

Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien.

Von

C. SEMPER.

(Mit Tafel I. u. II.)

Es ist bekannt, dass *Kupfer*, *Kowalevsky*, *Giard* und *Mecznikow*¹⁾ übereinstimmend lehren, dass die sogenannten Testazellen der Ascidieneier in die Zellen des späteren Mantels übergehen; nur über die Art und Weise des ersten Entstehens derselben sind sie uneinig. Die Einen behaupten, es seien in die Eizelle eingewanderte und nachher wieder auswandernde Follikelzellen; Andere glauben nachweisen zu können, dass sie unter der Dotterhaut aus dem Dotter selbst herausgebildet werden. Im ersteren Falle wäre die Testa, d. h. der Mantel des erwachsenen Thieres ein der Mutter eigentlich zugehöriger, dem jungen Thier mitgegebener Theil: es wäre die Ascidie ein zusammengesetzter Organismus, dessen äusere Hülle keiner der Embryonalschichten anderer Thiere zu vergleichen wäre. Im zweiten Falle wäre die Testa und der Mantel dem von einigen Autoren (*Clark*, *Klebs*, *Eimer*) fälschlich angenommenen Binnenepithel der Hühner- und Reptilien-Eier zu vergleichen, wenigstens seiner Entstehung nach und die Ascidie somit auch wieder als ein zusammengesetzter

¹⁾ In der Arbeit von *Giard* findet man die hauptsächlichste Literatur angegeben; ich citire die einzelnen Arbeiten nicht, da mir dies für meinen Zweck überflüssig erscheint.

2 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

Organismus aufzufassen. Es hat auch bereits *Kupfer* die Aeusserung gethan, dass nur die unter dem Mantel liegende Cylinderzellenlage die eigentliche Epidermis des Thieres sei und da nach ihm die Testa aus einer vor der Furchung auftretenden Zellenlage entsteht, so folgt als nothwendige Consequenz, dass der Mantel der Ascidie kein Homologon haben könne bei allen solchen Thieren, welche ihre Eihüllen abwerfen.

An und für sich hätte ein solches Verhältniss wohl kaum etwas Unbegreifliches, da wir analoge Fälle kennen. Indessen bliebe demselben doch immer genug des Auffallenden anhaften, um die neueren Beobachter zu veranlassen, ihre Beobachtungen mit Rücksicht auf diesen Punkt schärfer zu kritisiren, als sie wirklich thaten. Zunächst wurde ohne Weiteres angenommen, dass diese Testazellen wirklich echte Zellen seien, obgleich manche Untersucher auf ihre Kernlosigkeit hinwiesen; zum Nachweis ihres Ueberganges in die späteren Mantelzellen begnügte man sich, ihre Formähnlichkeit und mitunter vorhandene Uebereinstimmung in den Fasern zu betonen, aber man vergass, die Lücken in den Entwicklungsstadien auszufüllen, durch welche gewisse aus der Form und Lagerung des Embryo's im Ei herzunehmende Einwände hätten beseitigt werden können, und man vergass gänzlich, die ersten Stadien der Mantelbildung aufzusuchen. Auch in den neuesten Arbeiten von *Kupfer* und *Giard* ist diesem Punkte keine eingehende Aufmerksamkeit geschenkt worden. Es liegt indessen schon seit dem 18. December 1871 eine Arbeit von *O. Hertwig* über die Ascidien dem Publikum vor, in welcher die bis dahin gehegte allgemeine Anschauung als eine irrige zurückgewiesen wurde ¹⁾.

Hertwig sagt in seinen „Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunicaten (Jenaische Zeitschr. Bd. 7 1871 p. 57) wörtlich Folgendes:

„Das erste Auftreten des Mantels beobachtete ich erst zu der Zeit, wo der Schwanz schon eine bedeutende Länge erreicht hatte. Bei stärkerer Vergrößerung konnte ich nemlich bemerken, wie eine feine Contour in einiger Entfernung rings um das äussere Epithel hinzog. Ausserhalb dieser Contour lagen die Testazellen in dem freien Raume der Eihöhle,

¹⁾ Bestätigt wurden dieses Untersuchers Angaben durch *Arsenjeff*, dessen Arbeit mir jedoch nicht zugänglich war, so dass ich hier nur auf den von *Hoyer* gelieferten Bericht in dem 1. Band der neuen Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie über die Literatur von 1872 etc., herausgegeben von *Hoffmann* und *Schwabe* p. 307 hinweisen kann. Seitdem sind meines Wissens keine Untersuchungen über den zu behandelnden Gegenstand veröffentlicht worden.

