

Anwendung in der Embryologie gehabt, als dies für gewöhnlich vermutet wird. Dieses Prinzip, welches ich als Methozisis⁷⁰⁾ bezeichne, gestattet uns nicht selten, eine Vergleichung zwischen Organen anzustellen, welche ihrem Ursprung nach durchaus nicht homolog sind. Dieses Prinzip kann z. B. eine weitgehende Anwendung finden bei der Erklärung des Ersatzes der Mantelknochen (nach der Terminologie von Gaupp) durch die Ersatzknochen (nach derselben Terminologie) im Schädel der Wirbeltiere, oder des Ersatzes des als Deckknochen entwickelten Schlüsselbeins durch den perichondralen Knochen bei den Säugetieren (nach Gegenbaur) u. s. w. Eine ausführlichere Besprechung dieser Frage will ich jedoch auf eine andere Gelegenheit verschieben.

Indem wir uns wieder der Frage zuwenden, welche den Hauptgegenstand des vorliegenden Aufsatzes ausmacht, müssen wir zugeben, dass zwischen den *Triarticulata* und den *Chordata* eine äußerst zahlreiche Reihe von Formen bestanden hat, welche diese beiden außerordentlich verschiedenen Gruppen miteinander verband, ebenso wie auch zwischen den *Triarticulata* und *Radiata* eine nicht weniger zahlreiche Reihe uns bis jetzt unbekannt gebliebener Formen existiert hat⁷¹⁾.

Nervi, 1906/7.

Über die sogen. hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier.

Von Richard Goldschmidt und Methodi Popoff.

(Aus dem zoologischen Institut in München)

(Mit 5 Figuren.)

Ein jeder beobachtend oder experimentierend mit Seeigeleiern arbeitende Zoologe kennt die glashelle ektoplasmatistische Schicht, die sich mehr oder minder deutlich auf der Oberfläche junger Furchungsstadien abhebt. Sie ist oft in der Literatur beschrieben worden, diente auch mehrmals als Ausgangspunkt für Hypothesen und Hilfhypothesen, ohne dass bisher ihre Entstehung und Bedeutung völlig klargelegt sei. Wir stellten deshalb an Material von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* aus Rovigno, das sich nach den Ergebnissen der zu Kurszwecken vorgenommenen

70) Vom Griechischen „μεθὰ“ und „ὅρος“ (die Grenze).

71) Die hier niedergelegten Betrachtungen werden der dritten (russischen) Auflage meiner „Biologischen Grundlagen der Zoologie“ und der zweiten (deutschen) Auflage meines „Cursus der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ zugrunde gelegt werden. Eine ausführlichere Darlegung dieser Betrachtungen sowie die weitere Ausführung des Gegenstandes, welchen ich in meinem Aufsätze „Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit“ (diese Zeitschr., Bd. XXVI, Nr. 2, 3, 4) berührt habe, soll in einer speziellen Arbeit mitgeteilt werden, welche ich für den Druck vorbereite.

Befruchtung als normal erwies, einige Beobachtungen und Versuche an, um vielleicht die Bedingungen zur Bildung dieser Schicht und ihre Bedeutung klarlegen zu können. Vollständig ist dies nicht gelungen, aber einige Punkte ließen sich immerhin feststellen.

I. Bisherige Beobachtungen.

Schon im Jahre 1876, in dem Oskar Hertwig seine epochemachenden Beobachtungen über die Befruchtungsvorgänge der Seeigeleier veröffentlichte, fiel ihm auf, dass nach der Abhebung der Dottermembran bei den befruchteten Eiern eine beim lebenden Objekt stärker lichtbrechende ektoplasmatistische Schicht wahrzunehmen ist. Ohne näher darauf einzugehen, bildete er sie ab. Nähere Angaben über diese Schicht und ihre vermutliche Funktion finden wir ein paar Jahre später in den Arbeiten Selenka's und Fol's.

Selenka, der diese Schicht als automatische Rindenschicht bezeichnete, gibt folgende Beschreibung ihrer Entstehung: „Während die Richtungskörper austreten, ergießt sich mit ihnen zugleich ein Tropfen körnchenfreien Protoplasmas nach außen, welches alsbald den ganzen Dotter umfließt und eine mit Eigenbewegung begabte automatische Rindenschicht darstellt.“ Aus dieser letzteren lässt Selenka nachträglich die Dotterhaut entstehen; außerdem aber soll ein Teil dieser Schicht „mit dem Spermatozoon in das Innere des Eies, vielleicht sogar bis in das Zentrum der Strahlensonne“ eindringen. „Zum größten Teil jedoch wandert es später, nämlich während der Abfurchung des Eies in die Furchungshöhle, um hier an der Bildung des sogen. Gallertkernes sich zu beteiligen.“ Die automatische Rindenschicht ist nach den Beobachtungen von Selenka bei den Ophiuriden am mächtigsten, bei den Echiniden mäßig und bei den Holothuriern äußerst schwach entwickelt.

Fast zu derselben Zeit 1879 ist Fol zu etwas anderen Ansichten bezüglich dieser an der Eioberfläche entstehenden Schicht gekommen (Beobachtungen an *Toxopneustes lividus* und *Sphaerechinus brevispinosus*). Er lässt im Gegensatz zu Selenka diese Schicht erst nach der Bildung der Dotterhaut und auf Kosten der Grenzschicht des Dottersaumes entstehen.

