

Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zellteilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Eifurchung.

Von Dr. F. Braem in Breslau.

Eine bestimmte Beziehung der Zellteilung zu dem auf die Zelle wirkenden äußeren Druck wurde zuerst im Jahre 1884 von Pflüger¹⁾ nachgewiesen. Pflüger fand, dass Froscheier, welche zwischen zwei parallelen Glasplatten vorsichtig eingezwängt waren, sich senkrecht zur Ebene der Platten furchten, nachdem sich die Längsaxe der Furchungsspindel dieser Ebene parallel gestellt hatte. Allerdings gilt das zunächst nur für die erste und zweite Furehe, da die Sterblichkeit der gedrückten Eier und Mangel an Material der weiteren Ausdehnung der Versuche hinderlich waren. Mit dieser Einschränkung aber ergibt sich, „dass die Zellteilungen senkrecht oder nahezu senkrecht auf die Ebenen der Platten, die karyokinetische Streckung ihnen also parallel erfolgt“. Da die Kernspindel in einer den Platten parallelen Ebene offenbar den freiesten Spielraum findet, während ihrer Streckung in jeder anderen Richtung der Druck der Platten entgegensteht, so bezeichnet Pflüger das erwähnte Verhalten als Wirkung „des Prinzips des kleinsten Widerstandes“.

Ein Jahr später hat Roux²⁾ über Versuche ähnlicher Art berichtet. Er hat durch Aufsaugen Eier von *Rana* in möglichst enge Röhren gebracht, so dass die Eier in der Richtung der Röhre zum Teil bis über das Doppelte des Querdurchmessers verlängert waren. Diese Eier teilten sich quer zur Röhre, so dass sie „ihrer kleinsten . . . Durchschnittsfläche nach halbiert wurden“.

Endlich hat neuerdings Driesch³⁾ in der von Pflüger angegebenen Weise mit Eiern von Seeigeln, speziell von *Echinus microtuberculatus*, experimentiert. Er presste dieselben zwischen zwei nahezu parallelen Glasplatten ein, so dass sie in der verschiedensten Weise, teils mehr, teils weniger flachgedrückt wurden. Er beobachtete ihr Verhalten unter Druck bis zum 16zelligen Stadium. Die Kernspindeln stellten sich sämtlich horizontal, die Furchen demgemäß vertikal. Driesch erinnert dabei an den von O. Hertwig⁴⁾ ausgesprochenen Satz, dass die Spindeln sich „in der Richtung der größten Protoplasma-

1) Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Dritte Abhandlung. Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd 34 (1884) S. 607 ff.

2) Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Breslauer ärztliche Zeitschrift, VII. Jahrg. (1885) S. 76.

3) Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 55 (1892) S. 17 ff.

4) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jenaische Zeitschrift, Bd. 18 (1885) S. 194.

ansammlungen der Zelle“ einstellen. Daraus schließt er, „dass die Teilwand eine Fläche *minimae areae*“ sein müsse, und so sieht er in seinen Befunden eine Bethätigung des von Berthold¹⁾ auf die pflanzliche Zellenlehre angewandten „Prinzips der kleinsten Flächen“. —

Die Übereinstimmung dieser Thatsachen ist offenbar, und sie ist um so bedeutsamer, als sie für Eier von so verschiedener Art, wie die des Seeigels und des Frosches sind, Geltung hat. Es ist höchst wahrscheinlich, dass wir in ihr den Ausdruck eines allgemeinen Gesetzes, wie es schon Pflüger vermutete, zu erkennen haben²⁾.

Fassen wir Alles zusammen, was wir den erwähnten Befunden über die Beziehungen von Druck und Zellteilung entnehmen können, so ergibt sich, dass die Furchungsspindel sich stets senkrecht zur Richtung des stärksten Druckes stellt; sofern also dieser von parallelen Flächen ausgeht, parallel den letzteren. Gleichzeitig folgt, dass die Längsaxe der Spindel die Richtung des schwächsten Druckes aufsucht, was besonders klar in jenen Fällen hervortritt, wo das durch eine Röhre zylindrisch zusammengepresste Ei die Spindel in der Richtung der Röhrenaxe entwickelt. Wir finden demnach Pflüger's „Prinzip des kleinsten Widerstandes“ bestätigt, für welches der oben angeführte Satz O. Hertwig's nur ein anderer Ausdruck wäre, insofern nämlich die „Richtung der größten Protoplasmaansammlungen der Zelle“ naturgemäß mit der Richtung des kleinsten Widerstandes zusammenfällt; wenn nicht immer, so doch in der Regel.

In der Richtung des kleinsten Widerstandes — z. B. in der Längsaxe einer Röhre — steht dem sich teilenden Ei der freieste Raum zu Gebote. In dieser Richtung können die neugebildeten Zellen aneinanderrücken, hier kann eine Ausdehnung, eine Entwicklung, am leichtesten vor sich gehen. Teleologisch gefasst, können wir demnach das Prinzip des kleinsten Widerstandes auch so ausdrücken: Die Spindel eines un-

1) G. Berthold, Studien über Protoplasmanmechanik, Leipzig 1886, Kap. VII, S. 219 ff.

