metamorphose durch S abgekürzt, die Länge in Millimetern als Index beigefügt.

Übersichtstabelle der in den Messungstabellen angeführten Stadien.

Bezeichnung des Stadiums	Alter und Entwicklungsgrad
L <sub>20</sub> *	Jüngstes Stadium; noch nicht Nahrung nehmend
L <sub>26</sub> *	Besonders große Larve; noch nicht so weit entwickelt wie die folgenden. Nahrung nehmend
L <sub>20</sub>	Abnorm kleine neugeborene Larve
L <sub>24</sub>	Normal große neugeborene Larve
L <sub>29</sub> *	1 Woche alt
L <sub>32</sub> *	4 Wochen alt
L <sub>41</sub>	ca. 2 Monate alt
S <sub>52</sub>	Kurz nach der Metamorphose
S <sub>180</sub>	Vollständig ausgewachsen

Man sieht, daß die Größe der neugeborenen Larven variiert, einerseits zwischen den Abkömmlingen desselben Muttertieres, indem sich aus offenbar dotterärmeren Eiern kleinere Larven entwickeln (L<sub>20</sub>), andererseits zwischen den Abkömmlingen verschiedener



Muttertiere. Während nämlich die durchschnittliche Länge der neugeborenen Larve 24 mm beträgt, fand ich in einem besonders großen Weibchen Embryonen von 26 mm Länge, die auch einen größeren Querschnitt aufwiesen. Eine noch unentwickeltere Larve derselben Abkunft war erst 20 mm lang; sie stellt das jüngste zur Untersuchung gelangte Stadium dar. Da auch die 26 mm langen Larven noch unentwickelter waren als  $L_{20}$  und  $L_{24}$ , habe ich beide Stadien durch ein Sternchen (\*) charakterisiert; ebenso  $L_{29}$  und  $L_{32}$  von demselben Muttertier, da sich bei den Larven dieser Zucht der frühzeitige Beginn der Fütterung in dem Verhalten der Zellgröße bemerkbar machte.

Zur Untersuchung gelangten: Darmepithel, Leber, Pankreas, Niere, Epidermis, Spinalganglienzellen, Muskel- und Linsenfasern. Vor tabellarischer Anführung der Messungsergebnisse will ich zunächst das Verhalten der Zellgröße im allgemeinen besprechen.

Das Darmepithel beansprucht infolge seiner besonderen Entwicklungsbedingungen eine gesonderte Betrachtung. Es hat im Embryonalleben des Salamanders dieselbe Aufgabe wie das Dottersacksyncytium anderer Wirbeltiere; ihm obliegt die Verdauung des Nahrungsdotters, der durch ein Dottergefäßsystem weitergeleitet wird. (Bekanntlich findet sich auch beim Salamander eine Arteria- und Vena omphalomesenterica). Im Darne der Larve findet sich noch Dotter zu einer Zeit, wo das Tier schon Nahrung aufnimmt und in den anderen Zellen längst keiner mehr zu finden ist. Die Differenzierung des Darmepithels vollzieht sich von vorne nach rückwärts, so daß in den von mir untersuchten Stadien Dotter nur mehr im Bereiche des Dünndarmes zu treffen war. Der Dottergehalt bedingt eine bedeutende Vergrößerung der Zellen, welche auch beim erwachsenen Tier kein so großes Volumen erreichen. Daß mit der Verarbeitung des Dotters eine Verringerung des Zellvolumens eintritt, ist selbstverständlich, da der Dotter abgegeben wird. Auffallend ist aber jedenfalls die Tatsache, daß das Zellvolumen der Larve so weit unter das des erwachsenen Tieres herabgeht, so daß z. B. die Ösophaguszellen am Ende der Ei-entwicklung nur ungefähr  $\frac{1}{6}$  des definitiven Volumens besitzen. Diese starke Verkleinerung kann nicht mehr durch das Verschwinden des Dotters erklärt werden; ich möchte sie, der schärferen Unterscheidung halber, als sekundäre Verkleinerung des Darmepithels bezeichnen und der primären, durch das Verschwinden des Dotters hervorgerufenen, gegenüberstellen; um diese letztere haben wir uns weiter nicht zu kümmern. Infolge der sekundären Verkleinerung setzt sich die Größenkurve für das Darmepithel aus

einem absteigenden und wieder ansteigenden Ast zusammen; der tiefste Punkt ist die Zeit der Geburt. Vor allem verlangt wohl das Sinken der Größenkurve eine Erklärung. Da ich eine ähnliche Erscheinung auch bei anderen Zellarten beobachtet habe, wo von einer Erklärung durch Verschwinden des Dotters bestimmt keine Rede sein kann, halte ich mich umso mehr für berechtigt, beim Darmepithel von der primären die sekundäre, anders zu erklärende Verkleinerung zu unterscheiden. Die Erklärung deckt sich mit der für die anderen Zellarten aufgestellten, weshalb ich hier auf das Folgende verweise.

Für die anderen untersuchten Zellarten fand ich bei der neugeborenen Larve ebenfalls durchwegs kleinere Werte als beim erwachsenen Tier. Als ich nun ein noch jüngeres Stadium ( $L_{20}^*$ ) untersuchte, das noch keine Nahrung annahm, entdeckte ich bei mehreren Zellarten größere Werte als bei den bisher untersuchten, etwas älteren Larven, am auffallendsten bei Leberzellen, aber auch bei Pankreas-, Nieren- und Epidermiszellen, sogar bei Spinalganglienzellen; also auch bei diesen Zellarten war ein Sinken der Größenkurve am Ende der Eientwicklung zu konstatieren. (Vgl. T. I, Fig. 3—7.)

Physiologisch ist ein Sinken der Zellgröße während des Wachstums so zu erklären, daß die Stoffzufuhr mit der Teilungstätigkeit nicht gleichen Schritt hält. Damit haben wir aber die Frage bloß um einen Schritt nach rückwärts verlegt, indem wir uns weiter fragen müssen, warum das Wachstum die durch den Dotter gebotene Ernährungsmöglichkeit überschreitet, warum nicht die Larve etwas kleiner bleibt, ohne aber an Zellgröße zu verlieren? Mir schwebt eine Lösung dieser Frage vor, die ich natürlich nur hypothetisch zu geben wage: Wenn bei anderen Amphibien, die dotterärmere Eier besitzen, im Laufe der Eientwicklung bis zur selbständigen Nahrungsaufnahme kein Sinken der Zellgröße eintritt (natürlich mit Ausnahme des durch die Dotterverarbeitung bedingten), so liegt es nahe, das Sinken der Größenkurve beim Salamander auf den Umstand zurückzuführen, daß er lebendig gebärend ist und die Embryonen eine monatelange Entwicklung im Uterus durchlaufen; es bestände nun phylogenetisch bedingt die Tendenz, die Zellen in einer gewissen Größe anzulegen, gleichzeitig als erworbene Eigenschaft der größere Dottergehalt des Eies, der eine vollkommene Ausbildung des Embryos ermöglicht, aber doch nicht ausreicht, die vorhandene Zellgröße bei fortschreitendem Wachstum aufrecht zu halten. Diese Hypothese kann natürlich erst dann sicheren Boden

gewinnen, wenn sich, wie gesagt, bei anderen Amphibienarten herausstellen sollte, daß kein Sinken der Zellgröße am Ende der Entwicklung eintritt. Eine diesbezügliche Untersuchung muß der Zukunft überlassen bleiben, da sie im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr durchzuführen war.

Auch während dieses Entwicklungsganges macht sich das Gesetz der spezifischen Zellgröße geltend, indem die Verringerung der Zellgröße keine unbegrenzte ist, sondern vielmehr für alle Zellarten ein ziemlich eng umschriebenes Minimum sich ergibt. Bei Untersuchung einer auffallend kleinen Larve ( $L_{20}$ ), die denselben Entwicklungsgrad zeigte wie  $L_{24}$ , ergaben sich für alle Zellarten nur unerhebliche oder gar keine Differenzen in der Zellgröße; in der Kerngröße war sicher nirgends ein Unterschied.

Ich muß noch einer interessanten Beobachtung gedenken, welche ich an jener Larvenzucht gemacht habe, die in den Tabellen durch ein Sternchen gekennzeichnet ist.  $L_{20}^*$  war noch etwas unentwickelter als  $L_{24}$ , was auch an der ansehnlicheren Zellgröße zu sehen ist. Da die Tiere trotzdem schon Nahrung annahmen, war die Stoffzufuhr eine andere, intensivere als bei Embryonen im Uterus, die auf ihren Dotter allein angewiesen sind. Die Folge davon war, daß von den Larven dieser Zucht die für die verschiedenen Zellarten gefundenen Minima überhaupt nicht durchlaufen wurden. Ich erblicke darin einen experimentellen Beweis für meine Behauptung, daß das Sinken der Größenkurve auf mangelhafter Stoffzufuhr bei gleichzeitiger Wachstumstendenz zurückzuführen sei.

Besondere Bemerkungen über die einzelnen Zellarten findet man im Anschluß an die nun folgenden Tabellen (Maße in  $\mu$ ).

Ösophagus-Epithel.

Stadium	Z e l l e		K e r n	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite
$L_{20}^*$	39—51	6	27—30	6
$L_{26}^*$	39—51	6	27—30	6
$L_{20}$	36—45	6	27	6
$L_{24}$	36—45	6	27	6
$L_{29}^*$	45—60	6	30	6
$L_{32}^*$	60—75	6	30	6
$L_{41}$	60—75	6—9	30	6—9
$S_{52}$	60—90	6—9	30	6—9
$S_{180}$	90—135	6—9	30—36	6—9

Ich habe die zwei Zellarten des Ösophagusepithels, Wimperzellen und Schleimzellen, nicht gesondert behandelt, da die Breite bei letzteren außerordentlich variiert; die Höhe ist bei beiden dieselbe. Infolge der basalen Lage des Kernes in den Schleimzellen sind dieselben sehr geeignet, diejenigen Schnittstellen erkennen zu lassen, wo das Epithel seiner ganzen Höhe nach getroffen ist. Die Zahlen in der Tabelle beziehen sich also auf die Wimperzellen.

Aus den in der Einleitung angegebenen Gründen habe ich keine Durchschnittswerte angeführt, sondern die oberen und unteren Grenzwerte. Man kann an der Tabelle das Sinken und Wiederanstiegen der Zellgröße deutlich verfolgen. Die Messungen sind stets an derselben Stelle des Larvenquerschnittes durchgeführt worden, und zwar kurz vor dem Übergang des Ösophagus in den Magen, ungefähr dort, wo die Leber den größten Querschnitt aufweist. Dies war notwendig, da das Epithel oralwärts an Höhe abnimmt.

#### Magen-Epithel.

Stadium	Zelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite
L <sub>20</sub> *	45—60	9—12	33	9—12
L <sub>26</sub> *	45—51	6—9	27	6—9
L <sub>20</sub>	30—39	6	21	6
L <sub>24</sub>	30—39	6	21	6
L <sub>29</sub> *	33—45	6—9	27	6—9
L <sub>32</sub> *	33—45	6—9	27	6—9
L <sub>41</sub>	45—54	6—9	27	6—9
S <sub>52</sub>	45—54	6—9	27	6—9
S <sub>180</sub>	60—90	9—12	30—33	9—12

Die Messung der Magenepithelzellen war sehr schwierig, da ihre Dimensionen je nach dem funktionellen Zustand außerordentlich wechseln. Die Mehrzahl der Zellen zeigt sich bei lebhafter Verdauungstätigkeit, wenn das Magenlumen mit Nahrung erfüllt ist, stark verkürzt und verbreitert. Ich habe für die Messung nur die höheren und schlankeren Zellen berücksichtigt, für welche allein die angegebenen Dimensionen Geltung haben.

