

Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination.

Von Dr. Josef Spek.

Mit 2 Abbildungen.

Vorliegende Publikation ist ein Auszug aus dem ausführlichen Bericht über die Studien, die ich über den obengenannten Gegenstand im vergangenen Jahr (1917) gemacht habe. Da der ausführliche Bericht in einer nicht-zoologischen Zeitschrift, nämlich den kolloid-chemischen Beiheften Prof. Wolfgang Ostwald's (Bd. IX, H. 10—12, S. 259—400) erschienen ist¹⁾ und auch eingehende Betrachtungen über spezielle kolloid-chemische Fragen, die vielleicht manchem Biologen weniger geläufig sind, enthält, erschien es mir zweckmäßig, auch an dieser Stelle einen kurzen und einfacheren Bericht zu veröffentlichen.

Meine Studien nahmen ihren Ausgang von den Anschauungen, welche sich O. Bütschli²⁾ über den Mechanismus der Gastrulainstülpung gebildet hatte. Bütschli nimmt an, daß die Gastrulainstülpung auf die Weise zustande kommt, daß sich die innere Fläche der späteren Entodermpartie der Blastulawand etwas stärker ausdehnt als die äußere, und sich infolgedessen die Entodermplatte nach innen einkrümmen, einstülpfen muß, so, wie jede dünne Lamelle, deren eine Fläche sich stärker ausdehnt, sich so einkrümmen muß, daß die sich stärker ausdehnende Fläche zur konvexen wird. Von den Erscheinungen, die schon Bütschli zur Erklärung einer verschieden starken Ausdehnung der beiden Flächen an der Entodermpartie der Blastula heranzog, nämlich einem stärkeren Wachstum der Innenhälfte der späteren Entodermzellen, einer aktiven Veränderung der Entodermzellen im Sinne der Anschauungen L. Rhumbler's³⁾, einem Aufquellen der Innenfläche der Entodermzellen u. a., wandte ich besonders dem letztgenannten Vorgang meine Aufmerksamkeit zu. Ich fragte mich, wie weit eine, an den beiden Flächen verschieden starke Wasserabsorption der Zellen der Entodermplatte an

1) Es sei mir hier gestattet, auch weitere zoologische Kreise, auf die kolloid-chemische Zeitschrift und die kolloidchemischen Beihefte derselben (herausgegeben von Prof. Wolfgang Ostwald) aufmerksam zu machen. Abgesehen von einer großen Anzahl von Neuarbeiten auf dem Gebiet der reinen Kolloidchemie, hat die junge Zeitschrift auch schon viele kolloidchemische Studien über wichtige zoologisch-botanische Fragen veröffentlicht. Besonders wertvoll sind auch ihre regelmäßig erscheinenden Literaturverzeichnisse über die neuesten biologischen Arbeiten, die physikalisch-chemische Erscheinungen zur Erklärung heranziehen. Die in den kolloidchemischen Beiheften publizierten größeren Arbeiten sind auch einzeln im Buchhandel erhältlich.

2) O. Bütschli, Sitzungsber. der Heidelberger Akad. d. Wiss., 2. Abhandlung (1915).

3) L. Rhumbler, Arch. f. Entwmech. 14, 401—476 (1902).

der Entstehung der Gastrulaeinstülpung beteiligt ist und ob dieser Faktor mutatis mutandis auch beim Entstehen anderer Einstülpungs- und Faltungsprozesse von Zellplatten eine Rolle spielt.

Zur Grundlage der Untersuchungen wurden Versuche an Modellen, die selbsttätig, einfach durch stärkere Wasserabsorption im oben erörterten Sinne, eine Gastrulainvagination und ähnliche Prozesse zustande brachten. Mein vollkommenstes Modell der Gastrulaeinstülpung sei z. B. im folgenden etwas genauer beschrieben.

Das Modell der Blastula stellt eine Hohlkugel aus Agar-Gelatine von 4,5 cm Durchmesser und ca. 4 mm Wanddicke dar. Die Entodermpartie derselben ist auf besondere Weise aufgebaut. Sie ist nämlich etwas dicker und doppelschichtig. Ihre äußere Schicht besteht so, wie alle übrigen Teile der Blastulawand aus einer schwächer quellbaren Mischung aus 20 % Gelatine + 3 % Agar im Verhältnis von 3:1, ihre innere Lamelle jedoch besteht aus reiner und daher stärker quellbarer 20 %iger Gelatine.

