

Intracellulare Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren.

Von **J. Kollmann.**

Hiezu Tafel VIII.

Der Nachweis der weitesten Verbreitung intracellulärer Verdauung ist ein Erfolg, dessen sich die mikroskopirende Biologie rühmen darf. Mit der fortschreitenden Beobachtung der Protozoen und der niederen Metazoen, wie Spongien, Cölenteraten und Turbellarien vertieft sich die Kenntniss des Vorganges. Mit der Erfahrung, dass eine nahrhafte Substanz als sichtbare Masse in das Innere einer Zelle eindringe, und in ihr verdaut werde, war der Weg gebahnt, und noch mehr damit, dass es festgestellt wurde, wie amœboide Bewegung es ist, welche den Prozess der Aufnahme vollführt. So unendlich wechsellvoll derselbe aber auch im Reich der Wirbellosen und der Wirbelthiere sein mag, die weiteren Schicksale der aufgenommenen Nahrung sind nicht von geringerer Bedeutung. Knüpfen sich hieran vorzugsweise physiologische Probleme, so sind es allgemein biologische, die sich unmittelbar anschliessen.

Bei einer Untersuchungsreihe über den Randwulst der Reptilien und Vögel drängte sich mir wiederholt die Beobachtung auf, dass alle Schichten der Keimhaut, mit Ausnahme des eigentlichen Mesoblast¹⁾, in den frühesten Entwicklungsstadien Dotterbestandtheile incorporiren und verdauen. Die intracellulare Verdauung spielt also selbst bei hochentwickelten Vertretern schon bei dem ersten Aufbau des Organismus eine bedeutende Rolle, nicht bloß bei dem reifen Wesen. Und zwar verdauen die Entoblastzellen, die Ektoblastzellen und endlich jene, welche ich in den Keimhäuten der Wirbelthiere als Poreuten²⁾ bezeichne. Am schärfsten ist die Erscheinung an den Entoblasten zu beobachten, und zwar um Vieles besser gerade an der Keimhaut, als an ihren Nachkommen, den entodermalen Zellen des erwachsenen Organismus. Dort nehmen sie nämlich Dotterkugeln auf, die an sich schon leicht zu erkennen sind, aber unter der Anwendung der Reagentien sich sehr auffallend färben. Hat man also an diesen Entoblastzellen ein günstiges Objekt, das die Incorporirung schon sehr deutlich darlegt, so sind gerade sie noch besonders dadurch werthvoll, dass die allmähliche Verdauung Schritt für Schritt zu controlliren ist. Was ich hier über diese Vorgänge mitzutheilen gedenke, sind übrigens nur die auffallendsten Erscheinungen, die mit einfachen Hilfsmitteln uns entgegen treten. Ich zweifle nicht, dass gerade den Entoblasten noch mehr Geheimnisse zu entlocken sein werden mit Hilfe jener Methoden, welche jüngst z. B. Ogata (Nr. 17) mit so viel Erfolg angewendet hat.

1) Unter Mesoblast verstehe ich lediglich die axiale Anlage der Keimhaut. Das sog. Mesoderm ist kein einheitliches embryonales Organ.

2) Von πορεύομαι, ich gehe fort, reise.

Ich werde zunächst die Vorgänge schildern bei den

Entoblastzellen,

der Eidechse, an der ich auf diese Erscheinung aufmerksam wurde.

Es handelt sich hier um Keimhäute eines vorgeschrittenen Stadiums; der Embryo, die axiale Anlage, zeigt die Allantois und 4—6 Urwirbel, dagegen ist die Blutcirculation noch nicht im Gange.

Auf der Keimhaut selbst unterscheide ich um diese Zeit folgende Bezirke:

1. Die axiale Anlage (Embryo).
2. Das helle Embryonalfeld.
3. Die Area vasculosa, in der eben die leicht gelblichen Blutzellenhaufen auftauchen.
4. Die Area vitellina alba.
5. Die Area vitellina flava.

Die letzten vier Abtheilungen sind Ringe von verschiedenem Aussehen, welche wie bei dem Vogel concentrisch die axiale Anlage umkreisen.

Von diesen fünf Gebieten eignet sich nur dasjenige der Area vasculosa und der Area vitellina alba für die Betrachtung der intracellularen Verdauungsvorgänge. Denn in dem Bereich der axialen Anlage und des Embryonalfeldes sind die Entoblastzellen auffallend niedrig, in demjenigen der Area vitellina flava fehlen sie noch vollständig, der ganze Prozess ist dort wenigstens noch unklar.

Alle Mittheilungen beziehen sich also nur auf verdauende Zellen aus dem eben erwähnten für die Betrachtung vorzugsweise günstigen Gebiet, und auf Keimhäute, welche der bekannten Erhärtung in Pikrin-Schwefelsäure unterworfen worden waren, der die all-

mählig Erhärtung in Alkohol folgte, die Einbettung in Celloid nach der Angabe Schiefferdeckers (Nr. 24), die Herstellung der Schnitte mit dem Mikrotom und die Aufbewahrung in Glycerin.

Die Zellen besitzen sehr verschiedene Grösse (Fig. 1 u. 2); es ist eine wechselvolle Reihe schon in dieser einen Hinsicht. Da ist eine Gruppe lang, cylindrisch, andere sind mehr kuglich oder kurz oval, und noch andere sind nur an dem dotterwärts gerichteten Ende unversehrt, während das gegen die Keimhaut gerichtete geöffnet ist. Man geht wohl kaum fehl, diese Schwankungen in der Grösse als abhängig von einem verschiedenen Grad der Füllung sich zu denken. Die einen haben viel aufgenommen, sind sehr stark gefüllt, die anderen haben einen Theil der Inhaltsmasse bereits an die Lacunen zwischen den Keimblättern abgegeben. Mit unseren Vorstellungen über die Form der Epithelien wäre es wenigstens schwer vereinbar, eine solche Variation in der Form ohne irgend einen nachweisbaren Grund anzunehmen. Der Inhalt hat bei allen Zellen das Ansehen des Protoplasma, ist in einigen Fällen bei Fig. 2, Nr. 1, etwas dichter an dem unteren, dem Dotterende, angehäuft. Ueberdiess durchziehen Stränge desselben den Zellkörper; auch sie sind unten zahlreicher, namentlich gilt dies bei der Gruppe Fig. 2, Nr. 1, um sich weiter oben allmählig zu verlieren.

In dem Protoplasma des Zellkörpers finden sich Kugeln mit fettähnlichem Glanz, welche incorporirt sind (Fig. 1, Nr. 1 u. Fig. 2). Dieselben Elemente kommen auch in dem flüssigen Dotter in grosser Zahl vor. Sie sind von verschiedenem Umfang, doch überschreiten sie im Ganzen den Diameter von $\frac{1}{110}$ — $\frac{1}{120}$ mm. niemals in den mir zugänglichen Stadien; ob in späteren nicht auch Kugeln von $\frac{1}{60}$ — $\frac{1}{40}$ mm. aufge-

nommen werden können, wie dies bei dem Hühnchen der Fall ist, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Der Kern der Entoblastzellen hat in der Regel ovale Form, ist hell und nimmt, wie dies immer der Fall, bei der Imbibition den Farbstoff kräftiger auf als das Zellprotoplasma. Sein Inhalt besitzt entweder ein scharf hervortretendes Kernkörperchen, oder eine grössere Menge concentrisch liegender Massen, wahrscheinlich Reste von Kernfäden; doch habe ich dem Verhalten des Kerns nach dieser Richtung hin nur vorübergehende Aufmerksamkeit geschenkt. Wichtiger erscheint mir seine wechselnde Lage. Sie ist bald an dem oberen Zellenende, bei der Gruppe Fig. 2, Nr. 1, oder tief in dem unteren Ende, wie bei Fig. 2, Nr. 3.

Höchst auffallend sind Zellen, welche nach oben geöffnet erscheinen (Fig. 2, Nr. 3). Ich habe sie anfangs für Kunstprodukte gehalten, allein ihr häufiges Vorkommen und eine Schnittrichtung, welche den Gedanken an eine solche Messerwirkung ausschliesst, lassen mich vermuthen, dass hier ein physiologischer Zustand der Zelle vorliege.

Ist dies der Fall, dann bestände die Stoffabgabe der Entoblastzellen nicht in einer einfachen Diffusion, sondern in einer direkten Wanderung der Masse. Wie die Aufnahme nicht ausschliesslich auf dem physikalischen Vorgang der Osmose beruhte, so wäre das auch mit der Stoffabgabe der Fall. Werden von den Entoblastzellen Dotterkugeln vollkommen mechanisch aufgenommen, so ist es wohl denkbar, dass die Entleerung der verdauten Substanz ähnlich stattfindet. Es hat durchaus nichts überraschendes, dass uns Zellen wie durch eine Membran abgeschlossen erscheinen, es vielleicht auch in der Wirklichkeit sind, aber während bestimmter physiologischer Zustände sich in dieser Hinsicht geradezu

entgegengesetzt verhalten. Man muss überdies wohl beachten, dass jede dieser Entoblastzellen in dreifacher Weise thätig ist:

1. sie nimmt auf und verdaut;
2. sie gibt die verdauten Stoffe in veränderter Form ab;
3. sie vermehrt sich.