Nähere Beachtung schenkte aber erst Hammar diesem Zellteil. Er fasst die Schicht als dem Ektoplasma angehörig auf. Sie dient nach seinen Beobachtungen an Echiniden, Mollusken, Arthropoden etc., die später durch Andrews und durch die Experimente Herbst's bestätigt wurden, dazu, den organischen Zusammenhang zwischen den einzelnen Zellen zu vermitteln. Ferner machte Hammar die Beobachtung, dass an Präparaten, die gegen Eintrocknung nicht völlig geschützt waren, nach einiger Zeit die ektoplasmatistische Schicht schärfer hervortrat. Dieselbe „hebt sich von der Oberfläche des

körnigen Protoplasmas weiter ab und gewinnt auch etwas an Lichtbrechung. Man sieht dabei feine Fasern sich in wechselnder Zahl und mehr oder weniger regelmäßiger Anordnung vom körnigen Protoplasma nach der Innenseite des abgehobenen Randsaumes hinüberspannen. Dasselbe Bild, welches man bei Abdunstung des die Eier umschließenden Meerwassers sieht, kann man durch vorsichtigen Zusatz von Kochsalzlösung hervorrufen.“ Am eingehendsten hat sich Herbst in seinen bekannten Studien über die Entwicklung in kalkfreiem Medium mit dem Gegenstand befasst. Er stellte fest, dass die hyaline Schicht, die er mit *Fol* als Verbindungsmembran bezeichnet, in kalkfreiem Wasser undeutlich wird, sich nicht scharf nach dem umgebenden Medium zu abgrenzt und strahlige Beschaffenheit annimmt. Es ist also vor allem die Oberflächenspannung dieser Schicht vermindert worden, und darin glaubt Herbst die nächste Ursache für das Auseinandergehen der Zellen erblicken zu sollen. Dadurch ist aber nur die Abrundung, nicht das Auseinanderrücken der Zellen erklärt. Im Verfolg dieses Punktes brachte Herbst Eier nach der Zweiteilung aus Ca-freiem in Ca-haltiges Wasser zurück. Dann blieben die Furchungszellen bei einander, obwohl die Membran nicht mehr ad integrum hergestellt wurde. Ob dann aus der Tatsache, dass die normale Beschaffenheit der Verbindungsmembran zum Zusammenhalt der Zellen nicht mehr notwendig ist, der Schluss gezogen werden darf, dass diese Haut nicht allein, sondern im Zusammenhang mit einem anderen Faktor, dem sogar der Hauptanteil zukommen würde, den Zusammenhalt der einzelnen Zellen besorgt, dass also, abgesehen von der hellen Verbindungsmembran noch ein anderer Faktor durch das Fehlen des Ca vermindert worden ist und sich zu den beiden Komponenten der Verminderung der Spannung der Verbindungsmembran und der Bewegung der Zellen bei der Teilung noch eine dritte gesellt, diese Frage will Herbst noch nicht entscheiden. Die ektoplastische Schicht Hammar's haben auch Krassuskaja und Landau untersucht. Nach ihnen ist aber dieselbe im Anschluss an R. Hertwig nicht als ektoplastisch, sondern lediglich als eine gallertige quellungsfähige Schicht aufzufassen. „Der zwischen Eioberfläche und Dottermembran unter normalen Verhältnissen auftretende Zwischenraum ist nach unserer Auffassung nicht von Flüssigkeit eingenommen, sondern durch eine zarte Gallerte, welche nach der Befruchtung abgeschieden wird, bei lebensfähigen Eiern eine große Quellungsfähigkeit besitzt und durch Imbibition mit Wasser Ursache wird, dass die Dottermembran sich von der Eioberfläche entfernt. Ist das Ei geschädigt, was später in verlangsamer oder abnormer Furchung zum Ausdruck kommt, so wird die betreffende Gallerte zwar auch gebildet, besitzt aber nicht die genügende Quellfähigkeit. Daher unterbleibt die Abhebung der Dottermembran.“

In ganz anderer Weise betrachtet H. E. Ziegler diese Schicht. Er geht von seinen Befunden bei den Furchungsprozessen der Ctenophoren- und Echinodermeneier aus. Einige Zeit nach vollzogener Besamung beobachtete er, dass von dem körnigen Protoplasma eine hyaline ektoplasmatistische Schicht (Ziegler nennt sie noch „Schicht des aktiven Plasmas“) sich zu differenzieren beginnt, bis sie schließlich eine ziemliche Selbständigkeit erreicht. „Die hyaline Schicht, welche bei den Ophiuriden in so beträchtlicher Dicke am befruchteten Ei hervortritt, darf aber nicht als eine Abscheidung des Eies angesehen werden. Sie entsteht dadurch, dass helles Protoplasma sich an der Peripherie ansammelt und die Dotterkörnchen von da zurückgedrängt werden.“ „Ebenso halte ich die hyaline Außenschicht bei den Seeigeleiern für eine protoplasmatische Schicht.“ Beim Beginn der Furchung verdickt sich diese Schicht, nach den Angaben Ziegler's, an der Stelle, wo die Furchungsebene durchschnitten wird. Bei den Ctenophoreneiern, wo, wie bekannt, die Furchung von der einen Seite her fortschreitet, ist eine Verdickung dieser Schicht nur auf der entsprechenden Seite wahrzunehmen. Von diesen Beobachtungen ausgehend nimmt Ziegler an, „dass die Außenschicht unter dem Einfluss der Zentren sich in der Ebene der entstehenden Teilung verdickt, worauf die verdickten Teile der Außenschicht den Zellkörper zusammendrücken und in denselben einschneiden, da die Außenschicht ähnlich einer elastischen Haut über die weichere Innenmasse gespannt ist.“

Aus dieser kurzen Literaturübersicht geht hervor, dass die Meinungen über Entstehung und Bedeutung dieser Schicht weit auseinandergehen.

