

In der Nähe solcher Baumstümpfe bemerkte Verf. häufig abgebrochene, am Boden umherliegende Ameisenköpfe, die er erst für Reste gestorbener Ameisen hielt. Eines Tages jedoch beobachtete er an einem Baumstamme eine Ameise, deren eigentümlich schlaife Bewegungen ihm bei der sonst starken Lebendigkeit der Tiere auffiel, und welche jedes Orientierungsvermögen verloren zu haben schien. Er nahm dieselbe mit nach Hause und fand sie nach wenigen Stunden zwar noch lebend, aber ohne Kopf. An dem Kopf fehlten Antennen und Mundwerkzeuge und bei näherer Untersuchung fand Verf. in demselben eine lebende Dipterenlarve, aus welcher er nach 17 Tagen die oben erwähnte (bis dahin noch unbekannt) Fliege erhielt. Bald darauf konnte Pergande mehrere dieser Fliegen in unmittelbarer Nähe einer Ameisenkolonie beobachten. Die Ameisen scheinen große Furcht vor ihren kleinen Feinden zu haben. Als Verf. eine Fliege mit einer Ameise zusammenbrachte, stürzte diese sich sofort auf die letztere, welche sich mit Mandibeln und Beinen wütend, doch vergeblich zu wehren suchte. Die Fliege legt ihre Eier an den Körper der Ameise, worauf die Larven in den Kopf eindringen. K. Grünberg. [74]

Ueber formbestimmende elastische Gebilde in Zellen.

Von N. K. Koltzoff,

Privatdozent an der Universität Moskau.

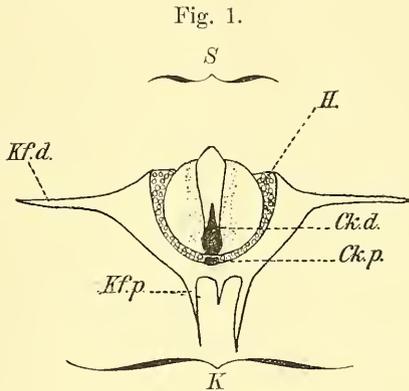
Wie bekannt, giebt es viele kugelige Zellen und eine noch größere Zahl solcher Zellen, welche nach ihrer Befreiung kugelig werden können; ebenso pflegen die in Zellen eingeschlossenen Vakuolen und Granulationen kugelig zu sein. Dass lebende Zellen sowie Vakuolen etc. so oft kugelige Gestalt annehmen, beruht auf derselben Ursache, welche Tropfen irgend welcher Flüssigkeiten die Kugelform anzunehmen zwingt, insofern nämlich, dass keine örtlich lokalisierten Kräfte dagegen wirken. Bei der leichten Verschiebbarkeit der Flüssigkeitsteilchen repräsentiert eben die Kugelform den Gleichgewichtszustand, und hierin haben wir auch den besten Beweis dafür, dass der Aggregatzustand des Protoplasmas vorwiegend flüssig ist. In jedem Punkte der Oberfläche einer kugeligen Zelle wirken drei für die ganze Zelle konstante Kräfte, indem der innere Turgor der Zelle (d. h. der osmotische Druck, eventuell der „Quellungsdruck“¹⁾) gleich dem osmotischen Druck des äußeren Mediums und Centraldruck der Oberflächenspannung ist.

Andererseits fehlt es aber auch nicht an solchen Zellen, welche, wenn sie frei sind, nicht eine kugelige, sondern irgend eine andere konstante Gestalt aufweisen. Hierher gehören in erster Linie pflanzliche Zellen mit Cellulosemembran, dann mehrere einzellige Organismen, weiter rote Blutkörperchen, Flimmer- und Muskelzellen und Spermien. In diesen Fällen dürfen wir gewiss nicht der ganzen Zelle einen flüssigen Aggregatzustand zuerkennen. Es müssen hier wenigstens einige feste Teile vorhanden sein, deren Elastizität die kugelige Gleichgewichtsgestalt, welche eine flüssige Zelle anzu-

1) Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, 1890, p. 294.

nehmen strebt, verändert. Besonders bei den Spermien treffen wir Zellen von sehr komplizierter Gestalt und mit Hilfe der im folgenden zu beschreibenden Thatsachen hoffe ich zu beweisen, dass die Ursache dieser ihrer eigentümlichen äußeren Gestalt auf dem Vorhandensein verschiedener elastischer Gebilde beruht und dass die äußere Form der Zelle um so mehr von der Kugelgestalt abweicht, je kräftiger diese Gebilde im Vergleich mit dem Zellenturgor ausgebildet sind.

Unter den tierischen Spermien sind diejenigen der Dekapoden durch besondere Mannigfaltigkeit der äußeren Gestalt ausgezeichnet. Betrachten wir zunächst den Bau des Spermiums eines Brachyuren *Inachus scorio* (Fig. 1—8), so unterscheiden wir hier, wie bei den meisten Dekapoden drei Hauptabteilungen¹⁾. 1. Der strahlen-



förmige Kopf oder Kern des Spermiums (*K*) ist mit zwei Kreisen von Fortsätzen besetzt, einem proximalen (*Kf.p.*) und einem distalen (*Kf.d.*); die 4—9 Fortsätze des letzteren sind viel stärker als die des ersteren. 2. Die Chitinkapsel (*S*), welche den distalen Centralkörper (*Ck.d.*) umschließt und nach Waldeyer's Terminologie²⁾ als Homologon des Schwanzes des flagellatenförmigen Spermiums angesehen werden muss. 3. Zwischen dem Kern und der Chitinkapsel liegt in Form einer dünnen Platte der Mitochondrienkörper oder „Hals“ (*H*), welcher den proximalen Centralkörper (*Ck.p.*) umschließt. Wie aus der Spermio-genese, sowie aus einigen weiter-

1) An einem anderen Orte werde ich die Morphologie der Dekapodenspermien ausführlicher behandeln; hier verweise ich zum Vergleiche besonders auf Fig. 10 dieser Abhandlung (p. 568); die Figur stellt ein Spermium von *Galathea squamifera* dar, bei welchem die Hauptabteilungen sich am besten unterscheiden lassen.

2) W. Waldeyer (1901). Die Geschlechtszellen. Handbuch der Entwicklungslehre von O. Hertwig, Jena.

hin zu beschreibenden Thatsachen hervorgeht, werden alle diese drei Teile des Spermiums von einer besonderen Plasmahaut umschlossen.