Hier interessiren uns nur die beiden ersten Funktionen, welche in eine und dieselbe Zellenindividualität verlegt sind. Während der Mikro-Organismus die verdauende Rolle spielt, erscheint er uns, namentlich unter der Anwendung der Reagentien, allseitig geschlossen. Allein während der zweiten Funktion fehlt an demjenigen Ende, durch das der Zellenleib die Stoffe entlässt, die Begrenzung, weil eben dort die Masse in der Wanderung begriffen. Ich hätte jeder Deutung dieser Art entsagt, hätte ich nicht auch dotterwärts ähnlich geöffnete Zellen gefunden. So drängte sich aber der Vergleich der Entoblastzellen mit einer einzelligen Drüse auf. Er liegt um so näher, als auch hier nicht nur wirbellose Thiere und zwar reife Organismen mit herangezogen werden können, sondern selbst entodermale Zellen und sogar solche von Säugethieren, ja selbst von dem Menschen. Ich denke hier einmal an die Epithelzellen des Darmrohres überhaupt, dann aber an die secernirenden Zellen der Fundus- und Pylorusdrüsen des Magens.

Mein Hinweis soll sich hier lediglich auf eine der neuesten Arbeiten über diesen Gegenstand, auf die Mittheilungen von Ph. Stöhr (Nr. 27 u. 28) beschränken, in welcher die betreffenden Arbeiten über Darmepithelien von Arnstein, Eimer, Edinger, Heidenhain (Nr. 2), Nussbaum, Koller u. A. vollständig aufgeführt sind. Wenn die Belegzellen des Menschen, des

Hundes, der Katze und des Kaninchens an der Begrenzung des Drüsenlumens in der von Stöhr beschriebenen Form theilnehmen, wie ich dies auch selbst an Präparaten dieser Art feststellen konnte, so heisst das nichts anderes, als dass die Zelle ihren Inhalt in das Drüsenlumen direkt entleert. Das Verhalten der von mir dargestellten Entoblastzelle aus der Keimhaut des Reptils und dasjenige der entodermalen Zelle aus dem Magen des Säugers wären sich, während der Dauer der nämlichen Funktion, was die Massenwanderung durch das offene Zellenende betrifft, vollkommen gleich.

Diese zweite Funktion der Entoblastzelle schien mir auch in dieser etwas fremdartigen Form, wie sie an der Keimhaut des Reptils entgegentritt, wichtig genug, um ihr noch eine besondere Abbildung zu widmen; denn ich bemerkte wiederholt nicht nur geöffnete Zellen, welche eine unverkennbare Beziehung zu den Poreuten Fig. 1—5 *m* hatten, sondern ich konnte sogar Zellen auffinden, aus denen der Inhalt gerade herauszuquellen im Begriffe war. Ich habe eine solche in Fig. 5 abgebildet und zwar sehr vergrössert, damit die Verhältnisse um so leichter erkennbar sein sollten. Die ausgeflossene Protoplasmamasse theilte sich in zwei Ströme, von denen jeder mit dem Ausläufer eines Poreuten in Verbindung stand (Fig. 5, *m*). Die Austrittsstelle erscheint wie durch eine Explosion zerrissen. Wie weit dies richtig, entzieht sich einer genaueren Beurtheilung. Mir machten die dunkeln Schatten diesen Eindruck bei der Oelimmersion und der seitlichen Beleuchtung mit künstlichem Licht. Ob das sich genau so verhält ist im Ganzen gleichgiltig. Der Schwerpunkt der Erscheinung liegt in der Massenwanderung des Zelleninhaltes, in dessen Tiefe sich ein grosser Kern befand.

Die Vorgänge der intracellularen Verdauung an den Entoblastzellen der Keimhaut des Hühnchens scheinen manigfaltiger, was die Incorporirung der Dotterkugeln betrifft. Es liegt dies vielleicht jedoch nur daran, dass mir ein grösserer Reichthum verschiedener Entwicklungsstufen zur Verfügung stand, und dass verschiedene Methoden der Erhärtung¹⁾ und der Färbung²⁾ in Anwendung gekommen waren.

Alle Präparate sind dem Bereich der Area vasculosa entnommen und zwar Keimhäuten mit 7—20 Urvirbeln, also kurze Zeit vor und nach dem Schluss des Herzens. Die Figuren sind weit über jene Grösse gezeichnet, welche Tauchlinsen entwerfen; die Gebilde sind ja bekannt genug, es handelt sich hier also hauptsächlich um die deutliche Darstellung und die Interpretation namentlich der Einzelheiten. So schien es mir gestattet, gerade die Details mit jener Deutlichkeit zum Ausdruck zu bringen, welche durch die Complication des Zellinhaltes geboten ist.

Zunächst seien zwei wesentliche Unterschiede der Bilder erwähnt, welche wohl von der verschiedenen Behandlung abhängig zu machen sind, nämlich die Entoblastzellen in Fig. 1, im Vergleich mit denen in den Fig. 3 und 4.

Die ersteren sind reicher an Protoplasma, der Zellinhalt ist charakteristischer in Fäden und Streifen oder Haufen angeordnet, während in den zuletzt erwähnten Figuren die Zelle mit Ausnahme dunklerer Massen wie leer erscheint. Der Gegensatz ist so bedeutend, dass in dem einen Fall die ganze Zelle mit geringen Ausnahmen den Eindruck eines zwar durchsichtigen aber doch

1) Salpetersäure von 5 : 100 und Pikrin-Schwefelsäure.

2) Boraxkarmin und Hämatoxylin.

soliden Körpers macht, während die andern theilweise wie glashelle Ballons aussehen, in welchen Inhaltmassen schweben. Das hängt offenbar dort mit der Salpetersäure und hier mit der Pikrinschwefelsäure zusammen, von denen die eine ungemein rasch und energisch wirkt und das Eiweiss coagulirt, während dies bei der anderen nicht in gleichem Grade der Fall ist. Das Mehr oder Weniger der im Weingeist und Wasser unlöslichen Niederschläge entscheidet hier das Aussehen der Zellen, und nur aus der Combination der mittels der beiden Behandlungsmethoden gewonnenen Resultate wird sich das physiologische Verhalten annähernd bestimmen lassen.

Im Allgemeinen sei bemerkt, dass bei dem Hühnchen die Individualität der einzelnen verdauenden Entoblasten viel wechsellvoller in die Erscheinung tritt (Fig. 3 und 4), als bei der Eidechse (Fig. 1). Da sind Zellen ausgedehnt ad maximum, und gefüllt nicht allein mit Dotter-Elementen und Protoplasma und protoplasmatischem Netz, sondern auch leere Räume, Vacuolen, zeigen an, dass dort vorher offenbar in Alcohol oder in den Säuren lösliche Substanzen sich befanden.

In einem schneidenden Gegensatz hierzu sind Entoblasten, welche klein, wie zusammengepresst zwischen den ausgedehnten sitzen, und weder Dotterkugeln enthalten, noch sonst irgend etwas bemerkenswerthes, wenn man nicht den Kern als etwas solches hervorheben sollte. Allein selbst diese Zellen sind nicht einmal alle in einem gleichen physiologischen Zustand. In Fig. 1, Nr. 4, liegen zwei neben einander, von denen die eine mit vielkörnigem Protoplasma versehen, unter dem Einfluss des Karmins sich intensiv roth färbte, während die andere kaum Spuren körnigen Zellinhaltes aufwies und deshalb nahezu blass geblieben war.