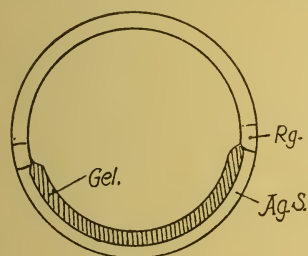
Die meiner Hauptarbeit entnommene Fig. 1 stellt mein Blastulamodell im Querschnitt dar. *Gel.* bedeutet darin Gelatinelamelle, *Ag.S.* = Agar + Gelatine-Schicht, *Rg.* = Ringzone s. w. u.

Die obere und die untere Hälfte der Blastula wurden gesondert, für sich hergestellt, dann aufeinandergesetzt und zusammengekittet. Ganz exakte Halbkugeln aus Gelatine oder Agar-Gelatine kann man auf die Weise ohne besondere Mühe herstellen, daß man zwei halbkugelige Blechschalen, eine größere und eine kleinere, in überall gleichem Abstand ineinanderschachtelt — man läßt am besten die kleinere innere mittels Holzklötzchen, die ihr am Rande von außen angekittet werden, auf der äußeren ruhen —, den Zwischenraum mit heißer Agar-Gelatine ausfüllt und diese erkalten läßt. Nach dem Erkalten läßt sich die Gallertkugel bei nötiger Vorsicht von den Blechschalen ablösen. (Einzelheiten der Technik müssen in der Hauptarbeit nachgelesen werden.)

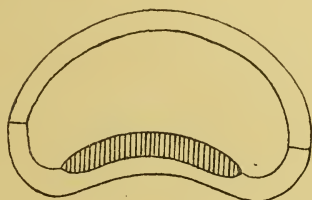
Um in die Entodermhalbkugel die doppelschichtige Platte einzusetzen, setzt man sie nach dem Herauslösen aus der Gußform wieder in die äußere Blechschale, schneidet eine ziemlich große Kugelchalotte aus ihr heraus, so daß nur ein äquatorialer Ring (*Rg.* Fig. 1) übrigbleibt, gießt in das Loch innerhalb des Ringes zunächst wieder etwas Agar-Gelatine ein und läßt sie durch entsprechendes Herumdrehen in möglichst gleichmäßiger Ausbreitung erstarren. Hierauf wird dann auf diese äußere Lamelle der Doppelschicht auf dieselbe Weise noch eine innere aus reiner Gelatine aufgegossen. — Die fertige Blastula wird durch ein eingeführtes Kapillarrohr mit Wasser gefüllt, ins Wasser gesetzt und sich selbst überlassen.

Schon nach einigen Stunden ist an ihr eine schwache Abflachung der „Entodermpartie“ zu bemerken. Daß diese Formveränderung wirklich auch schon ausschließlich den besonderen Aufbau der Entoderm-

partie aus verschiedenen quellbaren Substanzen zur Ursache hat, und nicht etwa nur durch das Aufliegen der schwereren Entodermhälfte auf dem Boden des Gefäßes hervorgerufen wird, läßt sich am besten dadurch beweisen, daß man die Blastula an einem eingeschmolzenen Kapillarrohr aus Glas frei im Wasser aufhängt. Bei dieser Versuchsanordnung läßt sich dann auch die weitere Formveränderung der Entodermhälfte gut verfolgen. Allmählich beginnt sich diese in der Tat gegen das Blastocoel einzustülpen und die Einstülpung schreitet schließlich bis zu dem in Fig. 2 abgebildeten Endstadium fort. Bedenkt man, daß die Entodermplatte in gequollenem Zustand eine Dicke von 8—10 mm hatte und ja auch die Quellungsdifferenzen zwischen Außen- und Innenfläche nicht sehr große waren (auch die Außenfläche des Entoderms enthielt ja bei meinen Modellen 75 % Gelatine!), so muß man das Resultat als sehr befriedigend bezeichnen. Je dünner die Gallertlamellen sind, bei um so geringeren



Figur 1.



Figur 2.

Quellungsdifferenzen krümmen sie sich ein. Man denke an die Tierbilder, Heiligenbilder etc. aus ganz dünner farbiger Gelatine, die sich schon vollständig aufrollen, wenn man sie auf die Hand legt, und sie Spuren von Feuchtigkeit aus der Handfläche aufnehmen. Übrigens ließen sich die Quellungsdifferenzen an meinen Gastrulamodellen noch dadurch etwas vergrößern, daß man das „Entoderm“ von außen mit einer dünnen Schicht geschmolzener Öl-Vaseline überzog und die Innenfläche der Doppelschicht vor dem Zusammensetzen der Halbkugeln mit schwachem Alkali überpinselte. Alkalien fördern die Quellung.