Im großen und ganzen kann man das Spermium von *Inachus* der äußeren Form nach mit einer etwas zusammengedrückten Kugel vergleichen, aus der mehrere starre Fortsätze entspringen. Diese charakteristische Form zeigen die Spermien gleicherweise bei der Untersuchung im Blutserum des Tieres, oder in Seewasser, oder in 5%iger KNO_3 -Lösung, welche drei Flüssigkeiten annähernd isosmotisch sind¹⁾. Wenn aber der osmotische Druck im äußeren Medium abgeändert wird, so verändert sich auch die Gestalt des Spermiums. Lassen wir z. B. eine Mischung von See- und Süßwasser unter das Deckglas fließen, so ziehen sich die Kopffortsätze zurück, und nach Verdrängung dieser Mischung durch reines Seewasser werden die Fortsätze wieder ausgestreckt. Ungeachtet dieser vorübergehenden Veränderungen, bleibt also die Gestalt der Zelle bestehen, so wie wir es von elastischen Gebilden kennen.

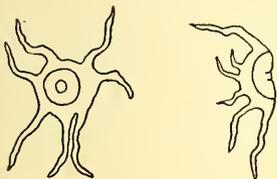
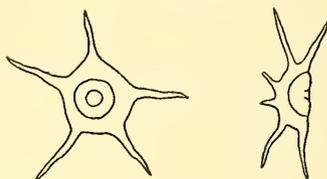
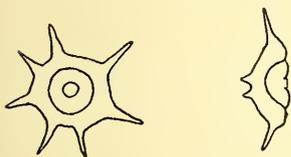
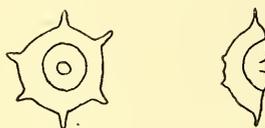
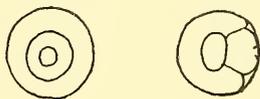
Um den Zusammenhang zwischen dem osmotischen Druck und der äußeren Form der Spermien festzustellen, habe ich eine Reihe genauerer Experimente angestellt. Die fertigen, gleichmäßig entwickelten Spermien entnahm ich dem weiblichen receptaculum seminis, ließ sie einige Minuten in etwa 5 cem der betreffenden Lösung liegen und untersuchte sie dann mit starken Vergrößerungen (Apo. imm. Zeiss 2 mm oc. 6—18). In unserem Falle erfolgt die osmotische Wirkung ungemein rasch, besonders im Vergleiche mit dem Plasmolyse der meisten pflanzlichen Zellen, wo wie bekannt, oft mehrere Stunden nötig sind. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt wahrscheinlich darin, dass die Spermien der cellulösen, das Diffundieren von Lösungen erschwerenden Zellhäute entbehren. Nach 3—5 Minuten sehen gewöhnlich schon alle Spermien gleichmäßig abgeändert aus und verändern sich auch nach Stunden, ja sogar nach tagelanger Einwirkung derselben Lösung nicht weiter.

In erster Linie habe ich die Wirkung der verschiedenen Lösungen des für osmotische Untersuchungen so gebräuchlichem Kalisalpers studiert. In nebenstehenden Figuren (Fig. 2—8) sind die sieben typischen Formen abgebildet, welche die Spermien von *Inachus scorpio* in resp. 10%, 5%, 3%, 2%, 1,5%, 1,25% und 1%iger Kalisalperslösung annehmen. Wie man sieht, verändert sich das Spermium bei abnehmender Konzentration in drei verschiedenen Richtungen: 1. werden die Fortsätze immer kürzer, um

1) Genauer konnte ich den osmotischen Wert des Seewassers der Aquarien der zoolog. Station zu Neapel nach der unten dargestellten plasmolytischen Methode bestimmen; meistens fand ich es isosmotisch mit 5,5%iger KNO_3 -Lösung, welcher Wert aber in Folge der Verdunstung gewiss Schwankungen unterliegen wird.

in der 1 $\frac{0}{0}$ igen Lösung bis auf die letzte Spur zu verschwinden; 2. nähert sich das Spermium immer mehr der Kugelform, welche es in der 1 $\frac{0}{0}$ igen Lösung erreicht; 3. wächst die Größe der Zelle stetig, was insbesondere durch Vergleichen der Seitenansichten festgestellt werden kann.

Zwei dieser sechs Stadien sind besonders charakteristisch, nämlich die Wirkung der 2 $\frac{0}{0}$ igen und der 1 $\frac{0}{0}$ igen Lösung. In letzterer wird das Spermium ganz kugelig; in ersterer treten zu-

Fig. 2. 10 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 3. 5 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 4. 3 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 5. 2 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 6. 1,5 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 7. 1,25 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.Fig. 8. 1 $\frac{0}{0}$ KNO $_3$.

letzt (oder zuerst, wenn wir von dünneren Lösungen beginnen) kurze, aber ganz deutliche Fortsätze auf. Diese zwei Stadien sind auch für vergleichende osmotische Untersuchungen am wertvollsten. Außer Kalisalpeter habe ich auch Lösungen verschiedener anderer Stoffe gebraucht, und wie es zu erwarten war, hatten isosmotische Lösungen dieser genau dieselbe Wirkung. Die Resultate dieser Versuche stelle ich in der nachfolgenden Tabelle zusammen; die zwei Ziffernreihen bedeuten Konzentration der Lösungen, die isosmotisch mit 1 $\frac{0}{0}$ iger resp. 2 $\frac{0}{0}$ iger KNO $_3$ -Lösung sind und zugleich

auch dieselbe Wirkung auf Spermien von *Inachus scorio* ausüben. Da es bei diesen Untersuchungen nicht auf absolute Genauigkeit ankam, so wurden die Zahlen bis auf 0,1% abgerundet¹⁾.