ohne dass an ihnen irgend eine Beziehung zu dem heranwachsenden Embryo sich feststellen liesse. Sobald die Larve anfängt, stärkere Bewegungen zu machen, kann man die gelben Zellen frei herumflottiren sehen.“

Diese Angaben kann ich nun nach eigenen Beobachtungen durchaus bestätigen und ich muss ebenso dem l. c. p. 59 gethanen Ausspruche *Hertwig's* „die Testazellen seien den Eihüllen zuzurechnen und sie nähmen an der Bildung des Mantels nicht den geringsten Antheil“ auf's Entschiedenste zustimmen.

Ganz anders dagegen stelle ich mich zu der Aeusserung *Hertwig's*, welche er am Schluss seines Abschnittes 4 „Entwicklung des Cellulose-Mantels“ thut: „der Ascidien-Mantel ist eine äussere Cuticular-Bildung der Epidermis, welche durch Einwanderung von isolirten Zellen der letzteren in wirkliche Binde substanz übergeht.“ Die Thatsachen, die in diesem Satze angedeutet sind, kann ich bestätigen, aber die Deutung des Mantels als wirklicher Binde substanz — beiläufig gesagt, eine schon von *Leydig* geäusserte Anschauung — muss ich als durchaus unzutreffend bezeichnen.

Ehe ich zur Erörterung über diesen Punkt schreite, will ich noch kurz über meine jüngst gemachten Beobachtungen berichten, soweit sie neu sind, oder eine wohl nothwendige Bestätigung der *Hertwig's*chen Darstellung gegenüber der bedeutenden Autorität *Kupfer's*, *Kowalevsky's* und Anderer zu liefern vermögen.

Untersucht wurden von mir im August und September 1873 auf ihre Eibildung 4 Arten, nämlich *Molgula nana* (*Kupfer*), *Phallusia pedunculata* (*Hoffm.*), *Cynthia depressa* (*Frey* und *Leuckart*) und *Clavelina vitrea* (*Frey* und *Leuckart*).

Der erste zu besprechende Punkt betrifft die Entstehung der Testa und der in ihr liegenden Elemente. Mit jenem Namen bezeichnet man bekanntlich seit langer Zeit eine unter der Dotterhaut befindliche, den Embryo eng umgebende glashelle Schicht, in welcher bald mehr bald minder regelmässig die sogenannten Testazellen liegen. Die Grundsubstanz wird häufig gallertig genannt, sie ist aber, wie *Hertwig* schon gezeigt und wie ich bestätigen kann, eher flüssig, da die scheinbar zelligen Elemente in ihr leicht hin- und herschwanken. Diese letzteren sind aber keine eigentlichen Zellen, da ihnen ausnahmslos, wie auch schon bekannt, der Kern fehlt; ich werde sie deshalb von nun an immer Testatropfen nenne.

Den Angaben *Kupfer's* und *Mecznikow's* von der Entstehung derselben muss ich *Kowalevsky* gegenüber vollständig beipflichten: sie gehen ausnahmslos aus der Eizelle selbst hervor. Es folgt dies nicht blos aus

4 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

Erwägungen ihrer Lagerung und der Zeit ihres normalen Auftretens — eine Argumentation, wie sie von *Kupfer* geübt wurde —, sondern man kann auch ihr Auftreten an reifen Eiern direct beobachten, ja selbst an jungen Eiern künstlich hervorrufen. Zum Beweise für diesen Satz will ich hier meine Beobachtungen über die Bildung des Eies im Eierstock bei den verschiedenen Arten mittheilen.

I. *Molgula nana*, *Kupfer*. (Taf. I. Fig. 1—6.)¹⁾ In dem jüngsten beobachteten Stadium (Fig. 1 a.) lag die etwa 0,019 Mm. im Durchmesser grosse Eizelle in einer feinen Hülle, welche an einer Seite eine buckelförmige kernhaltige Auftreibung aufwies; leider liess sich nicht entscheiden, ob dies der einzige Zellkern der Eihülle sei oder nicht. In dem nächst grösseren Stadium (Fig. 1 b) von etwa 0,029 Mm. Durchmesser war die Eizelle schon umgeben von einer mehrfach nach innen oder ausen buckelförmig vorgetriebenen Membran, in deren Anschwellungen immer je ein deutlich erkennbarer Kern lag. In diesem Stadium ist also die Eizelle schon von einem deutlichen Follikelepithel umhüllt, dessen Zellen nicht scharf von einander abgegrenzt sind und einen Kern in ihren mittleren Anschwellungen aufweisen. Bei 0,046 Mm. kleinerem und 0,086 Mm. grösserem Durchmesser hat sich dieses Plattenzellenepithel bereits in ein prismatisches Epithel umgewandelt. Mitunter sieht es so aus (Fig. 2 a), als sei dasselbe an einer Stelle unterbrochen, d. h. an der dem Eierstocksepithel zugewandten Fläche scheint die Eizelle direct diesem letzteren aufzusitzen. Dieser Punkt könnte für die Frage nach der Bildungsweise des Follikels und der Eizelle aus einem gleichartigen Eierstocksepithel von Bedeutung werden; doch kann ich ihn hier nicht weiter benutzen, da alle auf diesen Punkt gerichtete Anstrengung im Uebrigen vergeblich war.