In analoger Weise wie die Gastrulaeinstülpung wurde dann auch eine Aus- oder Einstülpung von Längsfalten an einem Hohlzylinder aus Agar-Gelatine in hübscher Weise nachgeahmt. Das wäre also etwa die Modellierung der Einfaltung eines Neuralrohres, die Ausstülpung einer Chordafalte oder der mittleren Keimblätter etc. Auch runde kuppenförmige Ausstülpungen, etwa einer Leberausstülpung aus dem Darmrohr entsprechend, kann man an dem Agar-Gelatinerohr entstehen lassen. Bei allen Versuchen waren die sich einkrümmenden Partien doppelschichtig, und stets wurde die stärker quellbare Gelatinefläche zur konvexen Seite der Einstülpung.

Durch besondere Versuchsanordnungen konnten durch die Modellversuche auch eine Reihe von speziellen Fragen über die Mechanik der Ausstülpungs- und Faltungsprozesse eindeutig entschieden werden. So konnte für die Gastrulainvagination klargelegt werden, daß ein stärkeres Wachstum des Ektoderms nicht, wie dies früher wiederholt angenommen wurde, eine Erleichterung der UrdarmEinstülpung mit sich bringen würde. Stellt man das ganze „Ektoderm“ des Blastulamodelles aus reiner stark quellender Gelatine her, die doppelschichtige Entodermplatte aber wie bei den oben beschriebenen Versuchen, so erhält man überhaupt nur eine schwache Abflachung des Entoderms. Bezüglich dieser Frage und weiterhin auch in der Frage nach etwaigen Krümmungen von Längsfalten in der Längsrichtung, nach der Entstehung von Spiral- und Ringfalten etc. verweise ich den Leser auf die Hauptarbeit.

Durch die Modellversuche wurde der Beweis erbracht, daß an all den Gallertlamellen, die in der Form den betreffenden Bildungen der lebenden Larvenkörper glichen, eine Einkrümmung (Einstülpung oder Einfaltung) im erwarteten Sinne eintreten muß, wenn die Wasseraufnahme auf der einen Seite stärker ist als auf der anderen. Dieselben Folgeerscheinungen werden sich somit auch an den Organismen abspielen müssen, wenn die einzige Bedingung der einseitig stärkeren Wasseraufnahme in die Zellplatten gegeben ist. Daß nun in der Tat auch bei den in Frage stehenden organischen Bildungen Quellungserscheinungen eine ausschlaggebende Rolle spielen, wird durch folgende zwei Hauptargumente wahrscheinlich gemacht.

Die durch Faltenbildung etc. hervorgehenden Anlagen von Organen zeichnen sich sozusagen in allen Fällen durch einen ganz spezifischen Chemismus aus, der von dem des umgebenden Mutterbodens ganz abweicht. Es ist nun ganz auffällig, eine wie große Rolle in den durch Faltung sich absondernden Organanlagen spezifischer chemischer Beschaffenheit einerseits Stoffe spielen, die ein hohes Quellungsvermögen besitzen, andererseits Stoffe, die die Quellung der Kolloide in hohem Maße steigern. Einige Beispiele seien hier auch angeführt: Unter den Hauptbausteinen der Zelle zeichnen sich einige Lipoide, Stoffe, welche in vielen anderen physikalischen Eigenschaften den gewöhnlichen Fetten nahestehen, durch besonders hohes Quellungsvermögen aus, so Lecithin und einige Cerebroside. Das Organ der Wirbeltiere, welches gerade an diesen Lipoiden den größten Reichtum aufweist, ist das Zentralnervensystem. Es entsteht durch Faltenbildung!

Ziemlich reich an Lecithin ist auch die Leber. In ihr spielen aber auch andere Stoffe, die wiederum entweder gut quellbar sind oder die Quellung anderer Kolloide beträchtlich fördern, nämlich

Kohlhydrate, Gallensäuren, Harnstoff und andere eine große Rolle im Stoffwechsel. Glykogen wurde schon in ganz jungen Leberanlagen nachgewiesen. Sehr reich an Glykogen, außerdem aber auch wieder an gewissen Lipoiden (Myelin) ist auch die fötale Wirbeltierlunge.

