

Tieren gefunden hat. Die Bilder sind denen zum Verwechseln ähnlich, welche BERNARD und ROULLER in regenerierter Rattenleber nach partieller Hepatektomie als Wiederscheinen der ergastoplasmatischen Struktur (=endoplasmatisches Reticulum) beschrieben haben⁴ (man vgl. die dort gegebene Abb. 4). Es sei auch auf eine recht ähnliche Abbildung bei PALADE⁵ (seine Abb. 6) hingewiesen.

Es scheint nicht zu weit gegangen, wenn wir sagen, daß bei Pflanzen im Plasma gleiche Teilstrukturen wie sie zu größeren Aggregaten vereinigt im Plasma einer großen Anzahl von Tieren als „agranulöses Reticulum“ und als „endoplasmatisches Reticulum“ mit granula-besetzten Lamellen gefunden worden sind. Schließlich sei noch ein System von etwa 3 konzentrischen Ringen erwähnt (etwa $0,1 \mu$ im Durchmesser), das mehrere Male in embryonalen Zellen von *Zea Mais* gefunden wurde (Abb. 6). Es ähnelt etwas den von RHODIN beschrie-

benen konzentrischen Ringen (Maus-Niere), die jedoch meistens in größerer Zahl und „extremely closely packed“ auftreten (vgl. RHODIN³, S. 22, und Abb. 13 und 14 sowie sein Schema, Abb. 23, oben). Die hier vorgelegten noch nicht sehr eingehenden Untersuchungen werden fortgesetzt.

Die Arbeit wurde in Genf im Département de Biophysique des Institut de Physique und im Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen, durchgeführt (1956 u. 1957). Die erforderlichen Mittel stellte der Schweizerische Nationalfonds und die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung, wofür ich beiden Organisationen großen Dank schulde. Ebenso bin ich Dr. KELLENBERGER, Vorstand des Département de Biophysique sehr dankbar. Die Photographien für die Abb. 1–5 wurden in seinem Laboratorium mit dem RCA EMU aufgenommen, diejenigen für die Abb. 6–8 mit dem Elmiskop I. Fräulein Dr. WEICHAN danke ich ebenso für ihre große Hilfsbereitschaft und ebenso den technischen Assistentinnen Fräulein DOERMER und WAGNER in Tübingen.

⁴ J. W. BERNARD u. C. ROULLER, J. Biophys. Biochem. Cytol. 2, 73 [1956], Supplement-Band.

⁵ G. E. PALADE, J. Biophys. Biochem. Cytol. 1, 59 [1955].

Über den Feinbau der Retinula bei *Drosophila melanogaster*

Von ROLF DANNEEL und BRIGITTE ZEUTZSCHEL

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

(Z. Naturforsch. 12 b, 580–583 [1957]; eingegangen am 15. April 1957)

Elektronenoptische Aufnahmen von Längs- und Querschnitten durch die Ommatidien des Komplex-Auges von *Drosophila* lassen in den Rhabdomeren Feinstrukturen erkennen, die eine ganz bestimmte, regelmäßige Anordnung aufweisen.

In einer kürzlich erschienenen vorläufigen Mitteilung berichtete FERNANDEZ-MORAN¹ von elektronenoptischen Untersuchungen über den Feinbau der Retinula bei Stubenfliegen. Wir können diese Befunde für *Drosophila* bestätigen und in mancher Hinsicht erweitern.

Die Komplexaugen der Insekten sind bekanntlich aus vielen Einzelaugen, den Ommatidien, zusammengesetzt (Abb. 1), die ihrerseits außer dem dioptrischen Apparat (Cornea und Pseudoconus) bei *Drosophila* je 7 Sehzellen besitzen, die zusammen eine Seh-Einheit (Retinula) bilden und je einen Nervenfortsatz zum Gehirn entsenden. Die axial gelegenen „Stiftchensäume“ (Rhabdomeren) der Sehzellen bilden gemeinsam das Rhabdom, von dem hier die Rede sein soll. Eines der 7 Rhabdome-

ren — wir haben es als Rhabdomer 7 bezeichnet — springt weiter in das Lumen des Rhabdoms vor, nimmt also eine Sonderstellung ein (Abb. 2*). Über die Pigmentzellen, die die Retinula umgeben, berichten wir an anderer Stelle.