II. Eigene Beobachtungen und Versuche.

A. Die Entstehung der hyalinen Außenschicht.

Der erste Punkt, über den wir uns Klarheit verschaffen wollten, war: Wie entsteht die hyaline Außenschicht? Ist sie ein gallertiges Ausscheidungsprodukt des Eies oder ein mehr oder weniger umgewandelter Teil des Protoplasmas? Die Beobachtung normal befruchteter Eier in dem wohl nur sehr wenig durch Verdunstung konzentrierten natürlichen Seewasser vom spezifischen Gewicht 1,030 lehrte uns folgendes.

Unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoons hebt sich bei normalen Seeigeleiern bekanntlich die Dottermembran ab. Von diesem Moment an beginnen jene Prozesse sich abzuspielen, die zur Vereinigung von Sperma und Eikern zum Befruchtungskern führen. Gleichzeitig mit der Ausbildung dieses letzteren und der ihn begleitenden, bis zu der Eioberfläche reichenden mächtigen Strahlung sieht man anfangs eine äußerst feine, stark lichtbrechende Schicht an der Eioberfläche sich differenzieren, der erste Beginn

der hyalinen Plasmaschicht. Dieser Prozess geht folgendermaßen vor sich: Die vorher dicht bis zur Eioberfläche reichenden körnigen Elemente des Plasmas beginnen sich in das Eiinnere zurückzuziehen. Es tritt infolgedessen an der Eioberfläche eine durchsichtige körnchenfreie Plasmaschicht auf (Fig. 1 a). Die sich nach dem Eiinneren zusammenziehenden Plasmakörnchen bilden, da sie durch die Aneinanderpressung dichter zu liegen kommen, eine deutliche Grenzlinie zwischen der ektoplasmatischen Schicht — wir werden dieselbe im Anschlusse an H. Ziegler „hyaline Plasmaschicht“ nennen — und dem übrigen Plasma. Während der ersten Momente in der Ausbildung der hyalinen Schicht sieht man noch deutlich die Strahlen von dem gekörneltten Plasma in die hyaline Schicht übergehen, was der letzteren das Aussehen einer *Zona radiata* verleiht. Mit

Fig. 1 a.



Fig. 1 b.

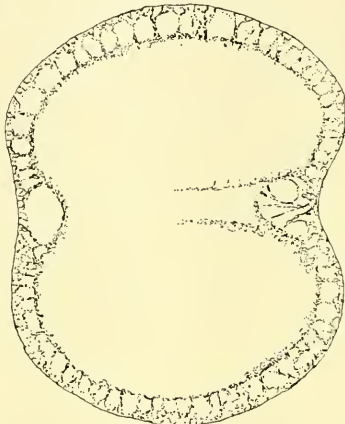


Fig. 1 c.



der fortschreitenden Verdickung der hyalinen Schicht und der Rückbildung der Strahlungsschwindet auch dieses Bild allmählich. Es bleiben in der sonst homogen erscheinenden Schicht nur noch eine Anzahl vom körnchenreichen Plasma in die hyaline Schicht hinein-

ragende Fortsätze übrig. Die meisten derselben sind einfach und nach der Eioberfläche zu zugespitzt, andere dagegen verästeln sich nach der Peripherie und treten auf diese Weise in Anastomose mit anderen benachbarten Vorsprüngen des Körnchenplasmas (Fig. 1 b). Verläuft der Vorgang ganz normal, so verschwinden diese Fortsätze wieder, und die Schicht erscheint ganz homogen, höchstens dass hie und da einzelne Körnchen in ihr liegen. Alle die beschriebenen Prozesse spielen sich vom Augenblick der Ausbildung des Befruchtungskernes bis zur beginnenden Streckung desselben zur ersten Teilung ab. Gleichzeitig damit tritt auch die erste Andeutung der Teilungsfurche auf. An deren Bildungsstelle merkt man, dass die äußere Oberfläche der hyalinen Schicht unregelmäßige Auswüchse zeigt und diese an Dicke etwas zunimmt. Mit dem fortschreitenden Durchschneiden der Trennungsfurche wird auch die hyaline Schicht in dieselbe hineingezogen. Da an der Umbiegungsstelle in der Furche die einander genäherten Teile der

Oberfläche der hyalinen Schicht schließlich in ganz innige Berührung kommen und verschmelzen, so ist auch die hyaline Schicht hier bedeutend dicker, als an der ganzen übrigen Eioberfläche (Fig. 2 a). Tief in der Furche selbst ist die Schicht nicht stark ausgebildet und beim schon gefurchten Ei tritt dieselbe, dort wo die Blastomeren etwas auseinanderweichen, als eine dünne, helle Schicht auf.

Die hyaline Plasmaschicht ist durch ähnliche Umlagerungen vor und während jeder Teilung bis zu dem 8- und 16zelligen Stadium leicht zu verfolgen. Immer sieht man sie bei der Furchung zwischen die einzelnen Blastomeren hineingezogen werden. Da mit der fortschreitenden Furchung die hyaline Schicht immer dünner wird, ist sie nach dem 16zelligen Stadium nicht mehr so deutlich zu verfolgen.

Fig. 2 a.

