

E. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen.

Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 31. S. 311—318. Bd. 32. S. 1—79.

Die Eier der Frösche sind bekanntlich aus einer dunkel pigmentierten und einer weißen Hemisphäre zusammengesetzt. Wirft man sie vor der Befruchtung ins Wasser, so nehmen sie irgend welche beliebige Lagen an, indem die dunkle Hemisphäre sich, sei es nach oben, sei es nach unten, sei es nach irgend einer Seite wendet. Es bildet mit andern Worten die Achse des Eies, welche die Mitte der schwarzen Oberfläche mit derjenigen der weißen verbindet, jeden beliebigen Winkel mit der Richtung der Schwerkraft. Sobald indess die Befruchtung stattgefunden hat, richten alle Eier in kurzer Zeit die schwarze Hemisphäre aufwärts, die weiße abwärts, es stellt also die Eiachse sich vertikal. Durch diese vertikale Achse gehen sodann die beiden ersten Furchen, während die dritte diese unter einem rechten Winkel schneidet. Man hat nun bisher als selbstverständlich angenommen, dass zwischen der Eiachse und den Teilungsrichtungen eine wesentliche Beziehung bestehe derart, dass die durch die Schneidungslinie der beiden ersten Furchungsebenen dargestellte Achse immer und notwendig zusammenfallen müsse mit der Eiachse. Pflüger hat sich dagegen die Frage vorgelegt, ob diese Beziehung denn auch wirklich bestehe, oder ob nicht vielmehr die ersten beiden Teilungen nur deshalb durch die Eiachse gehen, weil diese mit der Richtung der Schwerkraft zusammenfällt. Um dies zu entscheiden, hat er eine große Anzahl höchst interessanter Versuche angestellt und mit bewundernswertem Scharfsinn durchgeführt. Er sann auf ein Mittel die Drehung der Eier zu verhindern und fand dies in der Eigenschaft der frisch aus dem Eileiter genommenen Eier, dass ihre gallertige Hülle dem Glase anklebt, wenn man nur wenige Tropfen besamtes Wasser zusetzt und nach einigen Sekunden alle Flüssigkeit wieder abgießt. Auf diese Weise befestigte er Eier mit jeder beliebigen Richtung der Eiachse an Uhrschildchen und beobachtete nun das Eintreten der ersten Furchungen. Dabei fand er nun, dass die erste Teilung nicht mehr wie unter den normalen Umständen nach der Achse des Eies geschah, sondern stets senkrecht stand, also der Richtung der Schwerkraft folgte, mochte die Eiachse mit dieser einen noch so großen Winkel bilden. Dasselbe gilt für die beiden folgenden Teilungen, von denen die zweite gleichfalls senkrecht, die dritte senkrecht auf den beiden ersten steht.

Nach der Feststellung dieser höchst überraschenden Tatsache war es zunächst die Aufgabe, sich davon zu überzeugen, dass aus den Eiern, deren Furchungs- oder sekundäre Achse nicht mit der Ei- oder primären Achse zusammenfiel, auch wirklich Kaulquappen hervorgingen. Dies ist in der Tat geglückt: Pflüger hat aus solchen

Eiern Larven gezogen, bei denen der Kopf, Rücken und obere Teil des Schwanzes weißgelb wie die weiße Hemisphäre des Eies, der Bauch dagegen mehr oder weniger pigmentirt war. Allmählich glich sich durch Ausbreitung des Pigments auf den Rücken der Unterschied aus. Pflüger formulirt nach seinen Beobachtungen das Resultat in folgendem Satz: „Ein und dasselbe Ei kann sich bei der ersten Entwicklung in sehr verschiedenen Richtungen teilen, je nachdem man willkürlich den Winkel wählt, den die Eiachse mit der Richtung der Schwerkraft macht. Schließlich entwickeln sich aus diesen Eiern doch normale Tiere.“ Es ist allerdings nicht ganz gleichgültig, welchen Wert dieser Winkel hat. Die obere Hemisphäre darf einen größern weißen als schwarzen Teil zeigen; war sie indessen ganz weiß, so wurden die Embryonen abnorm und starben; ja bei Eiern, welche ihre weiße Hemisphäre grade aufwärts kehrten, trat überhaupt die Furchung nicht ein. Die Ursache der letztern Erscheinung ist möglicherweise die Existenz einer Mikropyle und zwar am schwarzen Pole; diese würde bei der genannten Stellung des Eies gegen die Unterlage gestemmt und dadurch verschlossen sein. Ist diese Annahme richtig, so muss eine Veränderung der Lage des Eies natürlich eine Befruchtung ermöglichen. Das ist nun tatsächlich der Fall: nach Zusatz einer größern Wassermenge, welche das Ei vom Glase abhob, trat regelmäßig die Furchung im Verlauf einiger Zeit ein.

