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

Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.

Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus.

Von

Dr. **R. Wolfg. Hoffmann,**

Assistent am zoologischen Institut in Göttingen.

Mit Tafel XXXVI—XXXVIII und 12 Figuren im Text.

Meine Untersuchungen über die Embryonalentwicklung von *Nassa mutabilis* Lam., die ich später in einer besonderen Arbeit mitzutheilen gedenke, führten mich beim Studium der Darmentwicklung dieses Prosobranchiers, auf das obige Thema. Mein Objekt schien hierfür um so mehr geeignet zu sein, als neben einem überreichen Nahrungsdotter Kerne von nicht geringen Dimensionen vorhanden waren, die schon auf den ersten Blick interessante morphologische Verhältnisse erkennen ließen. So erweckte, unter Anderem, ein außerordentlich großer Nucleolus, zumal im Kerne der großen Dotterblastomere, sehr bald die Vorstellung in mir, dass derselbe in irgend welcher Beziehung zu den in den Zellen sich abspielenden Stoffwechselvorgängen stehe. Die geringen positiven Kenntnisse, die wir über dieses so allgemein verbreitete Zellgebilde besitzen, sowie die vielen widerspruchsvollen Ansichten, die über seine physiologische Bedeutung bestehen, ließen schon desshalb eine genauere Untersuchung dieser Fragen an einem geeigneten Objekt als wünschenswerth erscheinen. Neben diesen Verhältnissen waren es vor Allem die sehr merkwürdigen Wanderungen der Makromerenkerne, sowie die eigenartigen Beziehungen, die sie und ihre Descendenten später zu dem Darmlumen aufwiesen, die meine Aufmerksamkeit in Anspruch nahmen. — Die nachfolgenden Blätter müssen entscheiden, ob meine Erwartungen durch die Resultate meiner Studien gerechtfertigt würden.

An dieser Stelle ist es mir eine angenehme Pflicht Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Ehlers, sowie Herrn Prof. Rhumbler für

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

freundliche Unterstützung mit Litteratur, sowie für manche anregende Bemerkung, die mir für meine Arbeit von Nutzen war, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Äußere Ernährungsverhältnisse.

Bekanntlich erfolgt die Embryonalentwicklung fast aller Prosobranchier innerhalb eines Kokons, d. h. eines kleinen chitinösen Gehäuses, das bei den verschiedenen Species sehr variabel in Form und Struktur ist und außer einer wechselnden Anzahl von Eiern eine einweißhaltige Flüssigkeit enthält, die neben dem Nahrungsdotter zur Ernährung der heranwachsenden Embryonen dient.

Der Kokon von *Nassa mutabilis* hat die Form eines zuckerhutartigen, schief abgesetzten Hütchens, dessen ebene Basis an der betreffenden Unterlage befestigt ist. Auf weitere Einzelheiten gehe ich nicht ein; ich will nur noch bemerken, dass sich am apicalen Pole eine von einer dünnen Membran verschlossene Öffnung befindet, welche am Ende der im Kokon verlaufenden Entwicklungsperiode des Keimes aufgelöst wird, was den ausgebildeten *Veliger*-Larven alsdann ermöglicht auszuschwärmen.

Bei *Nassa mutabilis* enthält je eine Kapsel 5—25 Eier[1]; am häufigsten kommen die mittleren Zahlen 13, 14, 15 vor; doch habe ich in selteneren Fällen auch Zahlen oberhalb oder unterhalb der angegebenen Grenzen beobachten können. Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass in ein und demselben Kokon oft sehr verschiedene, sonst normale Entwicklungsstadien vorkommen können, was wohl auf die durch die Konstitution bedingte, mehr oder minder große Energie des Stoffwechsels in den einzelnen Embryonen zurückzuführen ist, da ja die Eier einer Kapsel alle ungefähr gleichaltrig sind[2]. Sind die Larven eines Kokons gar zu sehr verschieden bezüglich ihres Entwicklungszustandes, so wird dieser Umstand für die zurückgebliebenen Individuen später verhängnisvoll. Zur Zeit, wo die ausgebildeten *Veliger*-Larven ihr Gehäuse verlassen, sind sie noch nicht im Stande, das Gleiche zu thun. Sie bleiben also an Ort und Stelle und

---

[1] Nach Bobretzky 5—15.

[2] Neuerdings konnte ich ganz ähnliche Beobachtungen an Eiern von *Buccinum undatum* machen. Einzelne Embryonen waren fünf- und mehrmals so groß als andere. Ich habe indessen nicht untersucht, ob die größeren Embryonen auch weiter in der Entwicklung waren als die kleineren. Vielleicht waren die verschiedenen Dimensionen der einzelnen Thiere nur auf eine größere oder geringere Nahrungsaufnahme zurückzuführen.

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

gehen dabei unfehlbar zu Grunde, da sehr bald nach Eröffnung des Kokons das in ihm befindliche Eiweiß gerinnt.

Wachsthumshemmungen können jedoch auch noch auf sehr späten Stadien eintreten, wofür ebenfalls äußerlich häufig kein Grund aufzufinden ist. So beobachtete ich z. B. *Veliger*-Larven, die, im Augenblick als sie ihren Kokon verließen, etwa gleiche Größenverhältnisse aufwiesen, nach einem 14tägigen, gemeinsamen Aufenthalt in filtrirtem Seewasser jedoch zum Theil ganz enorm differirten. Mehrfach traf ich junge Schnecken in solchen Zuchten, die ihre Gefährten um mehr als das Doppelte an Größe übertrafen. Währenddem die Schalen der einen relativ dünn und schwach waren, hatten die anderen deren so dicke, dass man sie nur mit Mühe zwischen den Fingerspitzen zerdrücken konnte. Eben so war die Zeichnung der letzteren, im Gegensatz zu der der ersteren, bereits reich ausgebildet. Dem äußeren Verhalten entsprach auch das innere. Die Organe der kleineren Schnecken zeigten nicht die Ausbildung derjenigen der größeren. Dies war besonders schön am Darmtractus zu beobachten, wo im einen Fall oft erst die Gliederung der verschiedenen Abschnitte angedeutet war, während sie im anderen bereits eine mächtige Entwicklung erhalten hatte.

Wie wir oben schon gesehen haben findet in unserem Fall bei den Larven auch noch nach dem Verlassen des Kokons eine Weiterentwicklung statt, wenn sie in filtrirtes Seewasser gebracht werden, so dass sie allein auf die in ihrem Körper eingeschlossenen Nährsubstanzen angewiesen sind und nur die zur Schalenbildung nöthigen Kalksalze aus dem Wasser beziehen können. Der Gedanke liegt desshalb nahe, den höheren oder geringeren Entwicklungszustand auf die mehr oder minder bedeutende Dottermenge zurückzuführen, die jedes Ei von der Mutter mit auf den Weg bekommt. Leider stimmt diese Theorie nicht mit der Wirklichkeit überein, wie ich mehrmals auf Schnitten zu beobachten die Gelegenheit hatte. Gerade das umgekehrte Verhältnis war die Regel. Beide Arten von Schnecken besaßen noch Reste von Nahrungsdotter, die größere Menge davon aber und in kompakteren Massen, hatten nicht die ausgebildeteren Schnecken, sondern die in der Entwicklung zurückgebliebeneren.

Während der Entwicklung von *Nassa* können wir bezüglich ihrer Ernährung drei Epochen unterscheiden: Die erste reicht vom ersten Furchungsstadium bis zum Durchbruch des Stomodäum. In ihr giebt vornehmlich der Dotter — zumal gegen das Ende des Zeitraums — das Material zum Aufbau des Embryo her. Einen Beleg hierfür bietet

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

die Thatsache, dass gerade in diesem Zeitraum der Dotter sehr eifrig verarbeitet wird, sodann der Umstand, dass noch kein Eiweiß in den Darm aufgenommen werden kann. Auch der experimentelle Nachweis Crampton's, dass es möglich ist Embryonen einer sehr nahen Verwandten von *Nassa* — *Ilyanassa* —, die bezüglich ihrer Dottermenge dieselben Verhältnisse aufweist, außerhalb des Kokons, bis zu einem gewissen niederen Larvenstadium entwickeln zu lassen — ja sogar dann noch wenn man den Dottergehalt des gefurchten Eies künstlich reducirt hat — mag hierher gehören[1].

Überdies kann darüber kein Zweifel obwalten, dass die Entwicklung der Schnecken in einem Kokon ein sekundäres Verhalten repräsentirt, welches darauf zurückzuführen ist, dass die Embryonalentwicklung durch irgend welche Umstände in die Länge gezogen wurde, wobei der Nahrungsdotter nicht mehr ausreichte.

Dass der Embryo in den ersten Stadien sich vornehmlich vom Dotter nährt, schließt natürlich nicht aus, dass die Zellen schon von Anfang an auch etwas Eiweiß aufnehmen. Dies dürfte jedoch nicht allzuviel sein, da es sich färberisch in jener Epoche in den Zellen nicht nachweisen lässt, während es sich später, nach dem Durchbruch des Stomodäums, in den Zellen deutlich als gelbe Masse dokumentirt. Der Umstand, dass bei Formen wie *Crepidula* der Urdarm überhaupt nicht zum Abschluss kommt und gleich im Stande ist, Eiweiß aufzunehmen, rührt vielleicht daher, dass hier die Entodermzellen weit weniger Dotter besitzen als bei *Nassa* und demzufolge nicht in der Lage sind, die Ernährung der Embryonalgewebe auch nur während eines kurzen Zeitraums ohne Beihilfe des Nahrungseiweiß zu übernehmen.

Die zweite Ernährungsperiode beginnt mit dem Durchbruch des Stomodäum und dauert bis zum Ausschwärmen der *Veliger*-Larven aus dem Kokon. Von diesem Zeitpunkt an nimmt der Darm aktiv Eiweiß auf. Die Ernährung durch Dotterresorption tritt in den Hintergrund. Der Dottersack verliert den Charakter einer organischen Einheit, indem

---

[1] Bekanntlich hatte Crampton Larven aufziehen können, die von gefurchten Eiern abstammten, denen er den Dottersack exstirpirt hatte. Es ergab sich, dass den betreffenden Larven die Mesoblastzellen fehlten, woraus Crampton den Schluss zog, »that the presence of the yolk mass in the cell *D*, may be the stimulus which causes that cell to act differently from the other macromeres *A*, *B* and *C*«. Vielleicht wäre noch eine andere Erklärung möglich. Ich werde hierauf später zurückkommen. Ich habe mehrfach die Experimente Crampton's an Eiern von *Nassa* nachzumachen versucht, bin jedoch zu keinem Resultat gekommen.

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

sein Kern degenerirt. In dieses Stadium fällt auch der Beginn einer neuen Art von Wachsthun, nämlich derjenigen durch Dehnung der Gewebe in Folge der vom Darm in reicher Menge aufgenommenen Eiweißbestandtheile[1]. Der Druck, unter dem das im Darm eingeschlossene Eiweiß steht, ist so hoch, dass dasselbe förmlich in die Zellen eingepresst wird; dieselben erscheinen ganz von dieser Substanz durchtränkt. Ein äußeres Zeichen des großen Druckes ist ferner die Thatsache, dass die Kerne der Entodermzellen, die vor dem Durchbruch des Stomodäum an der dem Darmlumen zunächst liegenden Zellwand gelagert waren, nun durch die vordringenden Eiweißmassen nach der Mitte der Zellen, ja über erstere hinaus, verschoben werden. Sehr hübsch ist das auf frühen Stadien zu beobachten, wenn der Eiweißstrom noch nicht alle entodermalen Elemente durchfluthet hat. Man sieht dann oft die Kerne genau an der Grenze der sich gelb färbenden Substanz liegen. Das Eiweiß dringt indessen nicht nur in die Darmzellen, sondern oft sogar bis tief in den Dotter hinein, so dass die einzelnen Bestandtheile desselben wie in dieser Flüssigkeit suspendirt erscheinen. Gegen Ende der Entwicklungsepoche im Kokon gleichen sich diese Verhältnisse wieder aus und die Nahrungsaufnahme findet wieder in gemäßigterem Tempo statt.

Die dritte Ernährungsperiode beginnt mit dem Ausschwärmen der Larven. Der Körper hat dann immer noch einen Theil unverarbeiteten Dotters in sich. Trotzdem vermag die Larve schon fremde Nahrungsbestandtheile aktiv aufzunehmen, wie ich mich zu öfterm auf Schnitten durch solche Thiere überzeugen konnte, die einige Zeit in unfiltrirtem Seewasser gelebt hatten. Dass auch die im Körper noch eingeschlossene Dottersubstanz genügt, um die Larve sich noch einige Zeit weiter entwickeln zu lassen, haben wir bereits oben gesehen.

Ich werde mich nun an gegebener Stelle meiner Arbeit nur mit den Erscheinungen befassen, die während der Dotterresorption an den Zellen zum Ausdruck kommen.

---

[1] Am eklatantesten tritt diese Art von Wachsthum in den Embryonen von Regenwürmern auf, vor Allem — von unseren einheimischen Formen — bei *Allolobophora foetida* (siehe meine »Beiträge zur Entwicklungesch. der Oligochäten«). Hier schwillt der ganze Embryo zu einer enormen, kugeligen Blase an, die strotzend mit Eiweißflüssigkeit gefüllt ist, welche letztere Darm und Körperwand zu unglaublich dünnen Häuten ausdehnt. Sticht man einen solchen gemästeten Embryo an, so springt die Eiweißmasse wie ein kleiner Springbrunnen aus dem Körper hervor, während der Wurm auf den fünften Theil oder noch weniger seiner ursprünglichen Größe zusammenschrumpft.

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

Hand in Hand mit der Entwicklung der Embryonen im Kokon geht eine Veränderung in der Konsistenz und dem Aussehen des Eiweißes vor sich. Anfangs ist dasselbe sehr zähflüssig, hell, fast weiß, mit einem Stich ins Gelbliche. Später wird es dünnflüssiger und im Wasser leichter löslich; auf noch späteren Stadien erscheint es stark durch Stoffwechselprodukte verunreinigt.

Dies etwa sind die Verhältnisse, wie sie sich äußerlich und auf Schnitten ohne besondere Aufmerksamkeit beobachten lassen. Betrachten wir nun ein ungefurchtes Ei etwas näher, so sehen wir, dass es zum weitaus größten Theil aus Dottersubstanz besteht, der die feinkörnige protoplasmatische Partie, die den Kern enthält, wie eine flache Scheibe aufgelagert ist. Der Dotter selbst besteht aus einer im Leben gelblichbraunen Substanz, die in Gestalt von sehr verschieden großen Kugeln wie in einer anderen Flüssigkeit suspendirt zu sein scheint; siehe Fig. 1, Taf. XXXVI.

Die Wanderung der Makromerenkerne.

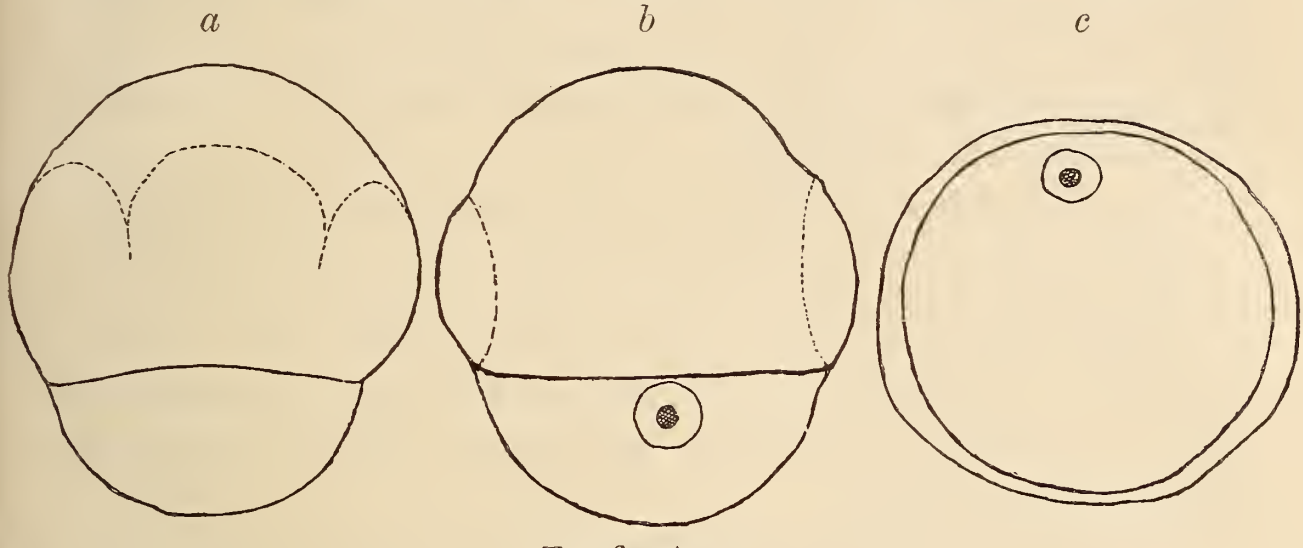
Die Furchung von *Nassa mutabilis* wird wohl im großen Ganzen so verlaufen wie bei den übrigen Prosobranchiern. Das Wenige, was ich davon feststellen konnte, schien gut mit dem von Conklin bei *Crepidula* beobachteten Typus übereinzustimmen[1]. Ein gewisser Unterschied besteht jedoch äußerlich schon darin, dass die Makromere *D* bei *Nassa* eine ganz ungewöhnliche Größe aufweist, während bei *Crepidula* die vier ersten Blastomeren den gleichen Umfang besitzen. Während andererseits bei dieser letzteren Form die Zelle *D* sich fortgesetzt theilt und schließlich im Organismus aufgeht, erreicht das Fortpflanzungsvermögen derselben bei *Nassa* sehr bald ein Ende. Noch ehe ihr Kern seine definitive Lage an der Ventralseite des Embryo eingenommen hat, verliert sie ihre Theilungsfähigkeit. Aus dieser Thatsache kann man a priori schließen, dass auch die Dauer ihrer Existenz — wenigstens als organische Einheit (der Dotter bleibt erhalten) — eine zeitlich beschränkte sein wird, denn Kerne in Embryonalstadien, die ihre Theilungsfähigkeit verloren haben, dürften wohl stets nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Dass der Zeitraum ihres

[1] Ich beabsichtigte Anfangs die Furchung bei *Nassa* zu studiren, musste dieses Vorhaben jedoch, in Folge der außerordentlich ungünstigen Verhältnisse dieses Objektes, aufgeben, die durch keine Technik vollkommen überwunden werden konnten. Vor Allem war es die Undurchsichtigkeit des Dotters, die zum Theil durch ein intensives Färbevermögen bedingt war, welche mir durch keine Methode zu beheben gelang.

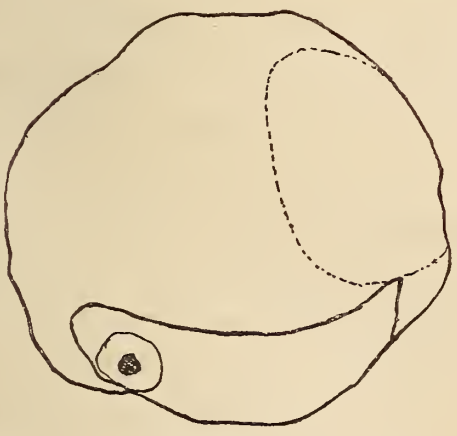
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bestehens jedoch ein relativ langer sein kann, liegt auf der Hand, zumal wenn sich an die Fortexistenz der Zelle noch eine bedeutsame physiologische Leistung knüpft, die vielleicht dem ganzen Organismus zu Gute kommt.

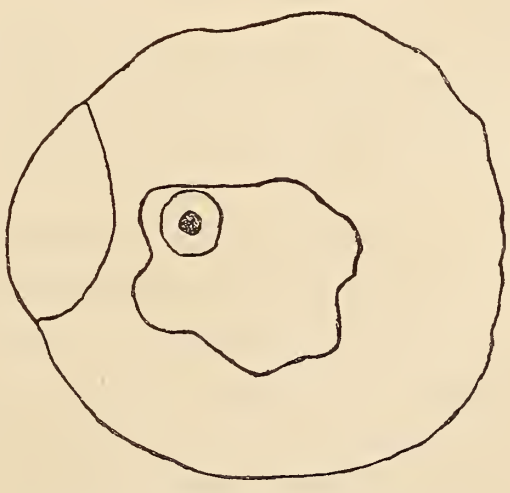
Wie bekannt erzeugen die Makromeren durch Sprossung den Ektoblast, der sich mützenförmig über sie hinwegschiebt und in der Folge sich allmählich bis zur ventralen Seite ausdehnt. Figg. 2, 3



Textfig. 1*a*—*c*.
Furchungsstadien von *Nassa mutabilis* Lam. Fig. 1*a* von vorn, 1*b* von hinten, 1*c* von unten.



Textfig. 2.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Seitlich.



Textfig. 3.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Von unten.

und 4 auf Taf. XXXVI geben davon eine Vorstellung; eben so Textfig. 1*a*, 1*b*, 1*c* und 2. Bei diesem Process wird Anfangs eine primäre Furchungshöhle gebildet, die sich jedoch später wieder ausgleicht. In dem Maße, wie die Mikromerenquartette und deren Derivate die Makromeren umwachsen, sinken deren drei kleinere Vertreter in dorsoventraler Richtung und entlang der größeren Makromere nach unten

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

(der späteren Bauchseite). Von dieser Thatsache kann man sich überzeugen, wenn man Fig. 1 und 2 Taf. XXXVI mit der Textfig. 1*a* und 1*b* vergleicht. Wir sehen bei Fig. 1 und 2 die kleineren Makromeren weit die große Zelle überragen. Auf diesen Umstand ist auch die anfängliche primäre Furchungshöhle zurückzuführen, die durch den Winkelraum zwischen der großen Makromere und ihren drei kleineren Gefährten gebildet wird. Bei *Crepidula*, wo die vier Makromeren dieselbe Größe haben, giebt es aus diesem Grund keine primäre Furchungshöhle. Indem die kleineren Makromeren nun vertikal nach abwärts sinken, verschwindet naturgemäß auch der Lückenraum zwischen den vier Dotterzellen.

Eine mechanische Erklärung für diese Wanderung lässt sich meiner Ansicht nach zwanglos darin finden, dass der nach abwärts wachsende Ektoblast auf die kleineren Makromeren, die er wie mit einer Mütze bedeckt, einen gewissen Druck ausübt, dem sie nach unten zu — d. h. dort wo die Öffnung der Kappe ist — auszuweichen suchen. Es ist also nicht nöthig, hier an eine autonome Bewegungserscheinung zu denken.

Gleichzeitig mit dem Abwärtssinken der drei kleineren Makromeren beginnen ihre Kerne zusammen mit demjenigen der größeren Makromere eine sehr merkwürdige Wanderung nach der ventralen Seite des sich furchenden Eies anzutreten. Conklin konnte die letztere Thatsache auch für *Crepidula* beobachten. Da ich auf die betreffende Stelle seiner Arbeit wegen noch einer anderen Homologie, die sich aus ihr für beide Formen ergiebt, zurückkommen muss, so führe ich sie hier wörtlich an:

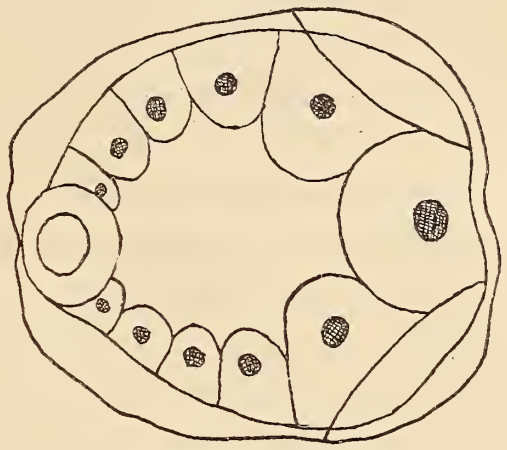
»After the formation of the fourth quartette there is a long interval before the macromeres again divide; during this time the nuclei of these cells become very large and vesicular, and contain one or more large nucleoli. These cells are composed almost entirely of yolk and their nuclei and protoplasmic portions lie near the surface just in advance of the edge of ectoblast, and in this position they move around to the ventrale pole.«

Zur Charakterisirung des eben Gesagten verweise ich auf Taf. XXXVI, Fig. 2, 3, 4, 5, sowie auf Textfig. 1*a*, 1*b*, 1*c*, 2, 3 und 4, auf welcher letzteren jedoch nur die Lage des größeren Makromerenkernes angedeutet ist. Sie wird dargestellt durch den von kleineren Entodermzellen eingefassten mittleren leeren Raum.

Ich habe bereits gezeigt, dass, während die Zellleiber der kleineren Makromeren sich längs der größeren Makromere nach abwärts

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

schieben, ihre Kerne ebenfalls eine Wanderung nach unten antreten. Aus Fig. 4, Taf. XXXVI rechts, ersieht man deutlich, dass hier ein kleinerer Makromerenkern am äußersten Rand der Zelle nach abwärts gerückt ist. Dies geht auch schon daraus hervor, dass er nicht mehr, wie Anfangs, im Centrum seiner Plasmainsel liegt (siehe Fig. 2) sondern am ventralen Ende derselben. Während nun die kleineren Makromeren und deren Kerne vom Ektoblast gerade noch verdeckt werden, eilt der Kern der großen Makromere, welcher letztere so zu sagen den Grundstock des ganzen Embryo darstellt, stets der sich immer weiter ausbreitenden Zelllamelle etwas voraus. Trotzdem seine Peripherie fast die Ektoblastgrenze berührt, bleibt er doch bis zum letzten Augenblick von ihr unbedeckt (Fig. 4 links, sodann Textfig. 1*b* und 2). Auch bei ihm sehen wir dieselbe Erscheinung, wie bei den kleineren Makromerenkernen: Er eilt der ihm Anfangs rings umgebenden Protoplasmainsel voraus. Auf Fig. 4 links scheint er sich ganz von ihr zu emanzipiren. Allen Makromerenkernen gemeinsam ist die Thatsache, dass sie bis zur Abplattung dicht an der Peripherie ihrer Zelle liegen.



Textfig. 4.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Optischer Schnitt, von der ventralen Seite aus gesehen.