Die Rhabdomeren weisen eine Feinstruktur auf, die lichtoptisch nicht zu erkennen ist, wohl aber auf ultradünnen Schnitten im Elektronenmikroskop. Hier sieht man auf Querschnitten dunkle Streifen, die mit hellen Zwischenräumen abwechseln (Abb. 2, 3), auf Längsschnitten je nach der Schnittrichtung ebenfalls Querstreifen oder aber ein Wabenmuster (Abb. 4). Die auf den Bildern schwarz erscheinenden Streifen sind natürlich in Wirklichkeit ebenfalls farblos, unterscheiden sich aber von den dazwischen liegenden hellen Streifen offenbar in ihrer Dichte

¹ H. FERNANDEZ-MORAN, Nature [London] 177, 742 [1956].

* Abb. 2, 3 u. 4 s. Tafel S. 582 a.

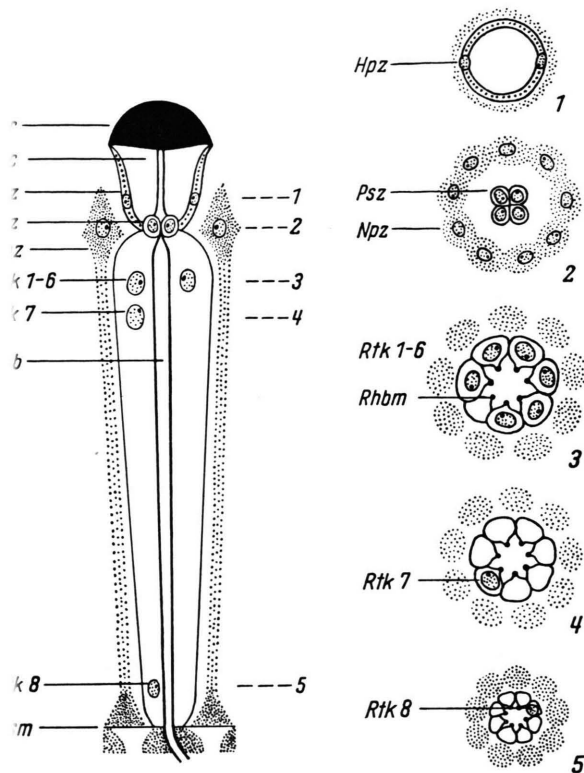


Abb. 1. Ein Längsschnitt und 5 zugehörige Querschnitte durch ein Ommatidium von *Drosophila*. Schematisch nach HERTWECK 2.

Bsm=Basalmembran, Cor=Cornea, Hpz=Hauptpigmentzelle, Npz=Nebenpigmentzelle, Psc=Pseudoconus, Psz=Pseudoconuszelle, Rbh=Rhabdom, Rhbm=Rhabdomer, Rtk=Retinulakern. Die Zahlen 1 bis 5 geben die Lage der entsprechenden Querschnitte an.

oder in ihrer Reaktion auf die zur Fixierung verwendete Osmiumsäure. Wir haben versucht, den Feinbau der Rhabdomeren aus den Schnittbildern zu rekonstruieren und sind der Meinung, daß das nebenstehende schematische Bild (Abb. 5) die wirklichen Verhältnisse annähernd richtig wiedergibt.