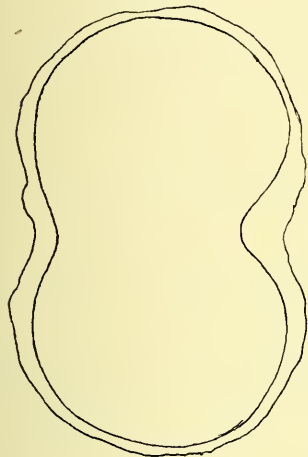
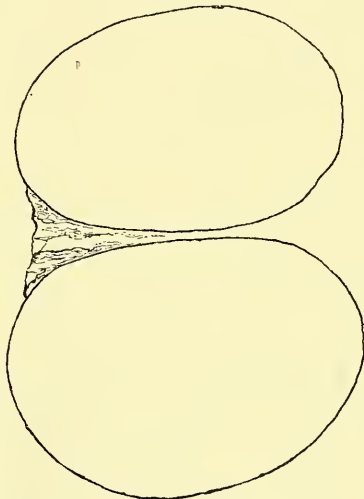


Fig. 2 b.



Bei der Entstehung der Schicht wies sie den strahligen Bau der ganzen Zellen auf. Dieser kann dann vollständig verschwinden, sich aber im Lauf der Furchung wieder deutlich zeigen, ohne dass dabei eine Regelmäßigkeit festzustellen wäre. Die einfache Beobachtung lehrt also — und bei den sogleich zu beschreibenden Versuchen waren die Beobachtungen stets entsprechende —, dass die hyaline Plasmaschicht in der Tat entsprechend der Angabe Ziegler's ein ektoplasmatischer Teil des Eies ist und nicht etwa eine gallertige Ausscheidung. Allerdings trifft dies nur für den Moment der Entstehung zu. Denn nachdem die Fortsätze des Körnerplasmas aus der hyalinen Schicht zurückgezogen sind, scheint diese in der Tat eine Umwandlung durchzumachen, die ihren plasmatischen Charakter schwinden lässt. Es geht dies schon daraus hervor, dass die Schicht sich dann membranartig abheben kann,

dass, wie wir noch sehen werden, der Kontakt mit der Zelloberfläche stellenweise gelockert werden kann, dass sie gelegentlich durch Druck sich zerknittern lässt und leicht zerfließlich ist.

B. Die Bedingungen der Entstehung der hyalinen Schicht.

Schon bei der Beobachtung in normalem Seewasser fiel uns ebenso wie Hammar auf, dass, wenn das Präparat vor Verdunstung nicht geschützt ist, die hyaline Schicht an Mächtigkeit zunimmt (Fig. 1 c). Dies legte die Vermutung nahe, wenigstens eine der Ursachen zur Bildung der Schicht in osmotischen Veränderungen zu sehen. Um dies zu prüfen, brachten wir die bis zum Stadium der ersten Furchungsspindel im Normalwasser befindlichen Eier in hypertones Meerwasser ($S = 1,045$), ein Grad der Hyper-tonizität, der von den Eiern gerade noch vertragen wird. (Das Wasser wurde aus normalem Meerwasser durch langsames Verdunstenlassen hergestellt.) Schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde war zu bemerken, dass die hyaline Schicht sehr stark an Mächtigkeit gewonnen hatte. Infolgedessen traten sehr deutlich auch die zahlreichen Vorsprünge des körnchenreichen Protoplasmas in die hyaline Schicht auf. Sie waren bis nahe der Peripherie unverästelt und verzweigten sich dort vielfach pinienartig und anastomosierten miteinander (s. Fig. 1 b). Die hyaline Schicht machte deswegen den Eindruck einer groben Vakuolisierung. Hatte man solch ein Präparat vor weiterer Verdunstung des Wassers nicht geschützt, so wurde die hyaline Schicht äußerst dick (Fig. 1 c). In solchen Fällen runzelte sich ihre äußere Oberfläche unregelmäßig, die Vorsprünge des Körnchenplasmas waren nicht mehr deutlich zu sehen und es traten an deren Stellen Einkerbungen, welche in die Schicht tief einschnitten. In diesen extremen Fällen machte sie den Eindruck einer dicken, konsistenten Gallerte. Eier, die diesen Zustand erreichten, konnten sich nicht mehr weiter teilen. Abgesehen von diesen Ausnahmefällen zeigten die Eier bei der Furchung in hypertonischem Wasser noch einige andere auffallende Erscheinungen. An der Stelle, wo die Furche einschneidet, wurde in vielen Fällen, wie dies bei den Furchungen in normalem Wasser allgemein eintrat, die mächtige hyaline Schicht hineingezogen. Dann entstanden von der Basis der Furche nach der Oberfläche der hyalinen Schicht gerichtet, radiäre Zuglinien (Fig. 1 b), welche ein passives Hineinziehen durch das sich teilende Zellplasma verrieten. In manchen Fällen entstanden an dieser gezerzten Stelle Spalten, die sich zu kleinen unregelmäßigen Vakuolen umbildeten. Vielfach aber konnte die Schicht der Furchung nicht folgen und dann löste sie sich von dem darunter liegenden körnchenreichen Protoplasma ab und spannte sich brückenartig über die Furche hin (Fig. 1 b). Trotzdem ging die Furchung bei solchen Eiern vielfach zu Ende.