Welche Bedeutung haben nun diese eigenthümlichen Verhältnisse und wie lassen sie sich erklären? Den Schlusseffekt der Kernwanderung werde ich später berücksichtigen. — Es bleiben drei Fälle zu erwägen: Einmal könnte die Kernwanderung rein passiv durch Verschiebungen von Bestandtheilen der Zelle, etwa des Dotters vor sich gehen. Sodann könnten wir an eine autonome Bewegung des Kerns denken. Bei dieser müssten wieder zwei Möglichkeiten berücksichtigt werden: Es könnte sich der Kern nach Art der Amöben durch Pseudopodienbildung fortbewegen, wie das ja zum öftern am lebenden Objekt beobachtet worden ist, oder durch irgend eine Taxisform.

Als dritte Bewegungsursache käme noch die Schwere in Betracht.

Hören wir zunächst Conklin: Wenn, wie manchmal angenommen wird, meint dieser Forscher, die anfängliche Polarität des Eies der

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

Thatsache zu verdanken ist, dass die Dottergranula ein größeres specifisches Gewicht als das Protoplasma haben, so muss angenommen werden, dass das specifische Gewicht dieser Substanzen in den späteren Furchungsstadien sich ändert, so dass die Nuclei und das Protoplasma zu einem tieferen Theil der Zelle sinken, während der Dotter zum oberen Theil derselben steigt. Die progressive Bewegung der Nuclei und des umgebenden Protoplasmas über den Dotter, die mit der Ausbreitung des Ektoblast zusammenfällt, würde gegen einen solchen Schluss sprechen und würde die Ansicht begünstigen, dass diese Bewegung des Protoplasma und der Nuclei irgend einer anderen Kraft als der Schwere verdankt wird. —

Für alle drei der oben erwähnten in unserem Falle in Betracht kommenden Bewegungsarten des Kerns giebt es in der Fachlitteratur Beispiele. In Drüsenzellen — namentlich bei Wirbelthieren — ist die Erscheinung sehr verbreitet, dass vor und während der Sekretion der Kern charakteristische Bewegungen ausführt. Vor oder mit Beginn des Drüsenaktes wandert er bei manchen Drüsen nach der dem Lumen zugekehrten Seite der Zelle, um mit der fortschreitenden Produktion von Sekret sich wieder an seinen anfänglichen Aufenthaltsort zurückzubegeben. — Während die erstere Art von Bewegung auf Chemotaxis zurückzuführen ist, geschieht die letztere rein passiv dadurch, dass der Kern durch die sich zuerst in der dem Lumen zugekehrten Seite ansammelnde Sekretmenge wieder nach rückwärts gedrängt wird. Gegen ähnliche Processe bei *Nassa* sprechen jedoch die begleitenden Verhältnisse. Man könnte sodann vielleicht daran denken, die Dotterkugeln möchten einen nach unten gerichteten Druck auf die Protoplasmaansammlung und den Kern ausüben, der eine Lageverschiebung beider Elemente in dieser Richtung ermöglichen würde. Woher sollte aber dieser Druck kommen? Aus Gründen, die in der Dotterzelle selbst liegen, doch wohl nicht — ich wüsste wenigstens keine Quellen dafür anzugeben. Doch der Ektoblast übt ja einen gewissen Druck auf die Makromeren aus — wir haben ja oben bereits darauf das Abwärtssinken der kleineren Makromeren längs der größeren zurückgeführt! Auch dieses Argument ist nicht stichhaltig. Dieser Druck ist sicher zu schwach, um Strömungen in den Dottermassen hervorzurufen, die eine Verlagerung von Protoplasma und Kern verursachen könnten. Ohne weitgehende Deformirung der Blastomeren ging es dabei nicht ab. Davon ist aber vor Allem nichts an der größeren Makromere zu sehen (siehe Fig. 2, 3, 4, eben so die Textfigur). Später freilich ändert sich Letzteres (siehe

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

Fig. 5, 6); dann hat aber der größere Makromerenkern schon seit Langem seine definitive Lage und die kleineren Makromerenkerne haben sich längst schon zu wiederholten Malen getheilt. Freilich platten sich schon frühe die kleineren Makromeren an der größeren Dotterzelle ab. Ein Blick auf Textfig. 6 zeigt jedoch ohne Weiteres, dass hierdurch nie und nimmer die erwähnte umfangreiche Verschiebung der Kerne zu Stande kommen konnte. Ein Hauptargument gegen diese Theorie ist andererseits auch der Umstand, dass hiermit gar nicht erklärt wird, wie es kommt, dass der Kern dem Cytoplasma auf seiner Wanderung nach der ventralen Seite des Embryo vorauseilt.

Für eine aktive Bewegung des Kerns durch Pseudopodienbildung, wie sie für das Keimbläschen der Eier einer ganzen Anzahl von Thieren zum öftern konstatirt wurde (Korschelt, Insekten; Knappe, Bidder'sches Organ der Bufoniden), spricht wiederum nicht die äußere Form unserer Kerne. Selbst der Kern der größeren Makromere hat zu der Epoche, die für uns in Betracht kommt, noch eiförmige Gestalt[1]. — Für Karyo- oder Chemotaxis fehlt auch jede sichtbare Vorbedingung, denn vor der Hand giebt es ja ventralwärts weder besondere Zellelemente noch irgend welche wirksame Stoffe, die auf die Makromerenkerne eine Anziehung ausüben könnten, da ja der Ektoblast erst mit den Kernen die Bauchseite erreicht.

Es bliebe also nur noch die dritte Annahme — eine Bewegung der Kerne durch die Schwerkraft — übrig. Wie wir oben gesehen haben, verwirft Conklin diese Hypothese, selbst für den Fall, dass im Laufe der Entwicklung Kern und Protoplasma ein größeres specifisches Gewicht als der Dotter annehmen sollten, da die progressive Bewegung der Nuclei und des umgebenden Protoplasmas über den Dotter, die mit der Ausbreitung des Ektoblast zusammenhängt, gegen einen solchen Schluss gingen.

Wie es kommen soll, dass der Dotter sowie der Kern und das Protoplasma im Lauf der Entwicklung — ohne dass sich morphologisch bedeutende Veränderungen nachweisen lassen — ihr specifisches Gewicht, im Verhältnis zu einander, gerade umkehren, ist freilich kaum zu verstehen und noch weniger zu erwarten. Die Lösung unserer Frage liegt eben, meines Erachtens, auch auf einer ganz anderen Seite: Dass der Dotter gegenüber dem Kern und dem Protoplasma das specifisch leichtere Element darstellt, ist vielfach behauptet

[1] Wir werden noch sehen, dass er später pseudopodienartige Fortsätze an der ventralen Seite erzeugt.

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

worden und entspricht auch sicher der Wirklichkeit. Ich konnte nun bereits am Anfang meiner Arbeit konstatiren, dass der animale Pol unter allen Umständen nach oben gerichtet ist. Wurde eine Glasplatte, auf die *Nassa* ihre Kokons abgelegt hatte, um 180° im Wasser gedreht, so sah nach einigen Stunden die Protoplasmainsel des animalen Pols der Eier wieder nach oben. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgte in der Eiweißflüssigkeit eine Drehung des ganzen Eies, das seine alte Stabilität wieder herzustellen suchte. Eine Wanderung von Kern und Protoplasma ist wohl schon desshalb nicht anzunehmen, weil einfach das Ei so wie so nicht in einer neuen Stellung, die nicht der Gleichgewichtslage entsprach, verharren konnte. Dass der Kern und das Protoplasma ein geringeres specifisches Gewicht besitzen als der Dotter ist übrigens auch an anderen Objekten zu wiederholten Malen festgestellt worden; so fand z. B. Born, dass der Kern im Froschei »offenbar wegen seines geringen specifischen Gewichtes immer nach den oberen Schichten des Eiinhalts emporsteigt«. Eben so konnte Häcker am *Moina*-Ei ein Aufsteigen des Keimbläschens in einer der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung beobachten.

Wenn aber die Schwerkraft von Einfluss sein soll bei der Verlagerung der Blastomerenkerne, wie kommt es dann — so wird man fragen — dass sie nun gerade im umgekehrten Sinne wie Anfangs wirkt? — Sehr einfach, im Laufe der Entwicklung findet eine Verlagerung des Schwerpunktes statt, die zur Folge hat, dass das Ei sich im Kokon umkehrt. Die natürliche Folge davon ist, dass die specifisch leichteren Elemente — in unserem Fall sind es wieder Kern und Cytoplasma — an das nunmehrige höchstgelegenste Niveau steigen. Theoretisch ergiebt sich diese Schwerpunktverlagerung schon aus folgenden Gründen: Während im Anfang der Furchung noch das specifisch leichtere Bildungsplasma ausschließlich im animalen Pole angesammelt ist, wird dasselbe im Laufe der Entwicklung zum größeren Theil in den Mikromeren abgeschieden, die sich allmählich in der Richtung nach dem vegetativen Pole ausbreiten. Weiterhin erfolgt, wie wir bereits gesehen haben, ein nach abwärts Sinken der drei kleineren Makromeren, die einen erheblichen Rest des Bildungsplasmas mit sich führen (siehe Textfig. 1*a*). Dies ist indessen noch nicht Alles. Die größere Ansammlung protoplasmareicher Zellen findet sich nun am Wachsthumsrand des Ektoblast, der sich schon äußerlich, in Folge seiner stärkeren Elemente, als eine weißliche undurchsichtige Zone dokumentirt, während der Ektoblast in der Gegend des animalen Poles ein sehr dünnes Häutchen repräsen-

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

tirt, das die Dotterkugeln vollkommen deutlich durchscheinen lässt[1]. Eine größere Ansammlung des specifisch leichteren Protoplasmas stellt endlich noch die Schalendrüse dar, die ebenfalls der vegetativen Seite näher liegt als der animalen. Je weiter die Umwachsung vor sich geht, desto mehr koncentrirt sich alles specifisch leichtere Material auf der ventralen Seite, Fig. 8 Taf. XXXVII giebt uns ein gutes Bild hiervon. Der Ektoblast ist dorsalwärts eine ganz unscheinbare Lamelle, die sicher nur wenig Einfluss auf die Gleichgewichtslage ausübt. Um keinen Punkt unerwähnt zu lassen, mache ich noch auf die anfängliche Gestalt des Keims (siehe Textfig. 1*a*) aufmerksam. Der vegetative Theil scheint hier weit schmäler als der animale. Auch diese Thatsache ist sicher nicht ohne Bedeutung für die Verlagerung des Schwerpunktes.

Die Umkehr des Keimes im Kokon habe ich leider nicht am lebenden Objekt beobachten können, weil ich zur Zeit meines Aufenthaltes in Neapel von den oben beschriebenen Verhältnissen natürlich keine Ahnung hatte. Ich erinnere mich jedoch ganz deutlich, gesehen zu haben, dass die jungen *Veliger*-Larven im unberührten Kokon ihr Velum nach oben kehrten. Da ja, wie ich durch den oben erwähnten Versuch festzustellen vermochte, das Bildungsplasma bei *Nassa* leichter ist als der Nahrungsdotter, so hat mit Berücksichtigung des eben Gesagten die Wanderung der Blastomerenkerne nichts Erstaunliches mehr. Dass die Kerne der sie umgebenden Plasmaschicht vorauseilen, führe ich auf den Umstand zurück, dass sie sich in einem homogeneren Medium, nämlich eben in der Plasmaansammlung, bewegen können, während die letztere sich durch die Dottersubstanz arbeiten muss, die natürlich dem Vordringen einen viel größeren Widerstand entgegensetzt. Weiter wie an das Ende der Plasmainsel kommt übrigens der Kern nicht (Fig. 4 Taf. XXXVI)[2].

Was nun den Umstand betrifft, dass die Kerne an der Zellwand entlang wandern, so finde ich darin nichts Außergewöhnliches. Wir haben hier nur den Ausdruck einer gewissen Adhäsion zwischen Plasma und Zellwand. Andererseits giebt es ja auch für Kern und Plasma keinen näheren Weg zum ventralen Pole, da beide ja bei unseren dotterreichen Eiern nach den verschiedenen Theilungen keineswegs, wie bei dotterarmen Blastomeren, zur Mitte der Zelle zurück-

[1] Schon Bobretzky hat diese Beobachtung gemacht und auf seinen Figuren zum Ausdruck gebracht.

[2] In Bezug auf das specifische Gewicht dürften sich Cytoplasma und Kern ganz ähnlich verhalten.

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

kehren (was eben auch wieder auf die große Reibung dieser Substanz an den Dotterkugeln zurückzuführen ist). Dass der Weg längs der Blastomerenwand auch derjenige ist, der ein Fortschreiten der Protoplasmamasse und des Kerns am schnellsten gestattet, weil hier die geringste Reibung herrscht, liegt auf der Hand.

Einige Bemerkungen über die Bildung des Darmkanals.

Das Verhalten der kleineren Makromeren gegenüber der größeren ist — nachdem sie die zukünftige Bauchseite des Embryo erreicht haben — ein sehr verschiedenes. Währenddem die letztere von nun an sich nicht mehr theilt, zerfallen die ersteren in immer kleiner werdende Elemente, die sich zusammenschließen, um die ventrale und seitliche Wand des Mitteldarmes zu bilden. Längere Zeit lassen sie jedoch noch ventral eine bedeutende Lücke frei, in die die große Blastomere einen Plasmafortsatz schiebt, an dessen Basis der Kern gelegen ist. Textfig. 4 giebt über diese Verhältnisse näheren Aufschluss. Sie zeigt uns, von der ventralen Seite aus gesehen, einen optischen Schnitt. Seitlich sehen wir hier die entodermalen Derivate der Makromeren. Der von ihnen auf der Zeichnung eingeschlossene Raum repräsentirt die dorsale Decke des Urdarmes. Sie wird gebildet von der größeren Makromere, die hier den Darm als ungeheuer große Zelle zum Abschluss bringt. Der riesige Kern derselben findet sich mehr gegen den hinteren Pol des Embryo verschoben. Auf Textfig. 3 erkennen wir seine Lage. Er erscheint hier noch etwas zur linken. Ehe sich jedoch der Blastoporus geschlossen hat, nimmt er bereits die Mittellinie ein.

Differirt der große Dotterzellkern schon auf dem oben erwähnten Stadium ganz bedeutend gegenüber den Kernen der übrigen Mitteldarmzellen, so wird dieser Unterschied im Laufe der Entwicklung noch viel beträchtlicher, da er sich, wie bereits mehrfach erwähnt wurde, nicht mehr theilt, währenddem die übrigen Entodermzellen zu immer kleineren Elementen zerfallen. Am längsten scheinen, ihrer Form nach, die beiden seitlichen kleineren Makromeren erhalten zu bleiben (siehe Textfig. 1*a* und 4, sowie Fig. 6, Taf. XXXVI); sie liegen symmetrisch am Vorderende des Embryo. Die mittlere kleinere Makromere hingegen scheint am frühesten in der Theilung aufzugehen. Bilder wie Fig. 8, Taf. XXXVII, wo der gesammte Dotter zu einer einzigen Masse verschmolzen erscheint, machen die Ansicht glaubhaft, dass der größere Theil der Dottermasse sich später von den kleineren Makromerenzellen und ihren Derivaten trennt, um mit

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

dem Dottersack der größeren Makromere zu verschmelzen. Da das gesammte Dottermaterial später zweifellos — wie wir noch sehen werden — gesondert als einheitliche und nicht organisirte Masse weiterbesteht, in so fern, als in diesem Zustand der große Kern degenerirt ist, so darf uns die Ausschaltung des Dotters aus dem Zellleib der kleineren Makromeren auch hier nicht erstaunen.

Bei *Crepidula* scheint sich die Sache wesentlich anders zu verhalten. Der Dotter ist ja hier in den Zellen in weit geringerer Menge vertheilt; er setzt in Folge dessen auch der Zelltheilung einen nicht so großen Widerstand entgegen wie bei *Nassa*[1].

Es erübrigt, noch Einiges über die Umwandlungen zu sagen, welche die Mitteldarmanlage im Laufe der Entwicklung erleidet[2].

Wir haben schon erwähnt, dass eine geraume Zeit lang der Darmkanal durch den Blastoporus mit der Außenwelt kommunicirt. In dieser Zeit haben sich bereits die Dotterzellen in regelmäßiger Weise an einander gelegt, wie wir an dem optischen Schnitt (Textfig. 4) ja sehen können, jedoch bilden sie Anfangs, wenigstens nach vorn zu, eine nach unten geöffnete Rinne. Auch nachdem sich der Blastoporus geschlossen hat, ändert sich an diesen Verhältnissen zunächst noch nichts. Es existirt also längere Zeit keine ventralwärts geschlossene Darmröhre. Diese Rinne setzt sich jedoch nicht nach dem distalen Ende des Embryo fort. Dort nimmt der Darm ein ganz anderes Gepräge an. Hier beginnt nämlich die Region der Enteroblasten (Conklin), die vornehmlich den Dünndarm zu liefern haben. Dieselben sind viel kleiner und plasmareicher als die übrigen entodermalen Elemente. Sie bilden eine Platte, die sich an ihrer am weitesten nach hinten liegenden Stelle plötzlich nach oben umschlägt und sich von dort der großen Dottersackzelle dicht anschmiegt. Der größere Theil der dorsalen Wand des Darmes wird von letzterer eingenommen. Fig. 8 Taf. XXXVII zeigt dieses Verhalten deutlich. Im Laufe der Entwicklung wird nun der Dottersack vom analen Pol

---

[1] Die Abbildungen Conklin's von Schnitten durch *Crepidula*-Embryonen auf Tafel VIII und IX machen übrigens den Eindruck, als wenn auch hier die Zelltheilung nur sehr langsam vor sich geht, was aber für die Kerntheilung, wie es scheint, ohne Bedeutung ist. Mit der Resorption des Dotters werden hier auch die Theilungsfurchen schneller vordringen. Dem stehen freilich an anderer Stelle Entodermzellen von weit bedeutenderer Größe entgegen, wo bereits eine vollständige Trennung von den Nachbarelementen eingetreten ist.

[2] Ich bemerke hier ausdrücklich, dass ich an dieser Stelle nur das für unser Thema Wissenswerthe anführe, und dass alle übrigen entwicklungsgeschichtlichen Resultate meiner Studien einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

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

aus immer vollständiger umwachsen, bis schließlich der größere Theil der ehemaligen Makromere von Entodermzellen überwuchert ist. So lange jedoch noch ein Dottersack existirt, ist der Zusammenschluss der Entodermzellen kein vollständiger. Noch beträchtliche Zeit, nachdem das Stomodäum zum Durchbruch gekommen ist, ja, nachdem sich bereits der After gebildet hat, existirt noch eine relativ umfangreiche Stelle an der dorsalen Decke des Mitteldarmes, wo das Lumen desselben zu den Dotterelementen in unmittelbare Beziehung tritt. In Fig. 9 gebe ich einen absichtlich schief geführten rechtsseitigen Sagittalschnitt durch eine *Veliger*-Larve, die schon 1—2 Tage ihren Kokon verlassen hat, d. h. durch ein Entwicklungsstadium, wo sämmtliche Organe nicht nur angelegt, sondern sogar schon fast vollständig ausgebildet sind[1]. Von dem einst so mächtigen Dottersack ist hier nur noch ein kleines Überbleibsel vorhanden, das dem Magendarm anhängt[2]. Trotz dem späten Zeitpunkt besteht noch immer eine offene Kommunikation zwischen Dotter und Darmlumen. Ich möchte aus diesem Verhalten den Schluss ziehen, dass die direkten Beziehungen des Dotterrestes zum Darmlumen die Resorbirbarkeit des ersteren begünstigt und zwar wahrscheinlich dadurch, dass die Darmzellen schon in den späteren Entwicklungsperioden eine verdauende Substanz ausscheiden, die um so wirksamer ist, je unmittelbarere Beziehungen sie zu dem Nahrungsmaterial eingehen kann.

Wenn dieser Umstand als Grund dafür anzusehen ist, dass die Umwachsung des Dotters auch im letzten Zeitraum seines Bestehens keine vollständige wird, so giebt es, wenigstens für die erste Entwicklungsepoche des Embryo, auch einen solchen, der sich auf die morphologische Bedeutung der großen Dotterzelle stützt. Wir dürfen nämlich nicht vergessen, dass wir ziemlich lange den Dottersack als eine Darmzelle von freilich ungewöhnlichen Dimensionen anzusehen haben, die in Folge ihrer Ausdehnung ein wesentliches und zwar nicht bloß morphologisch, sondern — wie wir noch sehen werden — auch physiologisch wichtiges Element des Mitteldarmes darstellt.

Bobretzky, der ebenfalls Untersuchungen über die Embryologie von *Nassa mutabilis* anstellte, hat von diesen Kernverhältnissen nichts

---

[1] Mit einziger Ausnahme der Geschlechtsorgane, die um diese Zeit erst angelegt sind.

[2] Dass der rudimentäre Dottersack gerade mit diesem Theil des Darmtractus zuletzt in Verbindung bleibt, scheint mir auf eine besondere verdauende Thätigkeit dieses Abschnittes hinzuweisen, die möglicherweise schon in embryonaler Periode ansetzt.

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

gesehen. Trotz ihrer kolossalen Größe sind ihm die Makromerenkerne entgangen, was sicher seinen Grund in dem sich übermäßig färbenden, Manches verdeckenden Nahrungsdotter hat. Eine Andeutung des Protoplasmazapfens vor dem großen Dotterkern giebt er jedoch in Fig. 38 Taf. IX seiner Arbeit, wenngleich er irrthümlicher Weise denselben mit Dotterkugeln erfüllt zeichnet.

Über die Entwicklung, die später der »Magen« — so nannte Bobretzky den Raum, den die großen Dotterzellen begrenzen — erfährt, hat Conklin keine weiteren Untersuchungen angestellt, die einzelnen Elemente desselben scheinen bei seiner Form — keineswegs wie bei *Nassa* die große Dotterzelle — zu Grunde zu gehen, sondern einen wesentlichen Theil des Mitteldarmes zu liefern.

Bedeutung der Kernwanderung und der Lage des Kerns.

Wenn ich in einem vorhergehenden Abschnitt versucht habe die Wanderung der Makromerenkerne auf mechanische Weise zu erklären, so heißt dies natürlich nicht auch, dass diese Vorgänge, als rein zufällig gedacht, nun auch für den Organismus selbst ohne weitere Bedeutung sein müssten. Ich denke vielmehr, dass selbst diejenigen Forscher, die ein vitalistisches Geschehen annehmen, durch rein mechanische Ursachen hervorgerufene Erscheinungen unter gewissen Umständen eine für den Organismus mehr oder minder große Bedeutung zuschreiben müssen und um so mehr dann, wenn diese Erscheinungen, als causal abhängig von gewissen Entwicklungszuständen, mit unfehlbarer Regelmäßigkeit in einem bestimmten Zeitpunkte eintreten.

Dass es für die kleineren Makromeren Anfangs von äußerster Zweckmäßigkeit ist, dass ihre Kerne die ventrale Seite des Embryo aufsuchen, scheint mir, ganz abgesehen von etwaigen ernährungsphysiologischen Leistungen derselben, auf der Hand zu liegen. Sie, oder vielmehr ihre Descendenten, sind es ja, die den Magendarm liefern, da aber die Zelltheilung zunächst immer da einsetzt, wo der Kern liegt und weiterhin die Lage des Theilungsproduktes von der Richtung der Theilungsebene abhängt, so ist es natürlich nicht gleichgültig, an welchem Orte sich der Kern zur Zeit der Theilung gerade befindet[1].

[1] Ich will an dieser Stelle noch einmal ausdrücklich auf die kolossale Größe der Dotterzellen hinweisen. Je kleiner die Zellen sind, desto geringere Bedeutung kommt natürlich dem Gesagten zu. Sind die Entodermelemente so wenig umfangreich, dass die Lage des Zellkerns für die Theilung ohne Bedeutung

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

Anders liegen die Verhältnisse nun für den größeren Makromerenkern. Wenn er die ventrale Lage eingenommen hat, theilt er sich nicht mehr. Wäre die Kernwanderung nur für die Lage der späteren Zelldescendenten von Bedeutung, so müsste man diejenige des größeren Makromerenkerns für einen Vorgang ansehen, der für den Organismus vollständig bedeutungslos ist. Die später noch zu behandelnde Thatsache, dass auch die Kerne der kleineren Entodermzellen dem Darmlumen zugekehrt liegen, lässt jedoch darüber kaum einen Zweifel obwalten, dass dieses Verhalten in irgend welcher Weise für den Organismus von Vortheil ist.

Wie wir aus Fig. 8 Taf. XXXVII sehen, liegt der große Dotterzellkern dorsal über dem Darmlumen; ventral von ihm befindet sich eine Protoplasmaansammlung, in die er eintaucht, und die keine Dotterkugeln enthält. Betrachten wir nun die übrigen Zellen des Darmes, so ergiebt sich, dass ihr Verhalten ein ganz analoges ist. Der Kern einer jeden derselben ist an den dem Lumen zugekehrten Rand ihrer Zelle gerückt, vor welcher je eine größere Cytoplasmainsel lagert[1]. Ähnliche Dinge sieht man auch an den Entodermzellen der Fig. 7 Taf. XXXVII. — Conklin erwähnt ausdrücklich ganz dieselben Verhältnisse für die Entodermzellen von *Crepidula*. Seine Bilder würden wohl auch den größten Skeptiker überzeugen. Hoffentlich wird nun Niemand auf den Gedanken kommen, dass ich die Lagerung dieser relativ kleinen Entodermzellkerne ebenfalls auf Schwerkraftsverhältnisse zurückführe. Sie liegen ja oft gerade einander entgegengesetzt. Ich will erwähnen, dass wir es hier zweifellos mit einer Taxisform zu thun haben, wobei ähnliche Ursachen zu Grunde liegen mögen, wie bei vielen Drüsenzellen höherer Thiere.

Wenn ich nun in den folgenden Blättern beim Studium des Kerns vornehmlich denjenigen der großen Dotterblastomere berücksichtigen werde, so thue ich dies darum, weil hier die Verhältnisse am klarsten liegen, und weil derselbe sich, in Folge seiner kolossalen

---

ist — die Lage der Theilungs*ebene* ist natürlich immer wichtig; doch dies interessirt uns hier nicht — und ist dennoch stets eine besondere Position nachzuweisen, nämlich in unserem Falle diejenige am Lumen des Darmkanals, so müssen wohl andere Gründe zur Erklärung dieser Erscheinung als obige herangezogen werden. Es werden, wie wir noch sehen werden, dieselben sein, die auch die Lage des größeren Makromerenkerns bedingen.