Wie in der Grösse, so herrscht auch in der Form

beträchtlicher Wechsel. Ein einheitliches Prinzip ist kaum erkennbar, sondern je nach Raum und augenblicklicher physiologischer Rolle sind sie lang oder kurz, cylindrisch oder spindelförmig, dünn oder dick. Auf den ersten Blick und bei schwacher ($\frac{300}{1}$) Vergrößerung glaubt freilich das Auge überall Regelmässigkeit zu finden, allein genauere Prüfung ergiebt, dass das gerade Gegentheil herrscht: nämlich ein bedeutender Grad von Unregelmässigkeit. Ich finde hierfür eine Erklärung nur in der complicirten Funktion jeder dieser Zellen, die ich schon weiter oben bezeichnet habe als: Verdauung, Secretion und Vermehrung. Bei dem Hühnchen habe ich, soweit meine Umschau reicht, freilich nur die Vorgänge der Incorporirung von Elementen beobachtet, und auch hier selbstverständlich nur die abgeschlossenen Prozesse an der todten Zelle. Auf welche Weise Secretion und Vermehrung stattfinden, kann ich nicht angeben, obwohl die letztere zweifellos sehr energisch vor sich geht. Mit der Ausdehnung der Area vasculosa breitet sich ja bei dem Hühnchen der verdauende Entoblast allmählig über die ganze Dotterkugel aus. Die Oberfläche vermehrt sich also unablässig, besonders noch dadurch, dass die Gefässe dotterwärts halbkuglig über die Ebene der Area vasculosa vorspringen. Dennoch habe ich in dem von mir untersuchten Bereich keine Zellenvermehrung gesehen, und konnte mich auch nicht überzeugen, dass um diese Zeit zwischen den Gefässen die Schichte des Entoblast sich verdoppelt habe, wie angegeben worden ist. Dies mag vielleicht später eintreten; bisweilen konnte ich wohl bei schwachen Vergrößerungen Stellen finden, welche den Anschein einer zweifachen Schichte von verdauenden Zellen hatten. Allein die Entscheidung ist sehr schwer, und es wollte mir immer scheinen, als handle es sich

hier um die obere Hälfte einer langgestreckten Zelle, deren Protoplasma in irgend einem Ende aufgehäuft, den Eindruck von zweien hervorrufen kann (Fig. 3, besonders die beiden vorletzten Zellen). Doch will ich kein entscheidendes Urtheil über diesen Gegenstand abgeben, bevor mir nicht eine breitere Erfahrung zu Gebote steht, sondern nur den obigen Bedenken Ausdruck geben mit dem Hinweis, dass das verdauende Entoderm, soweit im Augenblick meine Erinnerung reicht, in dem Darm der erwachsenen Thiere auch nur in einfacher Schichte vorkommt.

Ist der Wechsel der Grösse und der Form schon sehr bedeutend, so ist dies nicht in geringerem Grade mit den Bestandtheilen des Inhaltes der Fall. Das Protoplasma z. B., um mit der vornehmsten Substanz zu beginnen, ist entweder in dem Grund der Zelle angehäuft (Fig. 3), oder an dem oberen Ende, oder es umgiebt den Kern und strahlt von ihm in verschiedenen gerichteten Zügen aus, Vacuolen begrenzend, wie in Fig. 1, Nr. 2 und 5; Fig. 3, Nr. 1. Man wird wohl kaum irre gehen mit der Annahme, dass hier durch das Reagens die sich bewegende und verdauende Protoplasmanasse erstarrt vor uns liegt. So deute ich denn die in einem Korbgerüst von Protoplasma liegende Dotterkugel in Fig. 1, Nr. 7; Fig. 2, Nr. 3 oder Fig. 3, Nr. 1 in ähnlichem Sinne. Sie liegt eingeschlossen in dem verdauenden Zellenkörper, der helle Raum in ihrer nächsten Umgebung ist wahrscheinlich ein Kunstprodukt, durch Wasserentziehung hervorgerufen, und der in gleicher Entfernung retrahirte Zellinhalt lag wohl während des Lebens der Zelle dicht um die Dotterkugel.

Der Kern befindet sich bei den Entoblastzellen des Reptils an verschiedenen Stellen der Zelle und da-

bei bald umgeben von Protoplasma, bald ohne ein solches. In Fig. 1, Nr. 1 sitzt er oben rechts in der Ecke, ebenso Nr. 7 links oben, in Fig. 4, Nr. 2 an der gebauchten Wand links, in derselben Figur bei Nr. 4 war gar keiner zu finden, und in der Fig. 3 bin ich bei den meisten Zellen über die Anwesenheit des Kerns in Zweifel geblieben. Es bleibt völlig unaufgeklärt, ob darin ein physiologisches Verhalten vorliegt, oder nur ein Fehler in der Wirkung des Reagens.

Was nun die incorporirten Dotterkugeln betrifft, welche den Farbstoff sehr reichlich aufnehmen, so müsste, streng genommen, zunächst der Beweis geführt werden, dass dies keine Kerne seien, sondern in der That die von den Entoblasten gefressenen Dotterelemente. Allein nach den in der Literatur bereits vorliegenden Zeugnissen, auf die ich später zurückkommen werde, herrscht darüber nirgends ein Zweifel.

Die ausserordentliche Imprägnirbarkeit der Dotterkugeln darf ich als bekannt voraussetzen, und will nur bemerken, dass mit saurem Eosin sich die Grundmasse intensiv roth färbt, die fettähnlich glänzenden Kugeln mit darauffolgender Hamätoxylinfärbung dagegen blau werden. Die beträchtliche Verschiedenheit der Form und Grösse ist gleichfalls bekannt, und wurde überdies in der Fig. 4 zum Ausdruck gebracht, bei der ich einen Haufen solcher Dotterkugeln unterhalb der Entoblastzellen anbrachte.

Wichtiger ist es wohl einen Blick auf die allmähliche Aufsaugung, d. h. die Verdauung zu werfen. Es zeigt sich, dass dieselbe bei dem Hühnchen in einer Verflüssigung von dem Rande her zu bestehen scheint. Die Dotterkugeln zerfallen nicht, sie lösen sich nicht in Fragmente auf, sondern sie werden zusehends kleiner, bis sie endlich nur mehr als kleine Körner sichtbar sind:

Fig. 2, Nr. 2 und wie in Fig. 4, Nr. 4, die ebenfalls schwinden.

Die Aufnahmefähigkeit der Zellen ist hinsichtlich der verschluckten Masse eine erstaunlich grosse. In Fig. 4 ist bei Nr. 2 eine Zelle abgebildet, welche (wohl gleichzeitig) die beiden grossen Dotterelemente aufgenommen hatte. Contractionen des Protoplasma drückten dann die beiden Dottergebilde wahrscheinlich so aneinander, dass das eine in eine schalenförmige Vertiefung des anderen hineingepresst wurde. Die durch die Reagentien hervorgerufene Schrumpfung lässt die halbkuglige Schale deutlich zum Vorschein kommen.

Erklärt man die in den Entoblastzellen sichtbaren Dotterkugeln durch Incorporirung eingeführt, so erwächst daraus die Verpflichtung, den Vorgang des Incorporirens nachzuweisen. Es gehört dazu der Nachweis der Bewegung des Zellprotoplasma in seinen einzelnen Phasen, wodurch die Dotterkugel umschlossen wird. Dieser direkte Nachweis ist zur Zeit unmöglich. Es lassen sich nur so viele Zeichen an der Zelle selbst und dann andere verwandte Vorgänge an anderen Zellen dafür anführen, dass dadurch die Vermuthung auf das geringste Maass zurückgeführt wird.

Die Zeichen an den Entoblastzellen selbst, welche dafür sprechen, dass das Protoplasma die Dotterelemente umgreife und in das Innere hineinziehe, bestehen in Anhangsgebilden, welche das untere Zellenende bei scharfem Zusehen erkennen lässt. Wie bei der Eidechse, so erschienen mir auch bei dem Hühnchen die Zellen anfangs nach unten abgerundet, und durch eine Membran begrenzt. Allein dies ist nicht immer der Fall. Man findet sehr oft bei starken Vergrösserungen die Contour unterbrochen, oder eigenartige Fortsetzungen des Inhaltes, welche die früher scheinbar be-

stimmte Grenze überschreiten und gegen den Dotter gerichtet sind. In Fig. 4, Nr. 1, 3 und 4 sind solche Formen abgebildet. Die letztere ist sogar unten offen, und ich habe später, nachdem die Zeichnungen bereits an das lithographische Institut abgesendet waren, noch schlagendere Beispiele von Offenstehen wahrgenommen. Ich deute diese Anhänge der Zellen als Protoplasma-massen, die sich ausstrecken und verkürzen können und sich ungefähr ebenso verhalten, wie der Leib einer Amöbe, die eine Navicelle incorporirt, um sie zu verdauen. Entoblasten der Reptilien haben ähnliche Anhänge, doch sind sie, wenigstens an den mir vorliegenden Präparaten, nur bei künstlicher Beleuchtung wahrnehmbar. Namentlich ist schiefe Beleuchtung zu empfehlen. Dann kommen Zellenränder zum Vorschein, wie sie bei Fig. 5, Nr. 4 abgebildet sind. Die begrenzende Schichte stellt nämlich ein Vliess von feinen Fäden dar, das sehr mannigfache Gestalt annehmen kann. So deuten alle Erscheinungen auf ein lebendiges und bewegungsfähiges Zellprotoplasma hin. Höchst interessant war mir das Aussehen der Zelle Nr. 3 in Fig. 1. Sie ist sanduhrförmig, blass, und an ihrem unteren Ende haftet eine helle Dotterkugel, wahrscheinlich festgehalten durch das Protoplasma, das um die Kugel herumzugreifen im Begriffe steht. So würde nach meiner Vorstellung der Akt des Incorporirens zu beginnen haben.

Die Berechtigung zu solcher Deutung gewähren nur die vorhandenen Beobachtungen an den wirbellosen Thieren. Ich werde mir deshalb erlauben, einige Phänomene dieser Art hier anzuführen.