2) Aus den Untersuchungen, die L. Auerbach im zweiten Hefte seiner Organologischen Studien (Breslau 1874) niedergelegt hat, geht hervor, dass er die Wirkung des Druckes zweier paralleler Glasplatten auf die Entwicklung des Eies von *Ascaris nigrovenosa* beobachtet hat. Da sich indessen hier keine näheren Angaben darüber finden, so richtete ich an Herrn Prof. Auerbach eine diesbezügliche Frage, die er dahin beantwortete, dass in den von ihm a. a. O. Taf. IV abgebildeten und noch in einigen folgenden (d. h. mehr als 4zelligen) Stadien die Spindeln „immer und ausnahmslos“ den drückenden Platten parallel eingestellt gewesen seien. Es ist somit die Geltung der beim Frosch und beim Seeigel beobachteten Erscheinungen auch für die Eier der Ascariden nachgewiesen. Herr Prof. Auerbach hatte die Güte, mir die Veröffentlichung dieser Thatsache zu gestatten, obwohl er darüber selbst noch genauere Angaben zu machen gedenkt.

gleichem Druck unterliegenden Eies stellt sich in derjenigen Richtung ein, in welcher der räumlichen Entfaltung der Zelle und ihrer Teilprodukte der freieste Spielraum geboten ist.

Ich glaube, dass diese Fassung trotz oder vielmehr gerade wegen ihres teleologischen Gehaltes dem Wesen der Sache besser entspricht als die rein mechanische Deutung. Denn es scheint, dass nicht die Druckwirkung allein, sondern auch schon die Kontaktwirkung in Frage kommt. Hiefür spricht eine merkwürdige Beobachtung, welche Roux a. a. O. mitteilt. Einige der in die Glasröhre aufgenommenen Froscheier waren in der Weise deformiert, dass sie eine linsenförmige Abplattung in der Richtung der Röhre zeigten. Ihr größter Durchmesser fiel also in den Querschnitt der Röhre. Von einem Druck der Röhrenwände konnte unter solchen Umständen nicht die Rede sein, vielmehr war offenbar ein der Röhrenwand paralleler Druck wirksam gewesen. Gleichwohl furchten auch diese Eier sich größtenteils so, dass die Spindel der Röhre parallel, die Furche senkrecht zur Röhre stand. Die Spindel trat also in die Richtung der geringsten Plasmaansammlung der Zelle, und das Ei wurde, entgegen dem „Prinzip der kleinsten Flächen“ gerade in seiner größten Durchschnitfläche halbiert. Thatsächlich ist dieser Fall nur so erklärbar, dass der Kontakt mit der Röhrenwand vom Ei als Widerstand empfunden und wie ein stärkster Druck berücksichtigt wurde. Und in diesem Sinne ist allerdings das „Prinzip des kleinsten Widerstandes“ auch hier noch zutreffend, denn der einzige positive Widerstand, der für das linsenförmig abgeplattete Ei existierte, war wirklich in der Wandung der Röhre gegeben, und wenn das Ei dieses Hemmnis vermied und sich senkrecht zur Röhre teilte, so wählte es nach dem „Prinzip des kleinsten Widerstandes“ diejenige Richtung zu seiner Entfaltung, die ihm von allen den weitesten Spielraum gestattete.

In diesem zweckmäßigen Handeln der Zelle spricht sich vielleicht ein Vermögen aus, das durch künftige Versuche als ein sehr allgemeines aufgedeckt werden wird; eine Art Tastsinn, durch den es der Zelle möglich wird, sich über ihre unmittelbare Umgebung zu orientieren und demgemäß einzurichten. Will man dafür ein Wort, so kann man von einem negativen Stereotropismus der Zelle reden¹⁾.

Streng genommen gehört das Verhalten der linsenförmigen Eier nicht zu unserem Thema, da hier von der Wirkung des Druckes und nicht von Kontaktreizen die Rede sein soll. Immerhin ist es für uns bedeutsam, weil Druckwirkungen stets mit Kontaktreizen verbunden sind; vor allem aber dadurch, dass es uns das Prinzip des kleinsten

1) „Positiv stereotropisch“ nennt Loeb in seinen Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Tiere II, Würzburg 1892, S. 76, die Wurzeln von *Antennularia*, weil sie festen Körpern sich anzufügen streben.

Widerstandes besser verstehen und in seiner Tragweite würdigen lehrt. Es zeigt, dass weder das Prinzip der kleinsten Flächen, noch der Satz von der größten Protoplasmaansammlung der Zelle unbedingte Geltung besitzen, dass vielmehr nur das Prinzip des kleinsten Widerstandes den Kernpunkt der Sache trifft. —

Ich möchte nun, und das ist der eigentliche Zweck dieser Zeilen, darauf hinweisen, dass die experimentell konstatierte Wirkung des Druckes auf die Zellteilung geeignet erscheint, den Verlauf der normalen Furchung in wesentlichen Punkten zu erklären.

Dass lokalisierte Druckkräfte unter allen Umständen auf die einzelne Furchungskugel einwirken, unterliegt keinem Zweifel. Einerseits drücken die Furchungskugeln auf einander, und anderseits drücken die Eihüllen, vor allem die Eimembran, auf die Furchungskugeln.

Ich glaube, dass die wechselnde Stellung der Furchungsebenen, die Furchenfolge, durch diese Druckkräfte mit bedingt ist.