[1] Auf Fig. 8 Taf. XXXVII sind leider die Verhältnisse nicht so auffallend gezeichnet, wie sie in Wirklichkeit zu beobachten sind. Dies rührt daher, dass dies Bild zur Demonstration ganz anderer Dinge bestimmt war, als es diejenigen sind, die hier erörtert werden.

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

Größe, zu Beobachtungen ganz besonders eignet. Meine Studien erstrecken sich aber nicht allein auf den Kern der größeren Dotterblastomere, sondern auch auf die Kerne der kleineren Makromeren, die im Gegensatz zu jenem nicht degeneriren, sondern sich fortgesetzt theilen, sowie auch auf diejenigen kleiner und dotterarmer Entodermzellen, die sich strukturell kaum von Ektodermzellen unterscheiden.

Es erübrigt noch in der Litteratur Umschau zu halten, wo vergleichbare Bewegungserscheinungen und Lagenverhältnisse von Kernen erwähnt werden. Ich sehe von den bezüglichen Vorgängen vor und nach der Karyokinese, der Eireifung, der Befruchtung und dergleichen ab, da sie nicht so leicht mit den von mir beschriebenen Erscheinungen in Beziehung gebracht werden können.

Auf botanischem Gebiet kam Haberland in seiner interessanten Arbeit »Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns in den Pflanzen« zu dem Ergebnis, dass es keineswegs gleichgültig sei, welche Lage der Zellkern in der sich entwickelnden Zelle einnehme, und dass derselbe immer in größerer oder geringerer Entfernung derjenigen Stelle zu finden sei, wo specifische Wachsthumsvorgänge einzuleiten wären. In einer ganzen Reihe von Fällen vermochte er z. B. zu beobachten, dass Verdickungen an Zellscheidewänden durch die Nähe der Kerne bedingt waren. Sodann konnte er für die Wurzelhaare von *Pisum sativum* nachweisen, dass ihre Anlage stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Partie der Außenwand, also in nächster Nähe des Kerns, stattfand. Ein ähnliches Resultat zeigte der Befund, dass in den verzweigten Wurzelhaaren von *Brassica oleracea* immer derjenige Ast zum Hauptast heranwuchs, in den der Kern hineinrückte, während der vorher bevorzugte Ast sein Wachsthum einstellte. — In neuerer Zeit hat J. Gerassimoff für *Spirogyra* den experimentellen Nachweis geliefert, dass hier das Zellwachsthum von der größeren oder geringeren Nähe des Kerns abhängig ist. Im Gegensatz zu Behrens, der annimmt, dass der Kern überall, wo Kernbewegung stattfindet, passiv vom Protoplasma mitgeführt wird, glaubt er, dass wahrscheinlich wenigstens die erste Ursache der Translokation des Zellkerns in ihm selbst zu suchen sei. Freilich scheint er für diese Ansicht keine positiven Gründe angeben zu können. Hinsichtlich der Antheilnahme des Kerns an der Bildung der Zellhaut entschieden sich Strassburger und W. Pfeffer für eine dynamische Einwirkung des letzteren auf das Cytoplasma. Haberland denkt außerdem noch an eine direkte

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

stoffliche Betheiligung des Kerns bei der Membranbildung. C. Sokolowa hält diesen letzteren Faktor sogar allein für maßgebend.

Wenn Haberland feststellte, dass der Zellkern immer dort zu finden ist, wo specifische Wachsthumsvorgänge einzuleiten sind, so giebt O. Hertwig den Lageverhältnissen des Kerns noch eine allgemeinere Bedeutung, indem er annimmt, dass dieselben jederzeit durch die nach Intensität und Richtung veränderlichen physikalischen und chemischen Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zelle bestimmt werden, so dass der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen suche. — Das bekannteste Beispiel dafür, dass die Lage des Kerns durch physiologische Vorgänge im Zellleib bedingt sein kann, bieten gewisse Drüsenzellen dar, wie z. B. diejenigen des Pankreas der Wirbelthiere. Während der Sekretion bewegt sich hier der Nucleus nach dem Centrum der Zelle hin; während der Ruhe der Drüse (besser der Inaktivitätsperiode) zieht er sich andererseits nach der Basis derselben zurück (Matthews). Charakteristische Kernlagen findet man ferner dort, wo Nährsubstanzen nur an einer Seite der betreffenden Zelle aufgespeichert sind. So ist nach Korschelt in Ovarialeiern von *Forficula*, von denen sich jedes aus je einem Eifach und einem Nährfach mit einer Nährzelle zusammensetzt, das Keimbläschen immer dicht dem letzteren angelagert. Bei *Pelagia noctiluca* und *Aurelia aurita* liegen die Kerne der einzelnen Eier dicken Zellpolstern genähert, von denen aus ihre Ernährung besorgt wird. Auch für die Ovarialeier von *Charybdea*, *Adamsia* und *Sagartia* fand Korschelt ganz ähnliche Verhältnisse, die alle darauf hinweisen, dass hier die Lage des Kerns nicht auf irgend welche Zufälligkeiten, sondern wahrscheinlich auf bestimmte physiologische Leistungen desselben zurückzuführen sind.

Diese Beispiele mögen genügen. Sehen wir nun zu, ob auch die besondere Lage unserer Entodermkerne für den Organismus eine praktische Bedeutung hat.

Wir haben schon gesehen, dass die Dottersubstanz ausschließlich in den Entodermzellen aufgespeichert ist und auch hier sehr bald nur in demjenigen Theil der Zellen, der später den Mitteldarm liefert. Die Zellen des Dünndarmes haben nur ganz im Anfang Dotterelemente, die sehr rasch resorbirt werden. Aber auch die übrigen Entodermzellen, mit Ausnahme der großen Dotterzelle, verlieren in kurzer Zeit ihren Reservenahrungsvorrath, zum Theil durch Verbrauch, vor Allem aber dadurch, dass sich der dotterhaltige Theil dieser Zellen von dem

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

plasmatischen trennt und mit der Dottermasse der großen Zelle verschmilzt. Sie erhalten später ein hyalines Aussehen, das ihnen ein besonderes Gepräge verleiht (Fig. 8).

Es ist schon erwähnt worden, dass die Makromerenkerne mit einer Protoplasmainsel nach der ventralen Seite zu rücken. Auch späterhin bleiben beide Zellbestandtheile in enger Beziehung zu einander. Es ist der Ausdruck ihrer physiologischen Zusammengehörigkeit. Dass jedoch auch die übrigen Theile der Dotterzellen Protoplasmatheile enthalten, sieht man auf günstigen Schnitten durch frühe Stadien, wo sich Cytoplasmastränge zwischen den Dotterkugeln hinziehen, die in die Ansammlung dieses Zellmaterials um den Kern einmünden. Im Augenblick, wo der große Makromerenkern seinen definitiven Ort an der Bauchseite des Embryo erreicht hat, schmiegt sich die ihn umgebende Cytoplasmaansammlung noch eng der kugelförmigen Oberfläche der Dotterzelle an (Fig. 19 Taf. XXXVII). Sobald jedoch die erste Anlage des Magendarmes vorhanden ist, schiebt sich die Protoplasmamasse zipfelförmig über den großen Kern und füllt das ganze Lumen der ersteren aus (s. Fig. 17 Taf. XXXVII). Der Blastoporus führt also in unserem Falle in keine Urdarmhöhle, da dieselbe von dem Protoplasmafortsatz ausgefüllt wird. Aber auch noch eine geraume Zeit danach, nachdem sich bereits die Stomodäaleinstülpung ausgebildet hat, existirt noch kein eigentliches Darmlumen. Fig. 5 Taf. XXXVI zeigt einen Sagittalschnitt durch ein solches Stadium, auf dem noch keine Spur eines Lumens zu sehen ist. Auch die Dünndarmanlage hat zu jener Zeit noch keinen Hohlraum. Auf Fig. 8 Taf. XXXVII sehen wir diese Erscheinung endlich eingetreten. Indessen gilt dies hier nur für die mittlere Partie des Darmes. Seitlich füllt die Protoplasmamasse der großen Dotterzelle noch immer das Lumen des Magendarmes aus. Erst nachdem das Stomodäum zum Durchbruch gekommen ist, ändern sich diese Verhältnisse, indem die eindringenden Eiweißmassen dem Darmlumen immer größere Ausdehnung verleihen.

Bobretzky hat diese Verhältnisse ebenfalls schon im Groben gesehen und abgebildet, obgleich er sie ganz falsch deutet. »Die enge Magenhöhle,« bemerkt er, »ist nur an der Bauchseite des Embryo durch eine Zellwand begrenzt, während sie an der Rückenseite unmittelbar durch den Nahrungsdotter geschlossen ist.« Dies führt ihn zu der Auffassung, dass der Embryo als ein ziemlich flacher Napf anzusehen ist, welcher mit seiner konkaven Seite gegen den Dotter gerichtet ist. Wir wissen bereits, dass der Dottersack den

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

morphologischen Werth einer Zelle besitzt und somit der Darm von Anfang an dorsalwärts geschlossen ist.

Das Vorhandensein des Protoplasmazapfens, der während der ersten Zeit der Embryonalentwicklung das Lumen des Darmrohrs ausfüllt, kann nicht belanglos sein. Der Umstand, dass vor dem Schluss des Blastoporus hierdurch dem Eiweiß der Eintritt in den Urdarm verlegt wird, scheint vielmehr darauf hinzuweisen, dass die Ernährung — namentlich der weiter nach innen gelegenen Organanlagen — vorzüglich durch Dottersubstanz geschehen soll. Nehmen wir mit Crampton an, dass die große Blastomere das organbildende Material zu gewissen Elementen des Embryonalkörpers liefert oder enthält (was in unserem Fall dasselbe bleibt), so scheint der Ausschluss des Eiweißes zur Zeit der Bildung dieser Elemente begreiflich. — Noch ein anderer Vortheil ergiebt sich übrigens aus der großen Annäherung der plasmatischen Seite der Makromere an die ventrale Darmpartie. In dieser Zeit, wo die Entwicklung sehr schnell vor sich geht, kann die direkte Assimilation bereits verarbeiteten Dottermaterials aus der großen Dotterzelle durch die dotterärmeren Elemente nur von Vortheil sein; dies wird aber ganz außerordentlich durch die Annäherung des plasmatischen Antheils der letzteren an die übrigen Darmzellen begünstigt. Dem Protoplasmapfropf scheint demnach andererseits die Aufgabe zuzufallen, eine Brücke zwischen der großen Dotterzelle und den übrigen Darmelementen zu schlagen. Dass es hierbei weniger auf die Überführung von Dotterelementen als auf bereits verarbeitetes Material ankommt, geht eben aus der ventralen Lage des dotterarmen, protoplasmatischen Antheils der Zelle und — wie wir noch sehen werden — des Kerns hervor[1].

Wie werden nun die Dotterkugeln assimilirt? Vergleichen wir die einzelnen Altersstadien mit einander, so finden wir, dass sich im Allgemeinen zuerst die Größe der Dotterelemente verringert, wenngleich auch oft gerade auf älteren Stadien einzelne außergewöhnlich große Dotterkugeln beobachtet werden können, die darauf hinweisen, dass hier und da ein Verschmelzen einzelner benachbarter Elemente stattfindet und zwar in späteren Stadien um so eher, als hier häufigere und intensivere Bewegungserscheinungen stattfinden als bei jüngeren Em-

[1] Ich vermeide es hier absichtlich Analogien für diese Vorgänge aus der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere zum Vergleich heranzuziehen, die wohl ohne große Mühe zu finden wären, da sich nach meiner Ansicht über diese Dinge nur von Fall zu Fall entscheiden lässt und ohne eingehende Prüfung der physiologischen Verhältnisse kein Urtheil abzugeben ist.

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

bryonen. Sodann werden die Räume zwischen den einzelnen Dotterkugeln größer, bis man zuletzt nur noch an Stelle des Dotters ein Maschenwerk mit schwach sich färbenden Binnenbestandtheilen erkennen kann. — Das Alles giebt uns noch keine Erklärung darüber, wie der Dotter resorbirt wird. Wir müssen nun untersuchen, ob der Dotter eine Substanz ist, die direkt zum Aufbau und zum Wachsthum der Zellelemente gebraucht werden kann, oder ob sie zu diesem Zweck erst in einen anderen Stoff umgewandelt werden muss. Wenn Letzteres der Fall ist, so müssen wir festzustellen suchen, ob dies durch Vermittelung des Kerns oder des Cytoplasmas — oder durch beide Substanzen zusammen geschieht.

Betrachtet man die Makromerenkerne eines frühen Stadiums im Ruhezustande, etwa zur Zeit, bevor sie ihre Wanderung angetreten haben, so bieten sie nicht gerade etwas Besonderes dar. Zufolge ihres umfangreichen Zellleibes sind sie, absolut genommen, sehr groß, besitzen meist eine ellipsoïdale Gestalt und liegen stets am Zellrand und in einer Protoplasmainsel eingebettet. Was jedoch auffällt, das ist der besonders große, meist in der Einzahl vorhandene, oft unregelmäßig geformte Nucleolus, der sich, eben so wie der Dotter, stets bei Anwendung der Heidenhain'schen Methode ganz schwarz färbt: Das Chromatin ist zu jener Zeit in dickeren Brocken und Strängen im Kerne vertheilt. Was den größeren Makromerenkern betrifft, so übertrifft derselbe an Umfang schon in frühen Stadien um Einiges die kleineren Makromerenkerne; welches Verhältnis sich natürlich im Laufe der Entwicklung immer noch mehr zu Ungunsten der letzteren verschiebt, da diese sich fortgesetzt theilen, während ersterer von einer gewissen Periode an sein Fortpflanzungsvermögen verliert. Der größere Durchmesser des Dottersackkerns beträgt im Mittel etwa 50 μ, derjenige seines Nucleolus bis 35 μ.

Sehen wir uns nun einmal einige Makromerenkerne im Ruhezustande auf älteren Stadien an: Fig. 10, 11 und 12 Taf. XXXVII. Hier ist eine merkwürdige Veränderung vorgegangen: Vom Chromatin sind scheinbar nur noch Spuren zu sehen, Fig. 10. Der Kontour des Kerns ist auf der einen Seite geschwunden, währenddem er auf der anderen noch persistirt. Das Karyoplasma ist von kleinen Sekrettröpfchen erfüllt. Sehr charakteristisch ist das Aussehen des Kerns an der Stelle, wo die Membran fehlt. Betrachten wir zunächst Fig. 10, so sehen wir, dass an dieser Stelle der Kern einen Hilus besitzt, in welchen seltsamerweise der Nucleolus hineinragt. In Fig. 11 findet sich an der erwähnteu Stelle zwar keine Höhlung, sondern eine

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

Abflachung, dafür besitzt das Karyoplasma jedoch hier einen gezackten Rand. Bei Fig. 12 endlich scheint der Kern vollständig an der einen Seite zu verschwimmen. Die Nucleolen sind auf allen drei Figuren tief schwarz gefärbt. Bei Fig. 10 ragt der sonst unauffällige Nucleolus — wie bereits erwähnt — in einen im Karyoplasma vorhandenen Hilus hinein. Bei Fig. 11 und 12 hingegen ist er der Seite, wo die Membran fehlt, nur genähert. An dieser Stelle besitzt er jedoch eine seltsame Auszackung. Alle drei Bilder haben also eine Anzahl Eigenthümlichkeiten gemein: Der Chromatingehalt des Kerns hat scheinbar abgenommen; dafür ist das Karyoplasma mit dunkel sich färbenden Tröpfchen erfüllt. An einer Stelle scheint der Kern in innige Beziehung zu dem äußeren Medium, d. i. das Cytoplasma, zu treten; auch auf den Nucleolus übt dieser Ort, wie man aus seiner Form schließen kann, einen gewissen Einfluss aus. — Hiermit sind aber noch nicht alle Besonderheiten aufgezählt, welche die drei Kerne mit einander gemein haben. Bis dicht an sie heran reicht bei jedem in größerer oder geringerer Ausdehnung eine dunkel sich färbende Masse heran. Bei Fig. 11 und 12 liegt sie vor dem Kern, dicht an jenem Territorium desselben, wo wir die charakteristischen Veränderungen nachweisen konnten; bei Fig. 10 hingegen bildet sie um den Kern einen geschlossenen Hof. Worauf ist nun diese Erscheinung zurückzuführen? Haben wir es hier mit einem Sekret zu thun oder mit einer Ansammlung feinster Dotterelemente? Allem Anschein nach mit beiden zusammen, wenigstens bei zweien der Figuren. Während sich bei Fig. 11 und 12 in der fraglichen Masse eine Unmenge kleiner dunkelgefärbter Kügelchen abheben, besteht der dunkle Hof der Fig. 10, wie es scheint, aus einer homogenen Substanz [1].

Wir kommen nun zu einem letzten Punkt: Dass sich um den Kern herum eine an Dotter relativ arme Stelle befindet, kann uns nicht erstaunen. Wir wissen, dass der Kern stets in eine größere Protoplasmamasse eingebettet erscheint; sehr eigenthümlich ist aber die Thatsache, dass die Dotterkugeln an Größe progressiv mit der Entfernung vom Kerne zunehmen. Bietet die Protoplasmainsel um den Kern herum ein Hindernis für das Vordringen der Dotterkugeln, so dass nur eine relativ geringe Anzahl derselben ihren Weg dorthin finden können, so ist schlechterdings nicht zu verstehen, warum in erster Reihe die kleineren Dotterkugeln stehen und nicht eben so viel größere. Woher kommen überhaupt die vielen kleinen Dotterkugeln

[1] Die dunklen Punkte in der peripheren Schicht des Hofes sind überflüssige Zuthaten des Lithographen.

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

in der Umgebung des Kerns[1]! Ich meine, schon diese Überlegungen in Verbindung gebracht mit den Erscheinungen, die wir vorher an den Kernen beobachtet haben, weisen uns auf die Annahme, dass die Verarbeitung des Dotters durch Vermittelung oder unter Einwirkung des Kerns vor sich geht[2].

Sehen wir uns jetzt einmal den großen Makromerenkern in seiner ventralen Lage an. Fig. 7 zeigt ihn stärker vergrößert auf einem Querschnitt. Fig. 8 lässt auf einem Sagittalschnitt durch den ganzen Embryo sein Verhältnis zu Darm und Dottersack erkennen. Wir können an diesen Bildern alle Einzelheiten wiederfinden, die uns bereits bei Fig. 10, 11 und 12 aufgefallen waren. Und doch scheinen hier die Beziehungen der einzelnen Zelltheile unter einander nicht mehr dieselben zu sein. Das Karyoplasma ist auch hier mit feinen Tröpfchen erfüllt, das Chromatin schwer nachzuweisen. Der Nucleolus hat ebenfalls — wenigstens auf Fig. 8 — zackige Fortsätze. Eben solche pseudopodienartige Bildungen besitzt auch das Karyoplasma und zwar an einer Stelle, wo die Membran zurückgebildet ist. Ein Unterschied zwischen diesen und den früheren Bildern besteht jedoch darin, dass hier der Nucleolus und das Karyoplasma ihre Auszackungen nach verschiedenen Seiten aussenden, währenddem in Fig. 11 und 12 Nucleus sowohl wie Nucleolus nur an der einen Seite Fortsätze zeigen, und zwar an der Stelle, wo das Kernplasma mit dem Cytoplasma in Fühlung tritt. Auch bei dem großen Kern lässt sich jederzeit eine Sekretlache nachweisen. Dieselbe lagert ventralwärts von ihm, in der Cytoplasmaansammlung. In sie ragen die Zacken des Karyoplasmas. Dass dies kein bloßer Zufall ist, mögen alle

[1] In der Nähe des größeren Makromerenkerns ist diese Erscheinung später nicht mehr so deutlich zu sehen, da durch die Bewegungen, denen die Dottermasse — zumal auf späteren Stadien — in Folge der Kontraktionen des Embryonalkörpers unaufhörlich ausgesetzt ist, eine fortwährende Untereinandermengung der einzelnen Dotterelemente stattfindet; was einerseits bewirkt, dass größere Kugeln an die Stelle der kleineren treten, andererseits, dass naheliegende Kugeln mit einander verschmelzen.

[2] Fig. 10, 11 und 12 stellen Kerne der kleineren Makromeren dar. Ich wollte absichtlich diese Verhältnisse zuerst an Kernen schildern, die nicht zu Grunde gehen; um gleich Anfangs dem Einwand vorzubeugen, wir hätten es hier mit Degenerationszuständen zu thun. Was den etwaigen Vorwurf betrifft, meine Bilder seien durch ungeeignete Konservirungsmittel hervorgerufene Kunstprodukte, so begnüge ich mich als Antwort darauf einen Ausspruch M. Heidenhain's anzuführen, dem ich vollständig zustimmen kann: »Wenn die technische Behandlung Kunstprodukte erzeugt, so wird der Anblick der Zellen uniform. Je besser die Konservirung, um so mehr individualisirt sich das strukturelle Gepräge der einzelnen Zellkörper.«

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

folgenden Zeichnungen beweisen. Fig. 15, 16, 17, 18 etc., überall finden wir dasselbe Verhalten: Ventralwärts liegen die Fortsätze des Kernplasmas, dorsalwärts die des Kernkörpers[1].

Nicht immer sind sie so typisch wie auf Fig. 15, und öfters sind sie ein wenig zur Seite geschoben. Das Princip ist jedoch gewahrt. Auf den Bildern, wo keine Zacken am Kernkörper zu sehen sind, befinden sie sich meist auf dem folgenden Schnitte, der nicht berücksichtigt wurde, weil an ihm andere wichtige Einzelheiten, die demonstrirt werden sollen, nicht zu sehen waren. —

Auch sonst zeigt der Nucleolus bezüglich seiner Lage ein interessantes Verhalten. Bilder, wie Fig. 13, 14, 15, 18, scheinen darauf hinzuweisen, dass auch er durch seine Lage Beziehungen zur ventralen Seite der Zelle sucht, währenddem doch die pseudopodienartigen Bildungen am dorsalen Pole das gerade Gegentheil zu beweisen scheinen. Sehr verschieden sind die Fortsätze des Karyoplasmas. Sind sie in Fig. 7 fein und zierlich, so nehmen sie in Fig. 13, 14, 15, 17, 18 etc. zum Theil geradezu abenteuerliche Formen an. Nicht ein einziges Mal habe ich derartige Bildungen auch dorsalwärts beobachten können. Wenn hier nicht — was wir später noch besprechen werden — die Membran geschwunden ist, so zeigt die Zelle stets nach oben eine sanfte Abrundung.

Lassen sich nun Fig. 10, 11 und 12 auf diese Bilder zurückführen? Ich denke ja. Um so mehr als der große Dotterzellkern, so lange er noch nicht seine definitive Lage eingenommen hat, oft ganz ähnliche Verhältnisse aufweist. Damit ist aber auch schon ein Hinweis auf die Lösung des Räthsels gegeben: Dort, wo Nucleus und Nucleoluszacken nach derselben Seite zeigen, liegt die Zelle noch offen da, d. h. sie ist noch nicht bedeckt von anderen Zellelementen. Auf Stadien, wie sie Fig. 7, 8, 13, 14 etc. darstellen, bildet die große Makromere hingegen bereits die dorsale Decke des Magendarmes. Die Zacken des Karyoplasmas weisen hier nach der ventralen Seite, d. h. nach dem Lumen des Darmes und den jenseits derselben liegenden Entodermzellen, der Nucleolus aber nach dem Dotter. Betrachten wir aber den morphologischen Gestaltungsprocess als Ausdruck eines physiologischen Geschehens, so scheint hiermit der Gedanke nahegelegt, dass das Kernplasma irgend welche Beziehungen zum Lumen oder zu den ventralen Zellen des Darmes sucht und

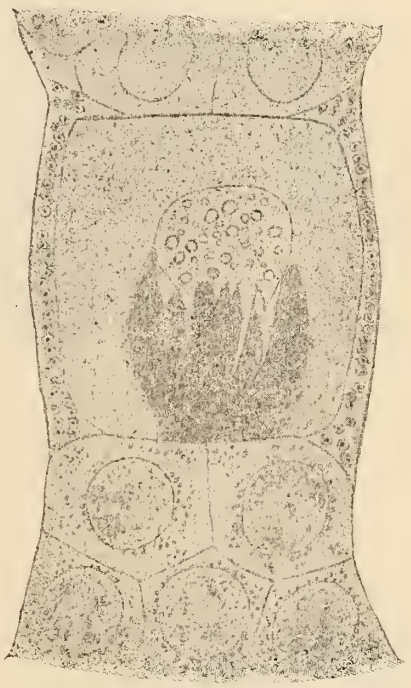
[1] Die Sekretsubstanz auf der ventralen Seite tritt auf meinen Zeichnungen manchmal nicht deutlich genug hervor.

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

findet, währenddem der Nucleolus vom Dotter beeinflusst wird. Bei Fig. 10, 11 und 12 konnten diese Verhältnisse nur zum Theil in die Erscheinung treten, weil es in diesen Stadien weder eine Darmanlage noch ein Darmlumen gab. Die Einzelheiten erklären sich aus Späterem.

Ehe wir weiter gehen, wollen wir uns wieder etwas in der Litteratur nach ähnlichen Erscheinungen umsehen.