	Konzentration der Lösung (in %), in welcher die Spermien von <i>Inachus scorio</i> Gestalt der	
	Fig. 8	und Fig. 5
	annehmen:	
Chlornatrium	0,6	1,2
Salpetersaures Natrium	0,85	1,7
Salpetersaures Kalium	1	2
Schwefelsaures Ammonium	1	2
Glyzerin	1,4	2,8
Oxalsaures Kalium (kryst.)	1,4	2,8
Trikaliumcitrat	1,8	3,7
Oxalsäure	1,9	3,8
Weinsäure	2,2	4,5
Citronensäure	3,1	6,2
Schwefelsaures Magnesium (kryst.)	3,7	7,4
Rohrzucker	5	10

Wenn nach der ersten Reihe der Experimente (mit KNO_3) noch ein Zweifel bestehen konnte, ob wir es hier vielleicht mit einer chemischen Reaktion oder mit einem Reizvorgang zu thun haben, so wird durch die eben geschilderten wie ich glaube, jeder derartige Zweifel beseitigt. Absichtlich habe ich die Wirkung so verschiedener chemischen Substanzen, wie mehrerer Salzen und Säuren einer- und Glyzerin und Rohrzucker andererseits geschildert. Man sieht, dass sich unter diesen verschiedenen Stoffen Körper aller „isosmotischer Koeffizienten“ — 2, 3, 4 und 5 (d. h. mit verschiedener Ionen- zahl in der Molekel) befinden. Und somit scheint es mir bewiesen, dass wir es hier mit einem echten osmotischen Vorgang zu thun haben. Diesen Vorgang möchte ich, obgleich hier keine Abspaltung des Plasmakörpers von der Zellmembran stattfindet, mit dem Namen Plasmolyse bezeichnen. Auch bei der Plasmolyse der Pflanzenzellen ist das Wichtigste die Volum- und Gehaltsveränderung des Plasmakörpers zum Behufe der Durchwanderung des Wassers durch die Plasmahaut, welche für Salze und andere Stoffe ganz oder teilweise impermeabel bleibt. In unserem Falle wandert ebenfalls augenscheinlich nur das Wasser durch die Plasmahaut und ebenso wie in einer pflanzlichen Zelle, tritt, wenn der äußere

1) Eine Zusammenstellung der isosmotischen Lösungen siehe bei de Vries (Jahrb. wiss. Botanik, 1881, Bd. 14, p. 536).

osmotische Druck vermindert wird, Wasser in das Spermium, so dass sein Volum in dünneren Lösungen vergrößert wird. Man könnte vielleicht einen Unterschied zwischen beiden Vorgängen darin finden, dass im Spermium eine große, sich leicht verändernde, mit Zellsaft gefüllte Vakuole fehlt. Dieser Unterschied kann aber keine größere Bedeutung haben, da Wasser ins Protoplasma auch ohne Bildung von Vakuolen als Imbibitionswasser Nägeli's oder Enchylemawasser Bütschli's hineinzutreten vermag. Uebrigens lässt das lebende Spermium, wenn auch nicht echte Wabenstruktur, so doch einige feinere Vakuolen im Halse, sowie im Kerne erkennen und auf dem kugeligen Stadium (in 1%iger Lösung von Kalisalpeter), wo der Wassergehalt des Spermiums sein Maximum erreicht, bemerkt man stets zwischen Kapsel und Kopf, also im Halse, eine größere Vakuole (Fig. 8), welche nach der Einwirkung einer stärkeren Lösung wieder verschwindet.

Für das Studium der Plasmolyse, sowie der osmotischen Vorgänge im allgemeinen, sind demnach die Spermien von *Inachus scorpio* und anderer Brachyuren ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt. Erstens kommt hier die Reaktion sehr rasch zu stande, und zweitens sind die Zellen gegen verschiedene chemische Stoffe sehr widerstandsfähig. Spermien, welche ihre Fortsätze zurückgezogen haben, strecken dieselben nach Einwirkung stärkerer Lösung sofort wieder aus. Einmal habe ich im Verlaufe einer Stunde unter dem Deckglase ein und dasselbe Spermium mit 20 verschiedenen Lösungen nacheinander behandelt und die letzten Reaktionen ebenso rasch und sicher wie die ersten verlaufen gesehen; so vollkommen ist die Elastizität dieser Gebilde. Ich muss aber bemerken, dass die Plasmahaut des Spermiums, ebenso wie Kernhaut und Kapselhaut, keineswegs ganz impermeabel für alle gelöste Stoffe sind, was auch für pflanzliche Zellen gilt. In dieser Beziehung sind verschiedene Stoffe sehr ungleichartig. So können die Spermien in Seewasser mehrere Tage, ja sogar Wochen bleiben, ohne merkliche Veränderung zu erleiden. Ebenso dringen oxalsaures Kalium, Magnesiumsulfat, Chlorkalkium u. s. w. nur schwer ein. Für Glycerin dagegen ist die Plasmahaut des Spermiums ebenso wie diejenige mehrerer pflanzlicher Zellen (Klebs, 1888) leicht permeabel. Bringt man die Spermien von *Inachus* in 7%ige Glycerinlösung, so zeigen sie zunächst die in Fig. 3 abgebildete Form; aber schon nach einer Stunde dringt eine große Menge des Reagens in den Plasmakörper, sodass der äußere osmotische Druck allmählich beseitigt, das Spermium kugelig wird und schließlich platzt. Wenn wir aber zur richtigen Zeit auf ein solches kugelig gewor-

1) S. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, p. 39 und Handbuch der Physiologie, zweite Auflage, Bd. 1, p. 61.

denes Spermium stärkere Glycerinlösung einwirken lassen, so streckt es seine Fortsätze wieder auf kurze Zeit aus.

Betrachten wir nun etwas näher die Frage, welche Ursachen die äußere Gestalt unserer Spermien bedingen. Wir haben gesehen, dass sie unter gewissen, mit dem inneren Turgor in Zusammenhang stehenden Umständen kugelig werden. Warum blieben sie nun aber unter normalen Bedingungen also in der Flüssigkeit des Hodens, des Samenleiters des receptaculum seminis und in Seewasser, nicht ebenfalls kugelig. Wie schon oben erwähnt, sehe ich die Ursache im Vorhandensein einer elastischen Membran des Spermiums. In ihrem „natürlichen Zustande“¹⁾ muss sie eine sternförmige Gestalt haben. Nur infolge einer Wirkung gewisser Kräfte kann Deformation der Membran vorkommen und nach Beseitigung dieser störenden Wirkung tritt dank der Elastizität der natürliche Zustand wieder auf. Dieser natürliche Zustand der Membran deckt sich nun aber nicht mit dem Zustande, in welchem sie sich unter gewöhnlichen Umständen (wie im receptaculum seminis, in Seewasser) befindet. Im Spermium der Fig. 1 und 3 ist die Membran im Vergleich mit Fig. 2 augenscheinlich schon ausgedehnt und die dazu nötige Kraft stammt aus dem Zellenturgor. Der innere Turgor der Zelle ist nämlich größer als der osmotische Druck im äußeren Medium, und zwar 1. um die Größe der Oberflächenspannung und 2. um die Größe der Elastizität der Membran bei gegebener Dehnung. Durch Verminderung des äußeren osmotischen Druckes wird das Gleichgewicht gestört, und Wasser tritt in die Zelle, deren Volum vergrößernd. Dabei wird die Membran ausgedehnt und ihre Elastizität gesteigert, so dass, obgleich auch der innere Turgor sinkt, er doch nicht in so hohem Grade vermindert wird, wie der äußere osmotische Druck. Gleich anderen, in Flüssigkeitstropfen nach allen Wirkungen hin richtenden Kräften, strebt nun dieser Ueberschuss des inneren Druckes dahin, dem Spermium eine kugelige Gestalt zu erteilen. In dieser bestimmten Richtung erfolgt also die Deformation seiner elastischen Membran, indem einige Teile in höherem Grade als die anderen ausgedehnt werden und man versteht, dass bei einer gewissen Höhe des Ueberschusses des inneren Druckes das Spermium kugelig wird.