Um den Modus der Einwirkung der Schwerkraft genauer zu ermitteln, suchte nun Pflüger festzustellen, ob die Schwere nur in den Momenten wirkt, wo sich die Teilungen vollziehen, oder aber kontinuierlich die Organisation beeinflusst. Er ordnete zu diesem Behufe seine Versuche folgendermaßen an. Eier mit schief liegender Eiachse wurden einige Minuten vor dem Auftreten der zweiten Furche so verlagert, dass die sekundäre Achse mit der Richtung der Schwerkraft einen Winkel bildete. In diesem Falle trat die Furchung genau so ein, wie wenn die Lage nicht verändert worden wäre. Es kann demnach die Arbeit, welche die Schwere in der Zeit zwischen der ersten und zweiten Furchung im Ei verrichtet hat, nicht mehr dadurch beseitigt werden, dass man dieselbe Kraft nach Ablauf der Frist auf kurze Zeit in anderm Sinne wirken lässt. [Es ist aber hierbei offenbar zu beachten, dass das Ei sich in der Zeit zwischen je zwei Furchungen nicht in Ruhe befindet, sondern dass inzwischen die Teilung desselben sich durch die Teilung des Kerns vorbereitet. Nachdem einmal die Kernspindel gebildet ist und eine bestimmte Richtung angenommen hat, wird die Furchung dieser entsprechend eintreten müssen. Ref.] Wenn dagegen die Eier eine Stunde nach der Befruchtung gedreht werden, so wird die zweite Furchung durch diese Drehung beeinflusst und geschieht so, wie sie der letzten Lage des Eies entspricht. Noch leichter gelingt der Nachweis für die

dritte Furche, die durch einen dem obern Ende der Furchungsachse nähern Parallelkreis geht. Wurde das am Uhrgläschen klebende Ei nach der zweiten Furchung umgekehrt, so trat die dritte Furche in der Nähe des jetzt nach unten gewandten Endes der Furchungsachse auf, also als wäre das Ei nicht gedreht. Erfolgte die Umkehrung hingegen schon eine Stunde nach der Befruchtung, so erschien sie auf der jetzt obern Hemisphäre, die mithin im Laufe der verstrichenen Zeit die Eigenschaften der ursprünglich obern angenommen hatte.

Auch die bekannte Erscheinung, dass die Zellenentwicklung bei normaler Eilage auf der obern, schwarzen Hemisphäre rascher fortschreitet als auf der untern weißen, so dass die erstere bald viel mehr Teilprodukte enthält als die letztere, erweist sich nach Pflüger's Untersuchungen als ein Einfluss der Schwere. Die Zellen entwickeln sich auf der obern Fläche nicht deshalb rascher, weil diese schwarz ist, sondern weil sie die obere ist. Denn wenn die Eiaxe mit der Richtung der Schwerkraft einen Winkel macht, so dass die obere Hemisphäre teils weiß teils schwarz ist, so zeigt sich, dass symmetrisch um die Furchungsachse die Energie der Zellteilung ganz die gleiche ist, mag es sich um Vorgänge in der schwarzen oder weißen Hemisphäre handeln. Diesen Tatsachen entsprechend gelingt es durch Umkehrung der Eier den Prozess auf der bisher untern und langsam sich entwickelnden, nun nach oben gekehrten Seite so zu beschleunigen, dass derjenige auf der entgegengesetzten überholt wird.

Nachdem auf diese Weise sicher gestellt war, dass die Schwerkraft die Teilungen des Eies je nach der künstlich hergestellten Richtung der Eiaxe in sehr verschiedenen Richtungen verwirklichen kann, erwuchs dem Verf. die Aufgabe zu entscheiden, ob die Organisation des werdenden Tieres ebenso ohne Beziehung zur Eiachse steht wie die Ebenen der ersten Furchungen. Pflüger konstatiert in dieser Beziehung durch eingehende Schilderung mehrerer Fälle, dass „nicht bloß die Primitivwülste, soweit aus ihnen das Rückenmark u. s. w. hervorgeht, sondern auch die Gehirnanlage auf der weißen Hemisphäre entstehen kann. Danach scheint die Schlussfolgerung unvermeidlich, dass das zentrale Nervensystem und entsprechend alle andern Organe sich bei abnorm gerichteten Eiern aus jedem beliebigen Teile der Eisubstanz entwickeln können.“ Es entsteht nun die Frage, ob die Schwerkraft auch im stände ist, den Ort zu bestimmen, wo ein bestimmtes Organ entsteht. Pflüger forschet daher zunächst nach einer Beziehung zwischen der Medianebene des Embryos bei nicht vertikaler Richtung der Eiachse und dem System der primären und sekundären Meridiane. Da bei abnorm gerichteten Eiern die erste Furchungsebene nicht zum System der primären, sondern der sekundären Meridiane gehört, so sollte man erwarten, dass bei den aus