Vor Allem ist es KORSCHELT, der sich in seinen ausgezeichneten »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns« mit ganz ähnlichen Erscheinungen an Kernen eingehend beschäftigt hat; ich will desshalb auch seine Resultate zuerst erwähnen: Bei Ovarialeiern von *Dytiscus* zeigte sich, dass das außerordentlich umfangreiche Keimbläschen sehr verschiedenartig gestaltete pseudopodienartige Fortsätze aussenden konnte, was sich sowohl im konservirten Zustand als am lebenden Objekt[1] nachweisen ließ. Diese Pseudopodien erstrecken sich stets in die aus den Nährzellen stammenden Körnchenablagerungen (Textfig. 5). Jenseits des Gebietes derselben hatte das Keimbläschen eine regelmäßige Begrenzung. Zur Demonstration der geschilderten Verhältnisse gebe ich nebenstehend zwei Textfiguren nach Zeichnungen von KORSCHELT, auf die ich später noch zurückkommen werde. Interessant für uns sind auch die Stadien (KORSCHELT's Fig. 36 und 39), wo sich entweder um das ganze Keimbläschen oder nur an einer Stelle eine breite, homogene und gelblich gefärbte Zone von eigenthümlichem Lichtbrechungsvermögen hinzieht. Während also im ersteren Fall der Kern nur an der Stelle, wo sich die Substanzansammlung befindet, Pseudopodien ausschickt, hat er im zweiten Fall deren im ganzen Umkreis seiner Peripherie. KORSCHELT zieht aus dem eigenthümlichen Verhalten des Eikerns gegenüber der von den Nährzellen gelieferten Substanz folgenden Schluss: »Da die körnige Substanz offenbar den Werth von Nährmaterial hat, welche der Masse des Eies assimilirt

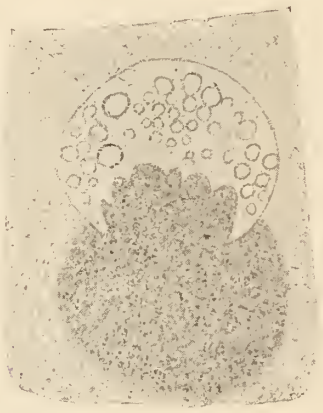


Textfig. 5.
Ein Eifollikel mit einem Nährfach von *Dytiscus marginalis* L (nach KORSCHELT). Es ist nur ein Theil der Originalfigur wiedergegeben.

[1] Neuerdings durch GIARDINA bestätigt.

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

werden soll, so können wir die Anziehungskraft, welche der Kern auf die Körnchen ausübt, sowie seine auffallende Gestaltsveränderung damit erklären, dass er entweder direkt an der Assimilation betheiligt ist oder doch einen entschiedenen Einfluss auf die Thätigkeit der Zellen ausübt.« Was die gelbliche Zone mit eigenthümlichem Lichtbrechungsvermögen betrifft, die auf manchen Präparaten um das Keimbläschen beobachtet werden kann, so ist diese Erscheinung für ein Bildungsstadium des Eies so bezeichnend, dass KORSCHELT die ölartige Masse für ein Umwandlungsprodukt der vorher dort liegenden Körnchen hält: »Die Umwandlung selbst aber dürfte hervorgerufen sein durch den Einfluss des Kerns, dessen Anziehung die Körnchen dorthin zu wandern bewog.«



Textfig. 6.
Eizellkern aus dem Ovarium von *Dytiscus marginalis* L. (nach KORSCHELT).

Textfig. 7.
Eizelle aus dem Ovarium von *Dytiscus marginalis* L. (nach KORSCHELT). Nach oben ist die Erscheinung des »Verschwimmens« am Kerne zu sehen.

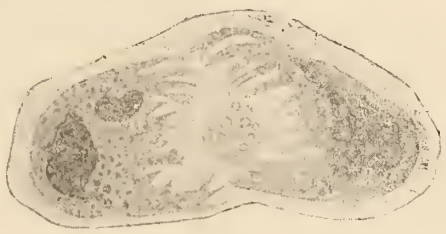
Was die Fortsätze betrifft, so möchten dieselben wohl auf das Bedürfnis des Kerns, seine Oberfläche zu vergrößern, Zwecks einer intensiven Einwirkung auf die Zelle zurückzuführen sein. Welcher Art diese Wirkung sei vermochte KORSCHELT nicht festzustellen. Für uns interessant ist auch die Thatsache, dass an manchen Stellen der Inhalt des Kerns direkt in das Zellplasma überzugehen schien, indem der Kontour hier nicht nachzuweisen war. Hierher gehört auch die eigenthümliche Erscheinung des »Verschwimmens«, wo die peripheren Theile des Kerns sich wie im umgebenden Protoplasma zu verlieren scheinen (siehe Textfig. 7)[1]. Diese Erscheinung lässt sich nicht nur an konservirten Eiern, sondern auch im Leben nachweisen. KORSCHELT glaubt, dass sie, eben so wie die Pseudopodienbildung, eine innige

[1] Auch an den Spinndrüsenkernen von Schmetterlingsraupen konnte KORSCHELT diese Erscheinung zum öftern feststellen.

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

Berührung zwischen Karyo- und Cytoplasma bezwecken möge. Die so geübte Beeinflussung der umgebenden Substanz durch den Kern ließe sich mit einer fermentartigen Wirkung vergleichen. Sicher nehme der Kern Substanz in flüssiger oder fester Form in sein Inneres auf. Ob er dieselbe jedoch zu seinem Aufbau verwerthe, oder sie wieder nach außen abgebe und sich auf diesem Wege am Aufbau des Zellkörpers betheilige, könne er nicht entscheiden.

Wenn aus Obigem zunächst hervorgeht, dass der Kern bei der Verarbeitung von Nahrungssubstanzen eine Rolle spielt, so weisen andere Beobachtungen darauf hin, dass er sich auch bei der Sekretion betheiligt. So werden bei *Nepa* die Doppelzellen, welche die Bildung der »Strahlen« am Ei übernehmen, enorm groß — bis zu 1,3 mm und senden an ihrer Innenseite nicht scharf kontourirte Pseudopodien aus. Dieselben sind stets nach jener Stelle gerichtet, wo die Bildung der »Strahlen« erfolgt (siehe Textfig. 8). Ob hier der Kern wirkliche Theile an die Zelle abgiebt, oder durch die bloße Berührung mit dem Cytoplasma fermentartig auf letzteres einwirkt, wagt Korschelt nicht zu entscheiden. Thatsache ist es indessen, dass die Kerne außergewöhnlich reichliche Mengen stark färbbarer Substanzen in Form größerer Ballen oder einzelner Körner enthalten, die wahrscheinlich mit der Sekretion etwas zu thun haben. Ähnliche pseudopodienartige Bildungen finden sich noch an den secernirenden Zellen vieler anderer Thiere: So an den Spinndrüsen von Schmetterlingsraupen, Blattwespen und Phryganidenlarven, den Speicheldrüsen von Hemipteren und *Chironomus plumosus* etc. — Im Allgemeinen findet man namentlich dort bei Wirbellosen pseudopodienartige Bildungen, wo die Zellen größere Mengen Nährstoffe aufgespeichert, oder wo sie irgend welche Sekretstoffe zu liefern haben.



Textfig. 8.
Querschnitt einer Doppelzelle aus dem Eifollikel von *Nepa cinerea* L. (nach Korschelt).

Dies mag vor der Hand genügen. Wir wollen nun sehen, ob einige der von Korschelt für seine Objekte angegebenen Deutungen sich auch in unserem Fall verwerthen lassen.

Aufnahme und Abgabe von Stoffen bei den Dotterzellkernen.

Die vorerwähnten Resultate sprechen so offenkundig für eine Betheiligung des Kerns an der Assimilation von Nahrungsbestandtheilen, dass der Gedanke sehr nahe liegt, für unseren in mancher Beziehung

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

recht ähnlichen Fall nach Homologien auszuschauen. Wie wir oben sahen, konnte KORSCHELT konstatiren, dass bei *Dytiscus* der Kern seine Fortsätze stets in die Nährsubstanzen hineinschickte; niemals entstanden die ersteren dort, wo keine derartige Materie in der Nähe war. Trifft das nun für unser Objekt zu? Ich denke nein, denn dort, wo die pseudopodienartigen Fortsätze des Kerns entstehen, ist gerade die einzige Stelle, wo keine Dotterkugeln vorhanden sind. Die Regelmäßigkeit dieser Erscheinung — ich konnte nicht ein einziges Mal bei dem großen Makromerenkern Pseudopodien an der Dotterseite feststellen — lässt darauf schließen, dass dieselbe in unserem Fall nichts mit der Dotterassimilation zu thun hat. Es giebt jedoch andere Momente, die den Gedanken einer aktiven Betheiligung des Kerns an der Dotterresorption nahe legen.

Wir haben bereits mitgetheilt, dass der Kern eine ausgebildete doppelt kontourirte Membran besitzt, die namentlich auf frühen Stadien stets deutlich zu sehen ist. Nachdem jedoch der Kern seine ventrale Lage eingenommen hat, beginnt dieselbe zum Theil zu schwinden. Diejenigen Stellen jedoch, die stets davon erhalten bleiben, sofern nicht der Kern seiner Membran in der ganzen Peripherie verlustig geht, sind die seitlichen Partien. Die pseudopodienartigen Fortsätze waren stets nackt. (KORSCHELT konnte für sein Objekt zuweilen auch diese Thatsache feststellen.) An der dorsalen Decke der Kernwand waren fast immer Defekte[1]. Mit Vorliebe lagen an diesen Stellen fest angedrückt Dotterkugeln. Ja oft war die Kontinuität der Membran nur dort unterbrochen, wo sich Dotterkugeln dem Kerne dicht angepresst hatten (Fig. 7, 13, 20). KORSCHELT konnte für *Dytiscus* (s. p. 20 und 21) eine ähnliche Thatsache feststellen. Somit scheint es festzustehen, dass bei Berührung des Kernes mit einer Dotterkugel die Auflösung der Membran erfolgen kann und es ist zu erwägen, ob nicht auf diese Weise überhaupt der Schwund der Kernmembran an der Dorsalseite stets zu erklären ist.

Dass der Kern eine direkt anziehende Wirkung auf die Dotterkugeln ausübt, scheint mir aus Bildern wie Fig. 13 und 20 hervorzugehen, wo anscheinend durch jene nackten Stellen Dotterkugeln in den Kern eingewandert sind; doch ist es nicht ausgeschlossen, dass auch hier der Dotter Anfangs in feinster Vertheilung aufgenommen wurde und sich später wieder im Karyoplasma in Kugelform ausgeschieden hatte. Bilder wie diese sind übrigens nicht die Regel. Ich halte sie für den Ausdruck eines äußerst intensiven Stoffwechsels.

[1] Auf den abgebildeten Schnitten ist diese Stelle nicht immer getroffen.

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

Ein zweites Moment für eine Stoffaufnahme des Kerns bietet die schon an anderer Stelle erwähnte Thatsache, dass auf gewissen Bildern wie Fig. 11 und 12 die Dotterkugeln um den Kern weit geringeren Durchmesser besitzen als in größerer Entfernung von ihm. Einen dritten Hinweis hierfür giebt uns das eigenthümliche Verhalten des Nucleolus, der in den meisten Fällen nach der dorsalen Seite des Kerns Fortsätze ausschickt, während dies an der ventralen Seite niemals zu konstatiren ist (siehe Fig. 8, 13, 15, 16 etc.). Dass diese Pseudopodienbildung nicht immer rein dorsal stattfindet, liegt daran, dass eben die Lage des Dotters allein diese Erscheinung bedingt und nicht etwa die Richtung der Querachse des Embryos. Der Dotter liegt nun keineswegs immer nur genau nach oben, sondern erstreckt sich auch oft längs der Seitentheile des Kerns. Da nun der Nucleolus dort Pseudopodien aussendet wo er dem Dotter am nächsten ist, so geschieht dies naturgemäß nach dorsalwärts, denn seitlich verhindern ihn große Kernplasmapartien daran (siehe Fig. 7, 15 etc.). Jetzt verstehen wir auch, warum in Fig. 11 und 12 der Nucleolus nach der Seite Pseudopodien ausschickt, gegen die auch die Zacken des Karyoplasmas gerichtet sind: Dorthin zu liegen ja die nächsten Dottertheile.

Können nun die Fortsatzbildungen des Nucleolus vielleicht in Beziehung gebracht werden zu der Dotterverarbeitung — ich werde in einem späteren Abschnitt auf diesen Punkt zurückkommen — so scheint dies für die Zacken an der ventralen Partie des Karyoplasmas zunächst nicht möglich zu sein.

Ich habe bereits angeführt, dass, nach Korschelt, die »Strahlen« von Zellen erzeugt werden, deren Kerne Pseudopodien besitzen, die auf die Bildungsstätte dieser Dinge hinweisen. Noch andere Momente ließen vermuthen, dass hier ein Sekretionsprocess stattfindet, an dem der Kern direkt oder indirekt betheiligt ist. Für den großen Makromerenkern glaube ich nun thatsächlich festgestellt zu haben, dass derselbe eine Substanz producirt, die vorzüglich an der ventralen Seite zur Ausscheidung kommt. Ich habe hierfür folgende Gründe: Dass der Kern selbst mit Flüssigkeit durchtränkt ist, ist ganz augenscheinlich. Nicht nur Tropfen lassen sich in ihm nachweisen, sondern häufig auch Rinnen und Straßen, die sich oft vom Nucleolus aus nach der Peripherie des Kerns erstrecken und zwar meist in annähernd dorsoventraler Richtung. Diese Straßen sind es nun, die dem Kern ventralwärts seine eigenthümliche Gestaltung verleihen. Die Zacken desselben werden nämlich erzeugt

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

durch abfließende Sekretbahnen. Indem mehrere Rinnen in geringer Entfernung neben einander ausmünden, entstehen eine Art von Landzungen in dem Karyoplasma. Das producirte Sekret hat, dem Anschein nach, die Eigenschaft, dort wo es in Berührung mit der Kernmembran kommt, dieselbe aufzulösen.

Aus Vorstehendem sehen wir, dass man in unserem Fall eigentlich nicht von Pseudopodienbildung sprechen kann, da wir es hier nicht mit durch aktives Hervorströmen des Karyoplasmas erzeugten Fortsätzen zu thun haben, sondern mit einer Art Fetzenbildung. In so fern sind also unsere Bilder von den KORSCHELT'schen Figuren (Fig. 20, 33, 36 etc.)[1] schon in Bezug auf ihre Entstehung verschieden. Rein morphologisch unterscheiden sie sich dagegen von letzterer dadurch, dass sie oft weit über die eigentliche Kernmasse hinausragen, während man bei dem großen Makromerenkern, wenn man den ventral fehlenden Kontour dieses Gebildes herstellen würde, keinen der Zacken hierdurch abschneiden könnte. Ein ähnliches Bild liefert KORSCHELT in seiner Fig. 21[2]. Ob dasselbe auf ähnliche Ursachen zurückzuführen ist, steht mir nicht an zu entscheiden. KORSCHELT glaubt, dass die Pseudopodienbildungen eine Oberflächenvergrößerung bezwecken mögen. Auch in unserem Fall könnte ein derartiges Moment vielleicht, trotz der verschiedenen Entstehungsweise der Fortsätze, eine gewisse Bedeutung haben.

Doch suchen wir nun auch unsere Behauptung zu beweisen: Sehr charakteristische Bilder bieten die Fig. 13, 17, 18, 18*a*, 20, 20*a*. Es sind Stadien, wie ich sie oft angetroffen habe und zwar in allen Abstufungen. Sie sind dadurch zu Stande gekommen, dass Sekretvacuolen zu einzelnen Lachen zusammengeflossen sind, die schließlich auf der ventralen Seite ihren Abfluss suchten und fanden. Ein Blick auf Fig. 18 und 18*a* (beide Bilder stellen zwei auf einander folgende Schnitte dar) macht diese Erscheinung sofort klar. Fig. 20 und 20*a* stellen ebenfalls zwei auf einander folgende Schnitte dar. Der vor Fig. 20 liegende Schnitt sieht ähnlich wie Fig. 20*a* aus, denn der Kerntheil dieses Stückes der Zelle ist hier ebenfalls auf der ventralen Seite abgerundet und mit einer Membran versehen. Diese Bilder zeigen uns klar, dass hier gar keine richtige Pseudopodienbildung vorhanden ist. Der Kern ist vielmehr ein ovales Gebilde, das an seiner ventralen Seite ein unregelmäßiges mit Ausbuchtungen versehenes Loch besitzt, das dadurch entstanden ist, dass an jener

[1] Siehe auch unsere Textfig. 5.

[2] Siehe unsere Textfig. 6.

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

Stelle zahlreiche kleinere Sekretvacuolen zu einer gemeinsamen Masse zusammengeflossen sind die sich nach unten einen Ausweg gesucht hat.

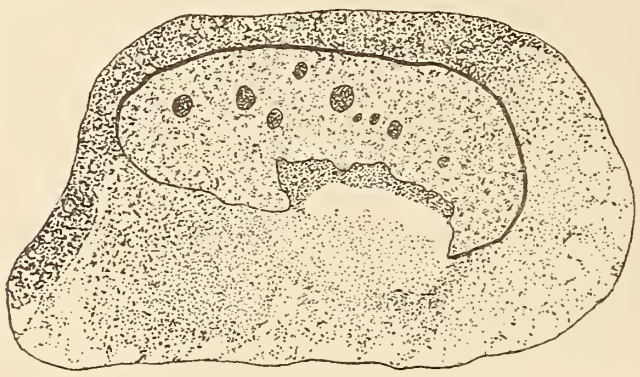
Sehr deutlich tritt uns hier auch die Thatsache entgegen, dass das abfließende Sekret eine auflösende Wirkung auf die Kernmembran ausübt. Wie wären sonst Bilder wie Fig. 13, 14, 15, 17, 18 etc. zu verstehen! Hier wird die Kontinuität der Kernmembran oft so scharf unterbrochen, dass sie das Karyoplasma an der Ventralseite auf Schnitten wie eine Kralle überdacht (siehe vor Allem Fig. 14, 17 und 18*a*). Sehr eigenartig verhält sich oft der Nucleolus zu den ventralen Einbuchtungen des Kerns. In Fig. 10 haben wir davon schon ein Beispiel gehabt. Hier ragte derselbe in einen am Kern befindlichen Hilus hinein. Fig. 13, 15 und 18 geben ganz ähnliche Bilder. Sollten sie ganz auf Zufall beruhen? Dies wäre doch sehr merkwürdig, zumal sie durchaus nicht selten sind. Nun könnte man freilich annehmen, dass der Nucleolus in solchen Fällen, weil er ungefähr die Ausdehnung des Kernquerdurchmessers habe, immer am ventralen Rande des letzteren liegen müsse. Aber man würde hierbei außer Auge lassen, dass der Kern anfänglich offenbar weit breiter gewesen war — wie sich schon aus Fig. 14 und 18 ergiebt, wo sich mühelos die ehemalige Umgrenzung des Kerns rekonstruiren lässt — und dass andererseits die zum Durchbruch kommende Sekretvacuole auch mehr seitlich hätte ausmünden können, was ich nie zu beobachten die Gelegenheit hatte. Warum fließt überhaupt das Sekret immer ventralwärts ab? Ich habe nicht ein einziges Beispiel angetroffen, wo eine Sekretvacuole dorsal ausmündete. Hieraus scheint mir doch hervorzugehen, dass an der ventralen Seite ganz besondere Umstände obwalten müssen.

Nicht immer bilden sich indessen an der ventralen Seite des Kerns die geschilderten pseudopodienartigen Fortsätze. Manchmal findet auch ein Abfluss des Sekrets unter der Erscheinung statt, die Korschelt treffend mit »verschwimmen« bezeichnet hat. Sie besteht darin, dass größere Randpartien des Kerns, ja manchmal sogar die ganzen peripheren Theile unmerklich in das Cytoplasma überzugehen scheinen, so dass es recht schwer fällt, den Kern an dieser Stelle abzugrenzen. Fig. 20, 23, 24, 31 Taf. XXXVIII sind Beispiele hierfür. Aber auch hier findet der Sekretabfluss immer auf der ventralen Seite statt. Die Erscheinung ist zweifellos auf eine besonders intensive Thätigkeit des Kerns zurückzuführen, die den letzteren sich ganz wie ein Schwamm mit Flüssigkeit imbibiren lässt. Dass hierbei oft breite Straßen im Karyoplasma erscheinen, wie in Fig. 23

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

und 24, darf uns nicht in Erstaunen setzen[1]. Wie wir schon gehört haben, hat auch KORSCHELT derartige Zustände beobachten können und da sie sich auch im Leben konstatiren ließen, so ist wohl von der Erklärung abzusehen, dass wir es hier mit Kunstprodukten zu thun haben. Übrigens würde hiergegen auch wieder die Thatsache sprechen, dass die Erscheinung nur an der ventralen Seite des Kerns auftritt. In solchen Figuren finden wir übrigens wieder einen neuen Beleg für unsere Annahme, dass das im Kern gebildete Sekret die Membran desselben aufzulösen vermag, denn neben dem Umstand, dass hier das Karyoplasma sich von dem äußeren Medium, durch seine vom Sekret erzeugte Dunkelfärbung, kaum unterscheidet, ist es ja vor Allem das Fehlen der Membran, was das »Verschwimmen« verursacht.

Bilder, wie ich sie in Fig. 13, 14, 15, 17, 18, 20 wiedergegeben habe und wie sie KORSCHELT unter Anderen vorführt (Textfig. 6), sind übrigens auch von anderen Autoren gelegentlich veröffentlicht worden. Nebenstehend (Textfig. 9) gebe ich nach MONTGOMERY den Kern einer jener merkwürdigen »Riesenzellen« wieder, wie sie bei *Doto* in der Zahl von 30—40 in der Kopfregion liegen, und die vielleicht eine Funktion, vergleichbar derjenigen der Lymphdrüsen, ausüben. Dass wir es hier mit ganz ähnlichen Verhältnissen wie bei *Nassa* zu thun haben, scheint mir aus MONTGOMERY's beigegebener Bemerkung zu folgen; er sagt: ». . . . a wholly or nearly wholly clear speace often occurs in the cytoplasma at one side of the nucleus situated closest to the center of the cell, and the nucleus may often surround it to some extent. Where the nucleus comes into contact with this space its membran is thinnest and its outline irregular, and quite fragmently this margin of the nucleus is produced into long, irregular, amoeboid processes, which extend into the space in question and pass around it. These appearances would show that the nucleus in a certain functional



Textfig. 9.
Riesenzelle von *Doto* (nach MONTGOMERY).

[1] Natürlich ist der Kern in toto nicht zerfetzt, wie es die Schnittbilder in Fig. 23 und 24 glauben machen. In Wirklichkeit bestehen dort, wo sich die Sekretstraßen befinden, Höhlungen im Kern.

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

relation to the metabolic changes of the cytoplasm, not improbably that it assimilates certain substances produced in the latter.« Ich bin der Überzeugung, dass wir es hier mit einem analogen Fall zu thun haben. Eine spätere Untersuchung dieses interessanten Objekts wird wahrscheinlich feststellen, dass der helle Fleck zur Seite des Kerns eine Sekretlache repräsentirt, was für Zellen, die »perhaps have a function similar to that of lymph glands« nicht weiter erstaunlich sein dürfte[1].

Nun wird uns auch Fig. 10 klar. Die umfangreiche Sekretmasse, die den Kern umgiebt, ist ein Ausscheidungsprodukt desselben, das ihn an der Seite verlässt, wo sich der Hilus befindet. Die Hofbildung ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine Adhäsionserscheinung zwischen Karyoplasma und Sekret. Ich will natürlich nicht leugnen, dass auch kleine Sekretmengen an anderen Stellen den Kern verlassen können, nur zeigt eine Hilusbildung, wie sie auf Fig. 10 oder 30 zu sehen ist, dass eben dort die größere Menge des Sekrets aus dem Kern fließt.

Wie verhält sich der Nucleolus zur Sekretbildung?

Wir haben bis jetzt konstatiren können, dass der Kern ein Sekret producirt, das nach einer Seite abfließt. Dass er Stoffe von außen aufnehmen muss, damit er das Sekret erzeugen kann, ist klar. Dieselben können entweder aus dem Cytoplasma herstammen, oder identisch mit dem Dotter sein. Letztere Annahme ist wahrscheinlich die richtige. Die Beziehungen des Kerns an der Dorsalseite zum Dotter scheinen dies wahrscheinlich zu machen; um so mehr als gerade an der Dotterseite kein oder nur wenig Cytoplasma vorhanden ist, währenddem andererseits die ventral vom Kern gelagerte Protoplasmamasse nur geringe Mengen von Dotter besitzt, die sie zu Nahrungsstoffen für den Kern verarbeiten könnte.

Ganz objektiv betrachtet widerstrebt uns schon die Ansicht, dass der außerordentlich große Nucleolus, der einen guten Theil des Kernraumes wegnimmt, beim Stoffwechsel nicht betheiligt sein soll, geschweige denn, dass er nur als werthloser Auswurfstoff des Kernstoffwechsel zu betrachten sein möge. Neuerdings hat Häcker sehr merkwürdige Beziehungen zwischen der Zahl der Nucleolen und der vom männlichen und weiblichen Kern stammenden Chromatinsubstanz

[1] Ich lege auf dieses Beispiel ganz besonderes Gewicht, weil es von einem Forscher stammt, der sich mit unserem Gegenstand nicht beschäftigt hat, und diese Beobachtung nur beiläufig mittheilt.

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

in den Keimzellen aufgedeckt. Vielleicht wohnt auch in unserem Fall der Thatsache eine Bedeutung bei, dass die Kerne der Dotterzellen bis vor dem Durchbruch des Stomodäum — d. h. der Aufnahme von Einweißsubstanz in den Darm — fast ausschließlich einen Nucleolus besitzen, währenddem die Ektodermkerne für gewöhnlich zwei bis vier Nucleolen haben. Auf späteren Stadien findet man auch bei den Entodermzellen meist eine größere Anzahl von Nucleolen. Auf jüngeren Furchungsstadien kam es öfters einmal vor, dass auch Dotterzellkerne zwei Nucleolen hatten (s. Fig. 4 Taf. XXXVI). Für den großen Dotterzellkern habe ich für die Epoche, wo er an der Bauchseite des Embryo lagerte, nur ein einziges Mal mit Sicherheit einen accessorischen Nucleolus nachzuweisen vermocht (siehe Fig. 25 Taf. XXXVIII). Da die Dotterkugeln sich mit dem HEIDENHAIN'schen Verfahren ganz ähnlich färben wie der Nucleolus, so bin ich für Fig. 13 im Zweifel, ob der nach unten rechts zu liegende runde Körper ein accessorischer Nucleolus oder eine Dotterkugel ist. Ich möchte eher das Erstere glauben. Da ich ähnliche Bilder sonst nicht fand, so muss ich annehmen, dass in der Regel der Kern der großen Dotterzelle nur einen Nucleolus hat[1].