Die Zellen der ebenfalls durch Faltung entstandenen Chorda verraten ihren Reichtum an stark quellbaren Kolloïden schon in sehr frühen Stadien durch starke Vakuolenbildung, und von dem einen Hauptprodukt des mittleren Keimblattes, der Muskulatur läßt sich bezüglich ihres Caemismus wieder als Besonderheit angeben: Höher Wassergehalt, Vorkommen von Stoffen, welche die Quellung am allerstärksten fördern, und Vorkommen quellbarer Stoffe. Für den Wassergehalt der Muskulatur ganz junger Embryonalstadien wird sogar die enorme Prozentzahl von über 99 angegeben. Milchsäure, ein konstantes Stoffwechselprodukt des Muskels, fördert, wie alle Säuren, die Quellung ganz bedeutend, Kalisalze, von denen die Muskeln fünf- bis sechsmal so viel enthalten wie Natriumsalze, wirken wesentlich besser quellungsfördernd als Natriumsalze.

Damit will ich die Reihe der Beispiele beschließen. Die angeführten Angaben über den Chemismus der betreffenden Organe sind nun an diesen freilich nicht schon in dem Entwicklungsstadium, wenn sie sich von ihrem Mutterboden ausstülpfen oder einfalten, gemacht worden. Es ist aber kaum denkbar, daß ihre Zellen, bei ihrer Sonderung vom Mutterboden, noch vollständig indifferent, von den Zellen des Mutterbodens gar nicht verschieden sein sollen. Sie sind ja übrigens auch schon histologisch von den Zellen der Umgebung meistens zu unterscheiden. Jener spezifische Chemismus wird eben schon in den ersten Anfängen der Organdifferenzierung vorhanden sein, er wird die Ursache bestimmter Wasserabsorptionsvorgänge werden, die dann zur Einfaltung der betreffenden Organanlagen, zu ihrer Sonderung vom indifferenten Mutterboden führen. Speziellere histologische Untersuchungen haben mich in einem Falle, nämlich bei der Ausstülpung der Leberanlage der Gastropoden (*Paludina fasciata*) aus dem Urdarm hievon überzeugt. Im Stadium der Leberausstülpung haben die Leberzellen eigentlich schon eine spezifische Funktion. Sie sind dicht gefüllt mit Tröpfchen, die sich mit Eosin intensiv färben, und wenn man ungefärbte Schnitte mit Millon's Reagenz auf Eiweiß behandelt, gelblich werden. Es dürfte sich um einen Eiweißkörper handeln, den die Leberzellen wohl aus der Urdarmhöhle aufnehmen und vielleicht chemisch verändern. Diese Eiweißtröpfchen sind nun an der Innenseite der Zellen erstens einmal viel intensiver rot gefärbt und zweitens von kleinerem Umfange als in der äußeren, der Leibeshöhle zugewendeten Hälfte. Hier sind sie nur ganz blaß rosa, und so groß und breit, daß sie die seitlichen Zellwände ganz auseinanderdrängen. Die Leberzellen scheinen entweder von der Außenseite mehr Wasser zu absorbieren als von der mit dem viskosen

Eiweißkörper erfüllten Urdarmhöhle, oder aber erfahren die Eiweißtröpfchen in den Leberzellen eine allmähliche chemische Veränderung, so daß sie erst am Grunde der Zellen so stark quellbar werden, daß sie die von der Theorie erwartete stärkere Ausdehnung der konvex werdenden Fläche der Leberanlage mit sich bringen. — Die Annahme, daß in diesem wie in ähnlichen Fällen die Wasseraufnahme in Epithelzellen von der äußeren und der inneren Fläche nicht gleich groß ist, selbst wenn im ganzen Zelleib gut quellbare Kolloide gleichmäßig verteilt sind, ist gar nicht unwahrscheinlich. Sind doch die meisten Epithelzellen schon morphologisch erkennbar, noch viel mehr aber physiologisch bipolar differenziert, so daß z. B. der eine Pol nur sezernieren, der andere nur absorbieren kann.