Die auf den Querschnitten sichtbaren Streifen der einzelnen Rhabdomeren bilden bestimmte Winkel miteinander, deren Werte wir bei mehreren aneinandergrenzenden Ommatidien bestimmt und in Tab. 1 eingetragen haben. Diese Werte bedürfen sicher einer Korrektur, weil sie wegen der leichten Krümmung der Streifen nicht genau ermittelt werden können und weil außerdem schon am Umriss der Ommatidien (Abb. 2) zu erkennen ist, daß sie durch die Fixierung oder beim Schneiden etwas zusammengedrückt worden sind, wobei natürlich auch die Rhabdomeren eine Lageänderung erfahren

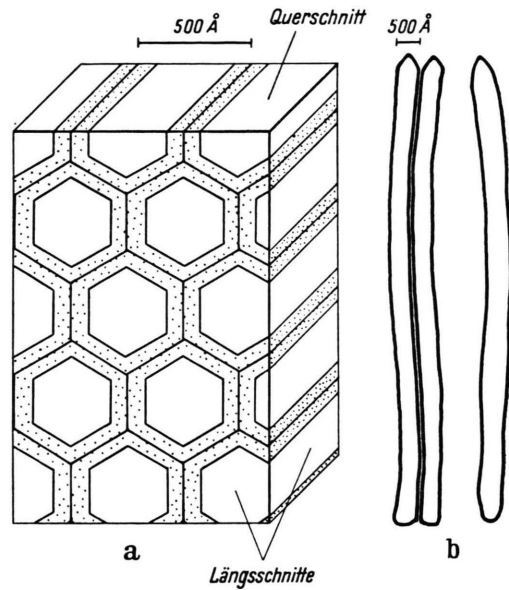


Abb. 5. a) Rekonstruktion der Feinstruktur der Rhabdomeren aus den Längs- und Querschnitten. Die Breite einer Periode beträgt etwa 500 Å. b) Einzelne Bauelemente eines versehentlich zerdrückten Rhabdomers (aus einer elektronenoptischen Aufnahme herausgezeichnet).

haben. Wahrscheinlich laufen in Wirklichkeit die Streifen der beiden Rhabdomeren 1 und 6, die dem Rhabdomer 7 benachbart sind, fast oder ganz parallel, während die Strukturen der übrigen Rhabdomeren – vielleicht mit Ausnahme von 4 gegen 5 – jeweils einen Winkel von $\sim 72^\circ$ miteinander bilden. Die Streifen des in der Tab. 1 nicht berücksichtigten Rhabdomers 7, die auf den meisten Schnitten nur undeutlich zu erkennen sind, verlaufen anscheinend

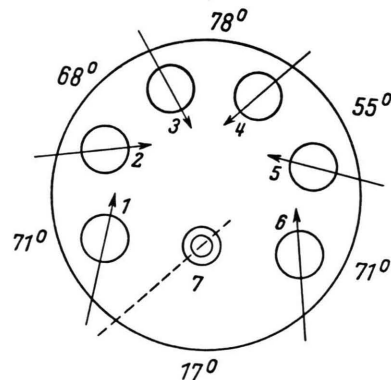
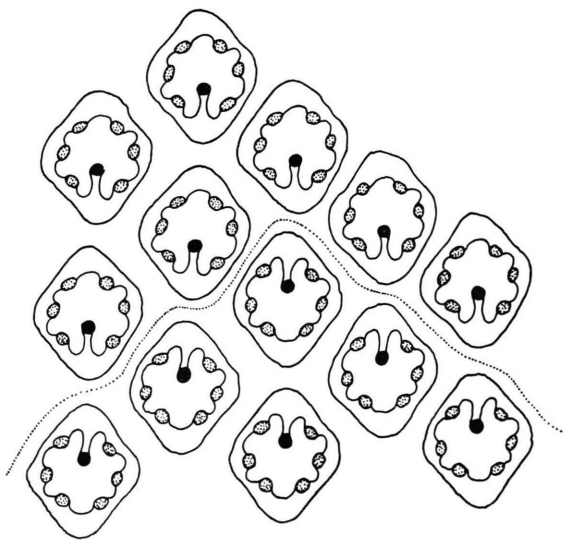


Abb. 6. Schematischer Querschnitt durch ein Ommatidium. Die Pfeile geben die Richtung der Streifen wieder (vgl. Abb. 3). Der doppelt umrandete Kreis stellt das bevorzugte Rhabdom 7 dar.