1) Ich halte es für überflüssig, hier durch eine genaue Beschreibung dieser Ascidie von Helgoland den Beweis zu liefern, dass es in der That die neue *Kupfer'sche* Art ist; die genaueste Untersuchung vermag in den inneren Organen keinen einzigen erheblichen Unterschied zwischen meiner Ascidie und der von *Kupfer* so genau beschriebenen aufzudecken. Ein Unterschied besteht nur etwa in der Fähigkeit des Mantels, sich fremde Körper anzucignen; *Kupfer* gibt von seiner nur in wenig Exemplaren in 10 Faden auf der Colberger Haide gefundenen Art an, sie sei fast frei von solchen; in Helgoland aber ist sie umgekehrt fast immer bedeckt von kleinen Steinchen, die jedoch nur der Oberfläche ankleben. Sie lebt dort ausschliesslich in tiefem Wasser 4—10 Faden auf sandig steinigem Grunde südlich und südwestlich von der Insel nicht gerade selten. Im Ganzen habe ich wohl einige 30 Exemplare in 3 oder 4 Schleppnetztouren gefangen. (S. *Möbius*, die wirbellosen Thiere der Ostsee. Kiel 1873 p. 136.) Zur Vergleichung standen mir allerdings keine Original-exemplare der *Kupfer'schen* Art zu Gebote.

Dieser Misserfolg ist für die hier behandelte Frage jedoch von gar keiner Bedeutung; denn für die weitere Umbildung der Eizelle und die Entstehung der berichtigten Testatropfen ist offenbar die Frage nach der allerersten Entstehung der Eizelle von keinem Belang. Gleichzeitig mit der Umwandlung der Plattenzellen des Follikelepithels in zahlreiche prismatische Zellen treten in diesen 2—4 gelbliche Körnchen auf, welche ziemlich leicht in Essigsäure gelöst werden. Von Testatropfen ist noch keine Spur vorhanden; auch nach längerer Einwirkung von Essigsäure, süßem Wasser etc. treten sie gar nicht oder nur äusserst selten auf.

Im vierten Stadium (Fig. 3.) sind die Follikelepithelzellen bei 0,114 Mm. Durchmesser der Eizelle zu Cylinderzellen geworden; die gelben Körnchen sind etwas grösser geworden und auch in gleicher Zahl (2—4 oder 5) wie vorhin anwesend. In diesem Stadium treten nach längerer Wassereinwirkung etc. die Testatropfen jedesmal, aber in geringer Zahl und nur in der halben oder drittel Grösse auf, wie solche bei den ausgebildeten Eiern vorkommen. So lange aber das Ei im Follikel und Eierstock liegt und das Wasser oder Reagenz noch nicht tiefer eingedrungen ist, sieht man keine Spur desselben; zerreisst man dagegen den Eierstock, so dass die einzelnen Follikel herausfallen, so quellen fast momentan die Epithelzellen auf, während die Eizelle zunächst noch unverändert bleibt: bald aber zieht sich diese an verschiedenen Stellen vom Epithel zurück, gleichzeitig treten in ihrer Randschicht ein oder mehrere stark lichtbrechende Körper auf (Fig. 4 a—c.), die sich immer mehr auswölben, das Protoplasma der Eizelle zurückdrängen und sich schliesslich zwischen diese und das blasig gewordene Follikelepithel lagern. Von einer Dotterhaut ist in diesem Stadium noch nichts zu sehen.