Der Reichtum der Organanlagen, die in vielen Fällen eine typische Ausstülpung, Einfaltung etc. erfahren, an besonders quellbaren Substanzen macht uns mit Hinblick auf Erscheinungen, die ich in der folgenden Publikation genauer besprechen will, noch eine weitere bekannte Erscheinung verständlich. Wir werden nämlich weiter unten erfahren, daß man durch jede Steigerung der Wasserabsorption (ohne schädliche Nebenwirkungen) experimentell Zellteilungen anregen kann. Dasselbe werden wir aber auch für alle die Fälle mehr oder weniger erwarten müssen, in denen das Neuauftreten von gut quellbaren Substanzen im Stoffwechsel eine stärkere Wasseraufnahme mit sich bringen muß. Und in der Tat sehen wir in sehr vielen Fällen an den in Frage stehenden Organbildungen lokal begrenzt starke Zellvermehrungen auftreten, die den Einstülpungsprozeß sehr verschleiern können, aber auch in extremen Fällen nicht allein, d. h. ohne Beteiligung der oben besprochenen mechanischen Faktoren, die Absonderung der Organanlagen vom Mutterboden herbeiführen dürften. — Interessanterweise sind auch durch starke Zellwucherungen entstandene pathologische Neubildungen wie Carcinome, Sarcome etc. reich an stark quellbaren oder quellungsfördernden Stoffen. —

Das wichtigste Argument zum Beweise der Richtigkeit der vorgebrachten Theorie des Einstülpungsmechanismus ist das, daß es uns möglich ist, die normalerweise stattfindenden Quellungserscheinungen an den sich einkrümmenden Zellamellen experimentell zu verändern und neue, anormale Quellungsprozesse herbeizuführen, und daß dieser Beeinflussung der Quellungserscheinungen stets eine bis in die kleinsten Einzelheiten der theoretischen Erwartungen entsprechende Modifikation des Einstülpungsprozesses selbst folgt.

Die Quellung läßt sich in hohem Grade beeinflussen durch Zusätze löslicher Stoffe zum Wasser. Die neuere Kolloidchemie hat da eine große Reihe von Gesetzmäßigkeiten aufgedeckt, von denen einige für uns besonders wichtige hier mitgeteilt seien.

Die Kolloide quellen in verdünnten Säuren und Alkalien viel stärker als in reinem Wasser. Für biologische Verhältnisse viel wichtiger ist aber, daß auch die Neutralsalze einen starken Einfluß auf die Quellung ausüben. Die Salze lassen sich in eine in den meisten Fällen übereinstimmende Reihe bezüglich der Quellungsbeeinflussung einordnen. Man spricht da von einer Quellungsreihe der Salze, oder da sich die Wirkung der Salze stets aus den Einzelwirkungen ihrer Ionen addiert, von einer Quellungsreihe der Ionen. Von den Alkalisalzen wirken z. B. am stärksten quellend die Lithiumsalze, etwas weniger die Kalisalze und am wenigsten die Natriumsalze. Erdalkalisalze wirken noch schwächer quellend bzw. stärker entquellend als die Natriumsalze. Magnesiumsalze können in absolut neutralem Medium auf die Quellung gewisser Kolloide auch recht fördernd wirken. Die Quellungsreihe der positiven Ionen oder Kationen lautet also: $\text{Li} > \text{K} > \text{Na} > \text{Ca}$.

Von den Salzen desselben Kations wirken am stärksten quellungsfördernd die Rhodanide; es folgen die Jodide und Bromide, in der Mitte stehen die Chloride, und Sulfate wirken in nicht allzu minimalen Konzentrationen stets beträchtlich entquellend. Die Anionenreihe lautet also: $\text{SCN} > \text{I} > \text{Br} > \text{Cl} > \text{SO}_4$. — Jeweils müssen gewisse Nebenumstände, so besonders die Reaktion des Mediums noch berücksichtigt werden, doch von der Besprechung dieser z. T. sehr komplizierten Verhältnisse können wir hier absehen.

Verändert man nun z. B. die Zusammensetzung des Seewassers, das etwa Seeigellarven enthält, indem man — sagen wir — noch stark quellungsfördernde Lithiumionen hineinbringt, so wird sich eine Steigerung der Wasserabsorption in denjenigen Zellen geltend machen, in welche das Lithium überhaupt eindringt. An Blastulen des Seeigels ist die Durchlässigkeit der zukünftigen Entodermzellen größer als die der Ektodermzellen, wir werden also auch in ihnen in erster Linie die Lithiumwirkung zu erwarten haben. Ist uns nun auch ein Mittel gegeben die Wirkung des Lithiums (oder anderer Salze) mehr oder weniger auf die Außenhälfte der späteren Entodermzellen zu lokalisieren, so wäre gerade im Falle des Lithiums ein seltsamer Zustand gegeben. Weil nämlich die äußere Fläche der Entodermzellen stärker aufquellen würde als die innere, müßte, wenn unsere Einstülpungstheorie richtig ist, die Urdarminstülpung in verkehrter Richtung stattfinden.