Rhabdomeren	1—2		2—3		3—4		4—5		5—6		6—1	
Messungen	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Ommatidien												
I	72	65	63	68	67	65	60	53	70	82	25	20
II	65	82	65	58	88	88	58	52	60	65	25	10
III	75	85	58	58	75	70	57	60	73	70	5	10
IV	72	70	75	68	70	72	60	58	65	70	20	20
V	62	68	85	90	70	68	60	50	70	72	15	12
VI	67	75	65	62	75	77	50	52	77	75	25	20
VII	65	75	75	75	85	80	50	55	70	70	15	0
VIII	75	72	60	65	113	90	35	55	80	70	10	0
Mittelwerte für die Messungen a und b	69	74	68	68	80	76	54	54	71	72	17	12
Messungen	c	d	c	d	c	d	c	d	c	d	c	d
Ommatidien												
I	70	60	66	78	66	69	57	54	64	70	32	30
II	67	68	63	61	90	86	57	60	60	60	23	25
III	82	80	60	62	74	75	62	60	70	69	12	15
IV	68	75	69	65	73	70	58	61	64	67	25	21
V	72	74	79	80	70	65	51	52	78	77	13	11
VI	70	70	63	66	73	70	57	55	75	74	22	25
VII	70	67	71	73	85	83	50	56	70	66	11	15
VIII	70	67	64	66	96	95	48	47	70	73	11	12
Mittelwerte für die Messungen c und d	71	70	67	69	78	77	55	56	69	69	19	19
Mittelwerte aus allen 4 Messungen	71°		68°		78°		55°		71°		~17°	

Tab. 1. Die Winkel, die die Streifen der einzelnen Rhabdomeren (1—7) von 8 benachbarten Ommatidien (I—VIII) mit einander bilden, wurden viermal in unabhängigen Messungen (a—d) ermittelt (vgl. Abb. 6).



in der Regel parallel zu den Streifen des einen gegenüberliegenden Rhabdomers, dem wir die Ziffer 4 zugeteilt haben (Abb. 6).

Das Komplexauge von *Drosophila* besteht aus einzelnen Bezirken, innerhalb deren die Rhabdomere jeweils genau dieselbe Lage zum Gesamtauge einnehmen. In den Ommatidien benachbarter Bezirke kann aber die ganze Retinula um 90° oder 180° gedreht sein, wie dies Abb. 7 zeigt. Andere als die genannten Winkel haben wir bisher nicht beobachtet. Wie die Bezirke über das Auge verteilt sind, konnten wir noch nicht ermitteln, weil sich das Komplexauge wegen seiner Wölbung aus Querschnitten nur schwer rekonstruieren läßt.

Abb. 7. Querschnitt durch ein *Drosophila*-Auge. Zwei aneinander grenzende Regionen mit opponierenden Rhabdomeren (180°). Überzeichnete Mikrophotographie, schematisiert.