Lässt sich nun am Nucleolus etwas wie eine Struktur erkennen? Bilder wie Fig. 2, 3, 4, 5, 8, 10, 11 etc. zeigen davon gar nichts. Aber schon bei ausgiebiger Extraktion der mit dem HEIDENHAIN-schen Verfahren gefärbten Objekte erblicken wir selbst in ganz jungen Kernen eine feine Vacuolisirung, die um so deutlicher auftritt, je dünner die Schnitte sind. Also auch dort, wo wir den Nucleolus als ganz schwarzen Fleck sehen, haben wir es immer mit einer Vacuolisirung desselben zu thun, die an dem betreffenden Objekt nur nicht zum Ausdruck gekommen ist. Am besten wird dies durch die Thatsache bewiesen, dass meistens Endschnitte durch den Nucleolus, die ja gewöhnlich dünner ausfallen als mittlere Schnitte, die Vacuolisirung zeigen. Bei Anwendung von EHRLICH'schem und BÖHMER-schem Hämatoxylin oder dem Triacidgemisch ist diese feine Struktur stets nachzuweisen (siehe Fig. 7 Taf. XXXVII). Je älter die Zellen werden, desto gröber und besser sichtbar werden die Vacuolen, so dass sie endlich auch bei der stärksten Färbung zum Ausdruck kommen. Bei den kleineren Entodermzellen habe ich diesen Process nicht weiter verfolgt; er kann eine gewisse Grenze nicht überschreiten,

[1] Ich machte im Allgemeinen die Erfahrung bei *Nassa*, dass ein Kern um so eher nur einen großen Nucleolus hatte, je größer er war, und je mehr Dottersubstanz die ihm zugehörige Zelle in sich fasste.

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

denn da diese Zellen sich konstant theilen, so wird der Kernkörper wahrscheinlich stets vor der Karyokinese aufgelöst, um im Ruhestadium wieder neu gebildet zu werden. Beim Nucleolus des großen Dotterzellkerns ist eine Neubildung ausgeschlossen, da derselbe sich nicht mehr theilt. Wir können sonach seine allmähliche Degenerescenz verfolgen, was vielleicht auf einige Fragen über dieses bis jetzt noch so räthselhafte Gebilde einiges Licht verbreiten wird.

Die Degenerescenz des Nucleolus scheint in dem großen Dotterzellkern Hand in Hand mit der Rückbildung des ganzen Gebildes zu gehen. Natürlich geschieht dies nur ganz allmählich. Ein allgemeiner Zeitpunkt für den Beginn dieser Periode ist der Durchbruch des Stomodäum. Von da an sehen wir rasch die einzelnen Zustände auf einander folgen. Wie lange jedoch trotz Allem noch Reste des Kerns persistiren, beweist die schon citirte Fig. 29, die einem Schnitt durch eine Larve entnommen ist, die schon 1—2 Tage ihren Kokon verlassen hatte. Wann der Kern als organisches Gebilde zu existiren aufhört, ist schwer zu sagen. Sein langes Persistiren mag vielleicht darauf hindeuten, dass er noch eine beträchtliche Zeit hindurch zu vegetiren vermag, nachdem er für seine Zelle bereits seit Langem bedeutungslos geworden ist. Außer an dem Zugrundegehen des Nucleolus zeigt sich die Rückbildung des Kernes an dem Homogenerwerden des Karyoplasmas, an der Einziehung der Fortsätze und schließlich an der allmählichen Verringerung des Volumens. Die Membran kann vollständig aufgelöst werden (Fig. 27); oder sie kann sogar im ganzen Umkreis des Kerns zu guter Letzt noch ausgeschieden werden (Fig. 28). — Die am Nucleolus zu beobachtenden Folgezustände sind nur die Fortsetzung des normalen Verhaltens. Die Anfangs äußerst zarte Vacuolisirung seiner Substanz wird immer grobmaschiger, die Vacuolenwände dünner (Fig. 20, 21, 22), bis schließlich mit dem Erscheinen mäandrischer Formen im Kernkörperchen (Fig. 26 und 27) ein schneller Zerfall des Gebildes eintritt.

Mit welcher Art von Nucleolus haben wir es bei unserem Objekte zu thun, welchen Aggregatzustand besitzt er, und welche Vorgänge sind an ihm zu beobachten?

Es ist jetzt an der Zeit einmal zu untersuchen, mit welcher Art von Nucleolus wir es eigentlich bei *Nassa* zu thun haben. Bis jetzt kann man mindestens viererlei Gebilde nennen, die bisher als Nucleolus bezeichnet wurden. Vielleicht werden sich später sogar noch mehr Arten auffinden lassen.

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

Als Nucleolus werden 1) die Knoten des Kerngerüstes bezeichnet, die nichts weiter repräsentiren als Chromatinanhäufungen. 2) Zumeist kleine, helle bläschenartige Gebilde von schwach sich färbender Substanz (von Montgomery Paranucleolen genannt). 3) Rundliche Gebilde in Eiern, in denen sich neben einem anderen Stoff, dem Plastin, das gesammte Chromatin des Kerns koncentriren soll. 4) Different vom Chromatin sich färbende Gebilde — sonst auch echte Nucleolen oder Plasmosomen genannt.

Karyosome sind unsere Nucleolen sicher nicht, denn erstens kommen sie, zum Unterschied von jenen, zumeist in der Einzahl vor, sind bedeutend größer als dieselben und färben sich schließlich auch mit gewissen Mehrfachgemischen different vom Chromatin. — Paranucleolen sind fast ausschließlich bei Eiern festgestellt worden. Nur Lönberg und Montgomery gelang es, sie auch in somatischen Zellen einiger Formen nachzuweisen. Ersterer in Leberzellen von *Doris*, *Polycera*, *Aeolidia* und *Astacus;* Letzterer in den Blutkörperchen von *Doto*. Sie färben sich, im Gegensatz zu unseren Kernkörperchen, fast immer nur recht schwach. Was endlich die in gewissen Eiern aufgefundenen Gebilde betrifft, die den ganzen Chromatingehalt des Eies und außerdem noch eine andere Substanz enthalten, so sind sie sowohl in ihrer Struktur als in ihrer Zusammensetzung so grundverschieden von unseren Gebilden, dass sie absolut nicht in Betracht kommen können[1].

---

[1] Zu diesen Gebilden gehören nach E. Tangel, A. Meunier, J. W. Moll und Mitzkewitsch auch der Nucleolus von *Spirogyra*. Neuerdings sucht freilich C. van Wisselinghe nachzuweisen, dass die Nucleolensubstanz nichts mit Chromatin zu thun hat, und dass die Chromosome aus dem Kerngerüst entstehen. Aus dem Nucleolus sollen nur wieder Nucleolen hervorgehen — nachdem freilich vorher sehr merkwürdige Veränderungen seiner Substanz vor sich gegangen sind, die, wie mir scheint, auf eine Betheiligung der Nucleolenstoffe an der Chromatinbildung hinweisen. Sodann haben Carnoy und Lebrun am Tritonkeimbläschen ähnliche Erfahrungen wie die erstgenannten Autoren für *Spirogyra* gemacht. In neuerer Zeit haben R. Hertwig für *Actinosphaerium* und M. Hartmann für das Keimbläschen von *Asterias glacialis* ebenfalls festzustellen vermocht, dass hier die ganze Chromatinsubstanz im »Nucleolus«, und zwar neben einer anderen Masse, dem Plastin, enthalten ist. Bei der Bildung der Chromosome wird das Chromatin des Nucleolus aufgebraucht; das zurückbleibende Plastin rundet sich später zu einem kugelartigen Gebilde ab, das bei *Asterias glacialis* in der Zeit, wo der erste Richtungskörper entsteht, sich langsam zurückbildet.

Eingehende Untersuchungen dürften es vielleicht späterhin feststellen, dass die Paranucleolen in Eiern identisch mit den von Hartmann beschriebenen, aus Plastin bestehenden Restkörpern sind, was durch die auf ihren Studien begründete Ansicht A. Schneider's, Brauer's und Floderus', dass der Paranucleo-

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

So bleibt also nur noch die Annahme übrig, dass wir es in unserem Falle mit einem echten Nucleolus zu thun haben.

Als durchaus wichtig für sein ganzes späteres Verhalten muss der Aggregatzustand des Nucleolus angesehen werden. Gerade jetzt, wo über die physikalischen Eigenschaften der lebenden Substanz lebhafte Meinungsverschiedenheiten bestehen, ist die Beantwortung dieser Frage auch in anderer Hinsicht gewiss nicht ohne Interesse. Leider habe ich die Genese unseres Gebildes nach der Richtungskörperbildung, aus Mangel an geeignetem Material, nicht verfolgen können. In ganz jungen Furchungsstadien scheint seine Substanz nahezu homogen zu sein, abgesehen von winzig kleinen Vacuolen, die sie durchsetzten. Die Kugelgestalt, die er in dieser Epoche hat (auch noch auf Fig. 3), scheint auf seine Flüssigkeitsnatur hinzuweisen. Er erscheint als ein in der Karyolymphe suspendirter Flüssigkeitstropfen. Das Anfangs noch gröbere Chromatingerüst braucht nicht mit ihm in Beziehung zu treten. Auf frühen Stadien habe ich nicht selten um ihn einen hellen Hof gesehen, der ihn auf Schnittbildern als unabhängig von jeder geformten Materie erkennen ließ. Übrigens ist mir dies Phänomen schon früher an anderen Objekten aufgefallen: Auf Fig. 23, 24, 25, Taf. XX meiner Arbeit über Zellplatten und Zellplattenrudimente bilde ich bereits derartige, in einen hellen Raum eingebettete Nucleolen ab. Wie man hier sieht, kann die Stoffbildung schon eintreten, wenn die Nucleolen kaum regenerirt worden sind, d. h. gegen Ende des Spiremstadiums. Dass wir es hierin nicht mit einem Kunstprodukt zu thun haben, wird jetzt allgemein angenommen (Zimmermann, Strassburger, Montgomery). Auf späteren Stadien treten, wie wir bereits gesehen haben, am Nucleolus Fortsatzbildungen auf. Ihre Erscheinung gerade an den Stellen, wo der Dotter liegt, sowie andere bereits erwähnte Veränderungen am Kerne ließen den Gedanken nahe treten, dass in jener Gegend eine Aufnahme von Substanz in den Kern stattfindet, bei der auch der Nucleolus betheiligt ist. Die Fortsatzbildung ist, in diesem Sinne betrachtet, wie uns die schönen Untersuchungen von Quincke, Berthold, Rhumbler und Bernstein lehren, nur die Erscheinung des Ausfließens einer flüssigen Substanz, deren Oberflächenspannung an den betreffenden Stellen erniedrigt wurde, was eben auf die Beziehungen zwischen Nucleolus und Dottersubstanz zurückzuführen ist.

---

lus sich vom »Nucleolus« im Ei herleite, eine wesentliche Stütze erfährt. Nach Flemming steht der Paranucleolus anfänglich in Verbindung mit dem Nucleolus. (Letztere Litteraturangabe citirt nach Montgomery.)

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

Eben so sicher, wie wir es Anfangs im Nucleolus mit einer flüssigen Masse zu thun haben, verändert sich deren Konsistenz mit der Dauer ihres Bestehens. Innerhalb des Nucleolus findet ein Entmischungsvorgang statt, der einer Sonderung der festen Bestandtheile von den flüssigen zustrebt. Am Ende dieses Vorganges, der mit der allmählichen Rückbildung des Kerns Hand in Hand geht, erscheint der Nucleolus als eine von zahlreichen Höhlungen durchsetzte feste Masse, die später meist, in Folge ihrer Fragilität, welche ihr die Fähigkeit raubt, Druckwirkungen elastisch nachzugeben, in viele kleine Stücke zerbricht, die sich dann im Kerne vertheilen (siehe Fig. 28, Taf. XXXVIII). Ob in Fig. 29 der dunkle Fleck in dem Kernrest das letzte Überbleibsel des Nucleolus repräsentirt, ist schwer zu sagen. In diesem Falle sind dann die festen Theilstücke wohl wieder theilweise aufgelöst und zu einer Masse zusammengebacken worden. Dass die Grundsubstanz des Nucleolus fest wird, ist ganz zweifellos, denn oft findet man sie in eine große Anzahl scharfer Splitter zerfallen, deren ganzes Aussehen einen weichen oder flüssigen Zustand ausschließt.

Es ist nur ein logischer Schluss aus dem Mitgetheilten, wenn wir von vorn herein zwischen Nucleolus und Kern irgend welche Beziehungen vermuthen. Die Ausscheidung einer flüssigen Substanz im Nucleolus veranlasst die Frage nach dem Verbleib derselben. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird sie in das Karyoplasma befördert. Leider ist mir ein direkter Nachweis hierfür nicht gelungen. Nehmen wir an, dass wir es mit einem exosmotischen Vorgang zu thun haben, so wird derselbe nicht direkt morphologisch zu erkennen sein. Dies kann jedoch geschehen, wenn wir es mit einem Austritt von Sekret durch Dehiscenz von Vacuolen zu thun haben. Der letzte Fall ist für unser Objekt ausgeschlossen, da ich nie eine morphologische Veränderung konstatiren konnte, die auf einen solchen Process hindeutete. Dafür sind in der Litteratur zahlreiche Fälle verzeichnet, wo die Thatsache des Flüssigkeitsaustrittes aus dem Nucleolus zum Theil sogar am Leben beobachtet oder direkt erschlossen wurde. Freilich wurden die Beobachtungen zumeist an Einucleolen gemacht. Da jedoch in der letzten großen monographischen Bearbeitung des Nucleolus Montgomery glaubt, den Nucleolus der somatischen Zellen mit demjenigen des Eies homologisiren zu dürfen, so führe ich auch die Beobachtungen an diesem objekte an. Das eklatanteste Beispiel hierfür würde wohl die von

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

V. Häcker erwähnte Beobachtung am Echinidenkeimbläschen sein, wenn nicht von List vor einigen Jahren die geschilderten Dinge für unrichtig erklärt worden wären[1]. Trotzdem mag sie hier ihren Platz finden. Häcker konnte nämlich feststellen, dass der Eikern dieser Form einen Hauptnucleolus enthält, in welchem periodisch eine große Hauptvacuole sich durch Zusammenfluss kleiner Vacuolen bildet, um dann wieder langsam abzunehmen. Bei ein und derselben Eizelle sind die Perioden die gleichen. Bei verschiedenen Eizellen zeigen sich jedoch durch Alter, Temperatur, oder auch das Medium bedingte Unterschiede. Der Rhythmus spielt sich danach in Zwischenräumen von 4—8 Stunden ab. Eine mit zur Zeit der Systole auftretende Einschrumpfung der Keimbläschenwandung glaubt Häcker in ursächlichen Zusammenhang mit der Ausstoßung des Sekrets bringen zu müssen. — Hierher gehören auch die schönen Beobachtungen Balbiani's am Keimfleck des Eies von *Phalangium opilio*. Derselbe soll zahlreiche Nucleolen bergen, die sich an den Randpartien — wie er im Leben beobachten konnte — über den Nucleus hervorwölben und platzen, wobei eine becherförmige Vertiefung zurückbleibt, die später wieder ausgeglichen wird. Dasselbe Spiel wiederholt sich so lange, bis alle Randvacuolen verschwunden sind. Hierauf treten centrale Vacuolen an ihre Stelle, wachsen heran, verschmelzen zum Theil mit einander und gehen auf dieselbe Weise zu Grunde. Sehr interessant sind auch die von dem gleichen Forscher beschriebenen Verhältnisse bei *Geophilus longicornis* Leach, wo das Keimbläschen an einer Seite in eine konische Röhre ausläuft. Der große Keimfleck, der immer in der Nähe der Mündung dieses Canals liegt, schickt einen Fortsatz in denselben hinein, der ebenfalls durchbohrt ist. Er führt eine klare Flüssigkeit und verbindet die Vacuolen des Keimfleckes mit dem extranucleären Plasma. Etwas Ähnliches beschreibt Lukjanow, nach dessen Beobachtung in den Zellkernen der Magenschleimhaut von *Salamandra maculosa* Kernkörperchen von Flaschenform vorkommen, deren Substanz durch einen Kanal im Kern mit dem Cytoplasma kommunicirt. Eine sich besonders tingirende Masse, die an der Mündungsstelle dieses Kanals vor dem Kern lag, wies darauf hin, dass das Kernkörperchen seinen Inhalt nach außen entleerte. Bei *Petromyzon* soll nach Böhm im Keimfleck eine Vacuole existiren,

[1] List glaubte bei einer späteren Nachprüfung konstatiren zu können, dass die große Vacuole den eigentlichen Hauptnucleolus des Keimbläschens darstelle, dagegen das, was Häcker als Hauptnucleolus bezeichnete, identisch mit dem Nebennucleolus sei.

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

die einen Kanal mit der Außenwelt verbindet. In den Ovocyten von *Pholcus phalangioides* soll sich ein Nucleolus befinden, in welchen Nucleolen zur Oberfläche rücken, um dort zu zerplatzen.

Damit möge diese Aufzählung beendigt sein. Wir sehen, dass Beobachtungen über einen Absonderungsprocess — zumal im Leben — fast ausschließlich an Einnucleolen gemacht wurden. Da es nun dahin steht, ob dieselben mit somatischen Nucleolen verglichen werden dürfen, so bleibt eine etwaige Homologisirung der Erscheinungen an beiden Gebilden recht problematisch. Der Grund, wesshalb wir von somatischen Nucleolen so wenig Beobachtungen haben, ist wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, dass diese Gebilde meist zu klein sind, als dass ihre Besonderheiten im Vorübergehen erfasst werden könnten. Der Erforschung im Leben sind sie aber schon aus diesem Grunde kaum zugängig.

Vielmals festgestellt und desshalb kaum zu bezweifeln ist indessen für Nucleolen (ich meine von jetzt an immer die somatischen) die Thatsache der Vacuolisirung, und zwar als ein Process, der progressiv fortschreitend, aus der Anfangs homogenen Nucleolarsubstanz ein spongiöses Gehäuse macht. (Um meine Arbeit nicht durch viele Citate zu beschweren, verweise ich nur auf die vortreffliche Litteraturübersicht bei MONTGOMERY.) Aus meinen Beobachtungen und denjenigen anderer Autoren geht demnach hervor, dass die Vacuolisirung des Nucleolus als ein normaler Process angesehen werden muss, der nur in so fern als pathologisch erscheint, als er — entsprechend etwa den Involutionserscheinungen im gesammten Körper des alternden Thieres — schließlich die Vernichtung des Gebildes herbeiführt.

Das Zugrundegehen des Kernkörpers als Einheit ist übrigens nicht das gewöhnliche Verhalten. In den Zellen, die sich ihre Theilungsfähigkeit bewahrt haben, verschwindet der Nucleolus, noch ehe er vollständig vacuolisirt ist vor jeder Karyokinese, um später als neues Gebilde wieder aufzutreten.

Ist es uns auch nicht gelungen, in unserem Fall den Austritt des Vacuoleninhaltes aus morphologischen Änderungen am Nucleolus zu erschließen, so giebt es doch eine Anzahl Thatsachen, die auf ein solches Verhalten hinweisen. So sieht man öfters Bilder, wie Fig. 24, Taf. XXXVIII, wo Sekretbahnen vom Kernkörper aus in das Karyoplasma führen. Noch viel charakteristischer ist übrigens Fig. 22. (Der Schnitt ist ganz schief geführt.) Der Nucleolus ist übrigens

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

hier so deutlich vacuolisirt, dass diese Erscheinung selbst noch in dem überfärbten HEIDENHAIN'schen Präparate gut zum Ausdruck kommt. Ich wüsste hier keine andere Erklärung für die dunkeln Streifen, die sich vom Kernkörper aus in das Kernplasma erstrecken, als die oben gegebene. Sehr für einen sekretorischen Process des Nucleolus scheinen mir auch die mehrmals citirten Fig. 10, 13, 14, 15, 18 sowie Fig. 30 zu sprechen, wo der Nucleolus direkt in eine Sekretvacuole ragt, so dass er an dieser Stelle nicht vom Karyoplasma bedeckt wird. Diese Bilder sind bei dem großen Dotterzellkern so häufig, dass ich sie beliebig vermehren könnte. Sie scheinen nur ein Ausdruck des besonders intensiven Stoffwechsels zu sein. Desshalb darf es uns auch nicht in Verwunderung setzen, dass diese Erscheinungen bei den übrigen Entodermzellen auf späteren Stadien, wo sie sich rascher theilen und weniger Nährmaterial enthalten, nicht mehr in dem Maße auftreten, wie früher. Die Pseudopodien- und Hilusbildungen an dem großen Kern sind also nur die Zeichen einer besonders intensiven Zellthätigkeit; auch dort, wo diese Erscheinungen nur schwächer zum Ausdruck kommen, bestehen offenbar dieselben physiologischen Momente. Schließlich spielt auch der Zeitraum, während dessen der Kern unverändert weiter besteht, eine große Rolle. Dort, wo sich die Kerne in kurzen Intervallen theilen, kann die Ausgestaltung derselben nur eine dürftige sein.

Bevor wir versuchen, alle morphologischen Veränderungen im Kern der Dotterzellen von einem gemeinsamen physiologischen Gesichtspunkt aus zu betrachten, bleibt uns noch ein Punkt zu erledigen übrig. Während Kern und Kernkörperchen mannigfaltigen Umwandlungsprocessen unterworfen sind, bleibt ein anderer hochwichtiger Zellbestandtheil ebenfalls nicht unverändert: Ich meine das Chromatin. — So lange der Kern sich noch in kurzen Intervallen theilt, ist während der Inaktivitätsperiode das Chromatin in gröberen und feineren Strängen und Brocken im Karyoplasma vertheilt. Je näher der Zeitpunkt der letzten Kerntheilung liegt, desto umfangreicher sind auch die Chromatintheile (Fig. 2, 3, 4). Bei dem größeren Dotterzellkern wird nun das Chromatin im Laufe der Entwicklung zu ganz feinen Partikelchen im Karyoplasma vertheilt, so dass es später kaum noch nachzuweisen ist. Anfangs lässt sich auch hier der Gerüstcharakter noch deutlich erkennen. Später jedoch geht derselbe — namentlich durch die kleinen Sekrettröpfchen, mit denen der Kern sich imprägnirt — ganz verloren. Ein Zugrundegehen des Chromatins halte ich für ausgeschlossen, denn es lässt sich bei scharfer Beobachtung auch

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

auf späteren Stadien hier und da noch nachweisen, siehe z. B. Fig. 30. Das eben Gesagte gilt sowohl für den größeren Dotterzellkern, als für die weit kleineren, theilungsfähigen Entodermkerne. Vgl. z. B. die Entodermkerne von Fig. 30 (unten) mit denen in Fig. 31. Der Unterschied ist zweifellos. Eben so trifft man auch kleinere Entodermkerne, die keinerlei Chromatinelemente mehr im Inneren zu enthalten scheinen. Der Grund hierfür liegt nur in der ungenügenden Färbetechnik. Die Differenzirung des Chromatins, z. B. bei der Heidenhain'schen Methode beruht doch nur darauf, dass dieser Stoff das Hämatoxylin im Allgemeinen intensiver festhält, als die übrigen Bestandtheile der Zelle (oft nur mit Ausnahme der Centrosome). Es ist einleuchtend, dass diese Eigenschaft mit dem Kleinerwerden der Elemente abnimmt. Von einer gewissen Größe an wird es sich sogar schneller extrahiren lassen wie andere Bestandtheile der Zelle, z. B. unser Nucleolus. Was Anilinfärbungen anbetrifft, vor Allem das Ehrlich'sche Triacidgemisch, so bin ich dadurch auch zu keinen befriedigenden Resultaten gekommen. Genau dasselbe Verfahren gab oft so verschiedene Resultate, dass ich lieber davon Abstand nahm, aus verschiedenartigen Tinktionen wichtige Schlüsse zu ziehen[1].

Kritisches.

Über die Rolle, welche der Kern bei der Dotterresorption spielt.

Dass der Kern bei den meisten Stoffwechselvorgängen in hervorragender Weise betheiligt ist, wird wohl heute von den meisten Forschern angenommen. Die bereits besprochenen, verdienstvollen Arbeiten Korschelt's haben uns auf morphologischem Gebiet in dieser Frage ein gutes Stück weiter geführt. Aber auch experimentell ist dieselbe zu wiederholten Malen und erfolgreich in Angriff genommen worden. So konnte K. Brand schon im Jahre 1877 feststellen, dass bei *Actinosphaerium Eichhornii* nur solche Thierfragmente sich zu regeneriren vermochten, die zum mindesten einen Kern besaßen. Ganz ähnliche Erfahrungen machten später Nussbaum, Gruber und Balbiani für Infusorien; Gruber auch für *Amoeba proteus*. Auch hier stellte sich heraus, dass nur kernhaltige Theil-

[1] Fig. 20 und 21 stellen zwei meiner vielen Triacidpräparate dar. Es sind Objekte, die genau auf dieselbe Weise behandelt wurden. Die Objektträger gingen mit den Rücken an einander durch alle Flüssigkeiten, und doch sind ihre Färbungen recht verschieden. — Die meisten Präparate sehen übrigens, mit einander verglichen, noch bedeutend differenter aus.

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

stücke das Vermögen besaßen, sich zu regeneriren und auf die Dauer weiter zu leben. Dass es in der That nur das Fehlen des Kerns war, was das Weiter-Existiren und Weiter-Entwickeln kernloser Zellstücke aufhob, konnte später Boveri an kernlosen Eitheilen von Seeigellarven beweisen, die sich furchten und zu normalen Larven entwickelten, wenn er sie befruchten ließ. In gewisser Weise eine Bestätigung dieser Versuche bringt auch die von Verworn entdeckte Thatsache, dass Thalassicollen, denen man die Centralkapsel exstirpirt hat, dadurch vor dem Untergang bewahrt werden können, dass man eine fremde Centralkapsel in sie einführt. Hier bleibt jedoch der Umstand zu bedenken, dass eine Centralkapsel außer dem Kern noch das intracelluläre Plasma enthält und dass sie für sich allein schon im Stande ist, das extrakapsulare Plasma zu regeneriren. Ein anderes Experiment Verworn's an *Orbitolites complanatus* zeigt jedoch zweifellos den belebenden Einfluss des Kerns auf das Plasma: Kernlose Protoplasmamassen, die bereits im Zustande der Degeneration waren, wurden von den Pseudopodien lebenskräftiger, unverletzter Thiere aufgenommen und ihrem Körper einverleibt; dabei konnte man beobachten, wie die kernlose, bewegungslos gewordene Substanz, durch Berührung mit einer größeren Masse des kernhaltigen Protoplasmas, allmählich ihre verloren gegangenen Fähigkeiten wiedererlangte.