Eine Lokalisation der Salzwirkungen auf die äußere Hälfte der Zellen muß nun in der Tat in allen den Fällen eintreten, wenn die Salze auf die Eiweißkörper und Lipoide der Zellen fallend wirken. Lassen nämlich die Salze in den Zellen einen oberflächlichen Niederschlag entstehen, so verhindert dieser oder erschwert doch wenigstens das weitere Eindringen aller im Außenmedium gelösten Substanzen also auch der Ionen des betreffenden Salzes selbst. Die Ausflockungen

der Zellkoloide dürfen hierbei natürlich nicht allzu stark werden, sonst würden sie ja die Zellen töten. Daß eine solch feine sich noch in physiologischen Grenzen bewegende Fällung der Zellkoloide in der Tat durchlässigkeitsvermindernd wirkt, wird durch eine große Reihe experimenteller Befunde aus dem Gebiet der physikalischen Chemie der Zellen und der Gewebe wahrscheinlich gemacht. Fällungs- und Quellungserscheinungen sind überhaupt zwei sehr wichtige Faktoren bei den physiologischen Veränderungen des lebenden Plasmas, — das ist eine Erkenntnis, die fast durch jede neue experimentelle Arbeit auf diesem Gebiete gestärkt wird. —

Auch ein genaueres Studium der Fällung der Koloide durch Salze, Säuren und Basen hat interessante Gesetzmäßigkeiten ergeben. Die „Fällungsreihen“ der Ionen haben viel Ähnlichkeiten mit den oben besprochenen „Quellungsreihen“. Für die Anionen gilt unter Umständen sogar dieselbe Fällungsreihe $SCN < I < Br < Cl < SO_4$. Wichtig ist für uns dann aber, daß auch die Rhodanide stark fällend wirken, wenn Calcium mit im Medium enthalten ist, was ja in physiologischen Salzlösungen stets der Fall ist. Für die Kationen gilt die Reihe: $K < Na < Li < Ca$. — Säuren wirken auch fällend, doch dringen nur die organischen für gewöhnlich in die Zellen ein. —

Der Kernpunkt der ganzen Erörterungen ist nun folgender. Finden wir bei einem Salze die beiden Eigenschaften quellungsfördernd und fällend vereinigt, so müssen wir ihm die Fähigkeit zuschreiben, dem Meerwasser, in dem sich Larven entwickeln, zugesetzt an diesen unter geeigneten Umständen eine Umkehrung von Einstülpungsprozessen hervorzurufen. (Im unveränderten Seewasser sind solche Salze nicht enthalten.) In extremer Weise müssen wir eine solche Wirkung von den Lithiumsalzen⁴⁾ und den Rhodaniden erwarten. — Gleichsinnig mit dem Zusatz eines fällend und quellend wirkenden Salzes muß natürlich die Entfernung eines im Meerwasser enthaltenen Salzes, welches fällend und entquellend wirkt, also z. B. der Sulfate, sein.

In den neunziger Jahren hat C. Herbst⁵⁾ sehr eingehende Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Salzlösungen auf die Entwicklung der Seeigellarven angestellt. Ihre Resultate enthalten in sämtlichen Punkten eine vorzügliche Bestätigung aller unserer obigen Kalkulationen.

So erhielt C. Herbst durch Zusatz irgendeines Lithiumsalzes zum Meerwasser Seeigellarven mit nach außen angelegtem Urdarm.

4) Selbst Lithiumsulfat wirkt in den geringen Konzentrationen, in denen es die Zellen noch gut vertragen, quellungsfördernd. Erst von etwas höheren Konzentrationen angefangen wirkt es dann quellungshemmend.

5) C. Herbst, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 55, 446—518 (1892), Mitteil. der zool. Stat. Neapel 11 (1893), Arch. f. Entwmech. 2 (1896); 5 (1897); 9 (1900); Habilitationsschrift (Leipzig 1901); Arch. f. Entwmech. 17 (1904).

typische „Exogastrulae“. Ebenso wird im Rhodankaliumseewasser jede Einstülpung des Urdarmes von *Asterias*-Larven unterdrückt. (Bezüglich meiner Deutung dieser „Mesenchymblastulen“ aus den Rhodankaliumlösungen verweise ich den Leser auf die Hauptarbeit, S. 384.) Rhodanlithium wirkt offenbar wegen seiner zu starken Fällungskraft tödlich, Rhodannatrium wurde nicht untersucht.