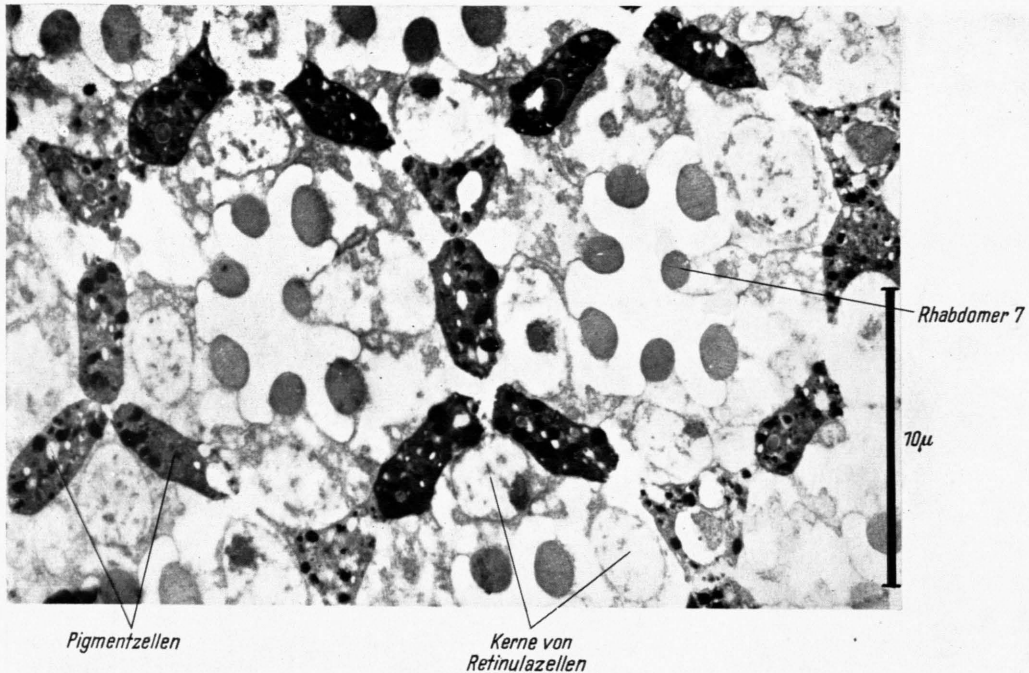


Abb. 2. Ommatidien mit den dazwischen liegenden Pigmentzellen im Querschnitt. Die Schnittebene entspricht etwa derjenigen des Querschnittes 3 in Abb. 1. Elektronenoptische Aufnahme. (Alle Aufnahmen machte Herr Dr. WOHLFARTH-BOTTERMANN im Zentrallaboratorium für Übermikroskopie der Universität Bonn.)

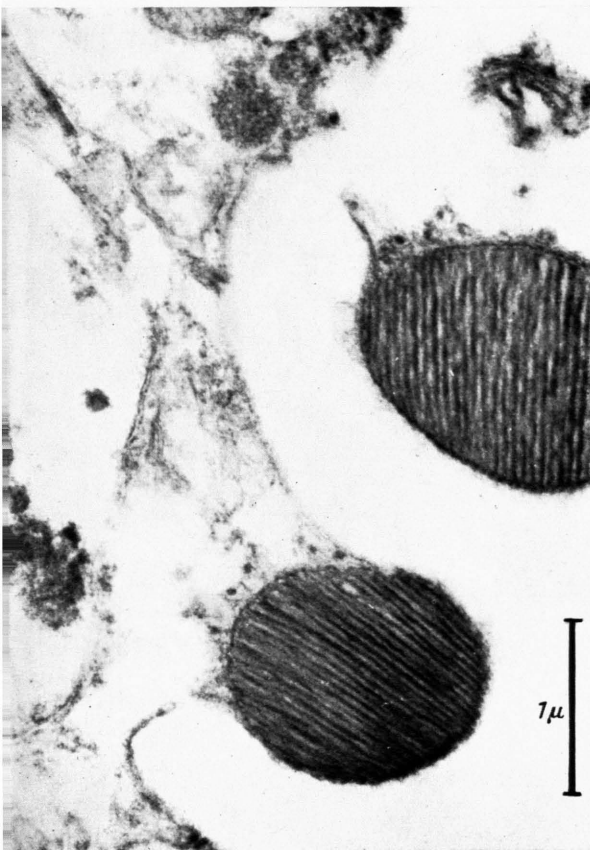


Abb. 3. Zwei Rhabdomeren im Querschnitt. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 2.



Abb. 4. Zwei Rhabdomeren im Längsschnitt. Im rechten Rhabdomer wurden die Querstreifen längs, im linken dagegen quer getroffen, wobei ein Wabenmuster entstand. Die Achsen der beiden benachbarten Rhabdomeren stehen etwa im Winkel von 90° zueinander (vgl. Abb. 5).