Ganz der gleiche Vorgang der durch Reagentien bewirkten Ausbildung solcher Testatropfen ist in dem nächsten Stadium zu beobachten; nur treten sie dann in bedeutenderer Grösse und Zahl auf und ihre successiven (durch das Reagens bedingten?) Umwandlungen sind dabei viel leichter zu beobachten. In diesem 5. Stadium ist das Ei bei etwa 0,170 Mm. Durchmesser reif zum Austritt aus dem Eierstock. Der Dotter ist dann blass rosaroth gefärbt; seine Oberfläche gränzt (im unversehrten Zustande), nur durch eine äusserst feine Dotterhaut (Zellmembran) von ihr getrennt, direct an das Follikelepithel; die Zellen des letzteren haben ihre gelblichen Körnchen ganz verloren, und die bekannten grossen Vacuolen (Fig. 5) entwickelt, welche sich im Innern der Zelle aneinander polyedrisch abplatteten, den Rest des Protoplasmas in Strängen zwischen sich fassen und den Kern meist zur Seite drängen. Aeusserlich sind endlich auch die Follikelzellen durch eine feine Haut umschlossen. Wenn diese platzt, so

6 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

runden sich nicht bloß bei Süßwasser- oder Essigsäurezusatz, sondern auch im Seewasser die Epithelzellen augenblicklich ab und bilden so eine ziemlich lockere Schicht rundlicher blasiger Zellen um das Ei; bald nachher treten die Testatropfen zwischen Dottèrhaut und Dotter in der vorhin beschriebenen Weise aus; zuerst nur einer, dann allmählig mehrere und schliesslich ist die Eizelle von einer hier ziemlich unregelmässigen Lage von eigenthümlichen Tropfen umgeben, welche sie von den ursprünglich eng angrenzenden Follikelzellen fast ringsum trennt. Je länger die Einwirkung des Seewassers dauert, um so regelmässiger wird ihre Anordnung und um so grösser ihre Zahl. Dass sie unzweifelhaft aus dem Eidotter austreten, zeigt ihr erstes Auftreten in der Randschicht desselben; bei hinreichender Geduld sieht man, wie sie allmählig aus ihr heraustreten und sich gänzlich vom Dotter ablösen. Damit stimmen denn auch die Maasse der ganz unveränderten und der veränderten Eier überein. Ein noch im Eierstock liegendes unregelmässig ovoides Ei hatte etwa 100 Theilstriche grössten und 65 Th. kleinsten Durchmesser's; aus dem Eierstock ausgetreten rundete es sich ab und erhielt einen Durchmesser von 78 Th. Es war also das Volum des Eies fast vollständig gleich geblieben. Nach längerer Einwirkung des Seewassers gemessen hatte das Ei, d. h. die Dotterhaut, denselben Durchmesser behalten, aber der Eidotter war stark geschrumpft, er hatte nur noch einen Durchmesser von 58 Th., die Schicht der Testatropfen mass 10 Th. und sie lag durch einen Zwischenraum von etwa 10 Th. getrennt von der dem Follikel-epithel eng anliegenden Dotterhaut. Es beweisen diese Maasse, dass bei der Einwirkung des Seewassers eine Schrumpfung des Eiprotoplasmas, bedingt durch Ausstossen von Flüssigkeit und der dichteren Testatropfen, eingetreten sein muss. Genau dieselben Veränderungen sind aber auch durch süßes Wasser und Säuren, Chromsäure etc. hervorzurufen. Dass die so aus dem Dotter herausgetriebenen Tropfen aber keine echten Zellen sind, beweist ihre Kernlosigkeit; und gegen diese Auffassung können weder die deutlich nachweisbaren amöboiden Bewegungen derselben, noch auch die in ihrer Substanz vor sich gehenden Bewegungserscheinungen in's Feld geführt werden. Auf diesen Punkt muss ich weiter unten noch einmal zurückkommen.

Man würde hier vielleicht einwenden, es seien die so künstlich aus den Eierstockseiern herausgetriebenen Tropfen nicht identisch mit den sogenannten Testazellen, da diese letzteren ja normale Producte der weiteren Umwandlung der Eizelle sind. Diesen Einwurf, so gegründet er scheinen mag, will ich zunächst ganz unbeantwortet lassen; es wird sich bald eine günstigere Gelegenheit bieten, ihn zurückzuweisen.