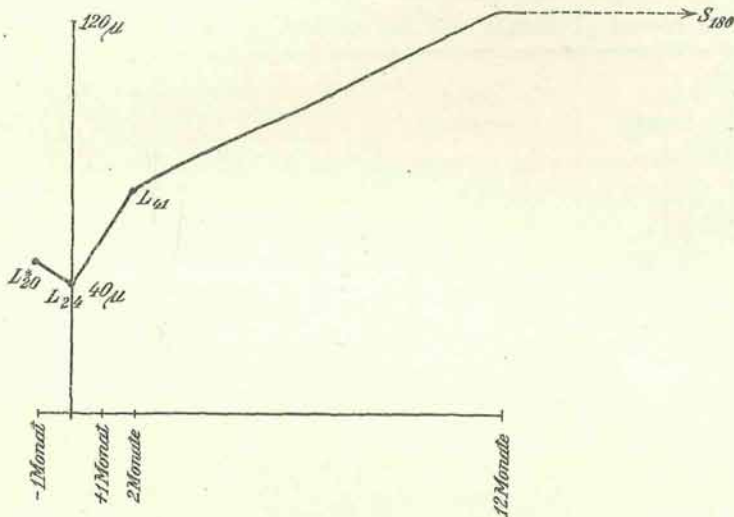
Der Größenunterschied zwischen L<sub>20</sub>\* und L<sub>24</sub> ist hier bereits bedeutender als beim Ösophagusepithel, dem Umstande entsprechend, daß die Differenzierung des Magenepithels später beginnt.

Dünndarmepithel.

Stadium	Z e l l e		K e r n	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite
L <sub>20</sub> *	90—120	9	33	9
L <sub>20</sub> ?	60	6	27	6
L <sub>20</sub>	45	6	24	6
L <sub>24</sub>	45	6	24	6
L <sub>29</sub> *	60	6	27	6
L <sub>32</sub> *	60—75	6	27	6
L <sub>41</sub>	60—75	6	27	6
S <sub>52</sub>	60—90	6—9	27	6
S <sub>180</sub>	60—105	6—9	27	6

Es wurden nur solche Zellen gemessen, die keine Dotter-schollen mehr enthielten, mit Ausnahme von L<sub>20</sub>\*, wo noch keine

Fig. 1 a.



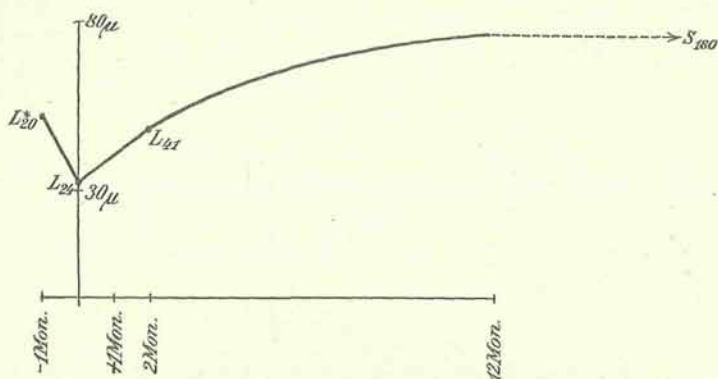
Größenkurven des Darmepithels bei Salam. mac.  
 Oesophagus-Epithel,

soweit differenzierten Zellen vorhanden waren. Die Messungen wurden am Duodenum (im Bereich der Anheftung des Pankreas) durchgeführt.

In Textfigur 1 habe ich die Größenkurven für die einzelnen Abschnitte des Darmepithels skizziert. Auf der Abszissenachse ist

die Zeit aufgetragen (Einheit ein Monat), auf der Ordinatenachse die Zellgröße mit alleiniger Zugrundelegung der Zellhöhe. Das

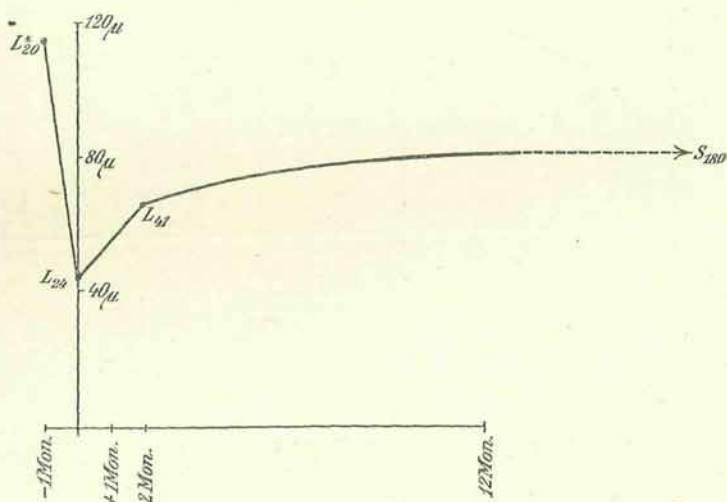
Fig. 1 b.



Größenkurven des Darmepithels bei Salam. mac.  
Magen-Epithel.

Alter von  $L_{20}^*$ , dem jüngsten untersuchten Stadium habe ich mit — 1 Monat (1 Monat vor der Geburt) angesetzt, als Zeitpunkt

Fig. 1 c.



Größenkurven des Darmepithels bei Salam. mac.  
Dünndarm-Epithel.

der Beendigung des Zellwachstums 12 Monate nach der Geburt angenommen.

Obwohl diesen Kurven keine genaue Volumsberechnung zugrunde liegt, kann man daraus doch Verschiedenes leicht überblicken; so die gegen den Dünndarm hin zunehmende Steilheit des absteigenden Astes, die sich aus dem Hinzukommen der „primären“ Verkleinerung erklärt (siehe S. 14), ferner das stärkere Ansteigen in den ersten Monaten des Larvenlebens, schließlich noch der Umstand, daß das Minimum des Ösophagusepithels am stärksten von der definitiven Größe differiert, das des Dünndarmepithels am wenigsten. Diese Erscheinung steht im Einklang mit der von mir vertretenen Anschauung, daß die Zellgröße während des Wachstums von der Stoffzufuhr abhängt, da bei den von mir untersuchten Tieren die Nahrungsaufnahme vor Beendigung der Dünndarmdifferenzierung begonnen hatte. Eine ähnliche Wahrnehmung, daß nämlich die Zellen in den hinteren Darmpartien eine geringere Verkleinerung erfahren als in den vorderen, habe ich auch bei *Amocoetes* gemacht (vgl. auch Taf. I, Fig. 3, 4, 5).

## Leberzellen.

Stadium	Durchmesser von der Basis der Zelle bis zum Lumen der Acini	Größter Durchmesser	Kern-durchmesser
$L_{20}^*$	—	45	18
$L_{26}^*$	24	36	15
$L_{20}$	18—21	21	12
$L_{24}$	18—21	21—27	12
$L_{29}^*$	24	30	15
$L_{32}^*$	27	36	15
$L_{41}$	30	45	15
$S_{52}$	30	45	15
$S_{180}$	30	45	15

Auch bei dieser Zellart finden wir einen beträchtlichen Größenunterschied zwischen  $L_{24}$  und  $S_{180}$ . Das Sinken der Zellgröße zwischen  $L_{20}^*$  und  $L_{24}$  ist bei dieser Zellart am deutlichsten zu sehen (vgl. auch Taf. I, Fig. 6).

Im Gegensatz zu dem Darmepithel zeigt sich, daß die Leberzellen viel früher ihre volle Größe erreichen. Wir werden bei Pankreas- und Nierenzellen die gleiche Beobachtung machen.

## Pankreaszellen.

Stadium	Durchmesser vom Lumen der Acini bis zur Basis der Zellen	Kern-durchmesser
L <sub>20</sub> *	24	15
L <sub>26</sub> *	24	15
L <sub>20</sub>	15—18	12
L <sub>24</sub>	18	12
L <sub>29</sub> *	24	15
L <sub>32</sub> *	24—30	15
L <sub>41</sub>	24—30	15
S <sub>52</sub>	30	15
S <sub>180</sub>	30	15

Auch bei dieser Zellart läßt sich das Sinken der Größenkurve gegen Ende der Eientwicklung deutlich verfolgen.

## Nierenzellen.

Stadium	Drüsenzellen der Vorniere		Kern		Drüsenzellen der Urnieren		Kern	
	Höhe	Breite a. d. Basis	Länge	Breite	Höhe	Breite a. d. Basis	Länge	Breite
L <sub>20</sub> *	15	30	15	15	—	—	—	—
L <sub>26</sub> *	18	18	15	15	—	—	—	—
L <sub>20</sub>	12	15	9	12	12	15	9	12
L <sub>24</sub>	12	15	9	12	12	15	9	12
L <sub>29</sub> *	21	18	15	15	21	18	15	15
L <sub>32</sub> *	—	—	—	—	21	21	15	15
L <sub>41</sub>	—	—	—	—	24	21	15	15
S <sub>52</sub>	—	—	—	—	24	21	15	15
S <sub>180</sub>	—	—	—	—	24	21	15	15

Von der Messung der zweiten Zellart, die in der Vorniere und in der (histologisch gleichartigen) Urnieren des Salamanders vorkommt, der sog. Schleifenzellen, wurde abgesehen, da ihre Höhe im Verlauf der Kanälchen sich ändert; bei den Drüsenzellen kann man diese Fehlerquelle vermeiden, indem man bei jedem Stadium nur die höchsten Epithelabschnitte berücksichtigt.

Wie man sieht, zeigen Vorniere und Urnieren die gleiche Zellgröße; erstere wird jedoch bald rückgebildet. Die bedeutendere Zellgröße der jüngsten Stadien zeigt sich auch bei dieser Zellart.



Epidermis.

Stadium	Eiweißzelle		Kern		Außenzelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
L <sub>20</sub> *	21	39	12	15	15	21	12	15
L <sub>26</sub> *	30	30	12	12	18	15	15	12
L <sub>24</sub>	21	21	12	12	15	12	9	9
L <sub>32</sub> *	45	30	12	12	30	18	21	12
L <sub>41</sub>	45	30	12	12	30	18	21	12

Ich habe jene beiden Elemente der Epidermis herausgegriffen, welche sich am besten zur Messung eignen. Ältere Stadien als L<sub>41</sub> habe ich nicht berücksichtigt, weil in diesem Alter bereits jener Umbildungsprozeß der Epidermis beginnt, der mit der Metamorphose beendet ist; die Epidermiselemente nach der Metamorphose lassen sich aber mit jenen der Larve nicht vergleichen, da die Struktur, entsprechend der geänderten Funktion, eine andere geworden ist.

Auch bei dieser Zellart findet man das Sinken und Steigen der Größenkurve.

Spinalganglien-Zellen.