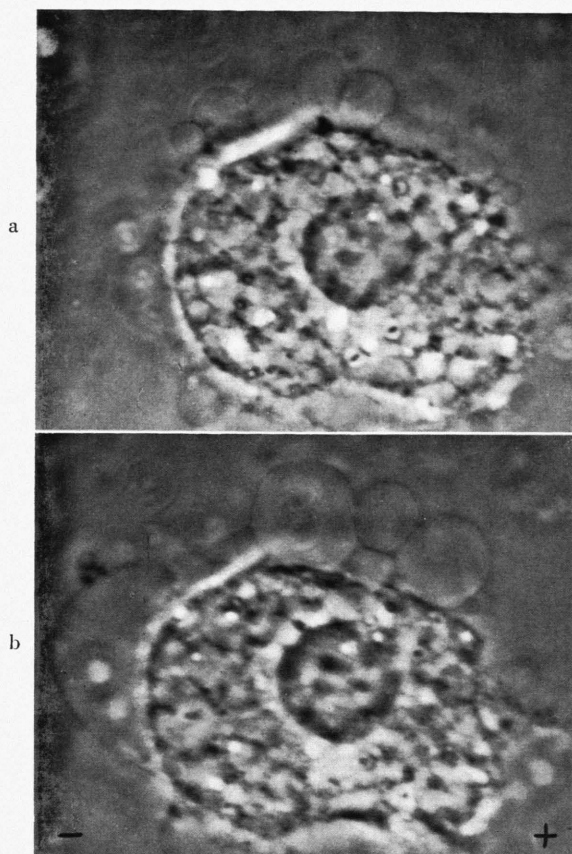


Abb. 3. a) „Trübe geschwollene“ Leberzelle der Maus mit Potocytosisblasen zwei Stdn. nach dem Tode des Tieres. b) Vergrößerung der Blasen unmittelbar nach der Einwirkung eines kurzen Stromstoßes.

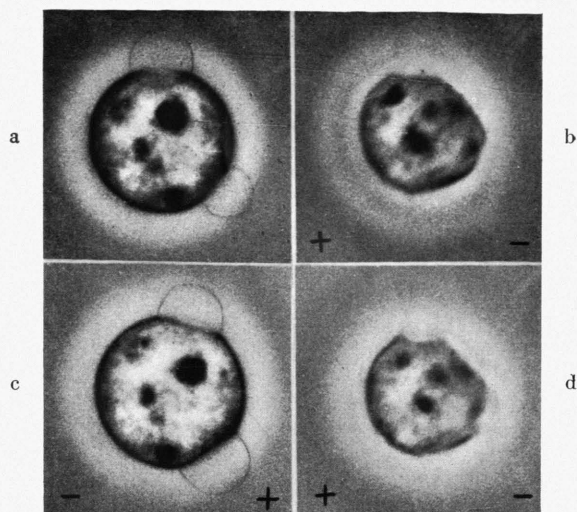


Abb. 1. a) Frischer isolierter Leberzellkern der Maus in isotonischer Natrium-Acetat-Pufferlösung mit zwei an der Kernmembran haftenden Bläschen.

b) Umschriebene Schrumpfung der Kernmembran unmittelbar nach dem Einschalten eines Gleichstromes von 10 mA. (Die Stromrichtung ist jeweils durch ein Plus- und Minuszeichen am unteren Bildrand markiert.) Die Bläschen sind verschwunden. Eine Verschiebung der Nukleoli ist bei der relativ geringen Stromstärke nicht ausgeprägt.

c) Rückbildung der Schrumpfung nach dem Umpolen. Die Bläschen heben sich wieder deutlich von der Kernmembran ab. Die im Vergleich zu Abb. 1 a noch bestehenden Unterschiede in Größe und Struktur des Kernes beruhen auf einer unterschiedlichen Einstellung.

d) Erneutes Auftreten der Veränderungen nach abermaligem Wechsel der Elektroden. Die Kernmembran ist wieder an derselben Stelle geschrumpft.