Exogastrulen erhielt C. Herbst noch durch einen Zusatz von Natriumbutyrat zum Seewasser und durch Weglassen des Magnesiums aus dem Seewasser. Die Wirkung des Natriumbutyrates ist so zu erklären, daß es sich hydrolytisch in freie Buttersäure und Natronlauge spaltet. Natronlauge dringt nicht in die Zellen ein, die lipoidlösliche Buttersäure hingegen ja. Bei ihr finden wir wieder die beiden Eigenschaften fällend und quellend vereinigt.

Die Wirkung des Magnesiummangels ist etwas komplizierter. Sie beruht auf dem Vermögen von Magnesiumchlorid in nicht zu hohen Konzentrationen die Fällung von Eiweißkörpern durch andere Salze zu verhindern. Magnesiummangel muß daher eine allgemeine Steigerung der Fällungswirkung der Seewassersalze bewirken. An einer solchen Fällung müßten natürlich die an Menge weit überlegenen quellungsfördernden Chloride den Hauptanteil haben. Es wird also an der Außenfläche der Entodermplatte der Seeigellarve ein Niederschlag von vorwiegend quellungsfördernden Ionen entstehen, der dann eben wie in den obigen Fällen die Exogastrulation (bisweilen auch ein Exostomadaeum) veranlaßt. Auch durch eine Temperaturerhöhung läßt sich eine solche allgemeine Fällungssteigerung und damit auch Exogastrulation erreichen (H. Driesch)⁶.

Im normalen Seewasser scheinen vorwiegend die Sulfate, die ja auch im Reagenzglas schon bei viel geringerer Konzentration zu fällen beginnen, eine Niederschlagsbildung in den äußeren Hälften der Blastulazellen der Entodermregion zu veranlassen und so eine Entquellung derselben zu bedingen. Bei Sulfatmangel bleibt diese aus und die Urdarmeinstülpung wird dadurch erschwert oder sogar Exogastrulation hervorgerufen. (Es geht hieraus hervor, daß auch die Anwesenheit der Mg-Ionen des normalen Seewassers die Sulfatfällung nicht verhindert. Magnesiummangel wird ja dann zwar auch die Sulfatfällung stärker werden lassen, doch kann diese Steigerung bei dem geringen Gehalt des Meerwassers an Sulfaten nur geringfügig sein.)

Außer der Urdarmbildung werden auch andere Einstülpungsprozesse durch bestimmte Salzwirkungen beeinflusst. So gibt W. Schimkewitsch⁷) an, daß sich die Statocyste der Cephalopodenembryonen in Li-Seewasser nach außen, statt nach innen anlegt und Ch. Stock-

6) H. Driesch, Mitt. d. zool. Station Neapel 11, 222 (1893).

7) W. Schimkewitsch, Zeitschr. f. wissensch. Zool. 67, 491 (1900).

ard⁸⁾ fand, daß an *Fundulus*-Embryonen im Lithium-Seewasser — vorausgesetzt, daß sie sich überhaupt bis zu diesem Stadium entwickeln —, jede Einstülpung von Augenlinsen unterbleibt. —

Es bleibt mir jetzt nur noch übrig, aus der Fülle von Einzelbeobachtungen, welche C. Herbst an seinem Versuchsmaterial gemacht hat, und welche auch in meiner Hauptarbeit zur Besprechung gelangt sind, einige Beispiele anzuführen, die geeignet sind, zu beweisen, daß die hier besprochenen Salze wirklich in der angenommenen Weise wirken.