Stadium	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
L <sub>20</sub> *	27	24	21	21
L <sub>26</sub> *	21	18	15	15
L <sub>24</sub>	18	15	15	15
L <sub>40</sub>	27	21	18	45
S <sub>180</sub>	57	39	30	24

Von Nervelementen erweisen sich die Spinalganglienzellen als besonders geeignet zur Messung wegen ihrer regelmäßigen, abgerundeten Gestalt und ihrer peripheren Lage im Ganglion, wodurch sie mit Sicherheit zu erkennen sind.

Die Nervenzellen gehören zu den „Dauerelementen“, welche während des ganzen Lebens persistieren und schon frühzeitig ihre Teilungsfähigkeit verlieren. Eine Vergrößerung des Organes kann daher nur durch Vergrößerung der Zellen erreicht werden. C. RABL und G. LEVI haben in den eingangs besprochenen Arbeiten diesen Gedankengang aufgestellt auf Grund ihrer Befunde, daß die Nervenzellen in ihrer Größe von der Körpergröße abhängen. Für die Ent-

wicklung, welche eine beständige Vergrößerung des Individuums bedeutet, war daher eine Vergrößerung der Spinalganglienzellen von vornherein zu erwarten.

Die besondere Natur der Nervenlemente gegenüber anderen Zellarten, welche ja beim Salamander auch durchwegs ein Wachstum erfahren, zeigt sich in folgendem: Das Wachstum der bisher besprochenen Zellarten ist in ein bis zwei Monaten beendet, oder zum mindesten nach der Metamorphose kein beträchtliches mehr (Darmepithel), bei den Spinalganglienzellen ist jedoch zwischen der ziemlich erwachsenen Larve und dem ausgewachsenen Tier noch ein bedeutender Größenunterschied. Auch die Kernplasmarelation ist eine ganz andere, indem der Kern in viel beträchtlicherem Maße mit der Zelle mitwächst als bei anderen Zellarten.

Auffallend ist, daß auch bei dieser Zellart ein eklatantes Sinken der Größe am Ende der Eientwicklung zu beobachten ist. (Vgl. Taf. I, Fig. 7.) Vielleicht ist diese Verkleinerung auf Substanzabgabe an die aus der Zelle wachsenden Axonen zu erklären. Teilungen von Spinalganglienzellen konnte ich wenigstens bei  $L_{20}$ \* nirgends beobachten.

#### Muskelfasern.

Stadium	Zahl der Myen im Querschnitt	Größter Durchmesser der Myen	Größter Durchmesser der Kerne
$L_{24}$	45	6	6
$L_{41}$	66	6	6
$L_{52}$	100	9	9
$L_{180}$	200	30	9

Da der Querschnitt der Muskelfasern (Myen) bei verschiedenen Muskeln ein verschiedener ist, mußte ich bei jedem Stadium denselben Muskel untersuchen. Ich wählte den Musculus interphalangealis digiti IV. (Nomenklatur nach GAUPP, Anatomie des Frosches, 1896). Derselbe zieht von der Basis der ersten Phalanx zur zweiten und hat seine dickste Stelle ungefähr in der Mitte der Phalanx, eine Stelle, die leicht zu finden ist, da der Knochen dort am dünnsten und fast kreisrund ist. Außer der Messung des Faserquerschnittes wollte ich auch eine Zählung der Fasern vornehmen, um zu ermitteln, wann die Faserzahl des Muskels komplett sei; deshalb wählte ich auch einen so kleinen Muskel.

Da die Muskelfasern zu den Dauerelementen gehören, welche frühzeitig ihre Teilungsfähigkeit verlieren, so ist anzunehmen, daß

sie verhältnismäßig schnell ihre volle Zahl erreichen und dann nur mehr an Volumen zunehmen. MORPURGO (Nr. 15) hat dies durch eine Untersuchung an der weißen Ratte nachgewiesen; er zählte die Faserquerschnitte im Musculus radialis, vom neugeborenen Tier beginnend, und fand, daß die volle Faserzahl schon nach ca. 1 Monat erreicht sei. Da das Tier zu dieser Zeit aber noch nicht ausgewachsen ist, so muß die weitere Vergrößerung lediglich durch Vergrößerung der Fasern erfolgen.

Ich wollte denselben Nachweis für die quergestreifte Muskulatur des Salamanders erbringen. Leider ist mir derselbe nicht vollständig gelungen mangels Zwischenstadien zwischen Larve und ausgewachsenem Tier. Daß die volle Faserzahl zur Zeit der Metamorphose noch nicht erreicht wird, ist in Anbetracht des bedeutenden Größenunterschiedes gegenüber dem erwachsenen Tiere nicht zu verwundern. Auch wird die Funktion der Digitalmuskulatur nach der Metamorphose durch das Landleben jedenfalls wesentlich gesteigert. Insofern stimmen meine Befunde gut mit denen MORPURGOS überein, als während der Zeit, wo noch nicht die volle Faserzahl erreicht ist, also noch Teilungen stattfinden, die Größenzunahme des Querschnittes der Fasern eine geringfügige ist.

#### Linsenfasern.

Die Linsenfasern gehören ebenfalls zu den Dauerelementen, welche sich bei fortgeschrittener Differenzierung nicht mehr teilen. Neue Fasern werden nur vom Linsenepithel in jener Linie, die man als Äquator der Linse bezeichnet, abgegeben. Die Fasern erscheinen in sog. Radiärlamellen angeordnet, deren Breite mit der Faserbreite identisch ist. Ich habe an Meridianschnitten, teilweise auch an Äquatorialschnitten Messungen vorgenommen und für  $L_{24}$  eine Faserbreite von  $15 \mu$ , für  $S_{180}$  von  $30 \mu$  konstatiert. Einen Dickenunterschied konnte ich nicht finden. Auch C. RABL konstatiert bei Linsenfäsern verschieden großer Hunde nur einen Breitenunterschied.

Das Verhalten der Linsenfäsern stimmt also mit dem der übrigen Dauerelemente überein.

## 2. Ammocoetes (Petromyzon) Planeri.

Die Entwicklung des Ammocoetes hat einige Ähnlichkeit mit der des Salamanders; die Furchung ist eine totale, es geht Dotter in alle Zellen über, am längsten findet man denselben im Darmepithel. Infolge der geringen Größe des Eies hat das jugendliche Individuum zu Beginn der freischwimmenden Lebensweise eine be-

deutend geringere Größe als das erwachsene Tier (zirka 5 mm Länge gegenüber zirka 165 mm). Es darf uns daher nach den bei der Salamanderlarve gemachten Erfahrungen nicht wundern, auch hier bei den jüngsten und jüngeren Stadien kleinere Zellen zu treffen.

Bei Betrachtung der Zellgrößenänderungen muß man selbstverständlich auch hier von der durch den Dottergehalt bedingten Vergrößerung absehen. Bei den bereits freischwimmenden Larven sind Dotterschollen nur mehr im weiteren Teile des Mitteldarmes (nach der Leberregion) sowie im Enddarm zu treffen, woselbst die Zellen so voluminös erscheinen, daß gar kein Darmlumen zu sehen ist. Eine Scheidung in primäre und sekundäre Verkleinerung der Zellen, wie ich sie bei Besprechung der Darmepithelentwicklung der Salamanderlarve eingeführt habe, läßt sich meiner Meinung nach auch für die Darmepithelentwicklung von *Ammocoetes* durchführen, insoferne die sich früher entwickelnden vorderen Epithelabschnitte eine stärkere Verkleinerung erfahren als die hinteren, trotzdem sie sich ebenfalls aus größeren dottererfüllten Zellen differenzieren.

Bei anderen Zellarten konnte ich ein Sinken der Zellgröße der bereits dotterfreien Zelle, wie es bei der Salamanderlarve gegen Ende der Eientwicklung durchgehend zu beobachten war, nirgends konstatieren.

In den folgenden Tabellen habe ich drei Stadien angeführt. Als jüngstes eine bereits freischwimmende Larve von 5.5 mm Länge, als zweites ein Exemplar von 33 mm Länge, als letztes ein ziemlich ausgewachsenes, bereits sehendes Tier von 165 mm Länge. Die Abkürzung der Stadien erfolgt durch den Buchstaben A mit Beifügung der Länge als Index.

#### Darmepithel.

Stadium	1. Vorderende der Leber				2. Hinterende der Leber				3. Mitteldarm			
	Zelle		Kern		Zelle		Kern		Zelle		Kern	
	H.	Br.	H.	Br.	H.	Br.	H.	Br.	H.	Br.	H.	Br.
A <sub>5.5</sub>	15-30	3	9	3	30-45	3-4	12	3	30	6	8	6
A <sub>33</sub>	54	3	9	3	90	3	12	3	33	6	8	6
A <sub>165</sub>	90	3-5	15	3	120	4	12	4	81	4	9	4

Die Darmabschnitte, an welchen die Messungen vorgenommen wurden, sind so gewählt, daß bei allen Stadien die Auffindung von annähernd derselben Stelle möglich war. Der erste Abschnitt ist dadurch charakterisiert, daß auf Querschnitten durch das ganze Tier an jener Stelle das vordere Ende der Leber getroffen erscheint;

im Darmquerschnitt finden sich vier gegen das Lumen vorspringende Falten (in der Gegend der größten Ausdehnung der Leber nur drei). Die zweite untersuchte Stelle findet man an Querschnittserien mit dem hinteren Ende der Leber zusammenfallend; der Darm zeigt hier bereits die dem Mitteldarm eigentümliche Erweiterung; die Spiralfalte entspringt an dieser Stelle aus der dorsalen Darmwand. Die dritte Rubrik bezieht sich auf jene Stelle des Mitteldarms, wo die Spiralfalte bei ihrer Drehung den tiefsten Punkt erreicht hat, so daß sie aus der Mitte der ventralen Darmwand entspringt.

Da die Höhe der Zellen und im Zusammenhang damit auch die Breite wechselt, wurden im ersten Abschnitt die höchsten Epithelstellen gemessen, in den beiden anderen das Epithel an den Seitenwänden des Darmrohres, ungefähr in halber Höhe desselben. Da beim jüngsten Stadium diese Verhältnisse noch unausgeprägt waren, habe ich dort die oberen und unteren Grenzen angegeben.

Die Größenunterschiede der Zellen in den angeführten Stadien sind sehr beträchtliche, wie auch aus den angefertigten Mikrophotogrammen hervorgeht (vgl. Taf. I, Fig. 1 u. 2).

Das, was ich schon einleitend über eine sekundäre Verkleinerung des Darmepithels erwähnte, geht aus den für  $A_{5.5}$  angeführten Werten hervor. (Ich muß dazu bemerken, daß die in der dritten Rubrik stehenden Dimensionen zwar noch nicht das Minimum für die Zellen dieses Abschnittes bedeuten, weil in denselben noch etwas Dotter vorhanden war; doch dürfte dasselbe nicht viel verschieden sein. Leider stand mir kein entsprechendes Stadium zur Verfügung.) Daß in den rückwärtigen Darmabschnitten die Verkleinerung gegenüber der großen, mit Dotter erfüllten Zelle nicht so weit fortschreitet, bringe ich mit den veränderten Ernährungsbedingungen während des Wachstums dieser Partien in Zusammenhang, indem die Nahrungsaufnahme von außen hinzukommt.

Leberzellen.