Zeigte sich nun auch für kernlose Fragmente von Protozoen, dass die Lokomotion und jede Art von Bewegung unabhängig vom Kern war, so schienen doch andere Funktionen von letzterem stark beeinflusst, wenn nicht ganz und gar abhängig zu sein. So berichtet Balbiani, dass kernlose Fragmente von Infusorien, trotz einer oft noch recht beträchtlichen Lebensdauer, nicht im Stande sind, an den Wundstellen eine Cuticula auszuscheiden. Freilich machte andererseits Gruber für *Stentor coeruleus* die Erfahrung, dass kernlose Stücke dieses Thieres, bei denen vor dem Zerschneiden schon Theilungserscheinungen zu sehen waren, die Anlage der seitlichen Peristomstreifen weiter ausbildeten. Interessante Aufschlüsse über den Einfluss des Kerns auf die Sekretion der Kalkschale bei *Foraminiferen* giebt auch Verworn im ersten Theil seiner »Biologischen Protistenstudien«. Er fand, dass nur kernhaltige Fragmente von *Polystomella crispa* an der Wundstelle eine Kalkschale ausschieden. Kernlose Stücke hielten sich indessen noch tagelang am Leben, streckten Pseudopodien aus, wie normale Thiere, ja, sie waren selbst im Stande, Infusorien zu fangen und zu tödten. Ob dieselben auch »verdaut« wurden,

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

konnte Verworn nicht entscheiden. Letztere Thatsache konnte er später auch für *Thalassicolla* nachweisen; hier vermochte er jedoch an den im Protoplasma längere Zeit verweilenden Nahrungsorganismen Verdauungserscheinungen festzustellen. Dies konstatirte auch Hofer für kernlose Stücke von *Amoeba proteus*. Hingegen konnten dieselben nicht mehr den zur Anheftung an ihrer Unterlage und zur Nahrungsaufnahme nöthigen klebrigen Stoff produciren. Einen gewissen Gegensatz zu diesem Verhalten zeigt nach Verworn *Difflugia lobostoma*, indem kernlose Fragmente dieses Thieres erst nach sechs Stunden ihr Anheftungsvermögen verloren. Auch bei kernlosen Kapseln von *Thalassicolla nucleata* tritt noch Pseudopodienbildung und Sekretion der Gallertsubstanz ein, Letzteres jedoch in beschränktem Maße (Verworn). Bei *Orbitolites complanatus* ballen sich abgeschnittene Pseudopodien Anfangs zusammen und flottiren im Wasser; später schickt die Masse Fortsätze aus, die auch wieder einen klebrigen Stoff absondern, der ihr ermöglicht, sich an der Unterlage zu befestigen. Nach $^1/_2$—3 Stunden jedoch beginnen sich Degenerationserscheinungen einzustellen.

Ähnliche Verhältnisse sind zum Theil für Algen und Moose bekannt geworden; so sollen nach Schmitz kernlose Cytoplasmastücke von *Valonia* und *Siphonocladus* nicht im Stande sein, eine Membran abzuscheiden, während dies für kernhaltige Fragmente der Fall ist. Eine Bestätigung dieser Thatsachen fand später Klebs für *Zygnema*- und *Spirogyra*-Fäden an durch Plasmolyse gewonnenen Präparaten. Kernlose Stücke konnten hier jedoch bis 6 Wochen am Leben erhalten werden. Die Stärke wurde im Dunkeln noch aufgebraucht und — was noch wichtiger ist — wenn nur ein kleines Stück des Chlorophyllbandes vorhanden war, im Lichte wieder producirt. Anders verhielten sich in diesem Punkte gewisse Moose: In kernlosen Stücken der Blattzellen von *Funaria hygrometrica* wurde auch im Lichte die Stärke verbraucht, ohne dass je deren neue erzeugt wurde.

Aus den erwähnten und anderen Untersuchungen am thierischen Objekte lässt sich ersehen, dass das Verdauungsvermögen der Zelle wesentlich, wenn nicht durchaus vom Kerne abhängig ist. Schon Verworn weist darauf hin, dass die Thatsache, wonach in kernlosen Protozoentheilstücken Nahrungssubstanzen angedaut werden können, kein Beweis für das Gegentheil der obigen Ansicht sei. Eben so nicht die Beobachtung Palla's, dass an kernlosen Protoplasmastücken schnell wachsender Elemente gewisser Algen und phanerogamer Pflanzen unter Umständen noch eine cellulosehaltige Membran abgeschieden

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

werden kann; oder dass die Anlagen der Peristomstreifen von *Stentor* auch in kernlosen Stücken noch zur Ausbildung kommen (Gruber). Hier wie dort können Anfangs noch die Bedingungen vorhanden sein, die gewisse Funktionen der Zelle, auch nach Entfernung des Kerns, noch ermöglichen. Eines geht klar aus diesen Versuchen hervor — dass das Cytoplasma ohne Kern sich nicht ernähren kann und desshalb über kurz oder lang verhungern muss. Die thierische Zelle scheint sich in diesem Punkte etwas anders zu verhalten wie in manchen Fällen die pflanzliche. Wenn hier die Produktion eines hochwichtigen Nährstoffs, der Stärke, allein an die Chlorophyllkörper gebunden sein kann, so haben wir dieser Thatsache bei der Thierzelle nichts Analoges entgegenzusetzen. Es hat desshalb den Anschein, als ob die Produktion und Verarbeitung der Nährsubstanzen bei den Pflanzenzellen noch nicht derartig lokalisirt wäre wie bei den Thierzellen. So lässt sich auch die Thatsache besser verstehen, dass kernlose Protoplasten unter Umständen noch wochenlang ihr Dasein fristen können. Andere Funktionen jedoch, wie die Sekretion und die Celluloseausscheidung, scheinen hier wie dort an den Kern gebunden zu sein. —

Nicht ganz ohne Berechtigung erklärt Mathews die von Verworn mitgetheilten Thatsachen, dass ein isolirter Talassicolla-Kern nicht im Stande sei, das Cytoplasma zu regeneriren, nicht für durchaus beweisend. Er glaubt vielmehr, dass unter günstigen physikalischen Bedingungen eine Neubildung desselben eintreten könne. Dieser Ansicht liegt seine Anschauung zu Grunde, dass in gewissen Drüsenzellen das gesammte Cytoplasma bei der Sekretbereitung rings um den Kern degenerire und später wieder vom Kern aus regenerirt werde. Hier werde, so meint er, dasselbe Experiment, das Verworn gemacht hatte, von der Natur angestellt, nur dass es ein anderes Resultat habe.

Verworn hält das Verhältnis zwischen Kern und Cytoplasma für ein so inniges, dass eine dauernde Existenz des einen Theils ohne den anderen nicht denkbar ist. Und doch würden alle Experimente nicht gegen die Annahme sprechen, dass der Kern der alleinige Lieferant assimilirbarer Stoffe ist, die er aus Rohprodukten gewinnt, welche ihm das Cytoplasma zuführt. Das beobachtete »Verdauen« der Nahrungskörper im Cytoplasma brauchte nur ein Zerfallen in feinere, aufnehmbare Theile zu sein. Der Gedanke liegt nahe, dass der Kern sogar feste Substanzen in sich aufzunehmen vermag. Korschelt hat Beobachtungen gemacht, die auf diese Weise

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

erklärt werden können. Ich selbst habe von *Nassa* Präparate gegeben (Fig. 13 u. 20 Taf. XXXVIII), die eine derartige Deutung zulassen. Sollte meine Annahme richtig sein, so wäre der Fall denkbar, dass man einen nackten Kern längere Zeit in einer geeigneten Nährlösung am Leben erhalten könnte. In der That ist Acqua der Nachweis gelungen, dass die generativen Kerne der Pollenschläuche, ganz von Cytoplasma isolirt, noch mehrere Tage in Rohrzuckerlösung am Leben gehalten werden konnten. Dass sie während dieser Zeit nicht abgestorben waren, konnte man daraus ersehen, dass sie sich nicht mit Methylenblau färben ließen, sowie, dass sie sich bei Änderung der Koncentration der umgebenden Lösung ausdehnten oder kontrahirten. Immer im Rahmen unserer Hypothese geblieben, würde dies darauf hinweisen, dass der Kern im Stand ist, sich selbst zu ernähren, sofern ihm die geeigneten Rohmaterialien zugeführt werden. Ist dies aber der Fall, so erscheint der Kern in gewisser Weise als Centrum der vegetativen Thätigkeit der Zelle und relativ unabhängig vom Cytoplasma.

Neben den experimentellen Nachweisen für die hervorragende Betheiligung des Kerns am Stoffwechsel der Zelle giebt es deren noch eine große Menge auf morphologischem Gebiet. Ich führe in den nachfolgenden Zeilen eine Auswahl dessen an, was zu den Erscheinungen an unserem Objekt direkte Beziehungen hat.

In neuerer Zeit sind wir, hauptsächlich durch die Untersuchungen C. Golgi's und E. Holmgren's mit ganz merkwürdigen Kernverhältnissen bei Ganglienzellen bekannt geworden. Es zeigte sich nämlich, dass hier an den Kern lange, oft viel verzweigte Saftkanälchen führen, die in inniger Beziehung zu demselben zu stehen scheinen. Das Kanalnetz setzt sich nach außen fort und »geht wahrscheinlich in die Lymphräume über, welche in dem interstitiellen Bindegewebe des Nervenknotens vorhanden sind[1]« (Smirnow). Nebenstehend gebe ich die Reproduktion einer Smirnow-

Textfig. 10.
Spinalganglienzelle eines vier Monate alten menschlichen Embryos. (Nach Smirnow.)

[1] Zellen — zumal Drüsenzellen — mit intracellulären Kanälen sind übrigens auch sonst schon mehrfach beschrieben worden, ohne dass indessen zwischen letzteren und dem Kern so intime Beziehungen beobachtet wurden wie hier. Ich erinnere nur an die durch vom Rath näher bekannt gewordenen Drüsen-

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

schen Figur (Textfig. 10). Was uns hier interessirt, ist auch die Thatsache, dass der Kern an der vom Kanalsystem abgewandten Seite eine Membran besitzt, während dieselbe an der Gegenseite geschwunden ist. Ob die Kanäle Wandungen haben, konnte bis jetzt nicht festgestellt werden.

Sehr typisch tritt die hervorragende Betheiligung des Kerns an den Stoffwechselvorgängen der Zelle auch dort hervor, wo bestimmte Stoffe in großer Menge geliefert werden sollen, nämlich in Sekretzellen. Nirgends zeigt sich aber auch besser, wie vielgestaltig diese Antheilnahme sein kann. Freilich basiren unsere Schlüsse hierbei fast ausschließlich auf den morphologischen Veränderungen am und im Zellleib. Dass sich morphologisches und physiologisches Geschehen in diesen Fällen quantitativ oft nicht vollständig decken, ist sehr leicht möglich; indessen scheint es doch wohl sicher zu stehen, dass jede morphologische Erscheinung als Projektion eines physiologischen Vorgangs aufgefasst werden darf.

Wir haben gesehen, dass der Kern der Dotterzellen eine flüssige Substanz producirt, die er in das Cytoplasma ausscheidet; vielleicht finden wir bei den Drüsenzellen homologe Verhältnisse, die uns diese Erscheinung besser verstehen lassen.

Garnier theilt die Drüsenvorgänge in zwei Gruppen ein. Bei der einen nimmt der Kern am Drüsenakt direkt Theil, bei der zweiten nur indirekt. Bei dem ersteren Process verwandelt sich entweder die ganze Nuclearmasse in Sekretprodukte, oder das Karyoplasma giebt dem Zellkörper nur einen Theil seiner Elemente ab, die dann direkt in Sekret transformirt werden und zwar können die gelieferten Stoffe den Kern als geformte Materie oder in gelöstem Zustand verlassen. Bei der zweiten Klasse von Vorgängen, welche die häufigeren zu sein scheinen, nimmt der Kern mit Betheiligung von Mittelgliedern an der Sekretion Theil. — Ich glaube, dass diese Eintheilung ungefähr unserem heutigen Wissen von den Drüsenvorgängen entspricht. Eine Betheiligung des Kerns am Drüsenvorgang ist auf jeden Fall ausnahmslos zu konstatiren. Am klarsten zeigen sich die in der ersten Klasse zusammengefassten Erscheinungen, weil hier die morphologischen Veränderungen am drastischsten zum Ausdruck kommen.

---

zellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach. Hier führen aus jeder Drüsenrosettenzelle feine Kanäle in eine median gelegene Zelle. Da ihre Endtheile in die am Kern gelagerten Sekretmassen einmünden, so kann über ihre Bedeutung als Leitungsbahnen des Sekrets kaum ein Zweifel obwalten. Weitere Litteraturangaben finden sich in der vom Rath'schen Arbeit.

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

Relativ nicht häufig sind die Fälle, wo der ganze Kern sich direkt in Sekret verwandelt, wie in den Becherzellen des Dünndarmepithels von *Salamandra maculosa* (Steinhaus). Meist theilen sich Kern und Cytoplasma in den Sekretionsakt. Ein schönes Beispiel hierfür bieten die Untersuchungen Henry's an der Epididymis verschiedener höherer Thiere. Hier zerfällt der sekretorische Akt in drei Abschnitte: A. die Kernsekretion, B. die Kernexkretion und C. die Zellexkretion. Während der Phase der »Presekretion« werden die Kerne der Epithelzellen größer; viele unter ihnen vermehren sich durch Amitose. Hierbei verändert sich der Chemismus des Kerns. Hat die Sekretion ihren Gipfelpunkt erreicht, so vermindert der Kern sein Volumen und zeigt Symptome der Degeneration. Die Plasmosomen, die Anfangs hypertrophirten und sich vermehrten, gelangen bei der Degeneration des Kerns ins Cytoplasma und bilden dort die Sekretkugeln. Ein oder zwei Kerne können aber nach Ansicht Henry's wohl kaum die ganze Menge Sekret produciren, welches die Zelle enthält, desshalb glaubt er, dass die Thätigkeit der Kerne sich mit einer solchen des Zellleibs kombinire. Hoch interessant für uns ist hier die Thatsache, dass aus den Nucleolen Sekrettropfen werden. Ähnlich verhalten sich, nach H. Baum, auch die Kerne in der Leber des Pferdes. Auch hier vermehren sich dieselben auf direktem Wege. Aus ihren Zerfallsprodukten sollen die Gallenstoffe, aus denjenigen der Zellleiber das Glykogen entstehen.

Aber auch dort, wo der Kern bei der Sekretion nicht aufgeht, sehen wir charakteristische Veränderungen an ihm auftreten, die seine innige Betheiligung an diesem Process außer Frage stellen[1]. So bewegt sich — wie wir schon an einer andern Stelle gesehen haben — jeder Drüsenzellkern des Pankreas (höherer Thiere) während der Sekretion, nach dem Centrum seiner Zelle, rundet sich ab und verliert etwas von seinem Färbevermögen. Während der Ruhe der Drüse zieht er sich andererseits nach der Zellbasis zurück, wird kleiner, unregelmäßiger in den Kontouren und färbt sich intensiver. Die Sekretgranula entstehen, allem Augenschein nach, aus Fäden (dem Cytomitoplasma Mathews'), die aus den Chromatinmassen des Kerns herauswachsen.

---

[1] Neuerdings will freilich A. Noll für die Thränendrüsen gefunden haben, dass eine Betheiligung der Kerne während der sekretorischen Thätigkeit der Zellen bei der frischen Untersuchung nicht zum Ausdruck kommt, und dass die im konservirten Zustand auftretenden Veränderungen auf die Fixirungsmittel zurückzuführen seien (?).

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

Die Sekretion, d. h. der Akt der Sekretabgabe, den MATHEWS streng von dem Akt der Sekretbereitung, der »Hylogenesis« geschieden wissen will, kann nach seiner Ansicht auf viererlei Weise vor sich gehen: a) durch Muskelkompression der Zelle; b) vermittels eines Lymphstroms, der den Zellkörper durchfließt und wahrscheinlich osmotische und Filtrationserscheinungen hervorruft; c) durch Turgor; d) durch Zelldegeneration. In keinem Falle ist die Zelle selbst aktiv thätig. Kurz zusammengedrängt ist der Drüsenvorgang in den Pankreaszellen etwa der folgende: Durch den Reiz der Drüsennerven erweitern sich die Adern und der Lymphstrom breitet sich aus. Die Lymphe passirt hierbei durch Filtration, hauptsächlich aber durch Osmose, die auf die Zymogensubstanz zurückzuführen ist, die Zelle. Hierbei entfernt sie die dort aufgespeicherten »Hylogene« und wird so das sekretorische Agens. Gleichzeitig wird der Nucleus von der Basis zum Centrum der Zelle verfrachtet und wird, in Folge des Wasserreichthums der letzteren, größer und schwacher färbbar. Der angewachsene Lymphstrom trägt nunmehr Nahrungsstoffe zum Chromatin, welches dieselben kombinirt und auf verschiedene Weise spaltet.

Eines der resultirenden Produkte dieser Umsetzungen ist die Fadensubstanz, die mit dem Chromatin vereinigt bleibt. Das freie Fadenende ist immer das älteste: Wenn die Nerven nicht mehr gereizt werden, ziehen die Adern sich wieder zusammen. Das Chromatin bildet nicht länger Fadensubstanz, und die Zersetzung der schon vorhandenen geht vor sich. Ein Theil der hierdurch entstehenden Stoffe nimmt granuläre Form an. Alsdann kehrt der Kern zur Basis der Zelle zurück; wahrscheinlich weil er von den sich bildenden Sekretkugeln von der Lumenseite weggedrängt wird. Wenn dies Bild des Zelllebens richtig ist, meint schließlich MATHEWS, so ist das einzige als lebend zu betrachtende Element der Pankreaszellen das Chromatin, da dies allein die Eigenschaft besitzt, andere Substanzen wie es selbst zu bilden.

Wir haben somit nach MATHEWS bei den Pankreaszellen auf das Chromatin die wesentlichsten Momente der Sekretbildung zurückzuführen. Aber nicht nur bei den Pankreaselementen scheint diese Substanz eine große Rolle zu spielen, sondern auch überall da, wo ein reger Stoffwechsel innerhalb einer Zelle nachzuweisen ist. Dabei tritt allgemein die Erscheinung ein, dass mit der Intensität der Zellbethätigung auch die feinere Vertheilung des Chromatins im Kerne wächst. So enthalten, nach HERMANN, die sekretleeren (thätigen)

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

Submaxillardrüsenzellen des Hundes und die Becherzellen des Mundepithels vom Salamander ein zartes, bei Tinktion mit Safranin-Gentianaviolett sich violett färbendes Chromatingerüst, in sekretgefüllten ruhenden Drüsen hingegen derbe, theilweise mit einander verbundene und roth sich färbende Schollen dieser Substanz. Auch in den Kernen der Ovarialeier der Insekten, wo, wie wir bereits gesehen haben, ein intensiver Stoffwechsel vor sich geht, ist — nach den Darstellungen Korschelt's und Stuhlmann's — die Chromatinvertheilung eine äußerst feine. — Es ist das Verdienst Born's und Peter's auf die hohe Bedeutung dieser Erscheinung nachdrücklich hingewiesen zu haben. In seinen Untersuchungen über die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus* kommt der erstere Forscher zu folgendem Resultat: »Die feine Vertheilung des Chromatins im Keimbläschen während des Wachsthums der Eizelle lässt sich also ganz gut als eine Steigerung des für das individuelle Zellleben aktiven Zustandes des Kerns auffassen.« Und zwar hat diese feine und feinste Vertheilung des Chromatins den Zweck, diesem »wirksamen Stoffe eine möglichst große Oberfläche zu wahren«. Peter, der Untersuchungen über die Bedeutung der Nährzellen im Hoden von Wirbelthieren, besonders von Teleostiern, angestellt hat, kommt zu dem Schluss, dass der Grad der Feinheit, mit der das Chromatin im Kern vertheilt ist, ein Maßstab des Grades der Zellthätigkeit sein möge. »Je feiner vertheilt,« meint er, »sich die chromatische Substanz im Kern darstellt, desto thätiger ist der Elementarorganismus, und in je gröberen Portionen sie der Kern erfüllt, desto geringer wird die Thätigkeit der Zelle sein können. Wird das Chromatin endlich völlig koncentrirt, in eine Form gebracht, die bei möglichst geringer Oberfläche möglichst viel Substanz beherbergt, so wird die nutritive und aufbauende Thätigkeit eines solchen Kerns auf Null (?) herabsinken; es wird einer solchen Zelle völlig (?) unmöglich sein, die in den Geweben cirkulirenden Nahrungsstoffe zu verarbeiten und weitere Differenzirungen einzugehen[1].«

[1] Peter führt als Beispiel einer derartigen Koncentration des Chromatins noch die Karyokinese an, bei der dasselbe, im Interesse einer leichteren Halbirung, in kompakter Masse auftrete, die zur Folge habe, dass es in diesem Zustand nutritiv für die Zelle gar nicht wirksam sei, was also für letztere, in dieser Beziehung, absolute Ruhe bedeute.

In gewisser Beziehung wird diese Anschauung auch durch die von Meves entdeckte Thatsache gerechtfertigt, dass in den Zellen der Harnkanälchen des Salamanders während der Kerntheilung, und zwar mit Beginn des Mutterstadiums, die Verflüssigung der Sekretprodukte, und wahrscheinlich auch die Anhäufung derselben, nachlässt und erst im Stadium des Dispirems wieder einsetzt.

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

Ich will zur Bekräftigung dieser Sätze keine weiteren Beispiele heranziehen; es hielt nicht schwer, deren eine Menge in der Fachlitteratur aufzufinden. Im vorigen Kapitel habe ich bereits die successive immer feiner werdende Vertheilung der Chromatinelemente in den Entodermkernen der *Nassa*-Embryonen nachzuweisen gesucht. Stellen wir uns somit auf die Seite von Born und Peter, so können wir mit ihnen schon aus der außerordentlich feinen Vertheilung des Chromatins in den Kernen auf eine äußerst intensive, nutritive Thätigkeit des letzteren schließen — ein Ergebnis, das nur unsere früheren Beobachtungen bestätigt.

Wir haben schon gesehen, dass es neben der feinen Chromatinvertheilung vor Allem der außerordentlich mächtige meist in der Einzahl vorhandene Nucleolus ist, der den Entodermkernen ihr charakteristisches Aussehen verleiht. Dass ihm eine — in unserem Fall vielleicht sogar sehr wichtige — Bedeutung für das Zellleben zugeschrieben werden muss, haben wir bereits erfahren. Welcher Ansicht sind nun heute die Forscher über seine Herkunft und seine Bedeutung! Wir haben oben schon gesehen, dass mit dem Namen Nucleolus nicht weniger als viererlei Gebilde bezeichnet wurden. Wir wollen uns jedoch hier auf die echten Nucleolen — die Plasmosomen — beschränken, die zweifellos in somatischen Zellen die ungleich häufigeren sind. Es ist geradezu erstaunlich, wie außerordentlich kontrovers, trotz zahlreicher Specialuntersuchungen und Einzelbeobachtungen, auch heute noch die Nucleolenfrage ist. Weder über die Herkunft noch die Funktion der Nucleolen bestehen übereinstimmende Anschauungen. Ja selbst über das Schicksal dieses Gebildes ist man sich in den meisten Fällen nicht klar. Bei der ersteren Frage, woher die Nucleolen stammen, ob sie ein Kernprodukt darstellen, oder ob sie durch Anhäufung extranucleärer Substanzen entstehen, brauche ich mich nicht lange aufzuhalten, da ich derartige Untersuchungen nicht vorzunehmen in der Lage war. Montgomery hat in seiner verdienstvollen Monographie über diesen Gegenstand die letztere Ansicht vertreten und durch gewichtige Gründe zu stützen gesucht. Statt jeder anderen Angabe verweise ich auf seine ausführliche Darstellung.

Was nun die zweite Frage anbelangt, ob wir es im Nucleolus mit einem Gebilde zu thun haben, das für die Zelle eine gewisse Bedeutung besitzt, so müssen wir hierzu Stellung nehmen. Für die

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

Ansicht, dass den Nucleolen noch irgend welche Aufgaben im Zellhaushalt zukommen, dass sie nicht so ohne Weiteres als Schlacken des Stoffwechsels betrachtet werden dürfen, dafür scheint schon ihr fast konstantes Vorkommen in allen Zellarten zu sprechen, sowie ihre oft ganz erhebliche Größe. Nur in ganz vereinzelten Fällen konnte sie in Zellen nicht nachgewiesen werden. So sollen, nach MONTGOMERY, außer so specialisirten Gebilden, wie es die Säugethierblutzellen sind, auch gewisse Bindegewebszellen von Nemertinen und andere Zellen von geringer Vitalität die Nucleolen entbehren. Stets haben wir es aber dann mit Elementen zu thun, die nur einen trägen Stoffwechsel zeigen. In den meisten Zellelementen verschwinden die Nucleolen kurz vor Eintritt der Theilung. Aus diesem Umstand dürfen wir jedoch nicht auf eine Entbehrlichkeit dieser Gebilde schließen, denn wir haben bereits oben erwähnt, dass während der Kern- und Zelltheilung der Stoffwechsel aller Wahrscheinlichkeit nach suspendirt ist. Andererseits steht es dahin, in wie fern die Nucleolarsubstanz auch im gelösten Zustande aktiv thätig sein kann. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass vornehmlich dort, wo ein intensiver Stoffwechsel vorhanden ist, Nucleolen von bedeutenden Dimensionen vorkommen. Allgemein verbreitet sind umfangreiche Nucleolen in allen embryonalen Geweben — also dort, wo in Folge eines forcirten Wachsthums eine umfangreiche Assimilation von Nahrungsstoffen jederzeit stattfindet. Bei *Nassa* konnte ich im Laufe der Entwicklung neben einer stetigen Abnahme der Kerngröße in den Entodermzellen eine noch bedeutendere Verminderung der Nucleolarsubstanz wahrnehmen. Diese Erscheinung war nur der Ausdruck des verminderten Wachsthums und des reducirten Stoffwechsels. — Große Nucleolen finden sich auch nach PETER in den Nährzellkernen der Hoden von Fischen, Amphibien und Säugern. Stets vorhanden und sehr umfangreich sind sie in allen Drüsenzellen und ihre Größenzunahme scheint proportional ihrer Zellthätigkeit zu sein. Wir haben bereits erwähnt, dass sie in gewissen Drüsenzellen (Epididymis) sogar direkt in Sekrettropfen umgewandelt werden können. Aus diesen und vielen anderen Beispielen, die ich aus Raummangel anzuführen unterlasse, geht wohl klar hervor, dass die BORN'sche Ansicht, den Nucleolen sei ein Einfluss auf das individuelle Leben der Zelle zuzusprechen, zu Recht besteht.