Als erläuterndes Beispiel wähle ich die nahezu reguläre Furchung des Eies von *Synapta digitata*, wie sie von Selenka im zweiten Hefte seiner Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere (Wiesbaden 1883) beschrieben ist.

Das Echinodermen-Ei ist bekanntlich von kugelförmiger Gestalt. Der Plasmakörper ist umgeben von einer Gallertschicht, welche ihrerseits durch die Membran des Eies begrenzt wird. Nach erfolgter Befruchtung scheidet das Ei zudem einen Mantel hyalinen Plasmas aus, welcher sich unterhalb der Gallertschicht einschaltet. Dieser Plasmamantel wirkt nach Selenka (a. a. O. S. 39) als „elastische Hülle“, die den Formveränderungen des Eies während der Furchung „einen Widerstand entgegengesetzt“, und sogar zu Verschiebungen der Furchungskugeln Veranlassung geben kann. Auf diese Weise wird der Druck der übrigen Eihüllen, der Membran und der Gallertschicht, noch erhöht. Da jedoch die drei peripheren Schichten alle in gleichem Sinne wirken, so werde ich im Folgenden lediglich von dem Druck der Membran sprechen.

Bei einem runden Ei ist es klar, dass die Stellung der ersten Furchungsspindel unter normalen Verhältnissen nicht von äußeren Druckkräften abhängig sein kann, da der Druck der Membran auf alle Punkte der Kugeloberfläche gleichmäßig einwirkt, sich also aufhebt. Hier kann allein die Differenzierung des Plasmakörpers selbst in Betracht kommen. Sie besteht in der Hauptsache darin, dass von einem Ende des Eies zum anderen die passiven Nährsubstanzen, die ich schlechthin als Dotter bezeichnen will, allmählich zunehmen. Dadurch entsteht ein Gegensatz zwischen einer dotterreichen und einer dotterärmeren Hälfte des Eies. Die durch den Punkt der größten und den der geringsten Dotteranhäufung gelegte Gerade ist die Axe des Eies, und sie bezeichnet auf der Oberfläche der dotterarmen Hälfte den

animalen oder Richtungskörperchen-Pol, auf der Oberfläche der dotterreichen Hälfte den vegetativen Pol.

So gering der Gegensatz zwischen den beiden Hälften des Eies gelegentlich sein mag, wird er doch sicher niemals völlig vermisst. Jedes Ei wird daher nur in einer Richtung, nämlich senkrecht zur Polaxe, der Äquatorialebene parallel, so geteilt werden können, dass vom Zentrum der Schnittfläche nach jedem Punkte ihrer Peripherie hin ein gleiches Quantum von Dottersubstanz bestrichen wird.

Da nun der Dotter, als passives Nährmaterial, der Aktion der Zelle einen erheblichen Widerstand entgegengesetzt, einen Widerstand, weit größer als der, den die übrige plasmatische Substanz bereitet, so werden für den in Spindelform übergehenden Kern nur in äquatorialer Richtung die Widerstände des Plasmas gleich sein. Nur in äquatorialer Richtung wird sich die Spindel gleichmäßig nach beiden Seiten verlängern können. In jeder anderen Richtung würden die Widerstände verschieden sein, indem für die eine, dem vegetativen Pole zustrebende Spindelspitze die Konzentration des Dotters immer größer, für die andere Spitze dagegen immer geringer würde. Es würden also die beiden Hälften der Spindel sich ungleich entwickeln, und zwar um so mehr, je stärker die Längsaxe der Spindel gegen die Polaxe geneigt wäre, am meisten, wenn sie mit dieser zusammenfiel. Es liegt demnach im Interesse einer möglichst äqualen Zellteilung, dass die Axe der Spindel sich horizontal stellt.

Schon Pflüger hat das Moment der bipolaren Differenzierung des Eiinhaltes zur Erklärung der horizontalen Lage der ersten Spindel herangezogen, ohne freilich dabei das Punctum saliens zu treffen. Er sagt nämlich mit Bezug auf das Ei des Frosches a. a. O. S. 609: „Vor dem Beginn der ersten Furchung liegt der Kern in dem dünnflüssigen Inhalt der oberen Calotte [d. i. der animalen Hälfte] des Eies. Würde die karyokinetische Streckung die Richtung von oben nach unten einschlagen wollen, so müsste sie in den dickflüssigen steifen Satz [der vegetativen Eihälfte] eindringen, der ihr einen beträchtlichen Widerstand entgegengesetzt. Dehnt sich der Kern aber in horizontaler Richtung aus, so vollzieht sich die Bewegung nur in dem dünnflüssigeren Eiinhalte und in der Richtung der größten Dimension der Calotte. Die karyokinetische Streckung wird mit einem Worte dem geringsten Widerstande begegnen, wenn sie horizontal gerichtet ist“. Pflüger glaubt also auch hier das Prinzip des kleinsten Widerstandes als letztes Motiv wirksam zu sehen. Das wäre jedoch nur dann zutreffend, wenn die animale und die vegetative Hälfte des Eies durch eine scharfe Grenze getrennt und in sich selbst gleichartig gemischt wären. Nur dann würde der auf der Trennungsfläche gelegene Kern bei horizontaler Streckung ein Minimum an dotterreicher Substanz zu verdrängen haben. Thatsächlich findet aber zwischen der animalen und der vege-