Es lässt sich leicht ein Modell unseres Spermiums anfertigen mit Hilfe einer Gummiblase, welche im „natürlichen Zustande“

1) Die Begriffe „natürlicher Zustand“, „Zwangszustand“ und „Elastizität“ gebrauche ich im Sinne von Auerbach (Winkelmann'sches Handbuch der Physik, Bd. I, 1891).

die Gestalt eines Elypsoids mit Fortsätzen hat. Beim Aufblasen, also bei steigender Differenz zwischen innerem und äußerem Druck, wird die Blase allmählich kugelförmig ausgedehnt.

Wir kommen zu einer weiteren Frage, nämlich zu der, wie diese elastische Membran des Spermiums gebaut ist. Da sich im äußeren Plasmaschlauch des Spermiums von *Inachus scorpio* keinerlei Struktur erkennen lässt, so könnte man annehmen, dass das ganze Spermium hier ähnlich der Cellulosemembran der Pflanzenzellen mit einer festen elastischen Membran umgekleidet sei. Diese Annahme erscheint mir nun aber wenig wahrscheinlich. Die cellulose Zellhaut ist Lösungen gegenüber sehr permeabel und spielt daher bei den osmotischen Erscheinungen keine wichtigere Rolle, indem sich bei der Plasmolyse der Plasmakörper von dieser Zellhaut ablöst. Die Membran des Spermiums von *Inachus scorpio* dagegen kontrahiert sich bei der Plasmolyse (d. h. bei Wirkung stärkerer Lösungen, Fig. 2) selbst, und muss als semipermeabel angenommen werden; deswegen ist sie in dieser Beziehung nicht der Zellhaut, sondern der Plasmahaut der Pflanzenzellen ähnlich. Es enthält demnach die Hautschicht des Spermiums Eigenschaften der beiden pflanzlichen Häute: Elastizität und Semipermeabilität.

Das Verhalten einiger anderer Krebse lässt uns diesen Doppelcharakter der Hautschicht des Spermiums besser begreifen. Bei *Dromia vulgaris* finden wir die Spermien in jeder Beziehung denjenigen von *Inachus scorpio* ähnlich, sie haben nur weniger Kopf- fortsätze (1—3). Auch die plasmolytischen Vorgänge stimmen überein und ebenso werden die Spermien in 1% iger KNO_3 -Lösung kugelig. Ein besonderes Interesse gewinnen diese Spermien dadurch, dass sie in ihrer Hautschicht eine auffallende Struktur erkennen lassen. Namentlich an frischen Spermien (in Serum oder Seewasser) bemerkt man in den Fortsätzen feine Spiralfäden (Fig. 9, S. 689). Dass wir es wirklich mit Spiralfäden zu thun haben, wird durch Macerationspräparate erwiesen, bei welchen die Spiralen frei zu liegen kommen. Für solche Maceration habe ich mich sehr verschiedener Lösungen bedient, worüber später in einer ausführlicheren Arbeit über Spermien und Spermio-genese der Dekapoden berichtet werden soll. Hier sei nur soviel bemerkt, dass die Lösungen meistens isosmotisch mit Seewasser zur Verwendung kamen. Dank diesen Methoden konnten die Spiralfäden auch bei solchen Arten, wo sie frisch nicht zu sehen sind, so bei *Inachus scorpio*, nachgewiesen werden.

Setzen wir nun voraus, dass die Spiralfasern fest und elastisch sind, so brauchen wir nicht der ganzen semipermeablen Hautschicht der Spermie Elastizität zuzuerkennen. Durch Adhäsion der

elastischen Fasern am Protoplasma werden sie einerseits in der äußeren Plasmaschicht festgehalten, andererseits aber wird durch sie die Oberflächenspannung in gewissen Punkten verändert und infolgedessen nehmen die Zellen sternartige Gestalt an. Wir wissen, dass Plateau nach derselben Methode mittelst Drahtfiguren verschiedener Gestalt Flüssigkeitstropfen sehr verschiedene und zuweilen sehr komplizierte äußere Formen erteilen konnte. Lassen wir nämlich einem frei in Alkohol suspendierten kugeligen Oeltropfen eine Anzahl elastischer Spiralfäden von gewisser Länge und engen gleichen Umgängen adhärieren, so nimmt der Tropfen sternartige Gestalt an, und es ist leicht, sich vorzustellen, in welcher Richtung der natürliche Zustand des Spiralfadens infolge der Oberflächenspannung des adhärierenden Oeles deformiert werden muss. Am freien distalen Ende des Fortsatzes (starke positive Oberflächenspannung) müssen die Spirallungänge verengt, am proximalen Ende dagegen (negative Oberflächenspannung) müssen sie erweitert werden; die ganze Spirale aber erleidet eine Verkürzung. So sehen wir, dass diese Spirale dieselbe Zwangsgestalt annehmen wird, wie die der Spermien von *Dromia vulgaris* (Fig. 9). Mir liegt daher auch der Gedanke nahe, dass der physikalische Vorgang in beiden Fällen der gleiche ist; nur kommt im Spermium noch innerer Turgor hinzu, welcher die Spiralfäden in derselben Richtung wie die Oberflächenspannung weiter zu deformieren bestrebt ist.