In dem Entoderm von Hydra wurden Zellen von amöboidem Charakter gefunden, mit festen Nahrungspartikeln in ihrem Innern (Lieberkühn, Nr. 13 und J. Parker, Nr. 18). An einer neu entdeckten Süs-

wasserseduse bemerkte Ray-Lankester (Nr. 22) die Verdauung der Zellen: pseudopodienartige Fortsätze umschlossen die Nahrungspartikelchen, welche in verschiedenem Grade des Zerfalls beobachtet werden konnten. Du Plessis ist (Nr. 19, S. 121) der Entdecker der amœboiden Bewegungen der Darmzellen bei einer Turbellarie (*Plagiostoma Lemanni*). Sie senden Fortsätze aus und kriechen losgelöst wie ein Proteus über den Objektträger hin. Alle diese Bewegungen zielen, wie v. Graff richtig vermuthete, auf die direkte Incorporirung von Nahrungsobjekten ab.

Metschnikoff (Nr. 14) theilte übereinstimmende Beobachtungen mit. Jüngst ist nun v. Graff (Nr. 46), und später in dem Turbellarienwerk (Nr. 6, S. 95) eingehend auf diese Thatsache zurückgekommen. Wenn man ein Mesostomum etwa eine Stunde nach dem Verschlucken seiner Beute (*Nais proboscidea*) untersucht, so findet sich in dem nunmehr sehr verengten Darmlumen nur noch die Cuticula, während die sämtlichen Weichtheile im Innern der Darmzellen liegen. Wie Rhizopoden mittels ihrer Pseudopodien die zu ihrer Ernährung dienenden Gegenstände umschliessen und aussaugen, so werden auch diese Magenzellen mittels ihrer Pseudopodien alle in den Magen gelangenden Gegenstände umfliessen, verdauen und die gewonnenen Nährstoffe assimiliren. Selbst mit Flimmerhaaren besetzte Darmzellen von *Stenostoma leucops* besitzen die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme in derselben eben beschriebenen Weise (Graber, Nr. 3, S. 278).

Für unsere Zwecke ist dabei noch werthvoll, dass nicht alle Darmzellen zugleich thätig sind, sondern neben verdauenden auch kleinere nicht verdauende getroffen werden. Denn dasselbe ist gerade auch bei den Entoblastzellen der Reptilien und Vögel der Fall. Da sind

einige Zellen sehr gross, und sie können unstreitig zu der Ansicht verleiten, es seien die Dotterballen in dieselben eingewandert (Fig. 3, Nr. 1; Fig. 4, Nr. 1—3). Allein die ungezwungene Erklärung liegt doch in der activen Thätigkeit der Zellen, in der durch Plasmabewegung bedingten Aufnahme von Dotterkugeln, die verdaut werden. Die kleineren Zellen befinden sich dagegen in dem Ruhezustande (Fig. 1, bei Nr. 4). Die Entoblastzellen des Embryo verhalten sich also wie die Darmepithelien der Turbellarien, der Polycladen und wie die der gesammten Zoophyten (Spongien) und ächten Cölenteraten. Es ist ferner zu erwägen, dass Secrete von irgend welchen Drüsen weder dort, noch bei den Keimhäuten irgend welche Rolle spielen. So liegt die begründete Vermuthung nahe, dass während der ersten Perioden der Entwicklung sofort die ursprüngliche Fähigkeit dieser Zellen in Kraft tritt, die schon bei den wirbellosen Urahnen die Incorporirung und die darauffolgende Verdauung der Nahrung leitete.

Man braucht übrigens gar nicht so weit zurückzugreifen. Bei Wirbelthieren ist dasselbe ja längst beobachtet, und Wiedersheim (Nr. 31) kommt in der Festschrift für die Naturforscherversammlung in Freiburg ausführlich, und namentlich auch für die Wirbelthiere, auf diese Erscheinung zurück. Der Darmtractus der phyletisch ältesten Wirbelthiere, also derjenige des Amphioxus, der Cyclostomen und wahrscheinlich auch derjenige der Dipnoer entbehrt der Pepsindrüsen im Sinne der amnioten Wirbelthiere vollkommen. Es werden also die Zellen direkt selbst sich an der Verdauung betheiligen. Thannhofer (Nr. 29) und Wiedersheim beobachteten beide amœboide Bewegungen der Darmepithelien, und zwar dieser bei dem Höhlenmolch, jener

am Frosch¹⁾. Das Protoplasma war am freien Rand einzelner Zellen in activer amœboider Bewegung begriffen. So zeigen also auch die bewirbelten Thiere noch dasselbe Phänomen, das die wirbellosen Urahnen auszeichnet. Die entoblastische Zelle incorporirt allwärts, und es ist nur eine selbstverständliche Consequenz, dass sie sofort nach ihrer Entstehung damit beginne.

Der Versuch, die Entoblastzellen als Verdauungsorgane, und die in ihnen gefundenen Dotterkugeln als die Objekte der Verdauung anzusehen, ist nicht neu. Hans Virchow (Nr. 30) nennt das Dottersackepithel (i. e. den Entoblast) das Verdauungs- oder besser Resorptionsorgan des Embryo, und vielleicht entsprechen, wie er sich ausdrückt, die verschiedenen Inhaltmassen in den Zellen verschiedenen Bestandtheilen des Dotters.

Kölliker (Nr. 12) sind diese auffallenden Eigenschaften der Zellen am zweiten Bebrütungstage ebenfalls entgegengetreten. „Im Bereich des Randwulstes entwickeln dieselben rasch mit dem Vorschreiten der Bebrütung dunkle runde Körper in sich, die bald die Zellen ganz erfüllen in der Art, dass jede Zelle einen grossen dunkeln Inhaltkörper und neben demselben noch eine gewisse Zahl kleinerer enthält. Am zweiten und dritten Tag werden diese Inhaltkörper gelblich und sieht der Entoblast dann wie anhängender gelber Dotter aus!“ (Nr. 12, S. 176). Die weiteren Erwägungen welche der verdienstvolle Forscher an diesen Befund anknüpft, sind ausserordentlich wichtig. Er ventilirt nämlich die Herkunft dieses seltsamen Inhaltes. „Er könnte aus Elementen des weissen Dotters bestehen, die eingewandert sind. His (Nr. 9 und 10) und Oel-

¹⁾ Bezüglich weiterer literarischer Angaben verweise ich auf die citirte Abhandlung von Wiedersheim.

lacher haben an dieselbe Möglichkeit gedacht. Dafür spricht die Aehnlichkeit der genannten Inhaltskörper mit den dunkeln Kugeln des weissen Dotters und zwar um so mehr, da sie auch in Osmium sich dunkel färben.“ Die Vorstellung einer direkten Aufnahme weist Kölliker zwar zurück, aber er kann sich dennoch nicht ganz von der Ansicht losreißen, dass dieselben als Produkte des Stoffwechsels der Entoblastzellen anzusehen seien, denen es natürlich in erster Linie zukommt, den in Folge der Bebrütung verflüssigten Nahrungsdotter aufzunehmen.

Seine Bedenken gegen eine direkte Aufnahme dieser Dottermassen in das Innere der Zellen lassen sich nicht allzu schwer zerstreuen. Wo das ganze Aussehen und die Wirkung der Osmiumsäure so klar sprechen, fällt die Wirkung des *Acidum aceticum* wenig in's Gewicht. Es ist ganz naturgemäss, dass die in die Zellen incorporirten und bereits umgewandelten und in der Auflösung begriffenen Ballen des Dotters der Essigsäure weniger widerstehen, als die ausserhalb liegenden dunkeln Kugeln.

Janôsik hat zwar nicht die Entoblastzellen des hier beschriebenen Stadiums studirt, sondern die früheren Entwicklungsstufen, in welchen an Stelle der *Area vasculosa* nur die *Area opaca* vorkommt, die ich als Randwulst bezeichne. Die unterste Zellschicht derselben besteht aus Entoblasten. Dieser Randwulst ist für Janôsik im Wesentlichen ein Organ, das die Zufuhr von Nahrung für die Keimhaut vermittelt. Den Vorgang stellt er sich dabei so vor, dass durch Randwulstzellen die Dotterkugeln aufgenommen, dann in ihnen zersetzt werden, und dass dann die Produkte wenigstens theilweise durch active Bewegung das Protoplasma in das Blastoderma transportirt würden. Er erinnert daran,

dass Balfour (Nr. 1, S. 483) nach Reichenbach Entoblastzellen abbildet, welche durch pseudopodienartige Ausläufer Dotterkugeln aufnehmen. Die Darstellung des Verhaltens ist bei Reichenbach durch ihre Einfachheit überzeugend, weil sie ohne die Absicht gegeben ist, das Prinzip der intracellularen Verdauung darzulegen. Die Bilder sind überdies so schlagend, dass sie von selbst den Gedanken dem Beobachter aufdrängen, und gleichzeitig übereinstimmend mit demjenigen, was an dem Entoblast der Wirbelthiere zu sehen ist! Reichenbach (Nr. 23, S. 153) ist vollkommen klar über die Art, wie die Dotterballen bei dem Flusskrebse in das Innere der Entoblastzellen gelangen. Von dem dotterwärts gerichteten Theil der Zellen sieht er mehr oder minder feine Protoplasmafäden ausgehen, die ganz das Aussehen von Pseudopodien haben. Sie dringen zwischen die Dotterballen ein und scheinen dieselben allmählig zu umfließen. Da sind Dotterkugeln schon ringsum mit einer feinen Protoplasmaschicht umgeben, während andere noch nicht vollständig umflossen sind, also noch nicht ganz im Inneren der Zelle liegen, ungefähr ähnlich, wie die in meiner Fig. 1, Nr. 3 abgebildeten Zelle.