tativen Hälfte ein kontinuierlicher Uebergang statt, derart, dass der Dotter von einem Punkte der dichtesten Häufung in der Nähe des vegetativen Poles nach einem Punkte der geringsten Konzentration in der Nähe des animalen Poles allmählich ab-, in umgekehrter Richtung dagegen zunimmt. Streckt sich also der Kern unter Abweichung von der Horizontalebene in einer zur Axe des Eies schiefen Richtung, so wird allerdings für die dem vegetativen Pole zustrebende Spindelspitze der Widerstand sich vergrößern; ebenso sehr aber wird er sich für die andere Seite der Spindel verringern, da ja die Konzentration des Dotters gegen den animalen Pol hin fortwährend abnimmt: so dass der Gewinn auf der einen Seite durch den Verlust auf der anderen aufgewogen wird, und folglich bei jeder Lage der Spindel die Summe der Widerstände sich gleich bleibt. Ist bei horizontaler Streckung der Widerstand auf beiden Seiten der Spindel = w , so ist er bei einer anderen Lage auf der vegetativen Seite = $w + x$, auf der animalen Seite = $w - x$. Die horizontale Streckung kann daher nicht in dem Prinzip des kleinsten Widerstandes begründet sein.

Was die horizontale Streckung vor jeder anderen Richtung voraus hat, das ist die Gleichheit der Widerstände. Es ist das Prinzip des gleichen Widerstandes, wodurch die horizontale Lage der Spindel bedingt wird. Wir müssen annehmen, dass der Kern von vornherein das Bestreben hat, sich gleichmäßig nach beiden Seiten hin auszudehnen und somit auf eine äquale Zellteilung hinzuwirken. Deshalb wählt er zunächst die horizontale Richtung, denn diese allein macht eine gleichmäßige Entwicklung der beiden Spindelhälften möglich. Die fertige Spindel wird sich alsdann dem Zellkörper gegenüber ähnlich verhalten wie etwa ein Stab, der in einer Flüssigkeit schwimmt, welche von oben nach unten an Zähigkeit allmählich zunimmt: der Stab wird nach Maßgabe seines spezifischen Gewichtes in einer bestimmten Höhe der Flüssigkeit horizontal schweben.

Es liegt im Wesen der kinetischen Kernteilung, dass sie auf eine gleichmäßige Spindelbildung, eine gleichmäßige Verteilung der Kernsubstanzen hinstrebt. Jede kinetische Kernteilung wird a priori dieser Tendenz zu folgen suchen. Aber sie wird ihr nur so weit nachgeben können, als keine anderen Einflüsse hindernd entgegenreten. Zu den letzteren gehören zunächst die ungleichen Widerstände des Zellplasmas; wir sahen, dass eben dadurch die Lage der ersten Spindel bedingt war. Ferner werden dahin die äußeren Druckkräfte zu rechnen sein. Schon bei der zweiten Furchung kommen dieselben in Frage.

Das auf dem 2zelligen Stadium befindliche Ei von *Synapta* (Fig. 1) unterliegt in der durch die Verbindungslinie der Kernmittelpunkte gegebenen Richtung einem stärksten Druck. In dieser Richtung ist die Membran (m) am meisten gedehnt, ihre Spannung am größten. Hier wird jede Zelle einerseits durch die Membran, andererseits

durch die Nachbarzelle eingeengt. In jeder anderen Richtung ist der Druck geringer. Nach dem Prinzip des kleinsten Widerstandes müssen nunmehr die Spindeln sich senkrecht zur Axe des stärksten Druckes stellen, also senkrecht zur Axe hh . Nach dem Prinzip des gleichen Widerstandes aber werden sie wiederum, wie bei der ersten Furchung, die Aequatorialebene wählen, also die Polaxe AV kreuzen. Sie werden sich demnach in Fig. 1 senkrecht zur Fläche des Papiere strecken und dadurch beiden Prinzipien, dem des kleinsten und dem des gleichen Widerstandes, gerecht werden. In der That entspricht dies der Wirklichkeit. Die zweite Furchung verläuft also in der durch die Axen hh und AV bestimmten Ebene, in Fig. 1 fällt sie mit der Papierfläche zusammen. Sie ist eine Meridionalfurchung, die auf der ersten Furchung senkrecht steht.