Stadium	Größter Durchmesser	Kern
$A_{5.5}$	9	5
$A_{33}$	12—15	6
$A_{165}$	12—15	6

Der in der Tabelle angeführte größte Durchmesser ist der Durchmesser vom Lumen der Leberkanälchen bis zum basalen Rande

der begrenzenden Zellen.  $A_{5.5}$  besitzt, wie man sieht, bedeutend kleinere Leberzellen; doch konnte ich zwischen  $A_{33}$  und  $A_{165}$ , die an Körpergröße noch so bedeutend differieren, keinen Größenunterschied entdecken.

## Nierenzellen.

Stadium	Drüsenzellen der Vorniere		Kern	Drüsenzellen der Urniere		Kern
	Höhe	Breite an der Basis		Höhe	Breite an der Basis	
$A_{5.5}$	6	6—9	4	—	—	—
$A_{33}$	15—18	9—12	6	15	12	6
$A_{165}$	—	—	—	21—24	6—9	6

Ich habe nur die Drüsenzellen gemessen, und zwar in jenen Epithelabschnitten, wo sie ihr größtes Volumen erlangen; die Messung der Schleifenzellen ist nicht vorteilhaft wegen des kontinuierlichen Überganges in die Drüsenzellen. Bei  $A_{5.5}$  konnte nur die Vorniere untersucht werden, da noch keine Urniere angelegt war.

Die Zellen von  $A_{5.5}$  sind bedeutend kleiner; zwischen  $A_{33}$  und  $A_{165}$  besteht wohl kein Größenunterschied mehr, da bei letzteren die Zellen zwar höher, aber schmaler sind.

## Epidermis.

Stadium	Außenzellen		Kern		Kolbenzellen		Kern	Eiweißzellen		Kern
	H.	Br.	H.	Br.	H.	Br.		H.	Br.	
$A_{5.5}$	6	9	3	3	—	—	—	—	—	—
$A_{33}$	7	9	3	6	15	21	5	15	12	5
$A_{165}$	12	12	8	6	36	27	5	30	30	6

Die Epidermiszellen wurden wegen der lokal etwas wechselnden Beschaffenheit immer in derselben Körperregion (Mitteldarm) gemessen. Bei  $A_{5.5}$  war in dieser Region erst eine Zellschicht entwickelt, deren Dimensionen ich in der Rubrik der Außenzellen angeführt habe.

Die Elemente der Epidermis erfahren, wie die Tabelle zeigt, eine bedeutende Größenzunahme.

## Nervenzellen.

Stadium	Motor. Riesenz. im verl. Mark		Kern	Ependymzellen		Kern	
	Länge	Breite		Höhe	Breite	Höhe	Breite
A <sub>5.5</sub>	12	9	6	4	4	4	4
A <sub>33</sub>	27	21	12	5	6	4	6
A <sub>165</sub>	60	30	18	15	5	6	5

Von den Elementen des Zentralnervensystems wählte ich die leicht erkennbaren und meßbaren motorischen Riesenzellen im verlängerten Mark und die als Epithel des Zentralkanals fungierenden Ependymzellen. Nach den bei Salamandra mac. gemachten Ausführungen habe ich dieser Tabelle nichts weiter hinzuzufügen.

## Muskulatur.

Stadium	Breite der Myen
A <sub>5.5</sub>	3—4
A <sub>33</sub>	9
A <sub>165</sub>	24

Ich beabsichtige, auch bei Ammocoetes den Nachweis zu führen, daß die volle Faserzahl frühzeitig erreicht sei und dann lediglich Verdickung der Fasern eintrete. Da die Muskeln der Rumpfmuskulatur in ganz regelmäßige, durch Bindegewebe getrennte Kästchen zerlegt erscheinen, welche sich immer aus der gleichen Anzahl von Myen, nämlich fünf, zusammensetzen (vgl. K. C. SCHNEIDER, Histologie), hat man in diesen Muskelkästchen Individuen von konstanter Faserzahl, welche die Abzählung eines größeren Komplexes überflüssig machen.

Die Fasern, welche die Kästchen zusammensetzen, sind auf Rumpfqerschnitten quergetroffen; sie zeigen einen längeren und einen kürzeren Durchmesser, sind also bandförmig. Der letztere Durchmesser wird durch die Schnittführung wenig geändert, so daß sich für ihn hinlänglich genau ein Durchschnittswert ermitteln läßt; auf ihn beziehen sich die Dimensionen in der Tabelle.

Bei A<sub>5.5</sub> konnte ich noch keine abgetrennten Kästchen wahrnehmen. Bezüglich A<sub>33</sub> und A<sub>165</sub> liegt der Befund ganz klar und bietet eine Bestätigung der beim Salamander vorgebrachten Ausführungen.

### 3. *Tropidonotus natrix*.

Die Embryonalentwicklung der Ringelnatter steht infolge der viel größeren Dottermenge des Eies unter wesentlich anderen Bedingungen wie die des Salamanders und des *Ammocoetes*, so daß die hier gemachten Befunde geeignet sind, je nach ihrer Abweichung oder Übereinstimmung, das für das Verhalten der Zellgröße Wesentliche erkennen zu lassen.

Die folgende Tabelle enthält eine Übersicht über die zur Untersuchung gelangten Stadien; da eine Längenangabe der Embryonen nicht möglich war und ich auch ihr Alter nicht genauer bestimmen konnte, so mußte ich den Entwicklungsgrad auf andere Weise präzisieren. (Bezüglich der anatomischen Veränderungen im Laufe der Entwicklung vgl. РАТНКЕ, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg, 1839.)

Übersichtstabelle der untersuchten Stadien.

Stadium	Charakteristik des Entwicklungsgrades
E <sub>I</sub>	Augenblase hängt noch mit dem Gehirn, Linsenbläschen mit dem Ektoderm zusammen. Noch keine Lungenanlagen.
E <sub>II</sub>	Augenblase und Linse vollständig abgeschnürt; Lungensäckchen schon angelegt.
E <sub>III</sub>	Rechte Lunge bereits etwas länger wie die linke; Lungenepithel von Darmepithel noch nicht zu unterscheiden.
E <sub>IV</sub>	Linke Lunge rückgebildet; Epithel der rechten deutlich differenziert.
E <sub>v</sub>	Etwas größer.
E <sub>VI</sub>	Beginnende Pigmentierung der Haut.
R <sub>20</sub>	Kurz vor dem Auskriechen; 20 cm lang.
R	Ausgewachsen.

Ich habe mich auf die Messung von Darmepithel, Leber-, Nieren- und Spinalganglienzellen beschränkt, die im folgenden einzeln besprochen werden.

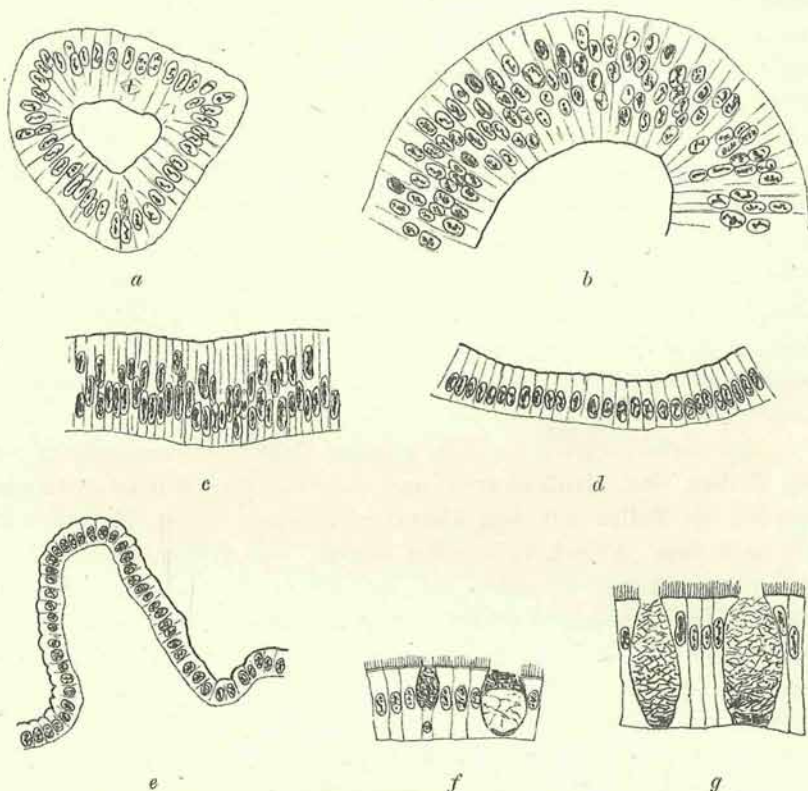
#### Darmepithel.

Das Darmepithel der Ringelnatter hat zum großen Unterschied von den bisher untersuchten Tieren mit der Dotterverarbeitung nichts zu tun. Die Abschnürung des Dottersackes vom Darmrohr, mit welchem er zunächst durch eine längere Spalte, den sogenannten Darmnabel, zusammenhängt, ist zur Zeit der Anlage sämtlicher Kiemenspalten bereits vollendet. Der Dottergehalt verursacht also hier keine Größenveränderungen der Darmzellen.



Die beobachteten Größenänderungen der Zellen stehen, wie ich zeigen werde, mit dem Wachstum der einzelnen Darmabschnitte in Zusammenhang; da die Größenveränderungen aus den Tabellen allein nicht zu ersehen sind, indem in den noch unentwickelteren Darmabschnitten die Zellen derart ineinandergeschoben sind, daß mehrere Reihen von Kernen übereinander liegen, habe ich in Textfig. 2

Fig. 2.



Oesophagusepithel der Ringelnatter in verschiedenen Entwicklungsstadien.

*a* E<sub>I</sub>, *b* E<sub>III</sub>, *c* E<sub>IV</sub>, *d* E<sub>V</sub>, *e* E<sub>VI</sub>, *f* R<sub>20</sub>, *g* R.

das Oesophagusepithel von verschiedenen Stadien abgebildet. Die Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat bei genau gleicher Vergrößerung angefertigt.

Faßt man in Textfig. 2 die Größenveränderungen der Zellen ins Auge, so ist zu bemerken, daß zwischen den Stadien E<sub>I</sub> bis E<sub>V</sub> wohl kein Unterschied in der Zellgröße besteht: bei E<sub>III</sub> hat das Epithel zwar bedeutend an Höhe gewonnen, doch erscheinen die Zellen keilförmig ineinandergeschoben, so daß nicht alle bis zur Basis

reichen; dies erklärt sich aus lebhafter Zellvermehrung, ohne daß das Darmlumen im gleichen Maße zugenommen hätte. Bei  $E_{IV}$  sind die Zellen vielleicht höher, zugleich aber schmaler geworden, bei  $E_V$  endlich in einer Reihe geordnet und ungefähr von gleichem Volumen. Dort, wo Falten der Darmwand entstehen, sind auch bei diesem Stadium die Zellen noch mehrfach ineinandergeschoben. Es läßt sich also behaupten, daß die Zellgröße in dieser Zeit keine Veränderung erleidet. Eklatant ist dagegen das Sinken des Volumens von  $E_V$  auf  $E_{VI}$ . Gegen Ende der Eientwicklung mit beginnender histologischer Differenzierung setzt dann wieder eine Vergrößerung der Zellen ein, die zur Zeit des Ausschlüpfens noch nicht beendet ist.