Dasselbe gilt also sicher auch für die Vögel und Reptilien. Aus der Literatur liessen sich viele Angaben beibringen, welche zeigen würden, dass die Vorstellung der Incorporirung, wenn auch nicht mit demselben Wort, doch mit ähnlichen Bezeichnungen (z. B. bei Rauber, Nr. 21, u. A.) zu finden ist.

Meine Untersuchungen der Area vasculosa und dann der zurückliegenden Phasen ihrer Entstehung bis zu dem ersten Auftreten des Randwulstes haben mich überzeugt, dass die entoblastischen Zellen:

1. In ihm zuerst morphologisch und physiologisch vollendet sind, denn dort befindet sich die Umschlag-

stelle des Ekto- in den Entoblast, der Gastrulaurmund.

2. Sofort nach ihrer Vollendung aus den Furchungskugeln treten die Entoblastzellen in ihre volle physiologische Funktion. Was dem Entoblast sich nähert, geräth in das Bereich verdauender Zellen.

3. Die mechanische Art der Nahrungsaufnahme besteht in einer amöboiden Bewegung des Zellenprotoplasmas. Diese Voraussetzung verliert etwas von ihrer Fremdartigkeit, wenn man die Protoplasmafortsätze der Entoblastzellen (Fig. 4 und 5) berücksichtigt, ferner die vielen schon bekannten Thatsachen über Bewegungen des Protoplasma an den Entodermzellen wirbelloser und bewirbelter Thiere ¹⁾.

1) Die Feststellung dieser Thatsache ist nach mehreren Seiten hin wichtig. Ist meine Auffassung und Deutung zutreffend, funktionieren die Entoblastzellen sofort nach ihrer Entstehung resorbirend und gleichzeitig proliferirend, dann ist eine der Hauptschwierigkeiten beseitigt, welche der Deutung der embryonalen Vorgänge innerhalb des Randwulstes (*Area opaca*) im Wege steht. Mit der Beobachtung von der Incorporirung der Dotterelemente tritt eine neue Thatsache für die Beurtheilung in den Vordergrund. Denn es folgt daraus, dass der für die Furchung nicht verwendete weisse Dotter, ebenso wie der gelbe verdaut werden, dass also die in ihm vorkommenden Elemente 1) nicht den Werth von Zellen haben, und nicht von lebendigem Protoplasma, sondern einfach von Nährmaterial; 2) dass, was immer zur Verdauung bestimmt sei, eine niedrige physiologische Dignität in dem Ei besitzt.

Der weisse Dotter, die Keimfortsätze und andere Gebilde sind also an denjenigen Punkten, wo sie entoblastischen Zellen gegenüber liegen, zu einer gänzlich untergeordneten Rolle herabgedrückt. Sie sind Nährmaterial, oder wenn ich es etwas stark ausdrücken soll, Futter für die verdauenden Zellen. Sie sind den stärker individualisirten Elementen der Keimhaut unterthänig. Man kann für eine weitere Verschärfung des Gegensatzes zwischen dem activen belebenden Keim und dem passiven Nährmaterial, welches in dem

Ektoblastzellen.

Auch die Zellen des Ektoblast nehmen bei Wirbeltieren während der ersten Stadien der Entwicklung körperliche Stoffe auf, sie incorporiren Dottermasse. An einem regen Stoffwechsel dieser Zellen zweifelt ja Niemand; es wäre jedoch ein Gewinn für unsere physiologischen Vorstellungen, wenn sich der Vorgang an dem Körper der Zelle mit unsern Hilfsmitteln nachweisen liesse.

Ich glaube nun bezüglichliche Wahrnehmungen gemacht zu haben, dass Ektoblastzellen sichtbar Dotterelemente aufnehmen, und zwar ebenfalls mit Hülfe amœboider Bewegung. An denselben Keimhäuten, welche das oben beschriebene Verdauungsphänomen des Entoblast in dem Bereich der Area vasculosa bei *Lacerta agilis* zeigten, finde ich auf den Zellen des Ektoblast:

1. Hervorragungen, welche den Charakter von Protoplasma besitzen und nach der Dotterhaut gerichtet sind.

2. Kleine Dotterkörner im Innern der Zellen, und andere, welche dicht an der freien Zellenoberfläche festliegen, so als ob die Zelle im Begriffe wäre, dieselben eben zu incorporiren.

Im Hinblick auf die Vorgänge an den Entoblastzellen wird man kaum geneigt sein, solche Zeichen schlechthin in die Reihe der Kunstprodukte zu verweisen, und sie unbeachtet bei Seite zu schieben. Denn ein gewisser Grad intracellulärer Verdauung, insofern

meroblastischen Ei eingeschlossen ist, hier mit gutem Grund Vorstellungen heranziehen, welche Darwin in die Biologie hereingebracht und die Roux direkt auf die Zellen übertragen hat in seinem Buche „Der Kampf der Theile im Organismus“ (Nr. 16).

ja Stoffwechsel in den Ektoblastzellen stattfinden muss, ist ja nicht direkt von der Hand zu weisen, und überdies liefern wirbellose Thiere auch hier bedeutungsvolle Belege.

Bei einigen ächten Cœlenterataten oder Cnidarien ist dieser Vorgang von Metschnikoff beobachtet. Ein anderes Beispiel liefern Tentakelenden der *Actinia mesembryanthemum*. Sie nehmen gewöhnlich sehr viel Karminkörperchen auf. Die Larven der essbaren Actinie von Pantano enthält fast beständig in ihrem Ektoblast eine Anzahl fremder Stoffe. Je jünger die Larve, desto grösser ist der Einschluss von solchen Stoffen. Diese letztere Angabe Metschnikoffs trifft auch für die Reptilienkeimhaut zu.

Bei Embryonen des Flusskrebse nehmen die Zellen des Ektoblast Dotterelemente auf (Reichenbach, Nr. 23). Fressende Eier solcher Thiere, bei denen sich die weiblichen Genitalprodukte notorisch aus dem Ektoblast bilden, gehören zwar streng genommen nicht mehr dem äusseren Keimblatte an, wenn sie einmal diese auffallende Sitte angenommen haben; immerhin ruft es Nachdenken hervor, dass junge amœboide Eier der Hydropolypen die ihnen benachbarten Genitalzellen auffressen (bei Metschnikoff Nr. 16 angeführt nach Korotneff).

Die Beobachtungen an den wirbellosen Thieren sind aber noch in einem anderen Punkte wichtig, darin nämlich, dass die embryonalen Zellen des Ektoblast ihre Eigenschaften auch auf alle ihre Abkömmlinge übertragen. Auch das Ektoderm des erwachsenen Thieres verdaut wie bei den Actinien. Sollte etwas ähnliches nicht auch noch in höheren Thierreihen vorkommen? Ich erinnere mich nicht, dass Thatsachen über Incorporirung bekannt wären, und es ist heute noch nicht zu sagen, wie lange wohl Ektoblastzellen während der Entwick-

lung des Organismus im Stande sind, diese Grundeigenschaft des Protoplasma zum Ausdruck zu bringen. Unterdessen wollte ich mir wenigstens erlauben, auf eine physiologische Funktion der embryonalen Ektoblasten hier hinzuweisen, und damit auch die genealogische Rolle anzudeuten, weil sie die physiologische zu stützen vermag.

Die intracellulare Verdauung der Akroblasten¹⁾ und ihrer Abkömmlinge, der Poreuten.