solchen Eiern hervorgehenden Embryonen auch die Medianebene zum sekundären System zu rechnen sei. Denn der Verf. fand mit Roux („Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo.“ Referat siehe weiter unten S. 608), dass bei Eiern mit vertikaler Eiachse die Ebene des ersten Furchungsmeridians und die Medianebene des Embryos zusammenfallen. [Rauber ist es hingegen durch seine Untersuchungen („Furchung und Achsenbildung bei Wirbeltieren“. Zool. Anz. 1883. Nr. 147. S. 463) wahrscheinlich geworden, dass die erste Furchung des Froscheies nicht die Längsachse, sondern die Querachse bezeichnet. Ref.] Im Gegensatz dazu fand Pflüger aber, dass bei Eiern mit nicht vertikaler Eiachse die Ebene der ersten Furchung nicht mit der Medianebene des Embryos identisch war, sondern mit ihr die verschiedensten Winkel bildete. Die Medianebene des Embryos gehört bei abnorm gelagerten Eiern vielmehr zum System der primären Meridiane, grade so wie es unter normalen Verhältnissen der Fall ist. Verf. zieht daraus und aus der Tatsache, dass Unregelmäßigkeiten in der Furchung, z. B. starke Exzentrizität der Furchungsachse, später ausgeglichen werden, den Schluss: „die Furchung soll das Bildungsmaterial in kleine Bausteine verwandeln, und es ist ziemlich gleichgiltig, in welcher Reihenfolge die vorschreitende Zerkleinerung sich vollzieht.“

Wenn aber die Medianebene des Embryos sowol bei normal als auch bei abnorm gerichteten Eiern zum System der primären Meridiane gehört, so liegt die Vermutung nahe, dass bestimmte Teile des Embryos auch nur auf demselben primären Parallelkreise entstehen, welches auch immer die Richtung der Eiachse war. Es müsste also z. B. das Rückenmark entweder stets auf der schwarzen — wie die bisherigen Beobachter angaben — oder stets auf der weißen — wie Pflüger beobachtet hatte — Hemisphäre entstehen. Es galt demnach, den Ort der Bildung des Rückenmarks sicher festzustellen, und das Resultat der eingehenden Darlegung der Beobachtungen des Verf. lautet im Gegensatz zu der bisherigen Ansicht, dass sich das Rückenmark immer aus der weißen Hemisphäre entwickelt. Er verfolgte, um dies nachzuweisen, die Ortsveränderungen der Rusconi'schen Oeffnung und fand, dass dieselbe nach ihrer Entstehung von einer Stelle des Eiaequators auf dem Eimeridian nach der gegenüberliegenden Stelle des Aequators durch die weiße Hemisphäre wandert, ohne dass die Achse des Eies sich bewegt, sodann aber durch eine Rotation des Eies um eine horizontale wieder an ihren ursprünglichen Ort gelangt.

Wenn mithin feststeht, dass das Zentralnervensystem immer sich aus der weißen Hemisphäre entwickelt, so könnte man geneigt sein zu schließen, dass doch ein bestimmtes Organ sich nur aus einem bestimmten Teile des Eies zu entwickeln vermöge, unabhängig von

der Schwerkraft, dass mit andern Worten die aus den ersten Beobachtungen hervortretende Gleichwertigkeit aller Teile oder die „Isotropie“ der Eier — wie Pflüger's Kunstausdruck lautet — nicht existirt. Pflüger sucht indessen darzutun, dass es sich trotzdem anders verhält, dass nämlich wenigstens eine bedingte Isotropie besteht. In diesem Sinne macht er zunächst die Tatsache geltend, dass auch bei Eiern mit abnorm gerichteter primärer Achse die Rusconi'sche Oeffnung niemals auf der obern Hemisphäre entstand, obwol mehr als 1000 Eier beobachtet worden sind. Die Eier haben das deutlich erkennbare Bestreben, wenn sie mit geneigter Eiachse fixirt sind, sich aufzurichten, d. h. diese Achse vertikal zu stellen, indem sie um eine horizontale Achse rotiren. Einige Zeit nach der Befruchtung schwindet diese Tendenz, und das Ei gelangt zur Ruhe, und zwar ehe die Vertikalstellung erreicht ist; ja Pflüger beobachtete, dass selbst ein Zurücksinken in die Furchungsachse stattfand, wenn er versuchte, nachträglich die Eiachse aufzurichten. Wenn aber die Teilungsprodukte auf der obern Hemisphäre so klein geworden sind, dass man sie nur noch eben mit bloßem Auge unterscheiden kann, so tritt eine neue Rotation in derselben Richtung ein, die indessen abermals das Ziel, die Vertikalstellung der primären Achse, nicht erreicht.