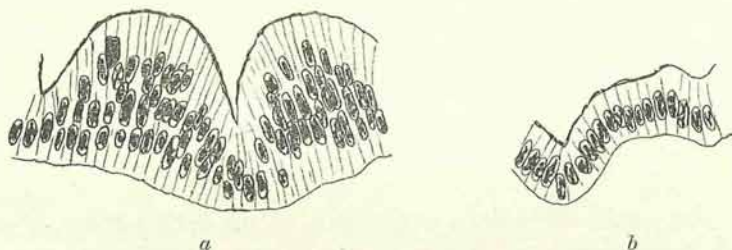
Derselbe Verlauf der Entwicklung, den ich soeben für einen bestimmten Abschnitt des Oesophagus vorgeführt habe, gilt auch für das übrige Darmepithel, welches vor Beginn der histologischen Differenzierung überall dieselben Bilder bietet. Die Differenzierung schreitet von vorne nach rückwärts vor, so daß man z. B. bei  $E_{IV}$  im Pharynx ganz kleines Epithel antrifft, ähnlich wie es in Textfig. 2, e) dargestellt ist, im Dünndarm noch hohes Epithel mit mehreren Kernreihen.

Am auffallendsten in dem ganzen Differenzierungsprozeß ist das Sinken der Größenkurve und das spätere Wiederansteigen. Würden die Zellen auf dem kleinsten Volumen stehen bleiben und erst nach dem Ausschlüpfen, bei Beginn der Nahrungsaufnahme, wieder anwachsen, so wäre die Erscheinung einfach mit der begrenzten Dottermenge des Eies in Zusammenhang zu bringen. Teilweise trifft dies auch tatsächlich zu, indem das Darmepithel zur Zeit des Ausschlüpfens seine volle Größe noch nicht erlangt hat. Da aber die Größenkurve noch während der Eientwicklung wieder ansteigt, muß nach einer anderen Erklärung gesucht werden. Dieselbe bietet sich bei folgender Überlegung: Der Entwicklungsprozeß mit seinen Größenänderungen schreitet nicht gleichmäßig von vorne nach rückwärts vor, sondern von einem gewissen Zeitpunkte an ( $E_V$ ) findet man, daß das Epithel im Bereich des Duodenums noch hoch ist und mehrere Kernreihen aufweist, in den folgenden Dünndarmabschnitten aber bereits einreihig ist. Untersucht man die Änderungen der Zellgröße, so ergibt sich für den Dünndarm ein Sinken und Wiederansteigen der Kurve, während sich für das Duodenum ein Sinken der Zellgröße nicht nachweisen läßt. Zur Illustrierung dieser wichtigen Tatsache habe ich in Textfig. 3 das Duodenalepithel zweier aufeinanderfolgender Stadien,  $E_V$  und  $E_{VI}$

bei gleicher Vergrößerung abgebildet;  $E_{VI}$  ist jenes Stadium, wo die Zellgröße in den übrigen Darmabschnitten ihr Minimum erreicht hat. Zwischen den beiden Abbildungen ist aber kein Unterschied in der Zellgröße zu konstatieren.

Diese Verschiedenheiten im Entwicklungsprozeß gehen nun Hand in Hand mit dem Wachstum der einzelnen Darmabschnitte (vgl. das zitierte Werk von RATHKE). In der Zeit zwischen den Stadien  $E_{III}$  und  $E_{IV}$  wächst der Vorderdarm (Magen und Oesophagus), der in der ersten Anlage nur wenig über das Herz hinausreicht, mächtig heran; das Wachstum der Dünndarmregion ist in dieser Zeit kein so bedeutendes, da schon die erste Anlage mehr den späteren Proportionen entspricht. Mit dem verstärkten Wachstum der Dünndarmregion macht auch der Entwicklungsprozeß des Darmepithels größere Fortschritte als der des Duodenums, welcher

Fig. 3.



Duodenumepithel der Ringelnatter.

*a*  $E_V$ , *b*  $E_{VI}$ .

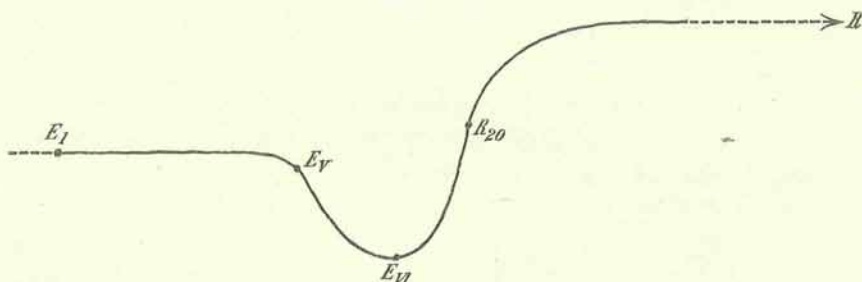
am spätesten beginnt und ohne Reduktion der Zellgröße vor sich geht. Es ergibt sich somit das Sinken der Zellgröße als die Folge eines besonders lebhaften und starken Wachstums, bei dem offenbar die Zellvermehrung die Stoffzufuhr überwiegt. Ob dieser Vorgang auch für die Darmepithelentwicklung anderer Sauropsiden charakteristisch ist, weiß ich nicht. Nach der merkwürdigen Tatsache zu schließen, daß im Duodenum mit dem geringsten Wachstum keine Verkleinerung der Zellen stattfindet, sondern nur in jenen Abschnitten, welche eine bedeutende Verlängerung erfahren, könnte diese Erscheinung vielleicht bloß für die Schlangen eigentümlich sein, da ja die außerordentliche Länge des Darmtraktes, insbesondere des Oesophagus ein typisches Merkmal der Schlangenorganisation bildet.

Die Größenkurve verläuft somit zunächst eben (nur Zellvermehrung), sinkt dann (mit Ausnahme des Duodenums) stark herab, steigt mit beginnender histologischer Differenzierung wieder an, hat

aber am Ende der Entwicklung ihren Höhepunkt noch nicht erreicht (vgl. Textfig. 4).

Die Messungsergebnisse habe ich in zwei Tabellen zusammengestellt, von denen die erste die jüngeren Stadien enthält. Nach den im Obigen gebrachten Abbildungen und den Erläuterungen über das mehrschichtige Epithel wird man imstande sein, die oben gezeichnete Kurve auch an den Tabellen zu verfolgen; wo das Bild dadurch etwas verwischt erscheint, daß ich bei mehrschichtigem

Fig. 4.



Skizze der Größenkurve für die Oesophagus-Epithel-Entw. der Ringelnatter.  
Die Volumskordinate (Ordinate) und insbesondere die Zeitkordinate (Abszisse) sind nur schätzungsweise eingetragen.

Epithel die ganze Höhe anführen mußte, da die der einzelnen Zellen nicht zu bestimmen war. Ich habe die Zahlen in den betreffenden Rubriken durch ein Sternchen ( . . . . . )\* gekennzeichnet.

Stadium	Oesophagus, kurz nach der Abzweigung der Trachea				Übriges Darmrohr			
	Zelle		Kern		Zelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
E_I	(21—24)*	6	9	6	(21—24)*	6	9	6
E_II	(30)*	6	9	6	(30—36)*	6	9	6
E_III	(30)*	6	9	6	(30—36)*	6	9	6
E_IV	6	4	4	4	Siehe nächste Tabelle			

Stadium	Oesophagus (in der Gegend der Lunge)				Magen (ungefähr in der Mitte)			
	Zelle		Kern		Zelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
E_IV	9	6	4	4	33	4	12	4
E_V	9	6	4	4	18—33	3—4	6—12	3—4
E_VI	9	3	6	3	9—12	4	6	3
R <sub>20</sub>	24	6	9	4	15—21	3	9	3
R	33—45	6	9	4	30—45	3	9	3

Stadium	Duodenum				Dünndarm (Schlinge <sup>1)</sup> )			
	Zelle		Kern		Zelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
E <sub>IV</sub>	(36—45)*	6	8	6	(36—45)*	6	8	6
E <sub>V</sub>	(24—30)*	3	12	3	12	4	6	4
E <sub>VI</sub>	15—18	4	6	4	6—9	4	6	4
R <sub>20</sub>	15—18	4	6	4	12—15	4	6	4
R	36—45	3	9	3	36	3	9	3

### Leberzellen.

Im Gegensatz zu den bisher untersuchten Tieren zeigen die embryonalen Leberzellen der Ringelnatter keine geringere Größe. Bei E<sub>III</sub>, dem jüngsten Stadium, in welchem die Leber zur Untersuchung gelangte, fand ich ebenso wie beim erwachsenen Tiere für den größten Durchmesser der Leberzellen den Wert von 12—15  $\mu$ , für den Kern 4  $\mu$ . Diese Werte gelten, ebenso wie bei den anderen Embryonalstadien, für die bereits weiter entwickelten Leberpartien; in den jüngsten (am weitesten kranialwärts gelegenen), wo erst wenige solide Zellstränge in die blutreichen Hohlräume hineinwachsen, ist die Zellgröße vielleicht etwas geringer; einen sicheren, charakteristischen Größenunterschied konnte ich trotz wiederholter Messungen und Zeichnungen nicht feststellen. Die ersten Anlagen sind also vielleicht etwas kleiner, ein typischer Größenunterschied der embryonalen Zelle besteht jedoch sicher nicht.

Ich bringe dieses Verhalten mit der Wachstumsgeschwindigkeit in Zusammenhang und werde im letzten Abschnitte meiner Arbeit noch darauf zu sprechen kommen.

### Niere.

Ich bespreche zunächst die Verhältnisse der Urniere. Auch hier habe ich mich bei der Messung an die Drüsenzellen allein gehalten aus den schon erörterten Gründen. In den Nierenanlagen sehr junger Embryonen (E<sub>II</sub>), ebenso wie bei etwas älteren (E<sub>III</sub>) in den weiter kaudalwärts gelegenen Nierenabschnitten sind die Zellen kleiner, die Kerngröße ist dieselbe. Doch zeigen bereits die weiter vorne gelegenen (also älteren) Nierenpartien von E<sub>III</sub> keinen Unterschied mehr in der Zellgröße. Also das gleiche Verhalten wie die Leberzellen.

<sup>1)</sup> Bei der Ringelnatter bildet der Dünndarm nur eine Schlinge, im übrigen verläuft er gestreckt.

Auf eine genaue Messung der Nachniere habe ich mich nicht eingelassen, da deren Entwicklung bei den Schlangen noch zu wenig geklärt ist. Ich hätte daher leicht Zellelemente miteinander vergleichen können, die in keinem genetischen Zusammenhang stehen. Nur eines kann ich mit Sicherheit behaupten, daß nämlich die auffallend großen Epithelzellen der Tubuli contorti, deren Höhe beim erwachsenen Tier zirka 60  $\mu$  beträgt, ein längeres, auch nach Eintritt der Funktion noch andauerndes Wachstum erfahren, da ich in der Nachniere von Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen keine so großen Zellen gefunden habe. Dieser Ausnahmefall erklärt sich ohne weiteres aus der bedeutenden absoluten Größe dieser Zellen.

Spinalganglien-Zellen.