Es geht aus vorstehendem also hervor, dass die hyaline Plasmaschicht durch Hypertonizität des Mediums an Mächtigkeit gewinnt, dass dies auf den Furchungsprozess aber keinerlei Einfluss ausübt, sofern die Eier überhaupt den veränderten Bedingungen trotzen. Die Beobachtung des Verhaltens der Schicht in diesen Fällen zeigt besonders klar, dass sie nicht mehr ein Teil des Plasmas ist und jedenfalls bei der Mechanik der Furchung unmöglich eine Rolle spielen kann.

Bleibe die hyaline Schicht nach ihrer Entstehung ein Teil des Plasmas, wäre sie ein Ektoplasma wie Ziegler will, so wäre zu erwarten, dass die durch Hypertonizität hervorgerufene Verdickung wieder rückgängig gemacht werden kann. Es wurden deshalb Eier, die schon $\frac{1}{2}$ Stunde in hypertonischer Lösung gelegen und sich noch nicht geteilt hatten, in hypotonisches Wasser gebracht. Nach $\frac{1}{2}$ Stunde war eine unbedeutende Abnahme in der Dicke der hyalinen Schicht wahrzunehmen, aber jedenfalls so unbedeutend, dass sie im Bereich der Fehlergrenzen lag. Es geht eben daraus hervor, dass diese Schicht jetzt nicht mehr dem osmotischen System des ganzen Eies angehörte, sondern ein Ding für sich geworden war.

Sollten nun die vorhergehenden Angaben beweisen, dass osmotische Verhältnisse auch für die Entstehung der Schicht maßgebend sind, so musste ihr Verhalten gegenüber hypertonischem Medium geprüft werden. Es wurden deshalb Eier, die normal befruchtet und bis zur Zeit der Ausbildung der hyalinen Schicht normal gehalten waren, in hypotonisches Wasser von spez. Gew. 1,015 gebracht (hergestellt durch Zusatz destillierten Wassers zum normalen Seewasser). Es war dann zu beobachten, dass die hyaline Plasmaschicht bei allen Eiern äußerst dünn blieb, so dünn, dass manchmal ihre Wahrnehmung sehr erschwert wurde und überhaupt erst möglich war, wenn in der einschneidenden Furche eine größere Ansammlung der Substanz stattfand (Fig. 2 b). Vielfach konnte überhaupt nichts von der Schicht nachgewiesen werden. Ungeachtet dessen gingen die Teilungen auf ganz normale Weise vor sich. Eine Stunde nach Beginn des Experiments waren die Eier bis zu zwei- und vierzelligen Furchungsstadien vorgeschritten. Weitere Besonderheiten waren nicht zu bemerken, vor allem kein Versuch der Zellen, sich gegeneinander abzurunden.

Es geht daraus hervor, dass osmotische Verhältnisse, speziell Hypertonizität des umgebenden Mediums, ein Faktor sind, der die Ausbildung der hyalinen Schicht bedingt. Es fragt sich nur, ob nicht andere Faktoren noch im Spiel sind, resp. die osmotischen Verhältnisse nur indirekt wirken. Eine erschöpfende Antwort können wir hierauf nicht geben, immerhin wurden einige Versuche angestellt, um speziell die Möglichkeit chemischer Einwirkungen zu prüfen. Wir wählten zunächst Substanzen, die einen beschleunigen-

den oder hemmenden Einfluss auf die Teilung ausüben, da ja die Ausbildung der hyalinen Schicht in engem Zusammenhang mit der Zellteilung steht. Alkohol wie Morphinzusatz übten jedoch gar keine Wirkung aus. Wurden sie aber mit Hyper- resp. Hypotonizität gepaart, so trat genau die gleiche Wirkung ein wie oben geschildert.

Interessantere Ergebnisse versprachen Versuche mit kalkfreiem Seewasser, da ja Herbst die ganzen Beziehungen zwischen der hyalinen Schicht und den Erscheinungen der Entwicklung im kalkfreien Medium festgestellt hatte. Die Versuche, auf die wir später noch zurückkommen werden, ergaben aber genau das gleiche. Die Schicht wurde zunächst ganz normal ausgebildet in gewöhnlichem Ca-freiem Seewasser (Fig. 3 a), in bedeutender Mächtigkeit in hypotonischem Ca-freiem Wasser (Fig. 3 b), fast aber gar nicht in hypertonischem Ca-freiem Medium. Und endlich führten auch Versuche mit kar-

bonatfreiem Wasser zum gleichen Ergebnis. (Ersteres hergestellt nach dem Herbst'schen Rezept, letzteres aus Seesalz.)

Wenn nun osmotische Verhältnisse der Faktor sind, der in ausschlaggebender Weise die Bildung der hyalinen Schicht bedingt, wie kommt es, dass

sie ja in natürlicher Umgebung auch auftritt? Eine Möglichkeit wäre die, dass eine einfache physikalische Ursache hierfür nicht zu finden sei, da es sich um einen Entwicklungsvorgang handelt, der von den gleichen unbekannten Ursachen notwendig bedingt ist, wie z. B. der Furchungsrhythmus. Dagegen spricht die Tatsache, dass das Ausbleiben der Bildung jener Schicht in hypotonischem Medium möglich ist und sichtlich auf die Entwicklung des Ganzen keinerlei Einfluss übt. Die Annahme liegt somit nahe, dass die normale Bildung der Schicht der Ausdruck einer im Ei zur Zeit ihrer Entstehung sich vollziehenden Änderung der osmotischen Verhältnisse ist. Da hypertonisches Medium verstärkend wirkte, so muss die Veränderung in einer Verminderung des Flüssigkeitsgehaltes des Plasma bestehen. Nun ist es merkwürdig, dass die Ausbildung der Schicht zusammenfällt mit der Bildung der ersten Furchungsspindel, und es liegt nahe, die beiden Vorgänge miteinander in Beziehung zu bringen. Wie diese Beziehungen im einzelnen sein mögen, ist schwer zu sagen. Dass

Fig. 3 a.