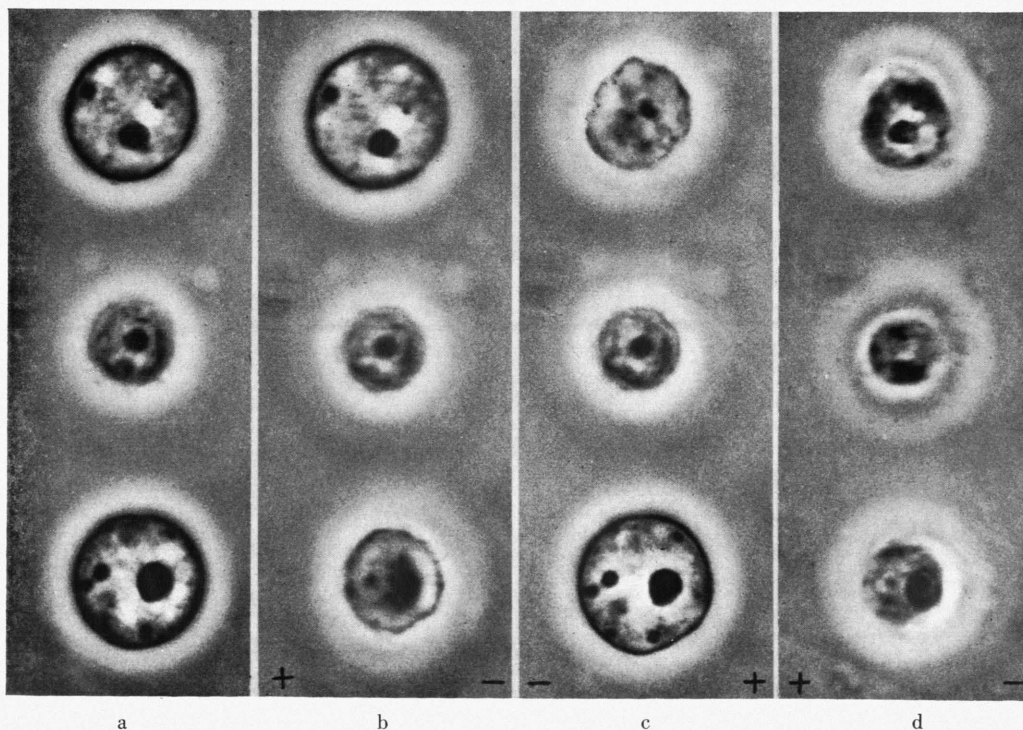


Abb. 2. a) Zwei frische isolierte Leberzellkerne der Maus in Natrium-Acetat-Pufferlösung (in der Mitte eine weiße Blutzelle). b) Zirkuläre Schrumpfung des unteren Kernes nach dem Einschalten eines Gleichstromes von 10 mA. Der obere Kern ist nicht geschrumpft. Eine im Vergleich zu Abb. 1 a geringe Größenzunahme des oberen Kernes beruht auf einer unterschiedlichen Einstellung. c) Rückbildung der Schrumpfung am unteren Kern nach dem Umpolen. Gleichzeitig ist nunmehr der obere Kern geschrumpft. d) Irreversible Schrumpfung beider Kerne etwa 5 Min. nach Einschalten des Stromes.

Die Frage, ob das *Drosophila*-Auge durch die Feinstruktur der Rhabdomeren als Analysator für polarisiertes Licht geeignet ist, wie FERNANDEZ-MORAN im Anschluß an Überlegungen von AUTRUM und STUMPF³ annimmt, läßt sich auf Grund der morphologischen Befunde allein nicht entscheiden. Die in diesem Zusammenhang geäußerte Vermutung des Autors, daß gegenüberliegende Rhabdomeren einander in besonderem Maße entsprächen, können wir jedoch nicht bestätigen.

² H. HERTWECK, Z. wiss. Zool. **139**, 559 [1931].

³ H. AUTRUM u. H. STUMPF, Z. Naturforschg. **5b**, 116 [1950].

⁴ F. S. SJÖSTRAND, J. cellular comparat. Physiol. **42**, 15 [1953].