Stadium	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
E <sub>III</sub>	9	6	9	6
E <sub>IV</sub>	12	9	9	6
E <sub>V</sub>	12—15	9	9	6
E <sub>VI</sub>	15—18	12—15	12	9
R	30—36	18—24	15	12

Bei E<sub>III</sub> waren in den Spinalganglienanlagen noch keine durch Größe und Lage zu erkennenden Spinalganglienzellen vorhanden; ich habe den Durchschnittswert der größten Zellen in die Tabelle gesetzt, welche vom Kern so vollständig erfüllt sind, daß sich zwischen beiden kein Größenunterschied angeben läßt.

Bei den übrigen Stadien läßt sich ein beträchtliches Wachstum verfolgen, dem auch der Kern unterliegt. Ich habe daher dem beim Salamander Gesagten nichts hinzuzufügen.

#### 4. *Mus decumanus albus*.

Das jüngste von dieser Art untersuchte Stadium war das neugeborene Tier; es handelte sich mir nämlich hauptsächlich darum, ob bei Säugetieren verschiedene Zellarten bei beginnender Funktion ihre volle Größe erlangt hätten. Die untersuchten Tiere stammten von demselben Wurf und wurden in Abständen von einer Woche getötet, und zwar bis zum Alter von vier Wochen; zu dieser Zeit sind die Tiere bereits vollständig behaart und sehend und nehmen auch bereits feste Nahrung.

Als Ergebnis will ich vorausschicken, daß die Zellen des Verdauungstraktes samt seinen Drüsen zur Zeit der Geburt noch

nicht durchwegs ihre volle Größe erlangt haben, ebensowenig die Zellen der Nachniere. Man muß sich natürlich hüten, dieses Resultat als typisch für die Säugetiere überhaupt anzusehen; denn die hier gemachten Befunde können lediglich auf der außerordentlich kurzen Entwicklungszeit der Ratte, die in unvollkommenerem Zustande geboren wird als andere Säugetiere, beruhen. Das rasche Wachstum dieser Tiere macht sich, wie ich zeigen werde, vielfach in der Entwicklung der Zellgröße geltend.

Nachstehend die Befunde über einzelne Zellarten.

### Darmepithel.

Das Ösophagusepithel eignet sich als geschichtetes Pflasterepithel wegen der geringen Größe seiner Zellen, die außerdem in verschiedenen Lagen wechselt, nicht zur Untersuchung.

Beim Magenepithel muß man auch hier darauf sehen, daß der distale Teil der gemessenen Zellen, das „nutritische Sarc“ (SCHNEIDER), nicht geschrumpft ist. Eine Größendifferenz fand ich nur beim neugeborenen Tier, wo die Epithelhöhe zwischen 18 und 30  $\mu$  schwankte, während sie in den folgenden Stadien sich durchwegs auf 30  $\mu$  hielt. Breite und Kerndimensionen waren überall die gleichen. Schon bei dem eine Woche alten Tiere konnte ich keine Größendifferenz mehr entdecken.

Im Dünndarmepithel ließ sich ebenfalls noch eine geringe Größendifferenz verfolgen, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist.

Alter	Zelle		Kern	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Neugeboren . .	18—24	6	7	5
1 Woche . . .	18—24	6	7	5
4 Wochen . . .	21—30	6	7	5
Erwachsen . .	24—30	6	7	5

### Leberzellen.

Alter	Größter Durchmesser	Kern
Neugeboren . .	18	6
1 Woche . . .	15	6
4 Wochen . . .	15	6
Erwachsen . .	23	8

Auch von anderen Autoren werden Differenzen in der Größe der Leberzellen zwischen jungen und ausgewachsenen Tieren erwähnt; so gibt BAUM (Nr. 2) für die Leberzellen des Kalbes einen durchschnittlichen Durchmesser von  $20.6 \mu$  an, für die des Rindes einen von  $29 \mu$ . ILLING (Nr. 10) konstatiert eine verschiedene Größe der Leberläppchen bei jungen und alten Tieren; die festgestellten Größenunterschiede der Leberzellen sind ziemlich proportional den für die Lobuli gefundenen Größenunterschieden. Daraus, sowie auf Grund der Beobachtung, daß sich bei älteren Tieren niemals Mitosen in den Leberzellen vorfinden, folgert ILLING eine Größenzunahme lediglich durch Vergrößerung der Leberzellen.

Diese Schlüsse dürften wohl nur für Tiere Geltung haben, bei denen die Sonderung in Leberläppchen eine stark hervortretende ist, wie zum Beispiel beim Schwein; bei diesen repräsentiert dann das Leberläppchen eine relativ früh fertige Organisationseinheit. Bei der Ratte tritt diese Sonderung nicht stark hervor und die Zellenzahl dürfte zur Zeit der Geburt noch nicht komplett sein.

Auffallend ist das Sinken der Zellgröße in der Zeit nach der Geburt; es steht offenbar in Zusammenhang mit besonders lebhaftem Wachstum. Die verminderte Zellgröße zeigt sich, wie man aus der Tabelle sieht, auch noch bei dem 4 Wochen alten Tier. Dies spricht besonders gegen eine Anwendung der Hypothese von ILLING auf die Leberentwicklung der Ratte.

#### Pankreaszellen.

Alter	Durchmesser (vom Lumen der Acini bis zur Basis der Zellen)	Kern
Neugeborenen . .	15—21	6
1 Woche . . .	12	6
4 Wochen . . .	15	6
Erwachsen . .	15—21	6

Zwischen dem neugeborenen und dem erwachsenen Tier läßt sich kein Größenunterschied feststellen. Während der ersten Wochen nach der Geburt findet man dagegen auch hier typisch kleinere Zellen.



## Niere.

Ich habe nur die Nachniere untersucht. Wie man aus den bei gleicher Vergrößerung hergestellten Mikrophotogrammen (Taf. II) ersieht, besteht zwischen den beiden Stadien (1 Woche und erwachsenes Tier) ein deutlicher Größenunterschied, und zwar für alle Zellarten. Durch Anführung von Messungsergebnissen ist dieser Unterschied viel weniger in die Augen springend, weil bei der ziemlich unregelmäßigen Form der Zellquerschnitte die Durchschnittswerte für die Durchmesser schwer zu ermitteln sind; auch ist das verschiedenartige Epithel der Kanälchenabschnitte durch allmähliche Übergänge verbunden, was die Messung ebenfalls sehr erschwert. Ich habe übrigens auch durch Messung für das Epithel der Tubuli contorti bei dem eine Woche alten Tier eine Höhe von 9  $\mu$ . festgestellt, beim Erwachsenen von 15  $\mu$ .

Auch noch bei dem 4 Wochen alten Tier ist die Zellgröße geringer. Es zeigt sich also, daß bei sehr lebhaftem Wachstum, id est starker Zellvermehrung, keine Vergrößerung der Zellen stattfindet. Daß die Zellen der Nachniere beim Neugeborenen ihre volle Größe noch nicht erreicht haben, ist bei der späteren Anlage dieses Organes nicht zu verwundern.

## Andere Zellarten.

Spinalganglienzellen habe ich nicht untersucht, doch ist nach der Übereinstimmung der Befunde beim Salamander und bei der Ringelnatter und nach der Natur der Nervenlemente bei der Ratte ein übereinstimmendes Resultat zu erwarten.

Für Muskelfasern liegt in der schon mehrfach zitierten Arbeit von MORPURGO eine genaue Untersuchung vor, so daß ich von einer eigenen Untersuchung absehen konnte.

### III. Ergebnisse.

#### I. Faktoren, von welchen die Zellgröße während der Entwicklung abhängt.

Die Faktoren, von denen es abhängt, wann eine Zelle im Laufe der Entwicklung ihre volle Größe erreicht, insbesondere ob sie auch nach Beginn ihrer spezifischen Funktion (für viele Zellarten, namentlich die des Verdauungstraktes, der Augenblick der Geburt) noch ein Wachstum erfährt, sind in den vorangegangenen Einzelbesprechungen alle bereits angedeutet und erörtert worden. An dieser Stelle will ich sie noch einmal in übersichtlicher Form zusammenfassen. Die Natur der Sache bringt es mit sich, daß von diesen Faktoren gewöhnlich mehrere gleichzeitig wirksam sind, sowie überhaupt ihre scharfe Trennung nur im Interesse der besseren Präzisierung gelegen ist.

##### a) Spezieller Charakter mancher Zellarten.

Ich meine damit die schon mehrfach berührte Unterscheidung zwischen „Dauerelementen“ (Nervenzellen, Muskel- und Linsenfaser) und solchen Zellen, welche ihre Teilungsfähigkeit zeitlebens bewahren. Infolge des frühzeitigen Verlustes der Teilungsfähigkeit dauert das Wachstum der ersteren, solange eine Vergrößerung des betreffenden Organes stattfindet, ist daher zur Zeit der Geburt noch niemals vollendet; dies zeigte sich gleichmäßig bei allen untersuchten Tieren. Das Zellwachstum sowie die Zellgröße zur Zeit der Geburt wies dagegen bei den andern Zellarten ein verschiedenes Verhalten auf, welches durch die im folgenden zur Besprechung kommenden Faktoren beeinflusst wird.

##### b) Größe des Eies (Nahrungsmenge, welche dem Embryo zur Verfügung steht).

Von den untersuchten Tieren zeigen diejenigen, welche kleine Eier mit geringer Dottermenge besitzen (natürlich mit Ausnahme der Ratte, bei der die Ernährung eine plazentale ist), bei welchen infolgedessen das Individuum beim Verlassen der Eihülle bedeutend kleiner ist als das erwachsene (Salamander und Ammonoetes), zur Zeit des Verlassens der Eihülle für alle Zellarten beträchtliche Größen-differenzen. Dies erklärt sich daraus, daß die embryonale Zelle,

welche ja für gewöhnlich kleiner ist, schon frühzeitig und noch auf geringerer Größe stehend sich histologisch differenziert, um ihre spezifische Funktion beginnen zu können.

Bei Tieren, denen für ihre Embryonalentwicklung eine größere Nahrungsmenge zu Gebote steht, fand ich nur geringere oder gar keine Größendifferenzen beim Verlassen der Eihülle (Ringelnatter und Ratte).

#### c) Absolute Größe der Zellen.

Da sich aus gleichartigen, undifferenzierten Gewebepartien des Embryos im Laufe der Entwicklung verschiedene Gewebe mit verschieden großen Zellen herausbilden, ist es klar, daß Zellen von überwiegender absoluter Größe ein stärkeres Wachstum erfahren müssen; daß dieses Wachstum längere Zeit in Anspruch nimmt als das kleinerer Zellen, ist daher einleuchtend, umso mehr, als die Größe der Zellen während der Entwicklung immer in einem harmonischen Zusammenhang stehen muß mit den Dimensionen des Organes, welches sie zusammensetzen. Nach diesem Grundsatz ist es verständlich, daß die Darmepithelzellen bei Ammocoetes und beim Salamander viel länger brauchen als die anderen Zellarten, bis sie ihre volle Größe erlangt haben. Auch bei der Ringelnatter finden wir zur Zeit des Auskriechens am Darmepithel im Gegensatze zu anderen Zellarten noch Größendifferenzen; ebenso haben die auffallend großen Zellen der Tubuli contorti in der Nachniere in diesem Zeitpunkte noch nicht ihre volle Größe erreicht.