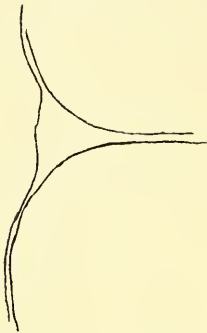
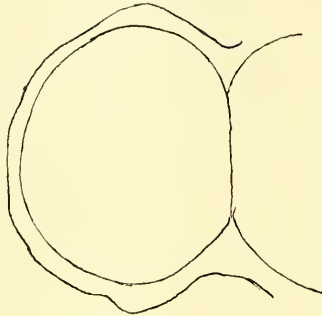


Fig. 3 b.



aber solche Vorgänge, die zu einer Abnahme des Flüssigkeitsgehaltes des Eies führen, parallel mit der Befruchtung gehen, ist nach allen unseren Kenntnissen wahrscheinlich. Bekanntlich hat zuerst Bütschli (1876) in seinem klassischen Werke den Versuch unternommen, die Vorgänge der Zellteilung durch von den Centren ausgehende Diffusionsströme zu erklären. Später kam er auf Grund seiner Versuche an geronnener Gelatine (1892) zur Überzeugung, dass bei der Teilung die Zentren Flüssigkeit aus dem Protoplasma aufnehmen und die Strahlung so erzeugen, dass sie einen Teil der Flüssigkeit chemisch binden, so dass ihre Zunahme weniger beträgt, als dem Plasma Flüssigkeit entzogen wird (s. darüber auch Bütschli, 1892 b, 1898, 1900, 1903). Bei Annahme eines derartigen Vorganges wäre natürlich mit Beginn der Teilung die postulierte Flüssigkeitsabnahme im Ei gegeben. Von anderer Seite wird größerer Wert auf das Wachsen des Furchungskernes durch Flüssigkeitsaufnahme und auf die Ver-

Fig. 4 a.

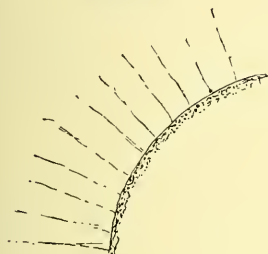
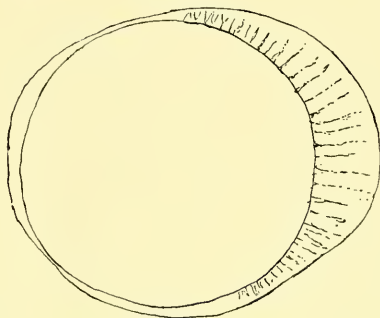


Fig. 4 b.



dichtung des Plasmas um die Zentren gelegt (Bütschli, 1876; Boveri, 1888; Teichmann, 1903; weiteres ferner bei Wilson, 1901; Giardina, 1903; Bonnevie, 1906). Ohne auf die Theorie der Zellteilung uns einzulassen, genügt es uns, dass allgemein Vorgänge beschrieben oder postuliert werden, die im entscheidenden Moment eine Herabsetzung des Wassergehaltes der befruchteten Eizelle bedingen. Weiter einzudringen in diese Dinge, z. B. den mutmaßlichen Anteil des Spermakerns an der osmotischen Veränderung festzustellen, wäre ja mit einigen Versuchen möglich, die besonders die osmotischen Verhältnisse bei künstlicher Parthenogenese betreffen. Leider schlugen diese Experimente in diesem Herbst wegen Ungunst des Materials fehl. Dagegen konnten wir an reifen unbefruchteten Eiern nach Einlegen in das hypertonische Wasser folgendes feststellen. Nach wenigen Minuten wurden an der ganzen Oberfläche des Eies feine Pseudopodien gebildet (Fig. 4 a), so dass das Ei wie ein Heliozoon aussah. Dann hob sich an einem Pol tropfig eine ektoplasmatische Kappe ab, die allmählich auf die ganze Eioberfläche sich erstreckte (Fig. 4 b). Sie war vollständig

von feinen radiären Fäserchen durchsetzt und sah völlig aus wie eine Dottermembran. Durch Pressen ließ sich aber leicht feststellen, dass davon nicht die Rede sein konnte. Sowohl Entstehung wie Aussehen dieser Schicht war eine ganz andere wie bei der typischen hyalinen Schicht, so dass wir schließen möchten, dass zu ihrer Ausbildung das Vorhandensein einer Strahlung im Ei notwendig ist.

Wenn allerdings die physikalischen Vorgänge bei der Bildung der Strahlenfigur ausschlaggebend sind, dann müsste bei jeder neuen Teilung sich von neuem eine hyaline Schicht bilden. Davon ist aber für gewöhnlich nichts zu sehen. Nur bei Versuchen mit hypertonischem Medium gelang es einmal, in vier und acht Zellenstadien einen solchen Vorgang zu beobachten. Vielleicht findet er auch normalerweise statt, aber in so bescheidenem Umfang, dass er sich der Beobachtung entzieht. Gänzlich unerklärt bleibt durch alle diese Versuche, warum die hyaline Schicht sich schließlich vom übrigen Zellplasma abgrenzt und auch chemisch sondert. Es wäre an eine Beziehung zu den ja vielfach angenommenen und auch beobachteten zentripetalen Strömungserscheinungen bei der Teilung (s. Erlanger, 1897; Rhumbler, 1896, 1899; Bütschli, 1900; Wilson, 1901) zu denken, Beweise dafür fehlen aber.