Die Rusconi'sche Oeffnung entsteht immer als horizontaler Spalt dicht unter dem tertiären Aequator in dem Bereiche, wo er die weiße Hemisphäre durchzieht und wird gehälftet von der vertikalen Meridianebene, welche die primäre Eiachse enthält. Die Entstehung der Rusconi'schen Oeffnung oder des Gastrulamundes (Blastoporus) ist also an die weiße Hemisphäre gebunden; in dieser aber ist der Ort unabhängig von der primären Achse, vielmehr bestimmt durch die Neigung der primären Achse gegen die Richtung der Schwerkraft. Und so gelangt Pflüger zu dem Satze: „Die Medianebene des Embryos ist bei Eiern mit geneigter Achse die des vertikal stehenden primären Meridianes und also identisch mit der Vertikalebene, welche die Mitte der Rusconi'schen Oeffnung und die Eiachse enthält. Weil dieser Satz für jede willkürlich gewählte Richtung der primären Achse gilt, so folgt, dass alle primären Meridiane gleichwertig sind. Derjenige, dessen Lage der Richtung der Schwerkraft folgt, ist der die Organisation bestimmende. Auf der einen Seite der lotrecht stehenden primären Medianebene entsteht die rechte, auf der andern die linke Hälfte des Organismus. Denkt man sich den primären Meridian in zwei Hälften geteilt durch die primäre Achse, so dass also jede Hälfte halb der schwarzen, halb der weißen Hemisphäre entspricht, so sind diese beiden Hälften wieder gleichwertig. Die Embryonalanlage wird aber stets gefunden auf derjenigen Hälfte des lotrechten primären Meridianes, welche bei schief liegender primärer Achse die obere ist. Abermals entscheidet

die Beziehung zur Richtung der Schwerkraft. Die einzelnen Teile einer Meridianhälfte können nun nicht als gleichwertig betrachtet werden. Niemals sah ich die erste Entstehung der Rusconi'schen Oeffnung und des zentralen Nervensystems auf der schwarzen Hemisphäre. Sie entstehen stets vom weißen Gürtel des tertiären Äquators aus. Hier ist der Krystallisationspunkt der spezialisirten Organisation. Von hier aus entsteht der Kopfteil des Nervensystems stets in der Richtung nach dem schwarzen, der Steißteil in der nach dem weißen Pol.“

Aus diesem Verhalten leitet Pflüger nun eine Hypothese über die molekulare Struktur der Eissubstanz und die Einwirkung der Schwerkraft auf dieselbe ab. Danach hat die Eissubstanz eine „meridiale Polarisation“. Der Verf. stellt sich „auf jeder Meridianhälfte eines Eies in der Richtung dieser Linie polarisirte für alle Hälften gleichwertige Molekülreihen vor. Die Schwere allein bestimmt vermöge der Richtung der Eiachse, welche dieser Molekülreihen die herrschende wird. Es ist diejenige, welcher allein im Ei die ausgezeichnete Eigenschaft zukommt, in einem vertikalen primären Meridian zu liegen.“ Die bevorzugte Molekülreihe soll auf Kosten der übrigen Eissubstanz wachsen, wie die Hinterbeine einer Kaulquappe auf Kosten des Schwanzes.

Pflüger denkt sich also, „dass das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der spätern Organisation des Tieres besitzt, so wenig als eine Schneeflocke in einer wesentlichen Beziehung zur Größe und Gestalt der Lawine steht, die unter Umständen aus ihr sich entwickelt. Dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht, kommt daher, dass er immer unter dieselben äußern Bedingungen gebracht ist.“ Dagegen soll den polarisirten Molekülgruppen doch die Fähigkeit innewohnen, einem neuen Organismus den Ursprung zu geben. Sie müssen aber durch die Einwirkung der Schwerkraft bevorzugt, sonst gleichwertigen Molekülgruppen ihre nächste Bestimmung aufopfern, und Pflüger nimmt nun an, sie würden zum Aufbau der Geschlechtsorgane verbraucht. Hier sollen sie, wie die Muskeln den Nährstoff in Muskel-, die Nerven in Nerven-, die Drüsen in Drüsensubstanz verwandeln, Moleküle identischer Organisation aus dem Nährmaterial prägen. „So begreift man, warum aus dem Ei ein Organismus entsteht, der dem der Eltern gleicht, und warum das Kind Molekülgruppen erzeugt identisch denen, aus welchen es selbst entstand.“

J. W. Spengel (Bremen).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1883-1884

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Pflüger E. F. W.

Artikel/Article: [Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. 596-601](#)