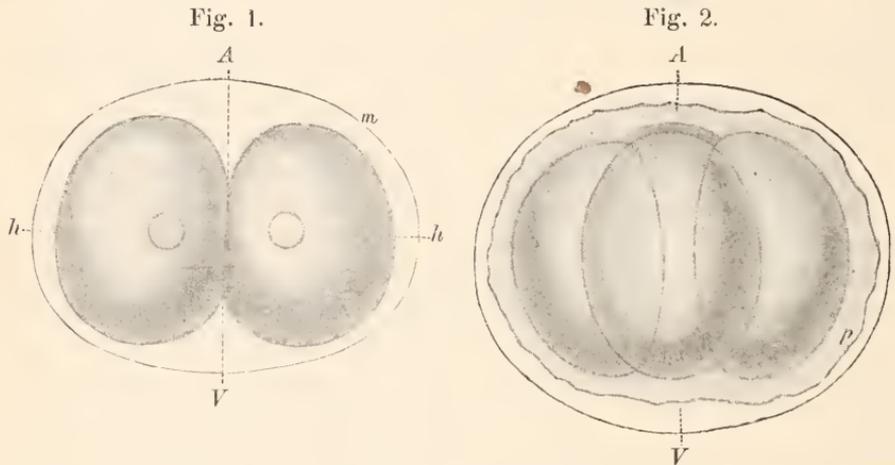


Fig. 1. Ei von *Synapta digitata* im 2zelligen Stadium. Vergr. etwa 350. Kopie nach Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Wiesbaden 1883, Taf. IX, Fig. 66. A animaler, V vegetativer Pol des ungefurchten Eies; AV die Polaxe. hh die längste horizontale Axe, in welcher die Aequatorialebene senkrecht zur Polaxe verläuft. m Eimembran.

Fig. 2. 4zelliges Stadium von *Ophioglypha lacertosa*, dem entsprechendes Stadium von *Synapta*, welches Selenka nur in der Polansicht abbildet, äußerlich fast gleich. Vergr. etwa 400. Kopie nach Selenka a. a. O. Taf. VIII, Fig. 56. AV die Polaxe. p helles Protoplasma, vom Ei nach der Befruchtung ausgeschieden.

So resultiert das 4zellige Stadium mit vier unter sich gleichen Furchungskugeln (Fig. 2). Die Richtung des stärksten Druckes ist durch die Aequatorialebene bestimmt, in welcher die Mittelpunkte aller vier Zellen liegen. In dieser Richtung wird jede Zelle von drei Seiten her eingeengt, einerseits durch die Membran, andererseits durch die zwei Nachbarzellen. Der Druck ist so stark, dass die Zellen in der Richtung des kleinsten Widerstandes, d. i. senkrecht zur Aequatorialebene,

der Polaxe parallel, bedeutend verlängert erscheinen. Nach dem Prinzip des kleinsten Widerstandes müssen die Spindeln nunmehr in dieser Richtung sich einstellen. Da dieselbe jedoch senkrecht zur Aequatorial-ebene verläuft, so ist klar, dass das Prinzip des gleichen Widerstandes dadurch verletzt würde.

Welchem von beiden Prinzipien werden die Kerne nun folgen?

Die Druckversuche mit den Eiern des Frosches und des Seeigels haben gelehrt, dass die Spindeln sich unter allen Umständen der drückenden Fläche parallel, d. h. in der Richtung des kleinsten Druckes einstellen. Wir dürfen daraus den Satz ableiten, dass in Fällen, wo das Prinzip des kleinsten und das des gleichen Widerstandes einander ausschließen, die karyokinetische Streckung dem ersteren folgt. Der Grund dieses Verhaltens ist offenbar der, dass die Zelle lieber in eine ungleiche Teilung willigt, als überhaupt auf die Teilung verzichtet. Denn ein zwischen zwei Glasplatten eingezwängtes Ei hat nur in der den Platten parallelen Richtung Raum zur Entfaltung. Nur hier können neue Teilprodukte Unterkunft finden, während senkrecht dazu der Raum vergeben ist. Der äußere Druck ist ein Hindernis ungleich größerer Art, als es der Widerstand inmitten der Zelle ist.

Nach dem Prinzip des kleinsten Widerstandes werden also im 4-zelligen Stadium die Spindeln die Richtung der Polaxe einschlagen, wie es thatsächlich der Fall ist. Dadurch wird aber die äquale Entwicklung der beiden Spindelhälften beeinträchtigt werden, indem für die eine Hälfte die Widerstände des Plasmas wachsen, für die andere dagegen geringer werden. Vielleicht ist hiemit ein Grund gegeben, dass die vier vegetativen Zellen des nun folgenden 8-Stadiums sich auch bezüglich der Kerne etwas anders verhalten als die vier animalen.

Dass wirklich der äußere Druck als die Ursache für die senkrechte Einstellung der Spindeln anzusehen ist, dafür spricht die Beobachtung von E. B. Wilson¹⁾, dass die Furchungskugeln des im 4-Stadium befindlichen *Amphioxus*-Eies, wenn sie aus dem Verbande der Nachbarzellen gelöst werden, sich sogleich wieder meridional zu teilen beginnen. Mit dem Wegfall des äußeren Druckes tritt das Prinzip des gleichen Widerstandes in sein Recht und die Spindeln stellen sich demgemäß horizontal.

Auf dem 8-zelligen Stadium (Fig. 3) liegen die Mittelpunkte der Zellen ziemlich genau in den acht Ecken eines Würfels. Jede Zelle ist einerseits dem Druck der Membran, andererseits dem Druck von drei Nachbarzellen ausgesetzt, die in der Richtung der drei im Zentrum der ersten Zelle zusammenstoßenden Würfelkanten auf die Zelle einwirken. Der Druck der Membran konzentriert sich in der Richtung der Diagonale des Würfels und wirkt der aus den drei

1) On multiple and partial development in *Amphioxus*. Anat. Anzeiger, Bd. VII (1892), S. 732 ff.

anderen Druckkräften sich ergebenden Resultante entgegen. Nach dem Prinzip des kleinsten Widerstandes wird sich die Spindel daher in einer zur Würfeldiagonale senkrechten Ebene einstellen müssen. Nach dem Prinzip des gleichen Widerstandes aber wird sie innerhalb dieser Ebene diejenige Richtung einschlagen, welche mit der Äquatorialebene der Zelle zusammenfällt, wird also der dritten Furche parallel gehen. Jede der acht Zellen wird demnach durch eine Meridionalfurche in zwei gleiche Stücke zerlegt werden, und so resultiert das 16zellige Stadium, bestehend aus einem animalen und einem vegetativen Kranze von je acht Zellen (Fig. 4).