C. Die Funktion der hyalinen Plasmaschicht.

Schließlich ist die Frage zu beantworten, ob der hyalinen Plasmaschicht während des normalen Furchungsvorganges eine bestimmte Funktion zukommt. Hammar hatte sie ja für den Zusammenhalt der Furchungszellen verantwortlich gemacht und Herbst sich dem auf Grund seiner Versuche mit Ca-freiem Wasser angeschlossen. Es lag daher nahe, die Herbst'schen Versuche einmal mit der Wirkung osmotischer Veränderungen zu kombinieren. Es wurden also die Eier bei Beginn der ersten Furchungsspindel (ohne oder mit vorherigem Entfernen der Dottermembran durch Schütteln) in Ca-freies Wasser vom spez. Gew. 1,015·1,030·1,045 gebracht.

Es stellte sich heraus, dass die hyaline Schicht zunächst die gleichen Verhältnisse wie bei den Versuchen mit chemisch-normalem Wasser zeigte. Einige Zeit nachher begann sie aber in allen drei Lösungen zu zerfließen. Dies wurde eingeleitet durch eine tropfenartige Zusammenballung (Fig. 5b). Der Vorgang verlief also bei unserem Material ein wenig anders, als es Herbst beobachtete, in dessen Versuchen die Schicht eine Art von Strahlenkranz um die Blastomeren bildete. Dieser Prozess störte die Zellteilung weiter nicht, nur dass die entstandenen Blastomeren statt verbunden zu bleiben, auseinandergingen, genau wie es Herbst beschreibt. Das letztere war noch deutlicher in jenen Fällen zu beobachten, wo die Eier erst nach vollendeter erster Furchung in das kalkfreie Wasser

gebracht wurden. Man konnte hier auch sehen, wie die hyaline Plasmaschicht sich von der Eiperipherie zusammenzuziehen begann, in der Furche sich ansammelte, um später in einzelne Kugeln zu zerfließen. Die infolgedessen ohne Zusammenhang gebliebenen Blastomeren gingen ebenfalls, wie bei dem ersten Versuch, auseinander.

Im Verlauf dieses letzten Prozesses zeigten sich aber Unterschiede bei den verschiedenen Lösungen. So konnte es im hyper-tonischen Wasser infolge der Mächtigkeit der hyalinen Schicht nicht zu einem vollständigen Zerfließen kommen. Die Blastomeren entfernten sich zwar etwas voneinander, blieben jedoch noch durch die Reste der hyalinen Schicht verbunden. Infolge des langsamen

Fig. 5 a.

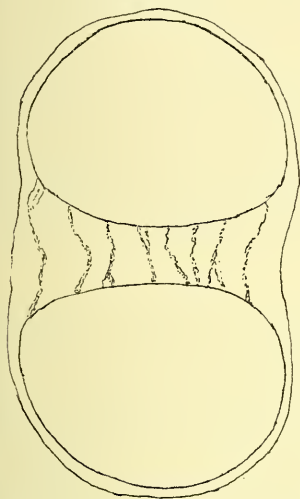
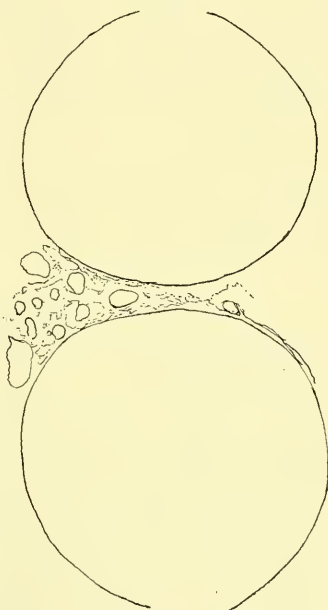


Fig. 5 b.



Verlaufes des Auseinanderrückens konnte man beobachten, dass zwischen den einzelnen Blastomeren Fäden körnigen Protoplasmas sich ausspannten (Fig. 5 a). Von Herbst wird ebenfalls derartige berichtet. Natürlich war die Dotterhaut entfernt.)

Dass in hypotonischer Lösung die Blastomeren besonders leicht auseinandergewichen wären, konnte nicht beobachtet werden. Wir möchten also etwa den gleichen Schluss wie Herbst ziehen. Die hyaline Plasmaschicht vermag bei der normalen Furchung die Blastomeren zusammenzuhalten; es ist dies aber nicht eine notwendige Funktion, da die Blastomeren auch nicht auseinanderfallen, wenn sie fehlt. Umgekehrt scheint ihre Zerfließbarkeit in Ca-freiem Medium ein Faktor zu sein, der das Auseinandergehen der Furchungszellen unter diesen Umständen begünstigt. Dass sie nicht der ein-

zige ist, wie es auch Herbst vorsichtig annimmt, geht daraus hervor, dass das Auseinanderweichen auch erfolgt, wenn in hyper-tonischer Lösung ein Zerfließen nicht stattfindet. Die Dehnung der Schicht, ihr Auseinanderziehen zu Fäden, deutet in diesem Fall auf Ursachen innerhalb der mit einer gewissen Kraftwirkung auseinanderweichenden Zellen. Herbst lehnt es in einer Fußnote zum Schluss seiner Arbeit ab, zur Erklärung Roux's negativen Cytotropismus heranzuziehen. Mit Recht weist er darauf hin, dass es ungereimt sei, die in Ursachen besser bekannteren Erscheinungen durch in den Ursachen unbekanntere erklären zu wollen. Es ist deshalb aber doch nicht ausgeschlossen, dass diese Erscheinungen zu dem Tatsachenkomplex gehören, den man durch die Bezeichnung negativer Cytotropismus umschreiben kann, ohne dass eine ursächliche Erklärung damit gegeben ist.