Nach den oben festgestellten Thatsachen scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass in allen Fällen, wo die Gestalt einer Zelle oder irgend eines Zellorganes von der kugeligen abweicht, elastische Gebilde, in erster Linie elastische Fasern, eine wichtige Rolle spielen. Gewiss können auch noch andere Kräfte außer elastischen den flüssigen Gemischen verschiedene, von einer Kugel abweichende Formen erteilen. Es genügt, in dieser Hinsicht auf Wabenstrukturen und auf amöbenähnliche Protoplasten hinzuweisen. Ueberall aber, wo die spezifische Gestalt der Zelle konstant unverändert bleibt, oder nach einer vorübergehenden Abänderung in diese Gestalt zurückkehrt, müssen wir nach elastischen Gebilden suchen. Ich will noch einige solche Fälle analysieren.

In Fig. 10 ist das Spermium eines langschwänzigen Krebses *Galathea squamifera* abgebildet. Wir sehen hier dieselben drei Abteilungen, wie bei *Inachus scorpio*: 1. den Kopf, welcher eine komplizierte schraubenartige Gestalt hat; 2. den Hals mit dem proximalen Centralkörper und drei langen Halsfortsätzen und 3. den Schwanz, d. h. die Chitinkapsel mit dem distalen Centralkörper. Es ist besonders zu beachten, dass die Halsfortsätze bei *Galathea* grundverschieden von den Kopffortsätzen bei *Inachus* sind, denn

die letzteren fehlen auch bei *Galathea* nicht: sie finden sich nämlich in der Form von drei vorspringenden Mediankanten des Kopfes (auf Fig. 10 ist eine solche Mediankante sichtbar). Dieses Spermium erweist sich nun der Einwirkung verschiedener Lösungen gegenüber empfindlicher als dasjenige von *Inachus*. Bei Verminderung des osmotischen Druckes im äußeren Medium nähert es sich der Kugelform; besonders ausgesprochene kugelige Formen entstehen nach zweistündiger Einwirkung 7%iger Glycerinlösung,

Fig. 9.

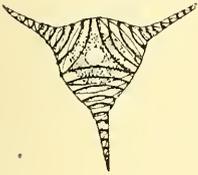


Fig. 11.

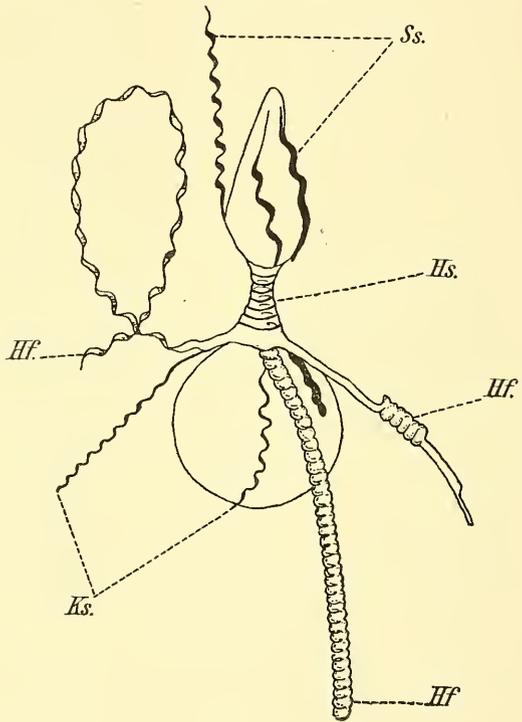
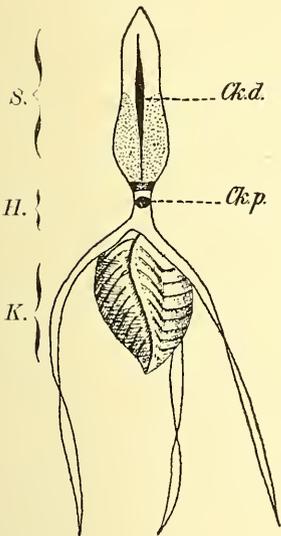


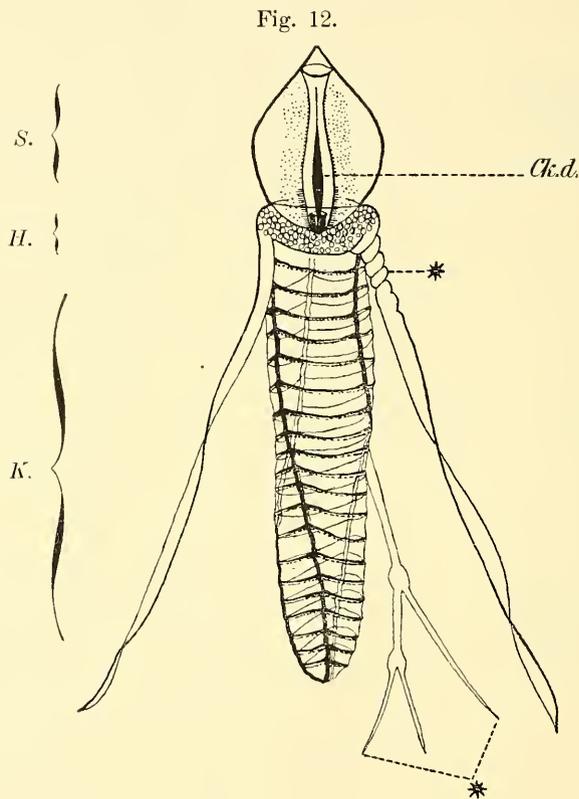
Fig. 10.



welche derart allmählich in die Zelle eindringt, dass der äußere Druck schonend aufgehoben wird. Wird der äußere osmotische Druck wieder gesteigert, können der Kern und die Chitinkapsel des kugeligen Spermiums wieder ihre frühere Gestalt annehmen, dagegen können die Halsfortsätze nicht mehr ausgestreckt werden, weil sie während der Zurückziehung wahrscheinlich gestört wurden.