Fig. 3.

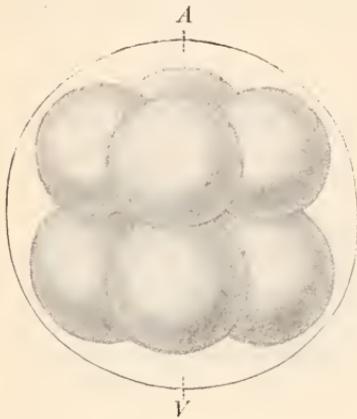


Fig. 4.

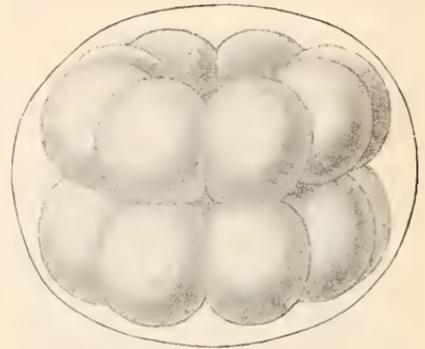


Fig. 3. Szelliges Stadium von *Synapta digitata*. Vergr. etwa 350. Kopie nach Selenka a. a. O. Taf. IX, Fig. 68, nur die Membran ist hier, wie in den folgenden Figuren, von mir hinzugefügt. AV die Polaxe.

Fig. 4. 16zelliges Stadium von *Synapta*. Selenka, Fig. 69

Im 16zelligen Stadium ist offenbar in äquatorialer Richtung der Druck am stärksten. In dieser Richtung ist die Membran am meisten gespannt, senkrecht dazu, in der Richtung der Polaxe, nur wenig. Das Verhältnis ist ähnlich wie auf dem 4-Stadium: dort lagen vier Zellen im äquatorialen Querschnitt, hier deren acht; dort war die Polaxe durch den Durchmesser einer Furchungskugel bestimmt, hier ist sie durch den von zweien gegeben. Die räumlichen Proportionen sind demnach die gleichen. Da ihnen die Druckverhältnisse parallel gehen, so werden auch diese einander entsprechen. Der vorwiegend äquatoriale Druck wird auch im 16zelligen Stadium gemäß dem Prinzip des kleinsten Widerstandes eine meridionale Richtung der Spindeln herbeiführen, gleichzeitig aber wird das Prinzip des gleichen Widerstandes dadurch verletzt werden. Die Furchen werden für alle Zellen äquatorial gerichtet sein und auf diese Weise wird das 32zellige Stadium zu stande kommen (Fig. 5).

Je mehr sich die Zellen häufen, um so schwieriger wird es natürlich, die Druckkräfte zu kontrollieren und ihre Beziehung zur Stellung der Spindeln nachzuweisen. Aber der regelmäßige Wechsel von meridional und äquatorial gerichteten Furchen, welcher wenigstens für die zwei den Äquator des Eies begrenzenden Zellenringe noch eine Zeit lang verfolgt werden kann, lässt der Vermutung Raum, dass auch ferner die Wirkung des Druckes von Einfluss bleibt. Denn jede meridionale Teilung der Zellen muss den äquatorialen Umfang der Blastula erweitern und den äquatorialen Druck demgemäß verstärken. Das Ueberwiegen des letzteren muss alsdann eine meridionale Stellung der Spindeln zur Folge haben, indem das Prinzip des gleichen Widerstandes zeitweilig zu Gunsten des Prinzipes des kleinsten Widerstandes suspendiert wird. Ist aber durch die dadurch bedingte äquatoriale Furchung die Spannung ausgeglichen, so wird das Prinzip des gleichen Widerstandes in sein altes Recht treten: die Spindeln werden sich äquatorial, die Furchen meridional stellen. Nach Ablauf dieser Furchung wird abermals ein Plus an äquatorialer Spannung bemerkbar werden, das Prinzip des kleinsten Widerstandes gewinnt die Oberhand und bedingt eine meridionale Stellung der Spindeln, eine äquatoriale Richtung der Furchen. —

Ich bin weit entfernt von dem Glauben, dass hiemit etwa die Furchung an sich erklärt sei, oder dass alle Entwicklungsvorgänge von rein mechanischen Gesichtspunkten aus verständlich gemacht werden könnten. Die Thatsache, dass eine Entwicklung stattfindet, bleibt uns im Grunde ebenso rätselhaft wie die Thatsache, dass die Entwicklung unter allen Umständen auf diesen bestimmten Organismus hinarbeitet. Früher oder später treten in jeder Entwicklung Formveränderungen zu Tage, die den Stempel des Willkürlichen, gleichsam Beabsichtigten an sich tragen, und angesichts deren wir uns nur auf eine bestimmte Tendenz, eine spezifische Energie des Eies zu berufen vermögen. Manchmal machen sich solche Erscheinungen schon auf den ersten Furchungsstadien bemerkbar. Wenigstens habe ich mich vergebens bemüht, die Thatsache, dass bei den Eiern der Seeigel die vier animalen Zellen des 8-Stadiums äquatorial statt meridional gefurcht werden (s. Selenka a. a. O. Fig. 5 u. 31), auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen. Der Organismus braucht Mikromeren, deshalb will er sie bilden¹⁾.