Selbstverständlich geht aus den letzten wie allen erwähnten Beobachtungen und Versuchen hervor, dass die Ziegler'sche Theorie der Zellteilung für das Seeigelei undurchführbar ist. Denn die Teilung verläuft ganz normal, wenn die nach der Theorie aktiv eingreifende Schicht zerflossen ist (Ca-freies Medium), gar nicht oder fast gar nicht gebildet ist (hypotonisches Medium) oder von der Zelloberfläche abgetrennt ist.

Zitierte Literatur.

- Andrews, E. A. (1897 a): Spinning in Serpula Eggs. American Naturalist, Vol. XXXI, September.
- Derselbe (1897 b): Hammar's ectoplasmic Layer. Ibid. Dezember.
- Bonnevie, K. (1906): Untersuchungen über Keimzellen I. Jenaische Zeitschrift, Bd. 41.
- Boveri, Th. (1888): Zellstudien II. Jena.
- Derselbe (1903): Über das Verhalten des Protoplasma bei monozentrischen Mitosen. Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg.
- Bütschli, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abh. Senckenberg. nat.-hist. Ges. Frankfurt a./M., Bd. 10.
- Derselbe (1892 a): Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verh. nat.-hist. med. Ver. Heidelberg. N.F. V. 1.
- Derselbe (1892 b): Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig, Engelmann.
- Derselbe (1898): Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
- Derselbe (1900): Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 10.
- Derselbe (1903): Bemerkungen zu der Arbeit von H. Giardina. Anat. Anz., Bd. 22.
- v. Erlanger, R. (1897): Beobachtungen über die Befruchtung und ersten zwei Teilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. Biol. Centralbl., Bd. 17.
- Fol, H. (1879): Recherches sur la fécondation. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève. Bd. 27.
- Giardina, A. (1903): Nota sul meccanismo della fecondazione etc. Anat. Anz., Bd. 22.
- Hammar, Aug. (1896): Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47.

- Derselbe (1897): Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Ibid. Bd. 49.
- Herbst, C. (1900): Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen im kalkfreien Medium. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 9.
- Hertwig, O. (1876): Beitr. z. Kenntnis d. Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb., Bd. 1.
- Krassuskaja und Landau (1903): Über eine an befruchteten und sich furchenden Seeigelleiern um den Dotter zu beobachtende gallertige Schicht. Biol. Centralbl., Bd. 23.
- Rhumbler, L. (1896): Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Kern- und Zellteilung I. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 3.
- Derselbe (1899): Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Ibid. Bd. 8.
- Selenka, E. (1878): Zoologische Studien. 1. Befruchtung des Eies von *Toropneustes variegatus*. Leipzig.
- Derselbe (1883): Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft 2. — Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden.
- Teichmann, E. (1903): Über die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 16.
- Wilson, E. B. (1901): Experimental Studies in cytology I. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 12.
- Ziegler, H. E. (1898 u. 1903): Experimentelle Studien über die Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 6, 7 u. 16.
- Derselbe (1904): Die ersten Entwicklungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Festschr. f. E. Haeckel.

Svante Arrhenius: Immunochemie.

Anwendung der physikalischen Chemie auf die Lehre von den physiologischen Antikörpern. (Aus dem engl. Manuskript übersetzt von A. Finkelstein.) Leipzig 1907, Akad. Verlagsges., gr. 8°, VI u. 203 S.

Das vorliegende Buch, eine augenscheinlich recht erweiterte Wiedergabe von Vorlesungen, die der berühmte theoretische Physiker im Sommer 1904 zu Berkeley in Kalifornien gehalten hat, ist sehr eigenartig. Der Verf. ist auf dem behandelten Gebiet ja gewissermaßen ein Dilettant, aber er hat in wenigen Jahren die überaus große Literatur desselben in bewundernswertem Maße sich zu eigen gemacht, wie eben dieses Buch mit seiner Fülle tatsächlicher Angaben beweist; seine eigenen Untersuchungen hat er unternommen angeregt durch und in Gemeinschaft mit namhaften Forschern der Immunitätslehre, Ehrlich, Madsen, Hamburger, indem diese die technische Anordnung, er die theoretische Verwertung der Versuche übernahmen. Aber das Buch beweist, dass er sich auch über die so häufig den Ausfall der Versuche bestimmende Technik genügende Kenntnisse erworben hat, um die wesentlichsten Punkte in einfachen Worten klar anzugeben.

Das Buch ist in vielen Abschnitten eine Apologie seiner selbst: während es berichtet, wie die Methoden der physikalischen Chemie auf die Wirkung der organischen Fermente und die Reaktionen der Antigene und Antikörper gegeneinander anzuwenden seien und was auf diesem Wege schon erreicht sei, wird die Berechtigung dieser Forschungsweise erst zu erweisen gesucht. Diese apologetische

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Goldschmidt Richard Benedikt, Popoff Methodi

Artikel/Article: [Über die sogen. hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier.
210-223](#)