Der Abstand zwischen den dunklen Streifen, also die Breite einer Periode (Abb. 5), beträgt bei *Drosophila*, ebenso wie bei der Stubenfliege, rund 500 Å, d. h. etwa den zehnten Teil der Wellenlänge des sichtbaren Lichtes. In dieser Größenordnung liegen merkwürdigerweise auch die Abstände der von SJÖSTRAND⁴ beschriebenen Streifen in den Außengliedern der Stäbchen und Zapfen des Wirbeltierauges, die nach SCHMIDT⁵ doppelbrechend sind.

⁵ W. J. SCHMIDT, Z. Zellforsch. mikroskop. Anatom. **22**, 485 [1935].

Der Einfluß von Gleichstrom auf die isolierte Leberzelle der Maus *

Von MANFRED DOHMEN

Aus dem Pathologischen Institut der Medizinischen Akademie in Düsseldorf

(Direktor Prof. Dr. med. H. MEESSEN)

(Z. Naturforschg. **12b**, 583—586 [1957]; eingegangen am 4. Februar 1957)

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über den Einfluß verschiedener chemischer Substanzen auf die isolierte Leberzelle der Maus wurde auch das Verhalten der Zellen unter der Einwirkung von Gleichstrom im Phasenkontrast-Mikroskop untersucht. Dabei wurden vier verschiedene Vorgänge beobachtet: 1. Eine Wanderung ganzer Zellen und isolierter Zellkerne zur Anode hin. 2. Eine Wanderung des Kerninhaltes gleichfalls auf die Seite der Anode. 3. Schrumpfvorgänge, die nachweislich auf einer Änderung des pH-Wertes in dem die Zellen umgebenden Medium beruhen. 4. Veränderungen an der Kernmembran und an den sog. Potocytosisblasen, die nicht auf eine Änderung des pH-Wertes in dem die Zellen umgebenden Medium zurückzuführen sind.

Die vorliegenden Beobachtungen wurden mit den Ergebnissen anderer Autoren verglichen und die Wirkungsweise des elektrischen Stromes in bezug auf die morphologischen Erscheinungen diskutiert.

Über den Einfluß des elektrischen Stromes auf mikroskopische Strukturen besteht ein reichhaltiges Schrifttum. Die Untersuchungen an Pflanzenzellen, Protozoen, Blut- und Gewebszellen erstrecken sich einmal auf die Wanderung von Zellen und Zellbestandteilen im elektrischen Feld, dann auf das morphologische Verhalten von Kern und Protoplasma.

1903 stellte LILLIE¹ fest, daß Blut- und Gewebszellen im elektrischen Feld wanderten. Das Ausmaß der Wanderung und die Wanderungsrichtung seien von Zelle zu Zelle und von Zellart zu Zellart verschieden. Während z. B. kleine Lymphozyten, Thymuskern und Spermienköpfe zur Anode wanderten,

ließen Muskelzellen und große Lymphozyten eine Bewegung zur Kathode erkennen. Von den Erythrozyten wanderten einige zur Anode, einige zur Kathode und einige zeigten keine Bewegung. LILLIE fand, daß das Ausmaß der Wanderung von kleinen Lymphozyten, Thymuskernen und Spermienköpfen parallel gehe mit der Färbbarkeit und der Acidität des Chromatins. Die Unterschiede in der Wanderungsgeschwindigkeit besagten nach LILLIE, daß die Zellen individuell verschiedene Ladungen trügen.

PENTIMALLI² berichtete 1909 über die Verschiebung von Teilungsfiguren im elektrischen Feld auf die Seite der Anode. Er schloß, daß die Chromatinmassen der sich teilenden Zellen gegenüber den

* Die Befunde wurden vor der Arbeitsgemeinschaft Rheinisch-Westfälischer Pathologen am 8. Dezember 1956 demonstriert.

¹ R. S. LILLIE, Amer. J. Physiol. **8**, 273 [1903].

² F. PENTIMALLI, Arch. Entwickl. mech. Organismen **28**, 260 [1909].