Die Maceration offenbart uns hier eine Reihe elastischer Fasern (Fig. 11). Erstens, sehen wir an Stelle der Halsfortsätze drei verschiedenartig gekrümmte Spiralen (Hf.). Bei anderen Macerations-

methoden zerfällt jeder Fortsatz in mehrere, nicht gekrümmte Fasern (s. Fig. 12^{*}). Unter der Voraussetzung, dass nicht alle diese Fasern in jedem Bündel gleich, dagegen einige mehr, andere weniger dehnbar sind, ist es leicht zu verstehen, warum die Faserbündel nach Einwirkung der Salzlösung spiralkrümmt erscheinen können. Auch im lebenden Zustande erscheinen die Halsfortsätze spiralg (Fig. 10) und in noch höherem Grade erscheinen sie so,



wenn sie sich unter gewissen Umständen, namentlich bei Befestigung des Spermiums auf der Eioberfläche verkürzen¹⁾ Es ist möglich, dass eine so komplizierte Struktur des elastischen Fadens dazu notwendig ist, um bei dieser Bewegung des Fortsatzes die richtige Verkürzung ohne Biegung zu sichern. Aber auch andere Fäden werden in gewissen Macerationsflüssigkeiten vorzugsweise spiralg. So bemerken wir an den Mediankanten des Kopfes, welche

1) Ueber eigentümliche Bewegungen der Krebspermien werde ich an einer anderen Stelle berichten.

hier die Kopffortsätze von *Inachus* repräsentieren, drei Spiralen (*Ks.*). Das sind aber nicht die einzigen elastischen Gebilde im Kopfe, da sich im lebenden Spermium außer jenen drei Mediankanten noch eine feine transversale Schichtung unterscheiden lässt (Fig. 10). Ob es sich hierbei in Wirklichkeit um eine Reihe paralleler zirkulärer Stangen oder aber um eine einzige Spirale handelt, ist mit Sicherheit nicht festzustellen. Zur Erklärung der komplizierten schraubenförmigen Gestalt des Kopfes sind indessen beide Möglichkeiten gleicherweise verwendbar.

Auch im Schwanz finden sich außerhalb der ohne Zweifel festen (weder in kochender Kalilauge, noch in verdünnten Säuren sich verändernden) Chitinkapsel drei elastische Spiralfäden (*Ss.*), welche allem Anscheine nach sowohl bei der Entwicklung der Form, als auch bei der fertigen Form der Chitinkapsel eine große Rolle spielen. — Der langgestreckte Hals des Spermiums von *Gatatheca* hängt auch von einem besonderen formbestimmenden spiralförmigen Faden ab (*Hs.*).

Fig. 12 stellt das Spermium eines Einsiedlerkrebse *Eupagurus prideauxii*, wie es am Besten in Goldpräparaten und in stärkeren osmotischen Lösungen (10% NaCl) zu sehen ist. Hier hat der Kopf eine langgestreckte, etwas schraubenförmige Gestalt, ähnlich dem Kopfe flagellatenförmiger Spermien. Bei Verminderung des osmotischen Druckes im äußeren Medium wird der Kopf ebenso regelmäßig, wie die Kopffortsätze des *Inachus* verkürzt; bei Wiederherstellung des normalen Druckes streckt er sich ebenso wieder aus. Die Gestalt des Spermienkopfes von *Eupagurus* wird durch zwei Fasernarten bestimmt: 1. durch eine den Kopf umschließende transversale Spirale, welche auf den ganzen Kopf eine gleiche Wirkung, wie die Spirale in den Kopffortsätzen von *Inachus scorio* ausübt, 2. durch drei longitudinale Fäden, welche wie vorspringende Mediankanten aussehen.

Aehnlich dem Spermienkopfe der Einsiedlerkrebse ist der Kopf der meisten flagellatenförmigen Spermien gebaut; d. h. ebenso langgestreckt und meistens schraubenförmig. Es ist daher auch in hohem Grade wahrscheinlich, dass in allen diesen Fällen die Gestalt des Kopfes durch elastische Fäden bestimmt wird. Da die Existenz dieser Fäden keineswegs leicht zu konstatieren ist, besonders nicht an fixierten Präparaten, so ist es begreiflich, dass man sie bis jetzt nur selten gesehen hat. In einigen Fällen aber wurden auch hier Spiralen beschrieben¹⁾ und ich bezweifle nicht, dass es sich hierbei ebenfalls um elastische formbestimmende Gebilde handelt. Bei anderen Formen, wie *Bombinator igneus*, wird die langgestreckte Gestalt des Spermienkopfes anders bedingt, nämlich

1) Benda, C. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin, 1897—1898.

durch einen langen, starren Stab, welcher die Achse des ganzen Kerns durchzieht; ob hier auch eine oberflächliche Spirale vorhanden, ist unsicher.

Der Schwanz flagellatenförmiger Spermien (um vom meistens sehr kleinen Halse ganz zu schweigen) scheint sehr reich an verschiedenen elastischen Gebilden zu sein. In erster Linie ist es der distale Centrikörper mit dem von ihm entspringenden Achsenfaden, welcher die Gestalt des Spermischwanzes bestimmt. Der starre Achsenfaden ist das erste Gebilde, welches bei der Entwicklung des Schwanzes entsteht. Wenn wir weiter bei Meves¹⁾ in seiner klassisch gewordenen Beschreibung der Spermio-genese von *Salamandra maculata* lesen, wie der distale ringförmige Centrikörper bei allen seinen Formveränderungen die ihm adherierende oberflächliche Plasmaschicht immer mitträgt, indem er sich bald in eine Grube der Zelloberfläche hineinsenkt, bald auf dem Achsenfaden gleitend, die zylinderische Plasmahülle hinter sich aufhebt, so können wir nicht umhin, zwischen diesen Vorgängen einer- und den Gestaltveränderungen der flüssigen Tropfen durch verschiedene Drahtfiguren in Plateau's Experimenten andererseits eine große Aehnlichkeit zu erkennen. — Das sogenannte Verbindungsstück des fertigen Spermiums, welches den distalen Centrikörper enthält, besitzt öfters die von vielen Autoren beschriebene Spiralhülle, durch welche wahrscheinlich die meist zylindrische Gestalt des Verbindungsstückes bestimmt wird. In vielen Fällen besitzt der Schwanz eine undulierende Membran, welche durch einen oder mehrere besondere Fäden getragen wird. Diese Fäden zeigen, ebenso wie der aus dem distalen Centrikörper entstandene Achsenfaden, öfters einen komplizierten Bau, indem sie verschiedenartige Querschnitte haben können und bei der Maceration gewöhnlich in dünnere Fasern zerfallen. Mehrere Autoren bezeichnen wenigstens einige dieser Fäden als „beweglich“ und „kontraktil“; J. Broman²⁾ schlägt sogar vor, diese „Beweglichkeit“ und „Kontraktilität“ als konstantes Unterscheidungsmerkmal für verschiedene Fäden des Spermischwanzes zu wählen, da einerseits in jedem einzelnen Falle „der Bewegungsfaden“ und „der Stützfaden“ grundverschieden, andererseits aber in allen Spermien alle „Bewegungsfäden“ resp. „Stützfäden“ homolog sein müssen. Mir scheint aber, dass dieser Unterschied gar nicht existiert und dass wir keinerlei Gründe dafür haben, irgend welchen Fäden eine besondere „Kontraktilität“ zuzuschreiben. Alles, was wir thatsächlich sehen, besteht darin, dass bei langsamer Bewegung des Spermiums einige dünnere Fäden sich stärker verändern, biegen und dehnen, als die dickeren; bei schneller

1) Meves, Fr. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 50, 1897.