Aber welcher Art ist nun dieser Einfluss? Einige Forscher haben die Nucleolen für ein Cellorganoid erklärt, dem eine ganz bestimmte Aufgabe zuzuschreiben sei. Gewisse Thatsachen scheinen dieser Ansicht günstig zu sein: Im Jahre 1866 beobachtete LA VALETTE

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

St. George am Keimfleck der Eier einer Libellenlarve amöboide Bewegungen. Später wurde diese Erscheinung an anderen Objekten noch viele Male bestätigt. So von Metschnikoff (Spinndrüsen von Ameisenlöwen), Auerbach (Knochenfischen), P. Kidd (Flimmerzellen des Froschmaules), Alex. Brand (*Periplaneta* und *Ascaris nigrovenosa*), Th. Eimer (Wels, Karpfen), O. Hertwig (Frosch, *Pterotrachea*) etc. Mit Recht wirft jedoch Montgomery die Frage auf, ob die amöboide Beweglichkeit des Nucleolus nicht auf rein passivem Wege, d. h. durch chemisch physikalische Einflüsse zurückzuführen seien. Er giebt zu erwägen, ob wir dieselben nicht mit Rhumbler als durch chemische Umsetzungen verursachte Auflösungsvorgänge zu betrachten haben. Diese Streitfrage ist indessen sofort erledigt, wenn wir uns auf jenen modernen Standpunkt stellen, welcher zwischen anorganischer und organisirter Materie keine principiellen Gegensätze anerkennt, für den beispielsweise die gesammten Bewegungserscheinungen eines Rhizopodenkörpers auf einen Komplex einfacher Molekulargesetze zurückzuführen sind.

Sehen wir also vom Begriff des Organisirten ab, so erklären sich die amöboiden Bewegungserscheinungen des Nucleolus aus der Eigenschaft, sich wie eine Flüssigkeit zu verhalten. Die Pseudopodienbildung erscheint dann an jenen Stellen, wo eine Oberflächenspannungserniedrigung eingetreten ist[1]. In unserem Fall haben wir bereits den morphologischen Nachweis zu liefern versucht, dass dort Dottersubstanz in den Kern eindringt, die mit dem Nucleolus in Berührung tritt.

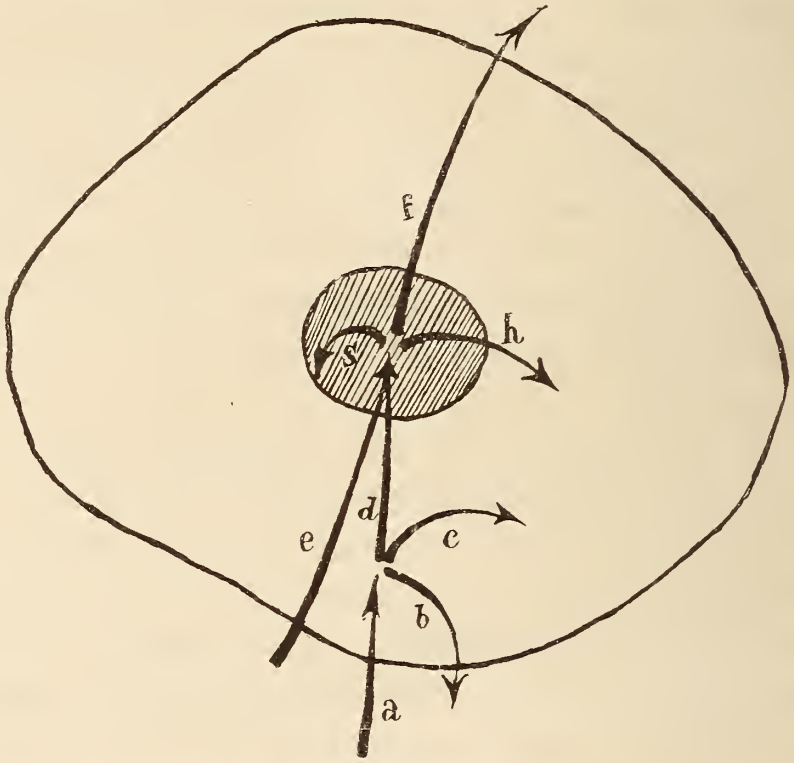
Wie schwer es ist, aus den in meiner Arbeit niedergelegten morphologischen Beobachtungen im Verein mit dem, was andere Autoren über unseren Gegenstand erforscht haben, Schlüsse auf die aller Wahrscheinlichkeit nach höchst verwickelten physiologischen Verhältnisse der Dotterzellen zu ziehen, weiß ich gründlich zu würdigen. Dennoch glaubte ich ein Recht zu haben, dort, wo die Morphologie mich im Stiche ließ, durch möglichst den Umständen und Ergebnissen angepasste Deduktionen eine Brücke über die vorhandenen Lücken schlagen zu sollen. Die einfache Registrirung der morphologischen Erscheinungen, ohne Untersuchung ihres causalen Zusammenhangs mit den ihnen zu Grunde liegenden Stoffwechselvorgängen, wäre hier weniger als in irgend einer anderen cytologischen

[1] Ich kann hier auf die mechanisch-physikalische Erklärung dieser Erscheinungen nicht näher eingehen und verweise statt dessen auf das verdienstvolle und ideenreiche Referat Albrecht's, der sich hiermit eingehend beschäftigt.

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

Arbeit am Platze gewesen. Zum Schluss möge noch eine gedrängte Darstellung der wichtigsten Resultate des letzten Theiles meiner Arbeit folgen, d. h. wie ich mir in groben Umrissen die Stoffwechselvorgänge in den Dotterzellen vorstelle.

Zum Vergleich mit meinen Ergebnissen lasse ich zunächst die Verworn'sche Auffassung der Stoffwechselvorgänge innerhalb des gesammten Zellleibes mit des Autors eigenen Worten und an seinem Schema erläutert folgen:



Textfig. 11.

Schema der Stoffwechselvorgänge in der Zelle (nach Verworn). Die Buchstaben sind im Text erklärt.

»Die Zelle — so schließt Verworn — nimmt Stoffe von außen auf, von denen ein Theil (*a*) bereits im Protoplasma bei der Berührung mit den im Protoplasma vorhandenen Stoffen Umsetzungen analytischer und synthetischer Natur erfährt. Von den aus diesen Umsetzungen resultirenden Stoffen wird ein Theil (*b*) als unbrauchbar sofort wieder ausgeschieden, ein anderer Theil (*c*) bleibt im Protoplasma und wird hier weiter verwendet, ein dritter Theil (*d*) wird dagegen dem Kern zugeführt. Der Kern enthält außerdem noch einen Theil der von außen aufgenommenen und unverändert durch das Protoplasma gegangener Stoffe (*e*). (Dieselben würden in unserem Fall zum Theil der Dottersubstanz in frühembryonaler Periode entsprechen.) Die in den Kern eintretenden Stoffe (*d* + *e*) erfahren nun ihrerseits wieder im Kern gewisse Umsetzungen, aus denen wieder Stoffe resultiren, die zum Theil nach außen abgegeben werden, ohne vom Protoplasma

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

verändert zu sein (*f*), zum Theil in das Protoplasma gelangen, um hier weitere Verwendung zu finden (*h*), und zum Theil im Kern selbst bleiben (*s*).«

Die Verarbeitung des Nahrungsdotters zu einem für die Zellsubstanz assimilirbaren Körper geschieht bei *Nassa* durch Vermittelung des Kerns (siehe Textfig. 12). Dieser nimmt den Dotter in gelöstem Zustand in sich auf[1] (*a*) und verarbeitet ihn zu einem anderen Stoffe, den er in das Cytoplasma ausscheidet (*c*). Die Aufnahme des Dotters wird bewirkt durch die Anziehungskraft, die eine vom Nucleolus ausgeschiedene Substanz (*b*) auf ersteren ausübt. Die Produktion letzterer erfolgt auf Grund eines Entmischungsvorganges, der im Kernkörper eine feste Substanz von einer flüssigen scheidet. Das in äußerster Feinheit im Kern vertheilte Chromatin besorgt die Verarbeitung des in ersterem aufgespeicherten Dotters zu einem für die lebende Substanz assimilirbaren Körper. Auch das vom Nucleolus gelieferte Sekret mag bei diesen Umsetzungsprocessen aktiv betheiligt sein. Zufolge der nach entgegengesetzten Seiten sich vollziehenden Fortsatzbildung der Nuclear- und Nucleolarsubstanz besteht bei den großen Dotterzellen eine scheinbare Polarität, die sich jedoch auf die verschiedenen Affinitäten der Theile derselben zu gewissen Stoffen zurückführen lässt: Die Fortsatzbildung des Nucleolus ist abhängig vom dorsal gelegenen Nahrungsdotter, die des Karyoplasmas ist bedingt durch das Abfließen des producirten Assimilationsstoffes nach der ventralen Seite (*c*). Der Grund, warum diese Stoffe sich gerade dahin begeben liegt in der Thatsache, dass sich hier die dichteste und umfangreichste Cytoplasmamasse (die Protoplasmainsel) befindet,

Textfig. 12.
Schema der Stoffwechselvorgänge im Kern von *Nassa mutabilis* Lam. Erklärung im Text.

[1] Bei sehr intensivem Stoffwechsels vielleicht auch in geformtem Zustande.

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

zu der die assimilirbare Substanz naturgemäß die größte Affinität hat; sodann aus Gründen, die aus Nachstehendem noch hervorgehen.

Die Thatsache, dass der Kern und der größte Theil des Cytoplasmas in unmittelbarer Nähe des Darmkanals liegen, kann nicht bedeutungslos sein. Da sich der Kern immer dort befindet, wo ihm eine Aufgabe obliegt (O. Hertwig), so deutet dies darauf hin, dass die Kerne mit dem Darmlumen in Beziehung zu treten suchen, indem sie einerseits Stoffe in dasselbe ausscheiden, andererseits solche aus demselben aufnehmen. So lange noch kein Darmlumen vorhanden ist, ermöglicht das Anschmiegen der größeren Dotterzelle an die übrigen Darmzellen eine direkte Aufnahme der von ersterer producirten Stoffe durch die letzteren, was ein schnelleres Wachsthum der Gewebe zur Folge haben muss. Späterhin, wenn ein geringes Lumen im Darme erscheint, mögen die Zellen direkt Stoffe in dasselbe ausscheiden und andere daraus aufnehmen. Letzteres erscheint von Bedeutung, wenn man die Brown-Séquard'sche Theorie der inneren Sekretion acceptirt, wonach jedem Organ, außer einer bestimmten Funktion, noch die Aufgabe zufällt, specifische Stoffe zu liefern, die zur Ausbildung und Unterhaltung anderer Organe unerlässlich sind.

Methews hat neuerdings in einem hochinteressanten Aufsatz darauf hingewiesen, dass dieses Princip auch schon während der Embryonalentwicklung niederer Thiere bedeutungsvoll sein möge. Von diesem Gedanken ausgehend scheinen sich mir auch am zwanglosesten die bereits citirten Experimente Crampton's an *Ilyanassa* erklären zu lassen: Der großen Dotterzelle würde demnach die Bedeutung eines Embryonalorgans zufallen, dem, neben anderem, die Funktion obliegt, gewisse zum Aufbau der Mesenchymzellen nöthige Stoffe zu produciren.

Göttingen, im Februar 1902.

Litteraturverzeichnis.

C. Acqua, Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia. 1891. Vol. V.

E. Albrecht, IV. Allgemeine Morphologie und Physiologie. 1. Pathologie der Zelle. Der physikalische Bau des Nucleolus in normalen und pathologischen Zuständen. Ergebnisse d. allgem. Pathologie und path. Anatomie. 6. Jahrg. 1899. Wiesbaden 1901.

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

L. Auerbach, Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

E. G. Balbiani, Sur l'origine des cellules et du noyau vitellin de l'oeuf chez les géophiles Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 155 und 156. 1883.

—— Sur les mouvements qui se manifestent dans la tâche germinative chez quelques animaux. Gazette médicale de Paris. 36. anné. T. XX. 1865.

—— Observations sur le rôle du noyau dans les cellules animales. Compt. rend. T. LXI. 1865.

—— Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. Recueil zool. Suisse 1888. T. V.

H. Baum, Die morphologisch-histologischen Veränderungen in der ruhenden und thätigen Leberzelle. Deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin und vergl. Pathologie. XII. Bd. Leipzig 1886.

C. van Bambeke, L'oocyte de Pholcus phalangioides Fuessl. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena 1897.

—— Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangioides. Arch. de Biol. T. XV. 1897.

N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

A. A. Böhm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.

G. Born, Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. XXIV. Bd. 1885.

—— Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Ebenda. XLII. Bd. 1894

Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzber. d. Ges. f. Morph. und Physiol. z. München 1889.

Alex. Brandt, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergleichend-morphologischer Versuch mit Zugrundelegung des Insekteneies. Leipzig 1878.

K. Brandt, Über Aktinosphaerium Eichhorni. Inaugural-Dissertation Halle 1877.

A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.

J. B. Carnoy und H. Lebrun, La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule T. XVI. 2. fasc. 1899.

E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journal of Morphol. Vol. XIII. April 1897. No. 1.

H. E. Crampton, Experimental studies on Gasteropods development. With an appendix by E. B. Wilson. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. III. 1896.

Th. Eimer, Über amöboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat. XI. Bd. 1875.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, 1882.

M. Floderus, Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

Ch. Garnier, Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. Journ. de l'Anat et de Physiol. norm. et path. 36ième année 1900. Paris 1900.

J. Gerassimoff, Einige Bemerkungen über die Funktion des Zellkerns. Bull. de la soc. impér. des natural. de Moscou No. 4. 1890.

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

J. Gerassimoff. Über die Lage und Funktion des Zellkerns. Bulletin de la soc. impér. des natural. de Moscou. No. 2 und 3. 1900.

—— Über den Einfluss des Kerns auf das Wachsthum der Zelle. Bulletin de la soc. impér. des natural. de Moscou. No. 1 und 2, 1901.

A. Giardina. Sui pretesi movimenti ameboidi della Vesicola germinativa. Riv. Sc. Biol. Como. Vol. II. Nr. 617. 1900.

A. Gruber, Über künstliche Theilungen bei Infusorien. Biol. Centralblatt. Bd. IV, Nr. 23. 1885.

G. Haberlandt. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

Val. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. 1. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Arch. f. mikr. Anat. XLI. Bd. 1893.

—— Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Theil: Über die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Ebenda.

Max Hartmann, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zoologische Jahrbücher. Abth. f. Ontogenie der Thiere. XV. Bd. 4. H. 1902.

A. Henry, Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieures.

F. Hermann, Über regressive Metamorphose des Zellkerns. Anat. Anz. III. Bd. 1888.

O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. I. Bd. 1876.

—— Die Zelle und die Gewebe. 1. Heft. Jena 1893.

R. Hertwig, Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsbericht d. Ges. f. Morph. und Physiol. in München. XI. Bd. 1898. Heft 1 und 2.

B. Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Zeitschrift f. Naturw. XXIV. Bd. Neue Folge. Jena 1890.

R. W. Hoffmann, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Diese Zeitschr. LXIII. Bd. 1898.

—— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Ebenda. LXIV. Bd. 1899.

P. Kidd, Observations on spontaneus movement of nucleoli. Quarterly Journal of micr. sc. Vol. XV. 1875.

G. Klebs, Über den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biol. Centralblatt Nr. 7. 1887.

E. Knappe, Studien über die Zellen im sogenannten Bidder'schen Organ der Bufoniden in »Biologische Studien«. Die Organisation der thierischen Zelle von Arnold Brass. II. Heft. Halle 1887.

E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. und Ontogenie. IV. Bd. 1891.

L. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. I. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berliner Blau. Mittheil. d. Zool. Stat. von Neapel. XIII. Bd. 1896.

E. Lönnberg, Kernstudien. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Bd. IV. Mars—April 1892. Häft 6—7.

S. M. Lukjanow, Über eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. XXXII. Bd. 1888.

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

A. Mathews, Internal secretion in relation to variation and development. Science No. 122. Vol. V. 30. April 1897.

—— The changes in structure of the pancreas cell. Journal of Morphol. Vol. XV. Dec. 1899. Suppl.

Fr. Meves, Über den Einfluss der Zelltheilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. Festschrift zum 70. Geburtstag von Kupfer. Jena 1899.

A. Meunier, Le nucléole de Spirogyra. La Cellule. Vol. III.

L. Mitzkewitsch. Flora. LXXXV. Bd. 1898.

J. W. Moll, Observations in Spirogyra. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 2. S. Amsterdam 1893.

T. H. Montgomery, Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journal of Morphology Vol. XV. 1899.

F. Nissen, Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. Arch. f. mikr. Anat. XXVI. Bd. 1886.

A. Noll, Morphologische Veränderungen der Thränendrüse bei der Sekretion. Arch. f. mikr. Anat. XXXVIII. Bd. 3. H. 1901.

Nussbaum, Über spontane und künstliche Theilung von Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

E. Palla, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 1890. Jahrg. 73.

K. Peter, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. LIII. Bd. 1899.

O. vom Rath, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.

L. Rhumbler, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper Nucleolen). Ebenda. Bd. LVI. 1893.

Fr. Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift d. naturforsch. Ges. zu Halle 1879.

A. Schneider, Nouvelles observations sur la sporulation du Klossia octopiana. Arch. de zool. expérim. et gén. Sér. 2. I. 1883.

A. E. von Smirnow, Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. f. mikr. Anat. LIX. Bd. 3. H. 1901.

C. Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Bull. de la société impér. des natural. de Moscou. 1891.

J. Steinhaus, Über Becherzellen im Dünndarmepithel der Salamandra maculosa. Arch. f. Physiologie. Jahrg. 1888. Leipzig 1888.

E. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

—— Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. Berichte d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. I. Bd. 1886.

E. Tangel, Über die Theilung der Kerne in Spirogyrazellen. Sitzungsbericht d. k. Akademie d. Wiss. in Wien. I. Abth. Aprilheft 1882.

v. la Valette St. George. Über den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Arch. f. mikr. Anat. II. Bd. 1866.

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

M. Verworn, Biologische Protistenstudien. Diese Zeitschr. XLVI. Bd. 1888.
—— Biologische Protistenstudien II. Ebenda. L. Bd. 1890.
—— Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Archiv für die ges. Physiologie d. Menschen und d. Thiere. LI. Bd. 1. u. 2. Heft. 1891.
C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von Spirogyra. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Botanische Zeitschr. I. Abth. Originalabhandl.. Heft XI/XII. 1. Dec. Leipzig 1898.
A. Zimmermann. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Litteraturstudie. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat unter Anwendung der Zeiss'schen Apochromaten in der Höhe des Objekttisches entworfen. Alle Stadien sind entwicklungsgeschichtlichem Material von *Nassa mutabilis* Lam. entnommen. Die Beobachtungen wurden an Schnitten von 5 μ und 7 μ Dicke angestellt.

Zeichenerklärung:

Ekt, Ektoblast;
En, Enddarm;
gr.Ma, größere Makromere;
gr.MK, größerer Makromerenkern;
kl.Ma, kleinere Makromere;
kl.MK, kleinerer Makromerenkern;
L.Sch, Leberschläuche;
Mag, Magen;
Ni, Niere;
Nu, Nucleolus;
O, Otolithenblase;
Pr.Z, Protoplasmazapfen;
R.d.D, Rest des Dotters;
S.H, Sekrethof;
St, Stomodäaleinstülpung;
S.V, Sekretvacuole.

Tafel XXXVI.

Fig. 1. Zeichnung nach Totalpräparat eines Viererstadiums. Sie soll die Vertheilung des Nahrungsdotters in den vier Makromeren demonstriren. Komp.-Oc. 6, Obj. 6. Färb.: Alaunkarmin.

Fig. 2. Sagittalschnitt (kombinirt aus zwei Schnitten). Die Makromeren werden von der Ektoblastlamelle umwachsen. (Die Grenze zwischen den beiden hier sichtbaren Makromeren ist hier deutlicher gezeichnet, als sie in Wirklichkeit zu sehen ist.) Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Ehrlich'sches Hämatoxylin.

Fig. 3[1]. Etwas seitlicher Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Der größere Makromerenkern hat bereits seine Wanderung nach der ventralen Seite angetreten. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 4. Mittlerer Sagittalschnitt. Der Ektoblast hat die Makromeren zu mehr als zwei Drittel umwachsen. Links befindet sich der große Dotterkern, rechts derjenige der mittleren, kleineren Makromere. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 5. Etwas seitlicher Sagittalschnitt durch eine junge Larve. Der Darmkanal besitzt noch kein Lumen. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

[1] Die Figuren 3 und 4 waren erst für den Text bestimmmt und sollten nur aus schwarzen Punkten und Strichen bestehen. Ich bitte desshalb die etwas verschiedene Darstellung zu entschuldigen.

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

Fig. 6. Seitlicher Sagittalschnitt durch eine junge Larve. Eine der ehemaligen kleineren Makromeren liegt nach vorn. Die Assimilation der Dotterbestandtheile ist in ihr schon in weit ausgedehnterem Maße erfolgt als in der größeren Makromere. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Tafel XXXVII.

Fig. 7. Querschnitt durch die Gegend des größeren Makromerenkerns. Derselbe liegt dorsal über dem Darmlumen, welches letztere fast vollständig von einem vor ihm sich befindenden Protoplasmapfropf ausgefüllt wird. Komp.-Oc. 6. Obj. 3. Färbung mit Böhmer's Hämatoxylin, Nachfärbung mit Eosin.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo zur Demonstration der Lage des größeren Makromerenkerns in Bezug auf den Darmkanal. Aller Dotter bildet eine einheitliche Masse. Hinten hat sich das untere Darmblatt nach der dorsalen Seite umgeschlagen; es beginnt langsam den freien Theil der ehemaligen großen Dotterblastomere zu umwachsen. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 9. Schiefer Sagittalschnitt durch die rechte Hälfte einer seit 1—2 Tagen ausgeschwärmten Veliger-Larve, zur Demonstration des Dotterrestes und des degenerirten großen Makromerenkerns. Schale entkalkt durch salzsauren Alkohol. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Böhmer'sches Hämatoxylin.

Fig. 10. Kern einer der kleineren Makromeren. Die Kernmembran ist auf der Seite nach dem Dotter zu aufgelöst. Rings um den Kern befindet sich eine Sekretlache. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 11. Kern einer der kleineren Makromeren. Ähnliches Verhalten desselben wie in Fig. 10. Der Nucleolus hat pseudopodienartige Fortsätze nach der Dotterseite hin ausgesandt. Komp.-Oc. 6. Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 12. Kern einer der kleineren Makromeren. Ähnliches Verhalten desselben wie auf den beiden vorhergehenden Zeichnungen. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 13—18 u. 18*a*. Secernirende Kerne. Nucleolus mit pseudopodienartigen Fortsätzen nach der Dotterseite zu. Zum Theil von Vacuolen durchsetzt. Nach dem Lumen des Darmes zu ist die Kernmembran geschwunden. Dorthin richtet die Kernsubstanz pseudopodienartige Fortsätze. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 19. Der größere Makromerenkern ist eben auf der ventralen Seite angelangt. Er hat bereits nach unten zu seine Membran aufgelöst. Ein Protoplasmafortsatz existirt noch nicht. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 20 und 20*a* (siehe die folgende Tafel). Zwei auf einander folgende Schnitte durch den größeren Makromerenkern. Dieselben weisen auf Beziehungen zwischen dem Verlauf des Darmes und den großen Makromerenkernen hin. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Tafel XXXVIII.

Fig. 21. Größerer Makromerenkern. Der Nucleolus ist stark vacuolisirt. Nach ventralwärts sendet der Kern ausnahmsweise scharfe Zacken. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Ehrlich's Triacidgemisch.

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

Fig. 22. Schiefer Schnitt durch den größeren Makromerenkern. Vom Nucleolus aus sieht man Flüssigkeitsrinnen in das Karyoplasma sich erstrecken. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 23 und 24. Die Kerne sind ganz von Sekret durchtränkt. Ventralwärts ist die Kernmembran aufgelöst und das Karyoplasma im Zustand des »Verschwimmens«. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 25. Ähnliches Bild. Außer dem großen Nucleolus befindet sich hier ausnahmsweise noch ein accessorischer Nucleolus im Kern. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Ehrlich'sches Triacidgemisch.

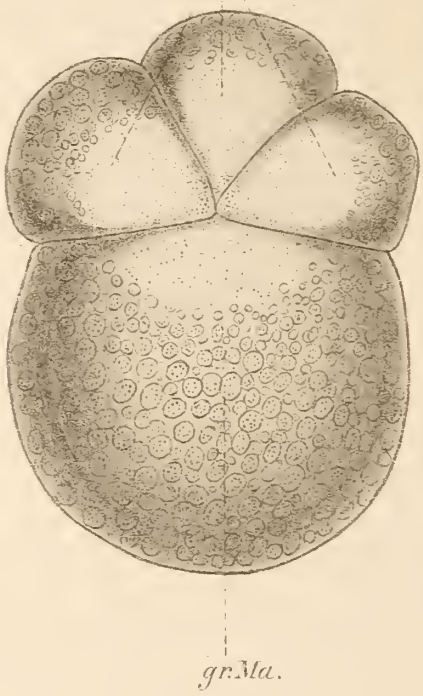
Fig. 26—29. Rückbildungszustände des größeren Dotterzellkerns. Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sche Methode, bei Fig. 29 jedoch Böhmer'sches Hämatoxylin.