#### d) Teilungsgeschwindigkeit.

Das Wachstum erweist sich, rein mechanisch betrachtet, als Assimilation von Nahrungsstoffen durch die Zellen, woraus teils durch Vermehrung der Zellen, teils durch deren Vergrößerung eine Vergrößerung des Gewebes resultiert. Die Zellvermehrung ist natürlich für das Gesamtwachstum der weitaus überwiegende Faktor. Nach elementarmathematischen Prinzipien ergibt sich aus dem Zusammenwirken von Stoffzufuhr und Zellteilung für die Zellgröße folgendes: wenn die Zellvermehrung hinter der Stoffzufuhr zurückbleibt, eine Vergrößerung der Zellen, wenn beide miteinander gleichen Schritt halten, ein Gleichbleiben der Zellgröße, bei überwiegender Teilung eine Verminderung der Zellgröße.

Der erste Fall ist vor allem an den Dauerelementen zu beobachten, sobald sie ihre Teilungstätigkeit eingestellt haben; vorher erfolgt keine oder eine nur sehr geringe Größenzunahme. Ferner

bildet er die Regel für ein normales, nicht sehr schnelles Wachstum; ich konnte z. B. bei Salamanderlarven bei gleichzeitiger Zellvergrößerung immer auch zahlreiche Mitosen konstatieren.

Der zweite Fall tritt bei lebhaftem Wachstum ein, welches immer nur während der Entwicklung oder bei Regenerationen an embryonalen Gewebepartien zu beobachten ist; während solcher Wachstumsperioden erscheint die Zellvergrößerung sistiert. So findet z. B. in der Nachniere der Ratte, welche in den ersten Wochen nach der Geburt sich stark vergrößert, während dieser Zeit keine Vergrößerung der Zellen statt. Die embryonalen Leber- und Nierenzellen der Ringelnatter dagegen erlangen, offenbar infolge des langsameren Wachstums, sehr bald ihre volle Größe, so daß bei jungen Embryonen in den schon weiter entwickelten älteren Teilen dieser Organe immer bereits die definitive Zellgröße zu finden ist.

Bei sehr lebhaftem Wachstum des Körpers oder auch bei geringer Stoffzufuhr und gleichzeitigem Wachstum kann schließlich sogar eine Verkleinerung der Zellen eintreten. Ich kann dafür aus dem untersuchten Material mehrere Beispiele anführen: Die bei *Ammocoetes* konstatierten Unterschiede in der Zellgrößenentwicklung der vorderen und hinteren Darmepithelabschnitte; das für alle Zellarten festgestellte Sinken der Größenkurve am Ende der Entwicklung der Salamanderlarve (die physiologische Erklärung dieser Erscheinung wird durch die Richtigkeit oder Unrichtigkeit des weiteren Erklärungsversuches nicht tangiert); die Verminderung der Zellgröße bei der Entwicklung des Darmepithels der Ringelnatter in jenen Darmabschnitten, welche ein besonders starkes Wachstum erfahren; schließlich noch das Sinken der Zellgröße bei Leber- und Pankreaszellen der Ratte in der Zeit nach der Geburt.

## 2. Die spezifische Zellgröße während der Entwicklung.

Trotz der Veränderungen der Zellgröße während der Entwicklung, des Steigens oder Sinkens der Größenkurve, läßt sich doch das Gesetz der spezifischen Zellgröße verfolgen, insoferne jedes Embryonalstadium, jedes Organ in einem bestimmten Entwicklungsgrade eine bestimmte Zellgröße aufweist. Die Versuche, die Zellgröße während der ersten Entwicklung durch Verminderung des Dotters zu beeinflussen, haben bei Tritoneiern (HERLITZKA) ergeben, daß zwar kleine Embryonen, aber mit normaler Zellgröße gebildet werden. Ich selbst habe bei auffallend kleinen (fertig entwickelten) Sala-

manderlarven, die offenbar aus dotterärmeren Eiern hervorgegangen waren, ebenfalls die normale Zellgröße festgestellt.

Nur bei dem Wachstum der Salamanderlarve am Ende der Eientwicklung, welches normalerweise bei alleiniger Nahrungszufuhr aus dem Dotter mit einer Verkleinerung der Zellen verbunden ist, konnte ich durch vorzeitigen Beginn der Fütterung ein Überspringen des sonst beobachteten Minimums erzielen; dies beweist jedoch nichts gegen die auf eine bestimmte Zellgröße am Ende der Eientwicklung zielende Entwicklungstendenz; denn mit Beginn der selbstständigen Ernährung stehen die Zellen unter geänderten Lebens- und Reizbedingungen.

### 3. Kernplasmarelation während der Entwicklung.

Zu diesem Punkte habe ich nur zu bemerken, daß die veränderte Kernplasmarelation der embryonalen Zelle hauptsächlich auf dem geringeren Volumen des Zelleibes beruht, während der Kern meist bereits sein definitives Volumen besitzt, in manchen Fällen sogar noch größer ist. Dieses Verhältnis ändert sich im Laufe der Entwicklung dadurch, daß der Kern entweder gar nicht oder doch nicht in demselben Maße heranwächst wie die Zelle. Eine Ausnahme bilden diesbezüglich die Nervenzellen, bei welchen der Kern ungefähr in demselben Verhältnis wächst wie die Zelle.

Für die überwiegende Größe des Kernes, oder besser gesagt, für die geringere Ausdehnung des Sarcmantels in der embryonalen Zelle bieten die Ausführungen STRASBURGERS, welcher diese Erscheinung mit der leichteren Teilungsfähigkeit in Zusammenhang bringt, eine befriedigende Erklärung. Für die Stoffwechselvorgänge zwischen Zelle und Kern in der erwachsenen Zelle ist der Aktionsradius des Kernes offenbar ein größerer, bei verschiedenen Zellarten aber verschieden. Von welchen Faktoren dies wiederum abhängt, ist schwer zu sagen, solange man über die Funktion des Kernes nicht einig ist. Die auffallende Kernplasmarelation der Nervenzellen wird jedenfalls bei dieser Frage zu berücksichtigen sein.

Daß der Kern in embryonalen Zellen oft nicht nur relativ, sondern auch absolut größer ist, zum Beispiel in den Leberzellen der jüngsten untersuchten Salamanderlarve (vgl. Tafel I, Fig. 6), beruht wahrscheinlich auf einem anderen Quellungszustand seiner Teilchen, da er auch histologisch ein anderes Bild darbietet.

#### 4. Zusammenfassung.

Allgemeine Vorbemerkung: Meine Untersuchungen setzen erst in dem Punkte der Entwicklung ein, wo die einzelnen Zellarten so weit differenziert sind, daß sie mit Sicherheit erkannt werden können.

##### I. Das Wachstum beruht auf Zellvergrößerung und Zellvermehrung.

1. Die Zellvergrößerung spielt vielleicht eine Hauptrolle bei niedrigeren Tieren von geringer Körpergröße. Herr Prof. HATSCHKE hatte die Güte, mich darauf aufmerksam zu machen, daß zum Beispiel bei Nematoden vom Meromyariertypus die beiden Muskelzellen, die man in jedem der vier Felder auf dem Querschnitt antrifft, schon frühzeitig angelegt sind, also eine beträchtliche Vergrößerung erfahren müssen. Auch dürfte, wie mir Herr Prof. HATSCHKE nach einer nebenbeigemachten Schätzung mitteilt, die volle Zellenzahl in manchen Organen von Rotatorien schon frühzeitig erreicht sein, das hauptsächlichste Wachstum also durch Zellvergrößerung erfolgen.

2. Die Zellvermehrung ist der Hauptfaktor für die Vergrößerung des Organismus bei jenen Tieren, deren definitive Körpergröße von der des Embryos um ein Bedeutendes abweicht, da ja der Zellgröße im Vergleich zur Körpergröße ziemlich enge Schranken gesetzt sind. Die Vergrößerung der Zellen spielt aber auch bei diesen Tieren vielfach eine Rolle. Das Hauptziel meiner Arbeit war es, festzustellen, in welchen Fällen neben der Vermehrung auch Vergrößerung der Zellen eintritt. Ich habe dabei folgende Faktoren als mitbestimmend erkannt:

a) Die sogenannten Dauer-elemente, zum Beispiel Ganglienzellen, Muskelzellen, Linsenfäsern, welche frühzeitig ihre Teilungsfähigkeit verlieren und zeitlebens erhalten bleiben, erfahren während der Entwicklung eine bedeutende Größenzunahme. Dieses Verhalten trat bei allen untersuchten Tieren zutage, im Gegensatze zu anderen Zellarten, die ein wechselndes Verhalten zeigten.

b) Bei Tieren, welche infolge geringer Größe des Eies beim Verlassen der Eihülle an Körpergröße bedeutend von der erwachsenen Form abweichen, zum Beispiel Ammocoetes und Salamander, fand ich fast für alle Zellarten in diesem Zeitpunkt kleinere Werte wie beim erwachsenen Tier, im Gegensatze zu Tieren mit

größeren Eiern (Ringelnatter) oder uteriner Ernährung (Ratte), bei welchen keine oder nur geringere Differenzen in der Zellgröße nachzuweisen waren. Vielleicht spielt aber auch

c) die beträchtliche absolute Größe mancher Zellarten bei Ammonoetes und speziell beim Salamander eine Rolle für das Zustandekommen dieser Größendifferenz. Für Zellen von beträchtlicher absoluter Größe dauert das Wachstum im allgemeinen am längsten.

d) Die Teilungsgeschwindigkeit scheint von großem Einfluß auf das Verhalten der Zellgröße zu sein, insofern sich die Zellen bei lebhafter Teilungstätigkeit nicht vergrößern, ja sogar Verkleinerung der Zellen in solchen Perioden eintreten kann. Ob das bei der Salamanderlarve gegen Ende der Eientwicklung beobachtete, auffallende Sinken der Zellgröße ebenfalls in diese Rubrik gehört, oder ob es mit der spezifischen Dotterverarbeitung der Amphibien zusammenhängt, müßten erst weitere Untersuchungen ergeben.

## II. Die spezifische Zellgröße während der Entwicklung.

Jedes Entwicklungsstadium besitzt (vorausgesetzt, daß bedeutendere Änderungen der Zellgröße während der Entwicklung überhaupt auftreten) ebenso seine spezifische Zellgröße wie der fertige Organismus. Ich konstatierte bei auffallend kleinen Salamanderlarven zur Zeit der Geburt dieselben Zellgrößen wie bei normal großen des gleichen Entwicklungsgrades. Die Blastomerenversuche bestätigen dasselbe durch das Experiment.

## III. Kernplasmarelation.

Die von der erwachsenen Zelle verschiedene Kernplasmarelation der embryonalen Zelle beruht nach meinen Beobachtungen vorwiegend auf der geringeren Größe des Zelleibes in diesem Stadium, während der Kern meistens schon seine definitive Größe besitzt, oder nur um wenig kleiner ist, in manchen Fällen sogar größer. Auffallend ist das Mitwachsen des Kernes in Ganglienzellen.

Die hier angeführten Resultate gründen sich leider nur auf die Untersuchung einer geringen Artenzahl; zu meiner Entschuldigung möge dienen, daß ich mich fast gar nicht auf gleich gerichtete Untersuchungen anderer stützen konnte und eine Ausdehnung der Arbeit auf eine größere Anzahl Objekte in diesem Rahmen nicht möglich war. Ich hoffe, daß diese Resultate wenigstens Frage-

stellungen enthalten, auf Grund deren sich weitere Untersuchungen durchführen lassen. Das Verhalten der Zellgröße während der Entwicklung wird uns vielleicht einmal, wenn wir über genauere Daten aus allen Gruppen des Tierreiches verfügen, wertvolle Aufschlüsse vermitteln über die Mechanik des Wachstums.