2) Broman, J. Anat. Anz., Bd. 20, 1901.

Bewegung des Spermiums aber werden auch dickere Fäden mit bewegt¹⁾. Sogar die Möglichkeit eines faktischen Beweises dafür, dass einige Fäden „aktiv“, andere dagegen „passiv“ beweglich seien, scheint mir ausgeschlossen; und was eigentlich die „aktive Kontraktilität“ eines Fadens bedeuten soll, das versteht gewiss niemand.

Mir scheint, dass alle Schwanzfäden des Spermiums fest und elastisch sind und gleich den anderen oben beschriebenen Fäden zur Bestimmung der äußeren Gestalt des Spermiums dienen. Der komplizierte Bau des Spermiumschwanzes aber erklärt sich daraus, dass die elastischen Fäden nicht nur die Gestalt des ruhenden, sondern auch diejenige des sich bewegenden Spermiums zu bestimmen haben. Wenn wir das untere Ende eines steifen elastischen Fadens zwischen zwei Finger nehmen und ihn hin und her zu bewegen versuchen, so werden die Bewegungen des Fadens von seiner Form abhängen: ein zylindrischer Faden wird sich nach allen Seiten hin gleich bewegen, ein solcher mit ovalem Querschnitt vorzugsweise in der Richtung seines kleineren Durchmessers; hierbei werden auch die Form der Enden, zufällige Verdickungen und Krümmungen des Fadens, sowie seine Länge und vielleicht auch die spiralige Gestalt eine große Rolle spielen. Wenn wir es aber nicht mit einem, sondern mit mehreren zusammenhängenden, verschiedenartig gebauten Fäden zu thun haben, so kann der Bewegungsmodus sehr kompliziert, sowie auch sehr konstant sein und wird durch das Variieren der Fingerbewegungen wenig beeinflusst. Wir haben eben in diesem Falle einen typischen Mechanismus vor uns, durch welches eine „ungeordnete“ Bewegung in eine andere „geordnete“²⁾ verwandelt wird.

Ich glaube nun, dass im Spermiumschwanz ein ganz ähnlicher Fall vorliegt. Seine verschiedenartigen elastischen Fäden bilden einen zusammenhängenden komplizierten Mechanismus. Die ihn bewegende Kraft könnte sich nicht im Mechanismus selbst entwickeln, ohne dessen Festigkeit zu stören. Sie wird vielmehr im flüssigen Plasma des Schwanzes ihre Quelle haben. Diese bewegende Kraft kann im oben angedeuteten Sinne „ungeordnet“ sein; die regelmäßige komplizierte Form der Bewegung aber wird durch den festen Mechanismus bestimmt. Die Frage, wie diese Kraft im flüssigen

1) S. besonders Ballowitz, E., Archiv für Mikr. Anat., Bd. 36, 1890, p. 252.

2) In der Physik sind die Namen „geordnete“ und „ungeordnete“ Bewegung von Helmholtz eingeführt. So bezeichnet man in einer Dampfmaschine die chaotischen Wärmebewegungen im Feuer des Ofens als ungeordnet, die regelmäßigen Räderbewegungen aber als geordnet. Ebenso sind die amöboiden Bewegungen als ungeordnet, dagegen die Flimmer- und Muskelbewegungen als geordnet zu betrachten (Verworn).

Plasma entstehen kann, will ich hier nicht weiter erörtern¹⁾. Es geschieht das besser im Anschlusse von Betrachtungen über amöboide Bewegung, bei welchen feste formative Gebilde kaum eine Rolle spielen können.

Wenn die im vorhergehenden versuchte Erklärung für den Fall der beweglichen Spermien Geltung beanspruchen kann, so liegt der Gedanke nahe, diese Erklärung auch auf andere geordnete Zellbewegungen auszudehnen (d. h. Flimmer- und Muskelbewegungen). Zwischen diesen „geordneten“ und den „ungeordneten“ amöboiden Bewegungen herrschen folgende zwei Unterschiede: 1. geschieht bei den ersteren die Bewegung in einer bestimmten Richtung und 2. findet man in den betreffenden Zellen besondere Strukturen. Lässt man diese Struktur wenigstens teilweise als formbestimmende feste Gebilde gelten, so wird durch sie auch die Bewegung in einer bestimmten Richtung erklärt.

Was die Cilien der flimmernden Zellen betrifft, so entstehen sie allem Anscheine nach ebenso als starre Fortsätze der Basalkörperchen, wie der Achsenfaden der Spermie aus dem Centralkörper. Wie ich mich bei gewissen Flimmerzellen von Pteropoden überzeugen konnte, besteht jede Cilie nicht aus einem, sondern aus mehreren Fäden, welche von einer gemeinsamen flüssigen Plasmahaut bekleidet sind. Im Basalsaum entsprechen jeder Cilie (resp. jedem Faden) zwei übereinander gelegene Basalkörperchen, welche wahrscheinlich Artikulationspunkte darstellen. Wenn die im Inneren zu den Basalkörperchen gehenden Fasern elastische Gebilde darstellen, so hätten wir hier ebenfalls einen komplizierten festen Mechanismus vor uns, in welchem „ungeordnete“ Kräfte eine konstante spezifische Bewegung erreichen können.