Unter dem Ausdruck Akroblast¹⁾ verstehe ich jenes Zellenlager des Randwulstes, das sich zwischen Ekto- und Entoblast befindet. Es ist ein mehrschichtiger Zellenhaufen, der einen deutlichen Ring an der Keimhautgrenze darstellt. Er ist der Grund der Verdickung der Keimhautgrenze, er ist ein Organ für sich, das für sich wächst, sich unabhängig von dem Mesoblast vermehrt und eine Zellenbrut liefert, welche durch die Fähigkeit der Bewegung in hohem Grade ausgezeichnet ist. Dieser Akroblast ist gänzlich unabhängig von dem Mesoblast, wie ich dies an einem anderen Orte zeigen werde; er ist offenbar in der Keimhaut der Wirbelthiere das Homologon desjenigen Gebildes, das O. und R. Hertwig „Mesenchymkeim“ bei den Wirbellosen genannt haben. Die Zellen, aus welchen dieser Keim besteht, sind die sogenannten Mesenchymzellen, die Keime der Stützsubstanz bei den wirbellosen Thieren. Die Art ihrer Entwicklung, ihrer allmählichen Umwandlung, die Eigenthümlichkeit, dass sie amœboide Bewegung besitzen, und schon früh wandern, ist von diesen Forschern (Nr. 8) beschrieben worden.

Die Literatur der Wirbelthierentwicklung enthält

¹⁾ ἄκρος, was zu äusserst ist, am Rande.

zahlreiche und unumstössliche Belege, dass auch bei den Vertebraten ein bestimmter Keim für die Stützsubstanz besteht, den His, auf Grund eingehender Untersuchungen, in den Randwulst, also in ein peripheres Gebiet der Keimhaut verlegt. In einer Arbeit, welche sich unter der Presse befindet, habe ich ausgeführt und zwar von der Area vasculosa des Vogel- und Reptilien-*eis* ausgehend, dass der Embryo (die axiale Anlage His) ohne Blut entsteht, und das Blut ohne Embryo. In den Randwulst eingeschlossen, im Innern der Area opaca, an deren Stelle später die Area vasculosa tritt, befinden sich die Blutkeime, die ich bei den Vertebraten als Akroblasten zu bezeichnen vorschlage. Sie haben eine grosse Zahl von Eigenschaften mit den Mesenchymkeimen der Wirbellosen gemein. Auch ihre Nachkommen, die ich Poreuten nenne, wandern, wie dies schon längst von His hervorgehoben wurde, auch sie besitzen amœboide Bewegung, auch aus ihnen gehen verschiedene Zellen hervor, deren wichtigste Aufgabe in der Herstellung der Stützsubstanz besteht. Die Akroblasten, die niemals epitheliale Anordnung während der ersten Perioden der embryonalen Entwicklung verrathen, stehen den Mesoblastzellen gegenüber, welche die axialen Theile des Mittelblattes in dem Embryo aufbauen. Ich trenne also den alten Begriff Mesoderm in zwei, in jenen des Akroblast¹⁾ und in jenen des Mesoblast. Beide sind

1) Es wäre verfrüht, den Mesenchymbegriff, wie ich ihn für die Wirbellosen für vollkommen zutreffend und seine Aufstellung für einen wichtigen Fortschritt halte, sofort in die Embryologie der Wirbelthiere überzutragen. Das kann später ohne Schwierigkeit geschehen. Vorerst mag es für beide Wissensgebiete wünschenswerth sein, dächte ich, getrennte Namen zu gebrauchen, um so mehr, als man im Reich der Wirbelthiere doch wohl auf manche Abänderungen gefasst sein darf.

in ihrer ganzen Anlage, nach Ort und Zeit verschieden. Der Akroblastkeim entsteht von beiden zuerst, und zwar in dem Randwulst bei Vögeln, Reptilien und Selachiern, an der Umschlagstelle der beiden Grenzblätter; der Mesoblast dagegen später im Centrum des Embryonalfeldes. Der Primitivstreifen ist das erste Dokument seiner Existenz, sei es, dass er aus dem Ekto- oder aus dem Entoblast, oder aus beiden gleichzeitig hervorgehe. Während der Ausdruck Akroblast lediglich topographisch, die Lage eines besonderen Keimhautorganes andeutet, und keinerlei biologische oder histologische Vorstellung präjudicirt, sondern nur den Inhalt des Randwulstes aus besonderen Zellen treffen soll, will ich mit dem Wort „Poreuten“ Zellen andeuten, welche als Nachkommen der Akroblasten wandern. Die Bezeichnung ist also von einer hervorragenden Eigenschaft dieser Gebilde hergenommen. Ein neuer Ausdruck schien mir besser, als einfach das Wort Wanderzellen zu gebrauchen, das in der Physiologie und der Pathologie eine so grosse Rolle spielt. Obwohl ich der Ansicht bin, dass beide Gebilde zusammengehören, und die des reifen Organismus aus denjenigen der Keimhaut hervorgehen, wäre es dennoch verfrüht, sofort die Identität zu proklamiren, die erst durch strenge Untersuchung festgestellt sein muss, ehe sie in gesicherten Besitz der Literatur übergehen kann und wird. Die Akroblasten und ihre Abkömmlinge, die ersten Sprösslinge der Akroblasten sollen Poreuten heissen, weil sie sich sofort nach ihrer Geburt auf die Wanderschaft begeben und zwar aus der Tiefe des Randwulstes an die Oberfläche steigen, sich unter dem Ektoblast ansammeln, und dort eine kurze Zeit hindurch oft in breiter Schichte angetroffen werden, die längst bekannt, schon oft als Gefässplatte oder als Gefässblatt bezeichnet worden ist.

Aus diesen Poreuten gehen hervor :

1. Das Blut und zwar
 - a) rothe Blutkörperchen, und
 - b) weisse Blutkörperchen.

2. Die Zellen zu dem Aufbau der Kapillaren und daran anschliessend jedenfalls die zellenhaltige Innenwand der Gefässe.

3. Die grosse Schaar der Wanderzellen, die Poreuten während ihres ganzen Lebens bleiben.

4. Die verschiedenen Zellen der Bindesubstanzen, welche sich zeitweise fest niederlassen, um aber entweder selbst, oder in ihren Nachkommen dem alten Wanderleben unterworfen zu sein.

In dem Gebiet der Area vasculosa befinden sich an der Keimhaut der Eidechsen wie der Selachier ebenfalls drei Schichten, gerade wie bei dem Hühnchen bestehend aus :

- a) Ektoblast;
- b) Entoblast, und dazwischen
- c) die in der Vermehrung begriffenen Zellen des Akroblast.

Kehren wir nunmehr wieder zu den Zellen des Randwulstes zurück.

Die Poreuten bestehen aus einem grossen Kern, mit Kernkörperchen. Körniges Protoplasma macht den Körper der Zelle aus, Fig. 2 *m*, das sich in Fortsätze auszieht, welche von den verschiedensten Punkten ausgehen können; die einen lang, hängen mit denjenigen anderer zusammen, die anderen unbedeutend, endigen nach kurzem Verlauf. Es sind dies dieselben embryonalen Zellen, welche in dem reifen Organismus als weisse Blutkörperchen, als Wanderzellen, als Bindegewebs-Körperchen überall zu finden sind. Ich habe an ihnen nur Eigenschaften gefunden, welche man an den obenge-

nannten Gebilden aus dem reifen Organismus schon lange kennt, und darf demnach auf weitere Beschreibung verzichten.

Während die Poreuten in der Keimhaut der Eidechse verhältnissmässig leicht zu finden sind, hat es mir bei derjenigen des Hühnchens ziemlich viel Mühe gemacht, woran, wie ich glaube, nur die Methode der Färbung die Schuld trägt. Um sie deutlich zu tingiren, muss man mit Boraxkarmin, Hämatoxylin, streng genommen überfärben. Solche Präparate sind für andere embryologische Studien unbrauchbar. Der Meso- und der Entoblast sind zu unklar, dafür aber die Poreuten mit ihren Ausläufern um so deutlicher, während sonst nur Kerne von ihnen zu bemerken sind, und kurze spindelförmige Ausläufer, wie in Fig. 1 *m*. Auf denjenigen Präparaten von dem Hühnchen, welchen die Abbildungen Fig. 3 und 4 entnommen sind, waren neben den schon merklich gut geformten rothen Blutkörperchen Fig. 3 und 4 *b*, einige Poreuten *m* nachzuweisen, die Individualisirung der wandernden Zellen, der rothen und der weissen, war also schon im Gange.

Bei der Eidechse habe ich nun die Zeichen direkter Massen-Wanderung aus den Entoblasten nach den Poreuten hin gesehen. Auf den einen Fall habe ich schon vorübergehend aufmerksam gemacht, er ist in Fig. 2 bei Nr. 3 abgebildet. Einer der Poreuten sendet Fortsätze gegen eine Entoblastzelle hin. Die feinen Ausläufer hängen, soviel ich beobachten konnte, mit einander zusammen. Die Entscheidung ist selbstverständlich in solchen Fällen nicht leicht, wo es sich um einen Verbindungsstrang von c. $\frac{1}{1000}$ mm. handelt, der überdies aus lose aneinander gereihten Körnchen besteht. Ich habe mehrere solcher Fälle gesehen und glaube mich über den wirklichen Zusammenhang nicht zu täu-

schen, der mit guten Oelimmersionen, mit Condensor und künstlicher Beleuchtung geprüft wurde.