Zum Schlusse möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Berthold HATSCHKE, meinen Dank aussprechen für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie für die Angabe des Themas, mit dessen Durchführung er mich beauftragte auf Grund einer Beobachtung auffallender Zellgrößenunterschiede verschieden alter Ammonoeteslarven. Auch den Herren Assistenten des II. zool. Institutes, Prof. K. C. SCHNEIDER und Prof. H. JOSEPH sowie Dr. R. CZWIKLITZER danke ich herzlich für den Rat und die Unterstützung, die sie mir jederzeit zuteil werden ließen.

---



## Literaturverzeichnis.

1. AMELUNG E., Über mittlere Zellgröße. „Flora“ od. Allg. botan. Zeitung, Jahrg. 1893.
2. BAUM H., Die morph.-histol. Veränderungen der ruhenden u. tätigen Leberzelle. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. u. vergl. Pathologie. Bd. 12, 1886.
3. BOVERI TH., Zellenstudien: Über die Abhängigkeit der Kerngröße und der Zellenzahl der Seeigellarve von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 39, 1905.
4. BRODMANN K., Vergl. Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig 1909.
5. DRIESCH M., Archiv für Entwicklungsmech., Bd. 2, 4, 6, 7, 10, 18; Ergebnisse der Anatomie u. Entw.-Gesch., Bd. 11 u. 14.
6. GERASSIMOW J. J., Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. 1, 1902.
7. HERLITZKA A., Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (*Molge cristata*). Archiv f. Entw., Bd. 4, 1898.
8. — Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionali. Archiv f. Entw.-M., Bd. 6, 1897.
9. HERTWIG R., Über Korrelation der Kern- und Zellgröße. Biolog. Zentralbl., Bd. 23, 1903.
10. ILLING G., Vergl. histol. Untersuchungen über die Leber der Haussäugetiere. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.
11. LEVI G., Vergl. Untersuchungen über die Größe der Zellen. Verh. Anat. Ges. Genf 1905.
12. — Studi sulla grandezza delle cellule: 1. Ricerche comparative sulla grandezza d. cellule d. mammiferi. Archivio Ital. Anatom. Embriol. Firenze, Vol. 5, 1906.
13. MAYEDA R., Über die Kaliberverhältnisse der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 27, 1890.
14. MORGAN T. H., Archiv f. Entw.-M., Bd. 2, 11, 1896 u. 1901.
15. MORPURGO B., Über die postembr. Entw. der quergestreiften Muskelfasern von weißen Ratten. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
16. PRZIBRAM H., Anwendung elementarer Mathematik auf biolog. Probleme. Leipzig 1908.
17. RABL C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 67, 1900.
18. SACHS J., Physiolog. Notizen. „Flora“, Jahrg. 1893.
19. STATKEWITSCH P., Über Veränderungen der Muskel- u. Drüsengewebe sowie der Herzganglien beim Hungern.
20. STRASBURGER E., Histologische Beiträge, Nr. 5. Über die Wirkungssphäre der Kern- u. der Zellgröße. Jena 1893.

## Tafelerklärung.

## Tafel I.

- Fig. 1. Ammocoetes, Darm knapp vor der Leberregion: *a* von  $A_{5.5}$ , *b* von  $A_{33}$ ,  
*c* von  $A_{165}$ .
- Fig. 2. Ammocoetes, Darm knapp hinter der Leberregion: *a* von  $A_{5.5}$ , *b* von  $A_{33}$ ,  
*c* von  $A_{165}$ .
- Fig. 3. Salamander, Oesophagusquerschnitt: *a* von  $L_{20}^*$ , *b* von  $L_{34}$ , *c* von  $S_{180}$ ,  
*a*, *b* und *c* entsprechen auch in allen folgenden Figuren denselben Stadien.
- Fig. 4. Magenquerschnitt.
- Fig. 5. Dünndarmquerschnitt.
- Fig. 6. Leber.
- Fig. 7. Spinalganglienzellen.

## Tafel II.

Schnitte durch die Nachtiere der weißen Ratte: Fig. 1 erwachsenes Tier;  
 Fig. 2 eine Woche alt.

Anm.: Die unter einer Figurennummer vereinigten Bilder sind bei genau gleicher Ver-  
 größerung aufgenommen.

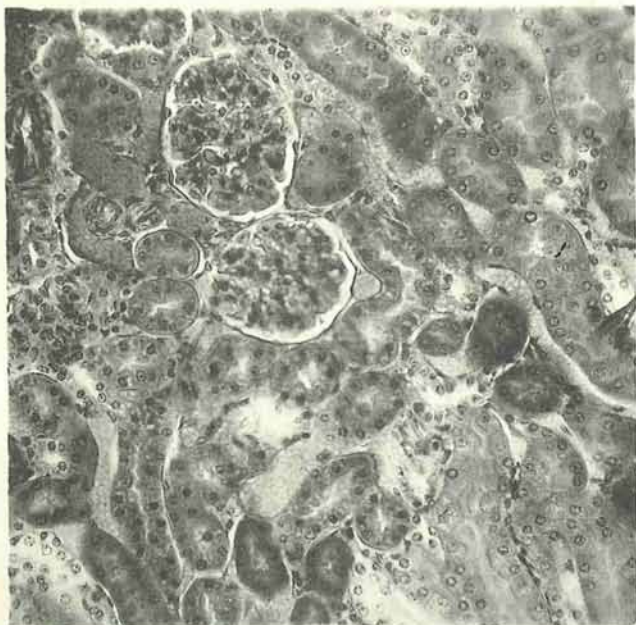


Fig. 1

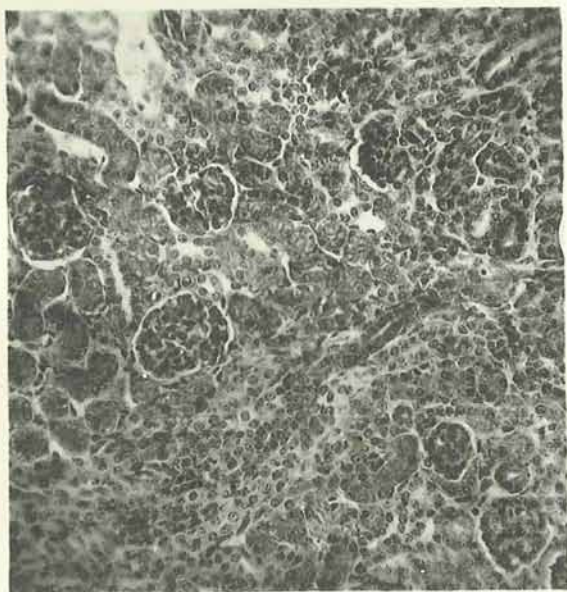


Fig. 2

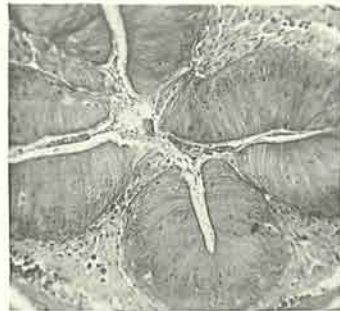
Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.



Fig. 1 a)



b)



c)

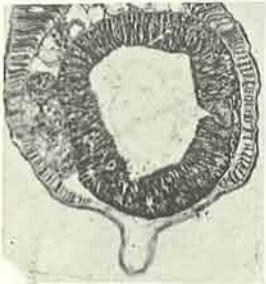
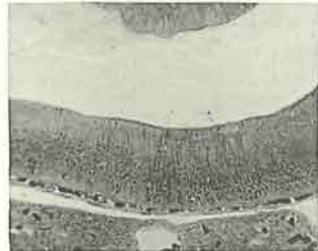


Fig. 2 a)



b)



c)

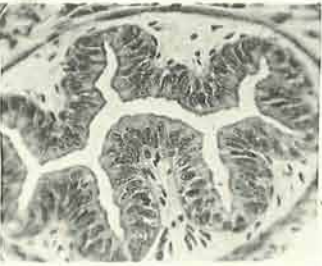
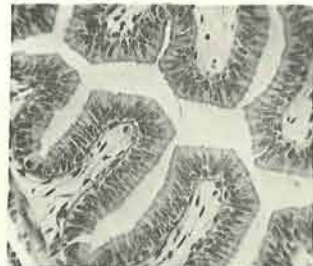


Fig. 3 a)



b)



c)

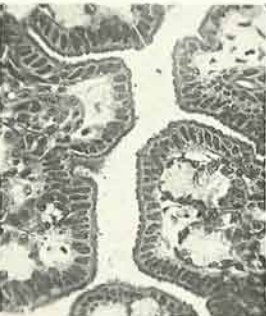
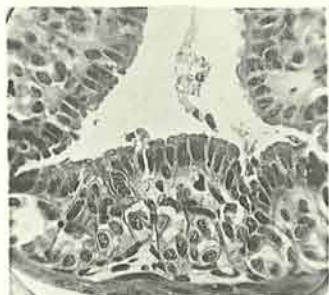


Fig. 4 a)



b)



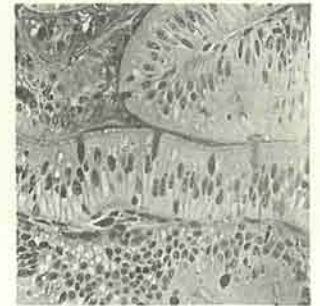
c)



Fig. 5 a)



b)



c)

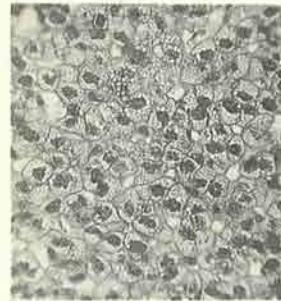
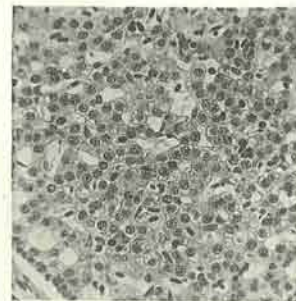
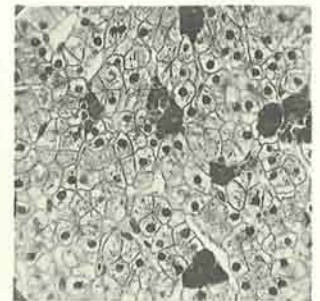


Fig. 6 a)



b)



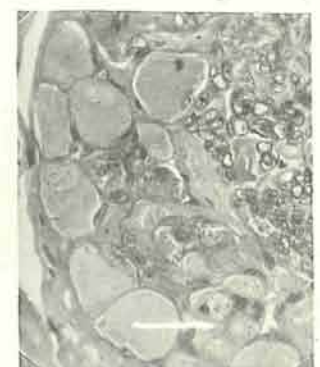
c)



Fig. 7 a)



b)



c)

Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Plenk Hans

Artikel/Article: [Über Änderungen der Zellgröße im Zusammenhang mit dem Körperwachstum der Tiere. 247-288](#)