Ich glaube, dass sich auch die Struktur und die Funktion der glatten Muskelfasern (nach dem Studium ihrer formativen elastischen Gebilde mit den osmotischen und Macerationsmethoden) von dem oben dargestellten Standpunkte aus besser verstehen ließen. Uebrigens wurden ja auch schon in diesen Zellen Fibrillen nachgewiesen; speziell die sogenannten „Grenz fibrillen“ von Heidenhain²⁾ scheinen große Aehnlichkeit mit den formbestimmenden Fäden der Spermien zu haben. Der Meinung dieses Autors gegen-

1) Interessante Thatsachen zu dieser Frage sind von Ciaccio beschrieben worden (Rendic. d. R. Acad. di Bologna, Vol. 3, anno 1898—99). Leider ist mir diese Arbeit nur nach dem Referat von Meves in *Ergebn. d. Anat. und Entw.*, Bd. XI, 1901, bekannt.

2) *Ergebnisse der Anatomie und Entw.*, Bd. 10, 1900.

über möchte ich aber behaupten, dass gerade die sogenannten „doppelt schräggestreiften Faserzellen“, d. h. die Muskelzellen mit oberflächlich gelagerten Spiralfäden in theoretischer Beziehung von erheblichem Interesse sind (l. c. p. 204). Ich behaupte ferner, dass diese Spiralfäden ebensowenig, wie die gerade verlaufenden Grenzfibrillen anderer Muskelzellen „aktiv kontraktile“ sind, sondern fest, elastisch und formbestimmend. Wenn wir eine verlängerte, von einem elastischen Spiralfaden umschlungene Zelle vor uns haben, so genügt irgend eine „ungeordnete“ Kraft, z. B. Steigerung des inneren osmotischen Druckes um die äußere Form der Zelle in ganz bestimmter Richtung zu verändern: die Zelle wird ähnlich kontrahiert, wie eine glatte Muskelzelle. Wir haben das schon an dem Beispiele der Spermienfortsätze von *Inachus scorio* gesehen.

Schwieriger ist gewiss der Fall der quergestreiften Muskeln, da hier die Meinungen über die Struktur zu sehr divergieren. Wenn wir selbst mit C. Münch¹⁾ annehmen, dass die Querstreifung durch den spiraligen Bau der anisotropen Substanz verursacht wird, und dass diese Spiralen fest und elastisch sind, so bleiben doch noch mehrere morphologische Punkte zu erklären, und mir scheint es unrichtig, die Frage zu sehr zu vereinfachen. In einer Beziehung stimme ich mit Münch überein, nämlich wenn er schreibt: „Die bei Kontraktion sichtbaren Formveränderungen sind nicht Ursache, sondern Wirkung der Kontraktion.“

Die Form verschiedener Ciliaten will ich hier nicht näher analysieren. Man hat bei ihnen so viele verschiedene Fasern, als elastische, kontraktile, nervöse u. s. w. beschrieben, dass sich zwischen ihnen gewiss eine genügende Anzahl von wirklich formbestimmenden Fäden vorfinden werden. Zum Schluss möchte ich noch auf eine neue Beobachtung von F. Meves²⁾ hinweisen. In den roten Blutkörperchen von *Salamandra* hat dieser Autor einen zirkulären Faden gefunden, welcher in der vorspringenden Kante der Zelle gelegen ist. Vorausgesetzt nun, dass dieser Faden elastisch ist, so genügt sein Vorhandensein, um die von der Kugelgestalt abweichende Form dieser Zelle zu erklären.

Bis jetzt haben wir es nur mit fadigen formbestimmenden elastischen Elementen zu thun gehabt. Theoretisch ist aber gewiss ebenso möglich, dass auch durch elastische Netze und Gerüste die Gestalt von Zellen oder von Zellorganen bestimmt werde. Um indessen diese meine vorläufige Mitteilung nicht allzusehr zu ver-

1) Münch, C. Arch. für Mikr. Anat., Bd. 62, 1903.

2) Meves, F. Anat. Anz., Bd. 23, N. 8/9, 1903.

längern, ziehe ich vor, hier nicht weiter auf Beispiele solcher Strukturen aus meinen Zellenstudien einzugehen.

Um Missverständnisse zu verhüten, möchte ich noch das Verhältnis meiner oben dargelegten Anschauungen zu den sogenannten Protoplasmatheorien genauer bestimmen. Der Aggregatzustand des Protoplasmas scheint mir flüssig zu sein, d. h. die Teilchen des Protoplasmas sind mehr oder weniger leicht verschiebbar und dessen Elastizitätsgrenze ist gleich Null. O. Bütschli gebührt gewiss das große Verdienst, den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas klargestellt zu haben; seine Wabenstrukturen habe ich auch Gelegenheit gehabt, hier und da sowohl in lebenden, als auch in fixierten Zellen zu sehen. Die Anschauungen Bütschli's stehen der Annahme fester Fäden, Netzen u. s. w. in der Zelle keineswegs entgegen¹⁾. Um den inneren Zusammenhang zwischen flüssigem Protoplasma und festen Fäden anschaulich zu machen, möchte ich aber Protoplasma nicht mit „Nudelsuppe“ vergleichen, wie es einer von Bütschli's Anhängern, nämlich L. Rhumbler²⁾ thut, sondern vielmehr auf jene festen Drahtfiguren hinweisen, mit Hilfe derer Plateau flüssige Tropfen so verschiedenartiger Gestalt herzustellen vermochte.

Die von mir im vorhergehenden beschriebenen Fäden fallen nur teilweise mit den Protoplasmafäden und Netzen der meisten Autoren zusammen. Erstens scheint es mir wohl möglich, dass einige Zellenarten, wie z. B. Amöben der festen formbestimmenden Gebilde im Plasmakörper (den Kern lassen wir bei Seite) ganz entbehren, und zweitens sind die Fäden, um welche es sich hier handelt, nicht „kontraktil“, sondern im physikalischen Sinne des Wortes fest und elastisch. Nach ihrer morphologischen Bedeutung nenne ich sie formbestimmende oder formative Gebilde.

Zum Schluss benutze ich die Gelegenheit, um Herrn Prof. H. Eisig (Neapel), welcher mir beim Schreiben dieser Abhandlung in deutscher Sprache viel geholfen hat, meinen großen Dank öffentlich zu sagen. [73]

Neapel, Zoologische Station. Juni 1903.

1) S. z. B. Bütschli, Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 11, 1901, p. 513—514 und 546.

2) Rhumbler, L. Ergebnisse d. Anat. u. Entw., Bd. 8, 1898, p. 566.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Koltzoff N.K.

Artikel/Article: [Ueber formbestimmende elastische Gebilde in Zellen.
680-696](#)