1) Anmerkungsweise mag hier eines Falles gedacht werden, bei dem ich mich weder auf die Autonomie der Zelle, noch auf mechanische Einflüsse bestimmt zu berufen wage. Die runden Eier der Anneliden werden von vornherein in zwei sehr ungleiche Zellen gespalten, in denen das Material für die vordere und hintere Körperhälfte gesondert vorliegt. Die Furchung verläuft meridional, die zugehörige Spindel streckt sich daher, wie gewöhnlich, äquatorial. Da nun die Furchungskugeln trotzdem verschieden an Größe sind, so müssen

Aber damit ist keineswegs die Möglichkeit ausgeschlossen, dass dennoch mechanische Einflüsse die Form der Entwicklung mit bestimmen. Dass dies unter abnormen Verhältnissen der Fall sein kann, haben die früher erwähnten Druckversuche bewiesen. Unter ihnen sind die von Driesch insofern besonders bedeutsam, als der genannte Autor das Schicksal der Eier am weitesten verfolgt hat. Driesch hat Seeigeleier, die in beliebiger Stellung zwischen zwei Glasplatten festgelegt worden waren, sich bis zum Stadium von 16 Zellen unter Druck furchen lassen. Alle Teilungsflächen waren senkrecht auf die drückenden Platten gerichtet, die normale Form der Furchung war also total geändert. Sie war ferner, wegen der wechselnden Stellung der Eier, für jedes Ei in anderer Weise geändert. Aus den so deformierten Gebilden gingen aber gleichwohl normale Larven hervor, in nichts von den gewöhnlichen unterschieden. Dies zeigt auf das deutlichste, dass die äußere Form der Furchung bis auf einen gewissen Grad variabel ist, dass sie geändert werden kann, ohne dass gleichzeitig auch das Resultat der Furchung ein anderes wird. Das Ziel bleibt dasselbe, aber der Wege dahin gibt es mehrere, ja innerhalb der gesteckten Grenzen unendlich viele¹⁾.

Wenn nun trotz dieser experimentell belegten Variabilität die Form der Furchung unter normalen Verhältnissen durchaus konstant erscheint, so werden wir annehmen müssen, dass diese Konstanz nicht auf den Eigenschaften der belebten Materie selbst beruht, sondern dass sie in anderen Umständen ihren Grund hat. Es muss Ursachen geben, die es bedingt haben, dass die variable Entwicklungsform sich in konstante Bahnen gefügt hat.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass einerseits in dem Druck der Membran auf die Furchungszellen, anderseits in dem Druck der

wir annehmen, dass die Eier der Anneliden von Hause aus bilateral differenziert sind. Warum aber streckt sich alsdann die erste Spindel nicht in der Richtung des gleichen Widerstandes, da doch ein solcher auch in der Aequatorialebene zu finden ist? Warum trennt die Primärfurche das Material für den vorderen und hinteren Teil des Körpers statt für die linke und rechte Seite, wie es dem allgemeinen Verhalten und dem Prinzip des gleichen Widerstandes entsprechen würde? Hier auf eine dem Ei immanente Tendenz zurückzugreifen, scheint mir deshalb gewagt, weil nicht ersichtlich ist, warum gerade eine vordere und hintere statt einer rechten und linken Hälfte zuerst notwendig sein sollte. Eher möchte ich glauben, dass hier ein Missverhältnis zwischen dem Kern und dem Plasmakörper der Zelle besteht, wodurch es dem Kern unmöglich gemacht ist, das Ei in einer größten Teilungsebene zu halbieren, und wodurch er genötigt wird, eine Ebene minoris areae aufzusuchen.

1) Driesch a. a. O. S. 17 ff. Vergl. dazu Braem, Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die entwicklungsmechanischen Studien von H. Driesch. Biol. Centralblatt, Bd. XIII (1893) S. 146 ff.

Furchungszellen gegen einander, solche Ursachen zu finden sind. Der äußere Druck wirkt dem Prinzip des gleichen Widerstandes, nach dem sich die Zelle ursprünglich zu teilen strebt, entgegen. Aus dem Widerstreit beider Motive, aus dem abwechselnden Steigen und Fallen des äußeren Druckes, der den richtenden Einfluss der ungleichen Widerstände des Zellplasmas auf die Stellung der Spindeln bald aufhebt, bald wieder hervortreten lässt, ergibt sich die für die reguläre Furchung charakteristische Furchenfolge, ein Wechsel von äquatorialen und meridionalen Teilungen. —

In noch einer anderen Hinsicht scheint mir die Wirkung des äußeren Druckes geeignet zu sein, um über eine Schwierigkeit im Verständnis der Entwicklungsvorgänge hinwegzuhelfen. Es ist nämlich keineswegs klar, wie bei regelmäßigem Wechsel von äquatorialen und meridionalen Furchen schließlich eine geschlossene Hohlkugel aus dem Ei hervorgehen könne. In Fig. 4 und 5 sind die Furchungskugeln in Form eines an beiden Polen offenen Zylinders angeordnet. Durch weitere äquatoriale und meridionale Teilungen kann dieser Zylinder lediglich größer, niemals aber zu einer geschlossenen Kugel werden.