Unzweifelhaft existirte ein Zusammenhang dieser Art in dem in Fig. 5, aus der Keimhaut der *Lacerta* ag. abgebildeten Fall. Die Poreuten nahmen direkt die von der Entoblastzelle gelieferte Masse in sich auf. Daher leitet sich zunächst die Berechtigung ab, von einer Incorporirung und dem damit zusammenhängenden Prozess der Verdauung bei den Poreuten zu sprechen.

Die genealogische Seite dieser Funktion hat jüngst Metschnikoff in vortrefflicher Weise ausgeführt. In der oben citirten Abhandlung (Nr. 16) enthält der Abschnitt II eine Uebersicht über intracelluläre Aufnahme und Verdauung durch „wandernde Mesodermelemente,“ wie er sie nennt, im Reich der Wirbellosen und der Wirbelthiere. Es wird jetzt in übereinstimmender Weise angenommen, dass diese Wanderzellen bei sämtlichen Spongien eine bedeutende Rolle bei der Ernährung spielen, es sind fressende amœboide Gebilde (F. E. Schulze, Nr. 26).

Häckel (Nr. 7) war der Erste, der die Aufnahme von Indigokörnchen in's Innere von Blutkörperchen bei einer *Tethys* beobachtete. Die lange Reihe von Untersuchungen, welche „das Fressen“ der weissen Blutkörperchen feststellte, brauche ich nur anzudeuten, um die grosse Summe physiologischer und pathologischer Entdeckungen mit diesem einen Schlagwort in's Gedächtniss zu rufen. Ich will nur noch ein Paar der auffallendsten Handlungen (*sit venia verbo*) der Poreuten anführen. Schneider hat im Jahre 1880 (Nr. 25) die Beobachtung gemacht, dass bei Hirudineen die Resorption von Geschlechtsprodukten durch amœboide Wanderzellen vermittelt wird, und Metschnikoff erzählte jüngst von mesodermalen Phagocyten einiger Wirbel-

thiere wirklich überraschende Leistungen (Nr. 15). Bei der Rückbildung des Batrachierschwanzes verschlingen die amœboiden Zellen ganze Stücke von Nervenfasern und Muskelprimitivbündeln! Und was dabei besonders beachtenswerth, und neben der verdauenden Eigenschaft dieser Wanderzellen in's Gewicht fällt, ist das Resultat, dass eine scharfe Grenze zwischen sogenannten fixen oder sternförmigen und wandernden Bindegewebszellen durchaus nicht existirt.

Ich erlaube mir die Leser auf die beiden letzten Arbeiten Metschnikoffs hinzuweisen; denn die dort angeführten Erscheinungen sind, wie kaum andere, bestimmend für die Annahme, dass die weissen Blutkörperchen sich bei der Auswanderung activ betheiligen. Das aber ist ihre Natur und ihre Grundeigenschaft von Anfang an, ob sie als Poreuten zum ersten Mal auf die Wanderschaft gehen, und aus der *Area vasculosa* in den Embryo einwandern; ob sie Blutgefässe im normalen oder im pathologischen Zustand bilden, oder ob ihre Abkömmlinge die Rolle weisser Blutkörperchen übernehmen, die sie für längere oder kürzere Zeit mit derjenigen fixer Bindegewebszellen vertauschen. Und neben dieser Eigenschaft der Bewegung besitzen sie die Fähigkeit der Aufnahme körperlicher Stoffe und diejenige der Verdauung in nicht geringerem Grade. Diese letzteren Eigenschaften zeichnen aber schon die elementaren Zellen des Randwulstes aus, deren Abkömmlinge sie sind.

Im Hinblick auf diesen doppelten genealogischen Zusammenhang von Stoffaufnahme der Poreuten bei den Wirbelthieren und der Mesenchymzellen bei den Wirbellosen war es wohl gestattet, meine fragmentarischen Mittheilungen über die Verdauung und über die direkte

Massenwanderung von Zelle zu Zelle hier zusammenzustellen.

Man wird nach all' dem eben Mitgetheilten wohl begreifen, wenn ich mich sehr sympathisch von der Ansicht Metschnikoffs (Nr. 16, S. 21) berührt fühle, dass die im ganzen Thierreiche wandernden „Mesodermgebilde“, die ich als Abkömmlinge des Mesenchymkeimes und des Akroblasts betrachte, ihre nahrungsaufnehmende und verdauende Thätigkeit selbst dann dem Organismus angedeihen lassen, wenn es sich um Schutz gegen Bacterien handelt. Nach seinen Beobachtungen wandern nicht die Bacterien in die Mesodermzellen ein, sondern sowohl bewegliche als unbewegliche Bacterien werden von ihnen aufgefressen.

Basel, Ende Januar 1884.

Literatur.

- 1) *Balfour*. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Uebersetzt von B. Vetter. Jena 1880, S. 483.
- 2) *Heidenhain, K.* Absonderungsvorgänge, Handbuch der Physiologie von L. Hermann, Bd. V, 1. Thl. Leipzig 1883.
- 3) *Graber, V.* Ueber Amæboidepithelien. Zool. Anzeiger 1879, S. 277.
- 4) *Graff, L. v.* Note sur la position systématique du Vortex Lemanni du Plessis. Bull. Soc. vaud., Bd. XIV, S. 243.
- 5) — Ueber die systematische Stellung des Vortex Lemanni du Plessis. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. XXV, Supplement.
- 6) — Monographie der Turbellarien. I. Mit einem Atlas. Leipzig 1882. S. 95 u. ff.
- 7) *Hüffel, E.* Die Radiolarien. Berlin 1862, pag. 104.
- 8) *O. u. R. Hertwig.* Die Cælontheorie. Mit 3 Tafeln. Jena 1881.

- 9) *His, W.* Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parabolastischen Zellen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. I, 1876, S. 274.
- 10) — Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1877, S. 112 und schon in dem Werke „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes“. Leipzig 1868.
- 11) *Janôsik, J.* Beitrag zur Kenntniss des Keimwulstes bei Vögeln. Sitzungsab. der Wiener Akad. 1881, Bd. 84, Abth. 3, S. 511.
- 12) *Kölliker, A.* Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl. Leipzig 1879.
- 13) *Lieberkuehn, N.* Beiträge zur Anatomie der Spongien. Müllers Archiv, 1857.
- 14) *Metschnikoff, El.* Ueber die Verdauungsorgane der Süßwasserturbellarien. Zool. Anzeiger 1878, pag. 387.
- 14^a) — Ueber die intracellulare Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anzeiger 1880, S. 262.
- 15) — Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biolog. Centralblatt, III. Bd. 1883, Nr. 18, S. 560.
- 16) — Untersuchungen über intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. V, Heft 2.
- 17) *Ogata, M.* Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Aus dem phys. Institut der Univ. Leipzig. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883, Phys. Abth., S. 405.
- 18) *Parker, Jeffery.* On the Histology of the Hydra fusca. Proceed. of the royal Soc. 1880, Vol. XXX, S. 4.
- 19) *du Plessis, G.* Turbellaires limicoles in Forel, F. A. et G. du Plessis, Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du Lac Léman. 2^{me} série, Lausanne 1874. Bull. Soc. vaud. sc. nat., Tome XIII.
- 20) — Seconde note sur le Vortex Lemanni. Bull. Soc. vaud., Tome XIV.
- 21) *Rauber.* Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.

- 22) *Ray-Lankester*. On the intracellular digestion and Entoderm of *Limnocoedium*. Quart. Journ. of micr. etc. 1881.
- 23) *Reichenbach, H.* Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, 1877.
- 24) *Schiefferdecker, P.* Ueber die Verwendung des Celloidins in der anat. Technik. Sep. Abdr. a. d. Arch. f. Anat. u. Phys. Anatomische Abtheilung, 1882, S. 199.
- 25) *Schneider*. Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. 1880, p. 19.
- 26) *Schulze, F. E.* Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. p. 258.
- 27) *Stöhr, Ph.* Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Aus den Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg, N. F., XV. Bd., 1880.
- 28) — Zur Kenntniss des feineren Baues der menschlichen Magenschleimhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
- 29) *Thannhofer, L. v.* Beiträge zur Fettresorption u. histologische Struktur der Dünndarmzotten. Pflügers Arch. f. d. ges. Phys., Bd. VII.
- 30) *Virchow, H.* Ueber das Epithel des Dottersackes. Diss. Berlin 1875.
- 31) *Wiedersheim, K.* Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Festschrift der 56. Vers. deutscher Naturforscher und Aerzte. Freiburg i/Br. 1883. 8^o. S. 49.

Erklärung der Tafel VIII.

Fig. 1. Intracellulare Verdauung in der Keimhaut des Hühnchens (6. Stadium von His: Vollendung des Kreislaufes). Salpetersäure von 5:100, dann allmähliche Härtung in Alkohol, Alaunkarmin, Celloid, Nelkenöl, Balsam.

Ekt. Ektoblastlage.

Ent. Entoblastzellen in verschiedenen Phasen vor und während der Incorporirung der Dotterelemente.