Fig. 30. Größerer Makromerenkern mit Sekrethilus. Unterhalb desselben kleinere Entodermkerne. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 31. Kleinere Entodermkerne, die sich ähnlich wie die größeren Makromerenkerne verhalten. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

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

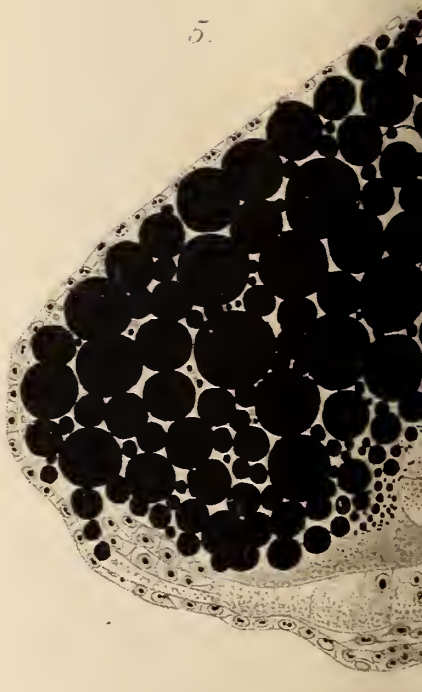
1.



2.

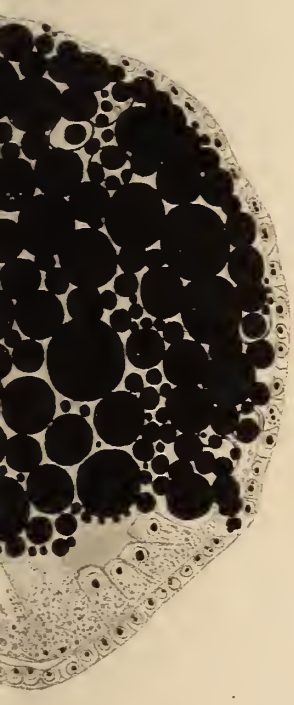
4

5.

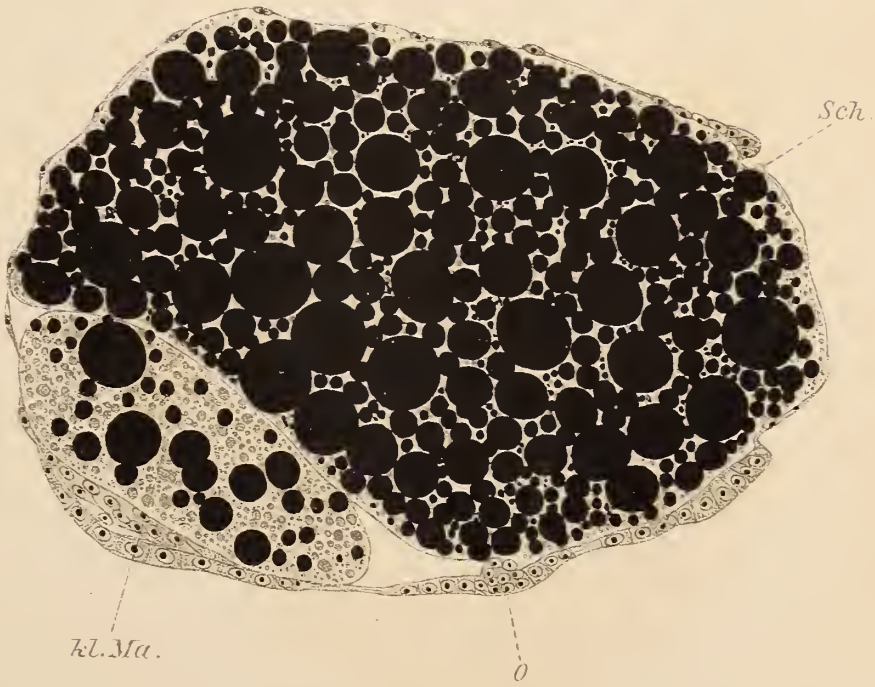


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3.

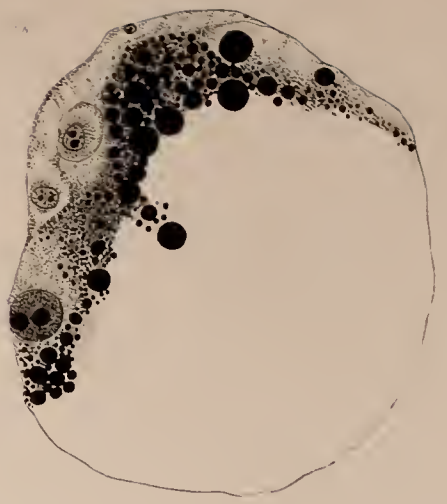


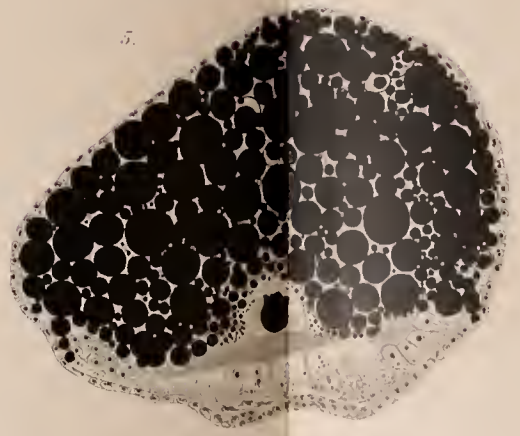
6.

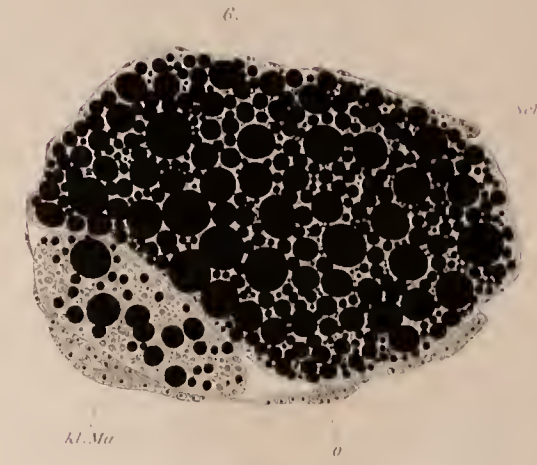


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

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

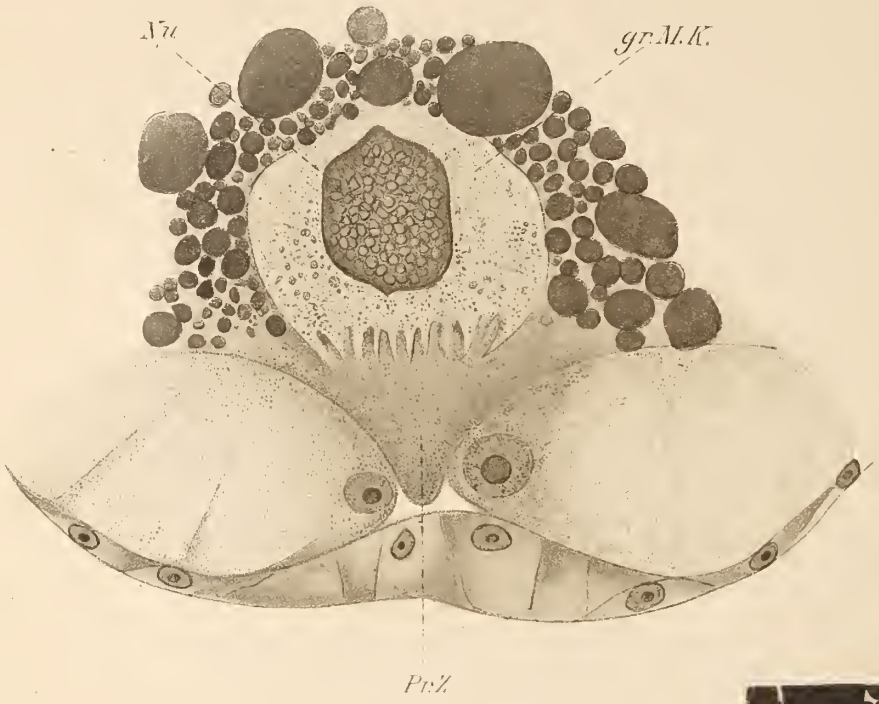




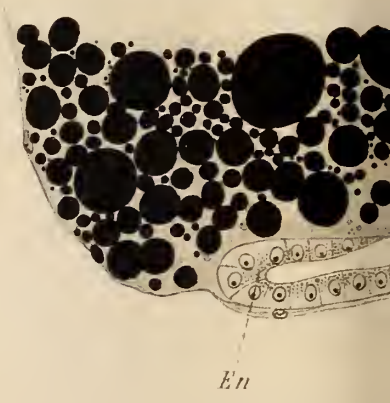


Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

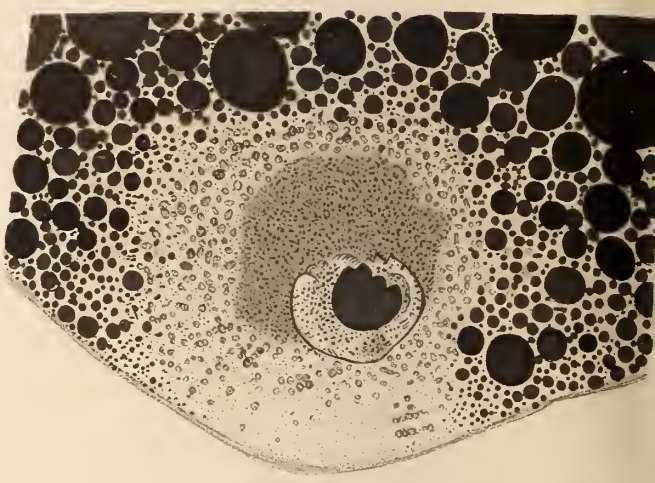
7.



8.



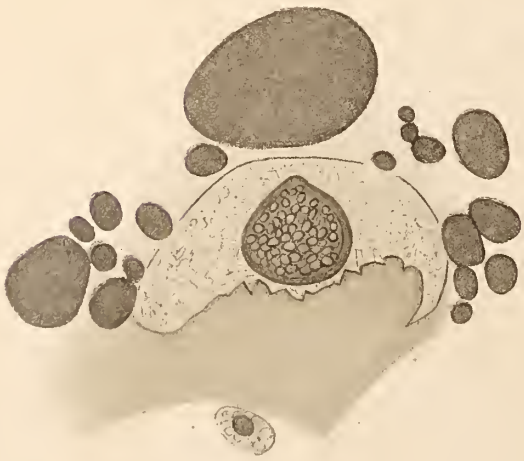
11.



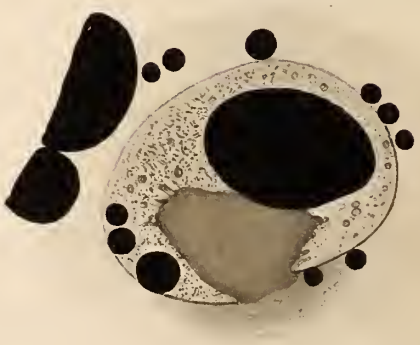
10.

15.

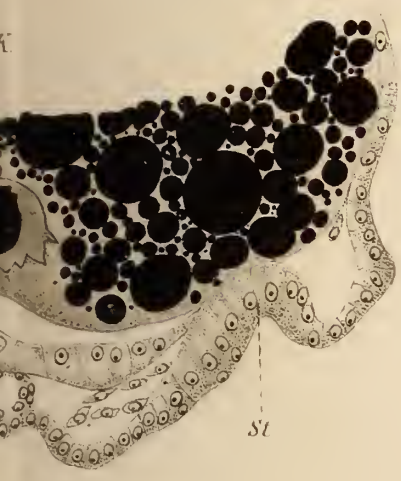
14.



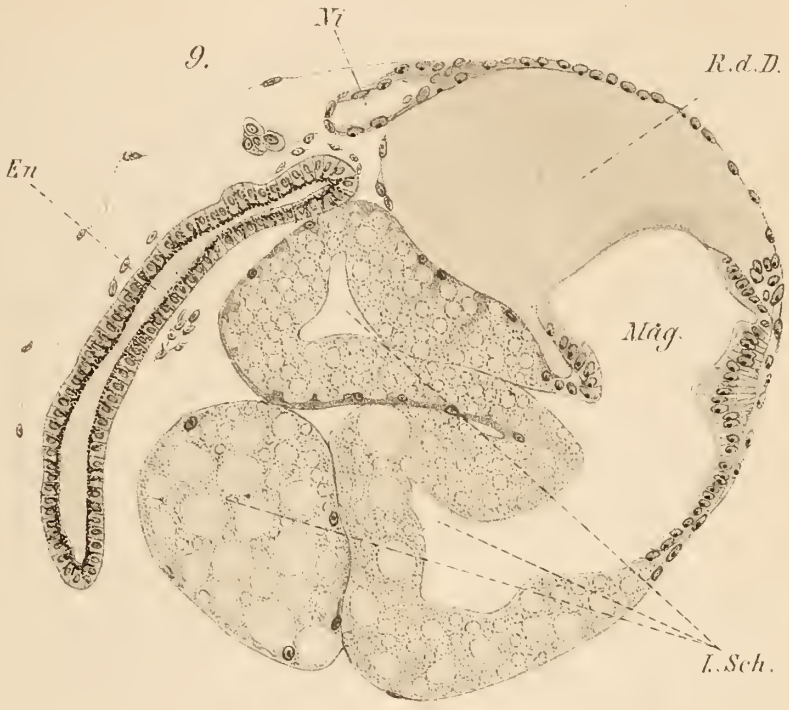
18.



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

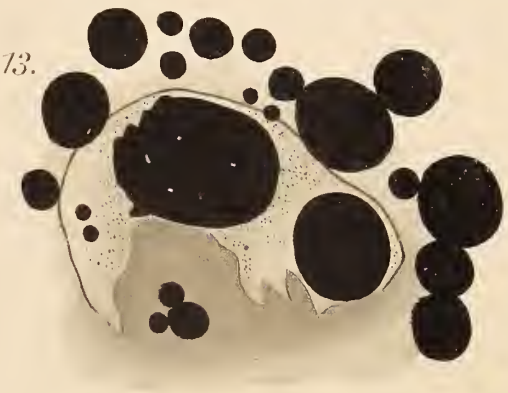


9.

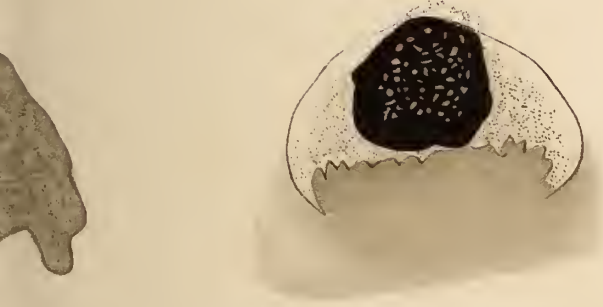


12.

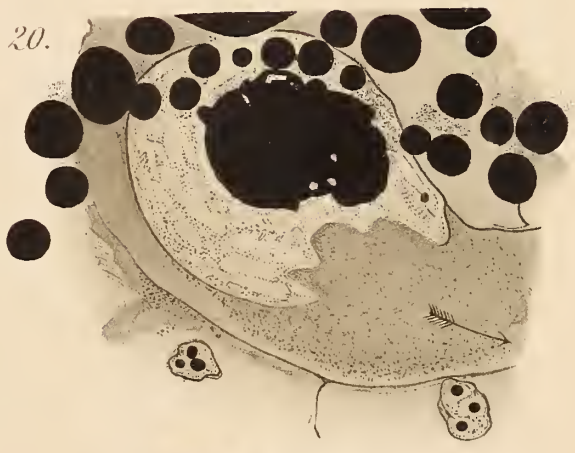
13.



17.

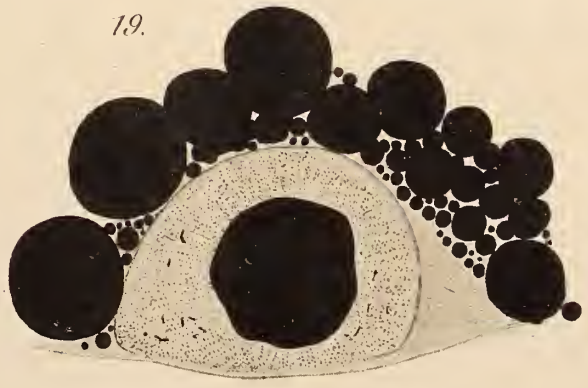


20.



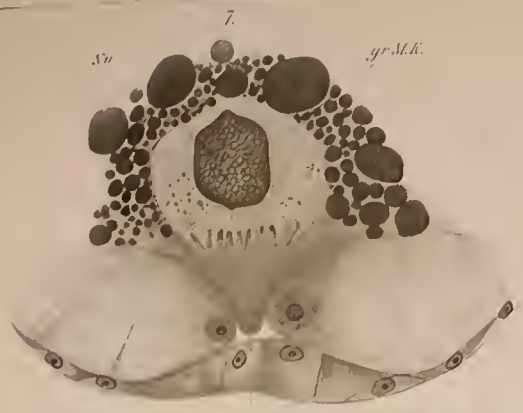
78a

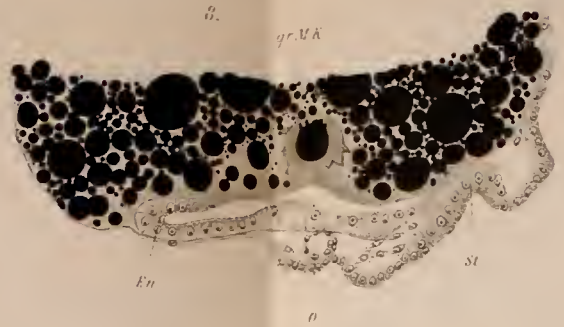
19.

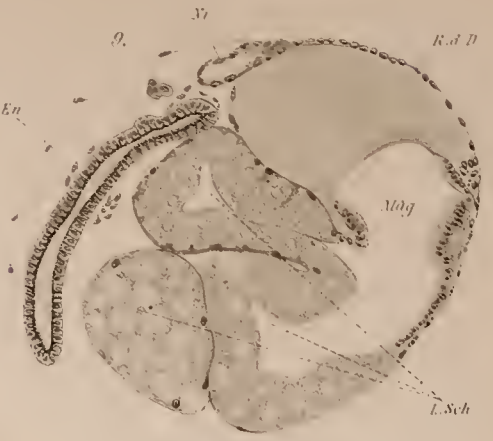


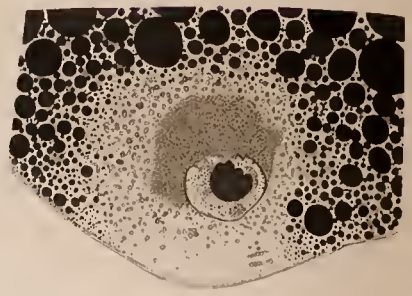
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

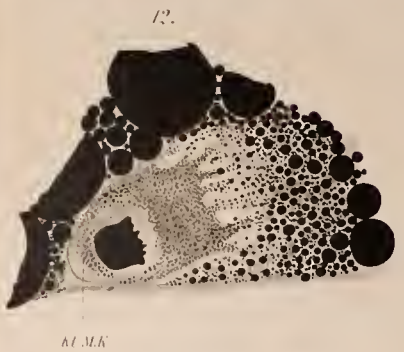
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

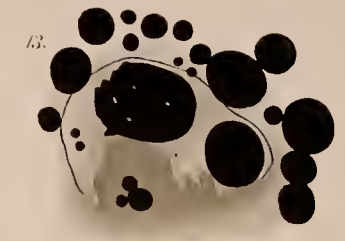


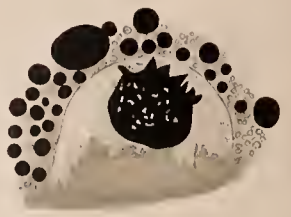


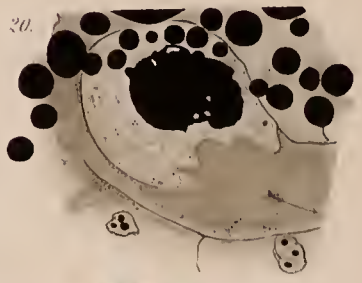


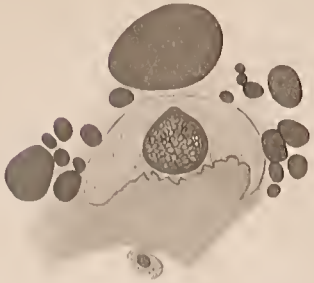


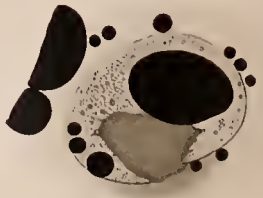


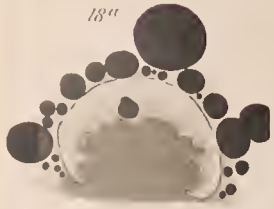


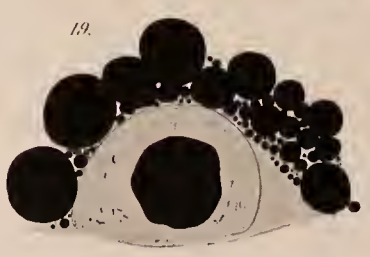






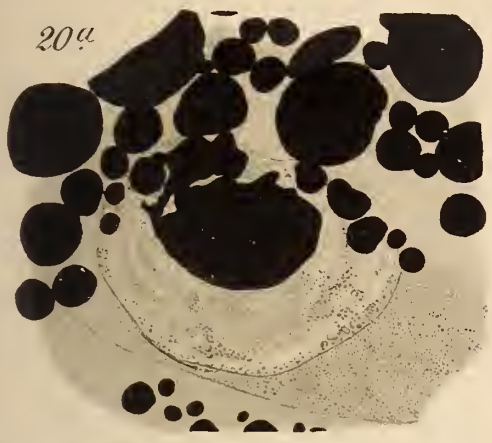




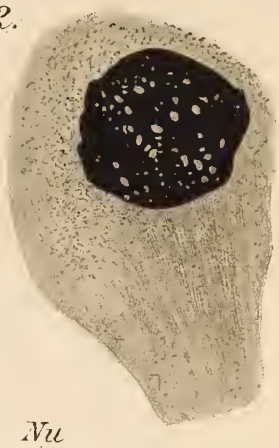


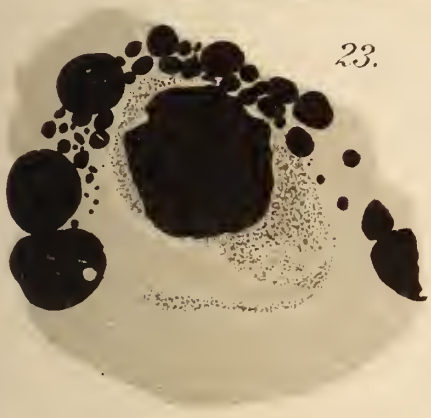
Verlag v. Wilhelm Engelmann

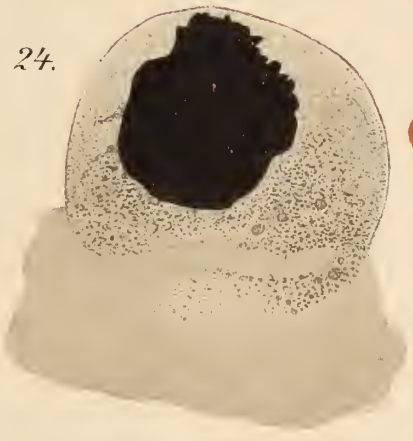
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

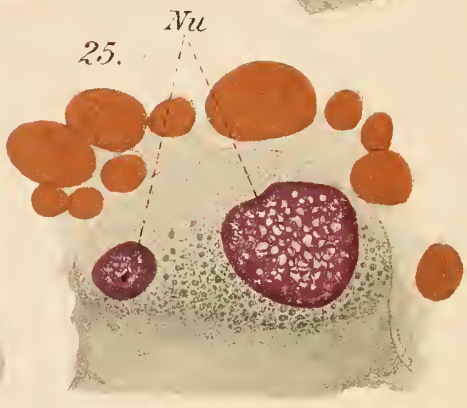

20a.

21.

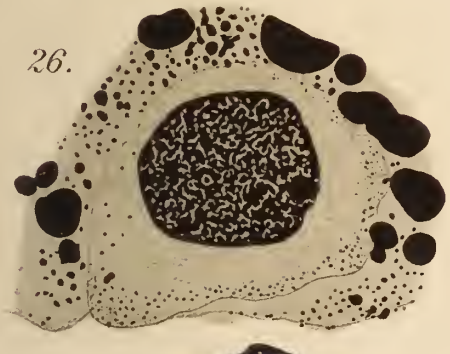

22.


23.

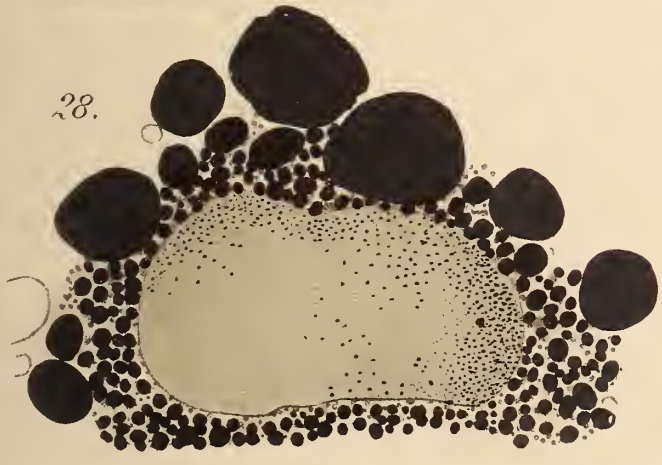

24.



25.


26.

27.


28.

29.

30.

31.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 72

Autor(en)/Author(s): Hoffmann R. Wolfgang

Artikel/Article: Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. 657-720