Schon Selenka (a. a. O. S. 32) hat diesen Umstand betont. Die Thatsache, dass die Furchungszellen sich dennoch allmählich zum Kugelmantel zusammenfügen, erklärt er dadurch, dass 1) „die den Polen genäherten Zellen etwas kleiner sind“, und dass sie 2) „unter wachsender Regellosigkeit der Anordnung“ aus der Kranzform heraustreten und die Form der Calotte annehmen. Diesen Prozess sucht Selenka auf eine Verschiebung der Furchungszellen gegen einander zurückzuführen.

Was nun das erste Moment betrifft, so ist der Unterschied in der Größe der Zellen, falls er wirklich an beiden Polen besteht, so gering, dass er auf keine Weise die Bildung der Kugel erklären kann. Was aber die Verschiebung der polaren Zellenkränze angeht, so ist es höchst unwahrscheinlich, dass ein Prozess von so fundamentaler Bedeutung lediglich dem Zufall überlassen sein soll. Erstens ist für das Eingreifen eines solchen Zufalls keinerlei Garantie gegeben: man sieht nicht, weshalb die natürliche Ordnung der Zellen immer durch irgend ein Ungefähr gestört werden sollte. Zweitens würden, wenn die Verschiebung einträte, die an den Pol rückenden Zellen für ihre Aufgabe durchaus nicht organisch prädestiniert sein: sie würden nur deshalb zu Polzellen werden, weil ihnen der Würfel dies Loos bestimmt hat.

Dagegen bietet uns das Prinzip des kleinsten Widerstandes ein Mittel, um die „wachsende Regellosigkeit der Anordnung“ dieser Zellen begreiflich zu machen.

Es liegt auf der Hand, dass für die polaren Zellen der Fig. 5 andere Druckverhältnisse gelten als für die äquatorialen. Der Unter-

die Spindeln werden sich senkrecht zur Ebene des stärksten Druckes, d. h. polwärts, zu stellen suchen.

Beide Momente — der Mangel eines polaren Widerstandes und der stärkere äquatoriale Druck — wirken also in den Zellen der polaren Kränze gleichzeitig und in gleichem Sinne. Sie summieren einander und erschweren so zwiefach die äquatoriale Stellung der Spindeln in diesen Kränzen. Die äquatoriale Stellung wird daher immer nur annäherungsweise stattfinden können, die Spindel wird nicht genau in den Äquator der Zelle fallen, sondern sie wird gegen den Pol hin ausweichen. In Folge dessen wird auch die meridionale Furche einen etwas schrägen Verlauf nehmen.

Mit der Ablenkung der Spindeln von der äquatorialen Richtung in die Richtung des kleinsten Widerstandes, d. h. nach den Polen zu, sind aber die Bedingungen für ein Herausrücken der Teilprodukte aus dem Verbaude des Zellenkranzes gegeben. Entsprechend der polaren Ablenkung der Spindeln werden die neugebildeten Zellen in die an den Polen bestehende Lücke, so weit es der Raum zulässt, hineingeschoben, und auf diese Weise wird die Bildung einer rings geschlossenen Blastula angebahnt. Damit ist die von Selenka beobachtete Verschiebung der polaren Zellenkränze auf eine rationale Basis gestellt. —

So viel über diese Verhältnisse.

Ich glaube im Vorstehenden den Nachweis geführt zu haben, dass der durch Experimente ermittelte Einfluss des äußeren Druckes auf die Richtung der Furchen auch in der normalen Entwicklung sich bethätigt, und dass er in mehrfacher Hinsicht geeignet erscheint, die Form des Entwicklungsverlaufes verständlich zu machen. Ich vermute, dass dies bald in umfassenderer Weise geschehen könnte, wenn die Embryologen künftig darauf ihr Augenmerk richten wollten.

März 1894.

Zur Ontogenie des *Amphioxus lanceolatus*.

Von **Joseph Eismond**.

(Aus dem zootomischen Institut der Universität Warschau.)

Gestützt auf genauere Studien über die Organogenie des *Amphioxus*, begann in neuester Zeit eine Anschauung sich Bahn zu brechen, dass dieser berühmte Organismus, in phylogenetischer Hinsicht betrachtet, wohl keine primär einfachste Wirbeltierform ist.

Ein solcher Gedanke, der noch faktischer Beweise bedarf, steht durchaus in direktem Widerspruch mit der für gewöhnlich vertretenen Ansicht verschiedener Autoren, welche den *Amphioxus* dennoch für eine Urform erklären und seine Ontogenieverhältnisse, ohne darin sekundäre Komplizierungen zu entziffern, als Grundschema bei Beurteilung

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

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

Artikel/Article: [Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zellteilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Eifurchung. 340-353](#)