1. Grosse Zelle mit mehreren Vacuolen (?) und oben einer grossen Dotterkugel, welche in hellem Protoplasma sitzt. Der Zellkern und das starkkörnige Protoplasma befinden sich rechts in der oberen Zellenecke.

2. Eine Zelle mit länglichen Vacuolen. Von dem Kern geht ein Gerüste von Protoplasmafäden aus. Darüber eine zweite Zelle, deren Deutung zweifelhaft.

3. Entoblast mit daran hängender Dotterkugel.

4. Entoblastzellen ruhend.

5. Vacuolen und Kern mit umgebendem Protoplasmagerüst.

6. Sehr seltsame Zellenform.

7. Entoblastzelle mit Kern und Kernfäden. In einem grossen hellen Raum liegt eine Dotterkugel.

b. Blutkörperchen.

m. Poreuten.

Fig. 2. Intracellulare Verdauung an der Keimhaut von *Lacerta* ag. Embryo noch ohne Blutkreislauf im Gebiet der Area vasculosa. Pikrinschwefelsäure, Alkohol, Karmin, Celloid, Glycerin, Hartnack, Oelimmersion, Ocul. 3 ausgez. Tubus.

Ekt. Ektoblast.

Ent. Entoblast.

1. Entoblastzelle mit dunklem Dotterende, hellen, das Licht stark brechenden Dotterelementen. Dazwischen hindurch ziehen sich Protoplasmafäden.

2. Desgleichen, das Protoplasmanetz ist weniger stark entwickelt als bei 1 und der neben 1 liegenden Zelle.

3. Entoblastzelle, welche nach oben geöffnet und mit den Poreuten durch feine Protoplasmafäden in Verbindung zu stehen scheint. Ihr Kern liegt in dem Grund der Zelle, Protoplasmafäden begrenzen drei Vacuolen.

4. Entoblastzelle mit zahlreichen Dotterelementen, aber wenig körnigem Protoplasma.

5. Seltsamer Zustand einer Entoblastzelle, nach der Abgabe der verdauten Substanz. (?)

m. Akroblasten auf der Stufe der Wanderzellen (Poreuten).

Fig. 3. Intracellulare Verdauung, Keimhaut des Hühnchens, 6 Stad. v. His. Schluss des Herzens. Pikrin-Schwefelsäure, Alcohol, Hämatoxylin, Canada. Hartnack Nr. 8, Ocul. 3 ausgez. Tubus.

Entoblastzellen aus dem Bereich der Area vasculosa dicht an dem Embryo.

Ekt. Ektoblast.

ge. Gefässendothelien.

b. Blutzellen.

m. Poreuten, Nachkommen der Akroblasten.

1—9. Entoblastzellen auf verschiedenen Stufen ihres physiologischen Lebens :

1. Mit grosser Dotterkernmasse, welche eine helle und dunkle Portion zeigte, der untere Theil der Zelle zeigte ein Protoplasmanetz; sonst ein heller Raum zwischen der Dottermasse und der Zellengrenze.

Kern nicht sichtbar.

2. Andere Vertheilung des Zellinhaltes. Heller Raum mit Dotterkugel, unten in der Zelle eine Lunula dunkler Substanz, oben helle. Kern nicht sichtbar.

3. Lange schmale Zelle, mit einem Dotterkern in der Mitte. Durch die ganze Zelle ein protoplasmatisches Flechtwerk.

4. Kleine Zelle.

5. Gepresster Zellkörper mit zwei kleinen Dotterkugeln von hellem Hof umgeben.

6. Gänzlich fremdartig.

7. Unbestimmt ob zwei Entoblastzellen oder eine, Kern gleichfalls unbestimmbar.

8. Die Dotterkugel am oberen (!) Zellende.

9. Die Entoblastzelle hell, nur Spuren von Protoplasmafäden, unten eine Lunula. Die zwei Dotterkugeln in verschiedenen Höhen des Zellenraumes.

Fig. 4. Entoblastzellen, Keimhaut des Hühnchens. Vor Schluss des Herzens. Hartnack, Obj. Nr. VIII, Ocul. 3 ausgez. Tubus. Pikrinschwefelsäure, Hämatoxylin, Canada. Dazu Dotterkugeln bei derselben Vergrösserung gezeichnet, jedoch von einem anderen Ei.

b. Blutzellen.

d. Dotterkugeln verschiedener Grösse. (Salpetersäure 5 : 100, Alcohol, Karmin und Hämatoxylin. — Doppelfärbung, Canada.)

ge. Gefässendothelien.

m. Poreuten auf der Wanderung.

1—4. Entoblastzellen.

1. 3 und 4. Entoblastzellen mit Protoplasma-Anhang.

1. 2. 3. Ueberall der Kern nachweisbar, aber an verschiedenen Stellen mit und ohne Protoplasmamantel.

2. Zelle mit zwei Dotterkugeln, eine davon eine Kugel, die andere schalenförmig vertieft.

3. Maulbeerform der Dotterkugel.

4. Zelle unten offen.

Fig. 5. Eine Entoblastzelle von der Keimhaut der Eidechse mit Anzeichen einer direkten Massenwanderung. *m.* Poreuten.

1. 2. 3. 4. Verschiedene Abschnitte eines und desselben Zellenkörpers.

1. Die Massenwanderung des Zellinhaltes.

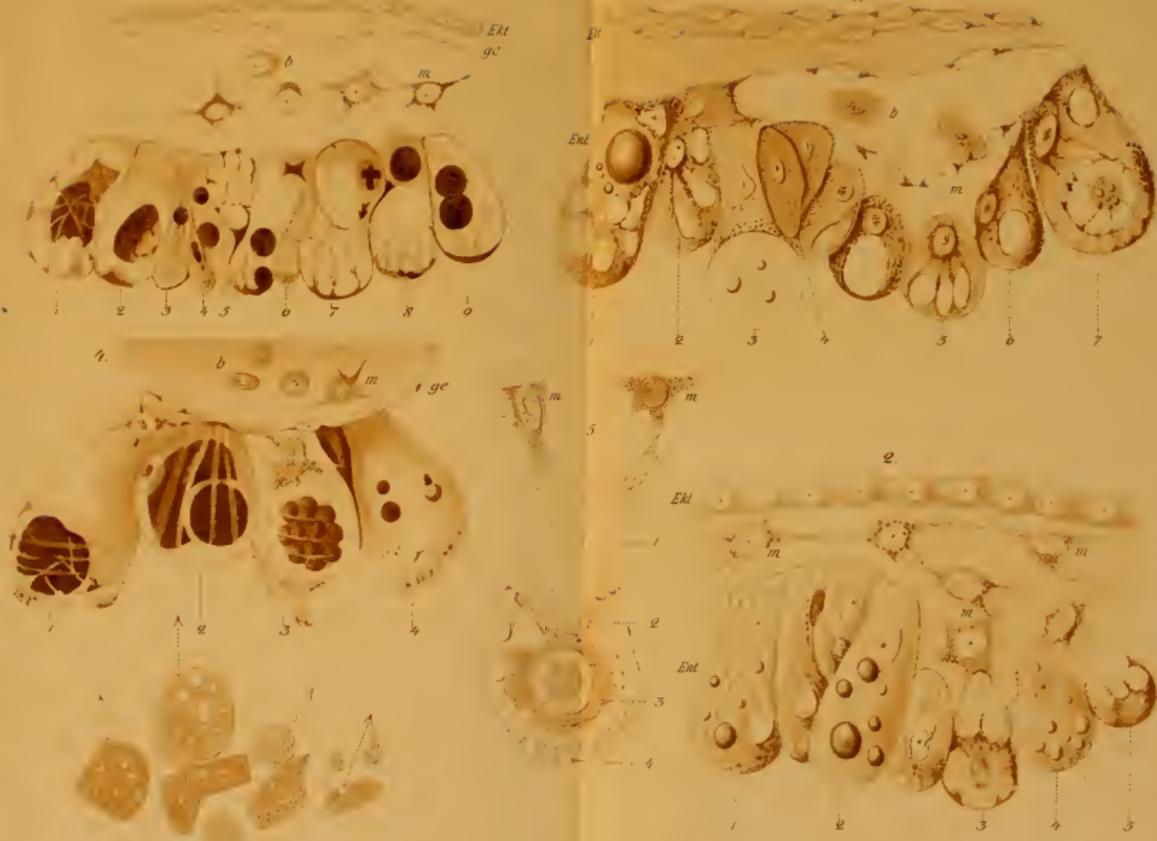
2. Rissstelle?

3. Den Kern umgebende dichtere Protoplasmamasse.

4. Der früher, bei schwacher Vergrößerung scheinbar glatte Rand, unter der Tauchlinse gesehen.



© Biodiversity Heritage Library, <http://www.biodiversitylibrary.org/>; www.zobodat.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [7_1885](#)

Autor(en)/Author(s): Kollmann Julius

Artikel/Article: [Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren 513-547](#)