Die starke Quellungssteigerung bei Lithiumbehandlung äußert sich an den Seeigel-Exogastrulen schon in der beträchtlichen Dicke des Exodarmes. Dasselbe gilt auch für die Rhodankaliumlarven und schließlich auch für die Larven aus dem sulfatfreien Meerwasser, dem also ein entquellendes Ion fehlt. Daß auch in anderen Fällen eine starke Quellungsförderung der Hauptfaktor bei spezifischen Wirkungen der Lithiumsalze und der Rhodanide ist, werde ich auch in der nächstfolgenden Publikation zeigen können. Für die Lithiumsalze geht sie in unzweifelhafter Weise auch aus den oben zitierten Untersuchungen Stockard's an *Fundulus*-Embryonen hervor, an denen eine ganz beträchtliche Vergrößerung der jedenfalls irgendwelche Eiweißkörper enthaltenden Furchungshöhle, eine starke Aufblähung derselben, stattfindet, wenn das Seewasser Li-Salze enthält. Wie schon erwähnt wurde, sprechen viele Beobachtungstatsachen dafür, daß durch oberflächliche Ausfällung der Zellkolloide durch Salze die Zellen undurchlässiger werden für die im Außenmedium gelösten Stoffe. Reagenzglasversuche haben dann auch gelehrt, daß bei Zusatz eines Salzes, das wie Lithiumsalze selbst stark fällend wirkt, zu einer anderen Salzlösung, also etwa Meerwasser, auch das Fällungsvermögen der anderen Salze gesteigert wird. Das wäre nun bei den Zellen ein weiterer Faktor, der bewirken würde, daß bei Lithiumzusatz die anderen Salze des Meerwassers schwer in die Blastulazellen oder durch die Zellen in das Blastocoel gelangen können. Dies macht sich nun bei den Calciumsalzen an den Seeigellarven sogleich in auffälliger Weise bemerkbar. Gelangen nämlich zu wenig Calciumsalze in das Blastocoel und die Mesenchymzellen, so reicht der Kalkvorrat nicht mehr aus zur Anlage eines normalen Skelettes; und in der Tat ergab sich in Herbst's Versuchen, daß den Lithiumlarven jede Spur eines Kalkskelettes fehlt.

Bringt man Larven, die eine Zeitlang im Lithiumseewasser gehalten wurden, noch vor der Urdarmbildung in reines Seewasser zurück, so entwickeln sie sich auch zu Exogastrulen. Das Lithium wirkt nach, denn es kann aus der Niederschlagsbildung in den Zellen nicht so leicht wieder herausdiffundieren. Es übt seine quellungs-

8) Ch. Stockard, Journ. exp. Zool. 3, S. 107 (1906).

fördernde Wirkung auch weiter aus. Zu neuen Niederschlagsbildungen kann es aber nicht mehr kommen.

Jetzt werden die anderen Salze des Meerwassers nicht mehr schwerer als normalerweise in und durch die Zellen eindringen. Ja durch die gequollenen Zellkolloide werden sie sogar leichter durchdiffundieren, so wie auch im Reagenzglas gelöste Stoffe um so rascher durch eine Gallerte diffundieren, je wasserhaltiger diese ist. C. Herbst fand auch wirklich in den ins Seewasser zurückgebrachten Li-Larven häufig ein ganz bedeutend entwickeltes Kalkgerüst. Jetzt war also sogar mehr Kalk als normalerweise in die Mesenchymzellen gelangt!

Eine Verminderung der Permeabilität der Blastulazellen kann unter Umständen auch bewirken, daß osmotisch wirksame Substanzen des Blastocoels aus diesem schwerer entweichen können und somit der osmotische Druck im Blastocoel noch höher wird. Andererseits wird dann eine Permeabilitätssteigerung zu einer Verminderung des osmotischen Druckes des Blastocoels führen. Bei Entfernung des stark fälschend wirkenden Sulfations aus dem Meerwasser ist im Sinne der obigen Ausführungen eine solche Steigerung der Permeabilität und damit eine Verminderung des osmotischen Druckes zu erwarten, und wir sehen auch, daß in den SO_4 -freien Zuchten von *Asterias*-Larven mehr oder weniger auffallend faltige, schlaaffe Larven entstehen. Magnesiummangel hingegen bewirkt durch die allgemeine Fällungssteigerung eine Erhöhung des osmotischen Druckes im Blastocoel, so daß die Blastulae stets eine straff gespannte Wandung haben.

Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung.

Vorläufiger Bericht.

Von Dr. Josef Spek.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

In der Literatur ist schon wiederholt — freilich nur ganz nebenbei und mit nicht gerade sehr präzisen Begründungen — die Vermutung ausgesprochen worden, daß eine gesteigerte Aufnahme von Wasser in die Zellen diese zu regeren Zellteilungen veranlaßt. Es hat dann aber auch an Vertretern der entgegengesetzten Ansicht nicht gefehlt, die sagten, daß gerade eine Wasserentziehung bei den meisten Anregungen von Zellteilungen der ausschlaggebende Faktor sei.

In meiner im vorhergehenden Aufsatz zitierten Arbeit über die Ursachen der Gastrulainvagination hatte ich auch schon Gelegenheit dieses Problem theoretisch zu erörtern¹⁾ und ich zählte dort die

1) Josef Spek, Kolloidchem. Beihefte, 9, S. 316ff. (1918).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Spek Josef

Artikel/Article: [Studien u^lber den Mechanismus der
Gastrulainvagination. 13-23](#)