II. *Phallusia pedunculata*, Hoffm.¹⁾ (Taf. I. Fig. 7—10). Die kleinsten beobachteten Eierstockseier (Fig. 7 a), welche mit den grösseren in Trauben zusammenhängen, hatten auch hier wieder ein aus nicht deutlich abgegrenzten Plattenzellen bestehendes Follikelepithel; ihr Durchmesser betrug 0,04 Mm. Von Testatropfen war auch nach längerer Einwirkung von Seewasser etc. nichts zu sehen. Im zweiten Stadium haben die Eier einen Durchmesser von 0,08 Mm., die platten, buckelig aufgetriebenen Epithelzellen haben sich zu einer gleichmässigen Lage kurzer Zellen umgewandelt (Fig. 7 b); unter ihnen treten im Eidotter nach längerer Einwirkung von Reagentien einzelne Testatropfen auf; diese stimmen in ihrer Grösse mit denen des ausgebildeten Eies überein. Hat im dritten Stadium das Ei einen Durchmesser von 0,12 Mm., so hat das Follikelepithel kaum an Dicke zugenommen, dagegen sind unter ihr die Testatropfen (Fig. 7 c) schon nach kurzer Einwirkung von Reagentien und Seewasser in continuirlicher Lage zwischen Dotter und Follikelepithel aufgetreten. Eine Dotterhaut konnte ich in diesem Stadium noch nicht erkennen. Hat endlich im vierten Stadium der ganze Follikel (eben vor Ablösung aus dem Eierstock) einen Durchmesser von 0,16 Mm. und ist die hier äusserst rasch vor sich gehende Schrumpfung des Dotters vollendet, so liegt unter dem Follikelepithel eine ziemlich dicke Dotterhaut (Fig. 8 b), und unmittelbar unter ihr die sehr continuirliche (Fig. 8 c), jedoch fast immer an einer oder mehr Stellen unterbrochene Schicht der Testatropfen; mitunter findet man Eier (Fig. 9), in denen diese der Mehrzahl nach in der Randschicht des Dotters selbst liegen (Fig. 9 t'), noch seltener solche, bei denen sie noch ganz im Ei oder auch gar nicht angelegt sind. Das Austreten der Testatropfen scheint hier von dem mehr oder minder raschen Einwirken der Reagentien abzuhängen; denn selbst nach Stunden traten keine äusseren Testatropfen in solchen Eiern auf, in denen sie kurz nach Ablösung des Follikels aus dem Eierstock noch gar nicht oder ausschliesslich im Dotter eingebettet vorhanden waren, obgleich der Dotter selbst dabei schrumpfte. Am unveränderten im unverletzten Eileiter beobachteten ausgewachsenen Ei sind diese Testatropfen nie vor-

¹⁾ Es ist dies die einzige in Helgoland vorkommende *Phallusia*, deren Speciesname jedoch recht schlecht gewählt ist. Schon *Frey* u. *Leuckart* (Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere 1847 p. 141) haben hervorgehoben, dass manche ihrer Exemplare gar nicht gestielt seien. Ich meinerseits finde, nach Untersuchung von Hunderten auf den Austerbänken gefischten Exemplaren, dass die gestielte Form die viel seltener vorkommende Abart ist. Im anatomischen Bau unterscheiden sich beide aber durchaus nicht,

handen und die Dotterhaut ist zwar deutlich doppelt contourirt, aber doch viel dünner, als nach der Isolirung des Follikels (Fig. 10). Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass auch hier wieder durch die selbst im Seewasser erfolgende Ablösung des Eifollikels aus dem Eierstock Quellungen und Schrumpfungen ganz analoger Art bewirkt werden, wie sie vorhin vom Ei der *Molgula nana* beschrieben wurden. Ob aber die hier sogenannten Testatropfen mit den oft erwähnten Testazellen identisch sind, lässt sich abermals nicht ohne Weiteres entscheiden, obgleich bereits in der hervorgehobenen regelmässigen epithelartigen Anordnung derselben um die geschrumpfte Eizelle herum und aus der Aehnlichkeit des publieirten Bildes mit dem anderer Forscher schon ein, wenn auch nicht gerade beweisendes Argument für die Richtigkeit dieser Behauptung zu entnehmen wäre.

III. *Cynthia depressa*, Frey u. Leuckart¹⁾ (Taf. I. Fig. 11—13.) Das jüngste beobachtete Ei hatte 0,06—0,07 Mm. Durchmesser; es war umgeben (Fig. 11) von einer stellenweise schwach aufgetriebenen Membran, in den flachen Buckeln lagen schmale lange Kerne, die jedoch erst nach Essigsäure deutlich wurden. Von Testatropfen war so wenig eine Spur zu bemerken, wie von einer Dotterhaut. Im zweiten Stadium (Fig. 12) hat das Ei etwa 0,21 Mm. Durchmesser, der Dotter ist schon blass rosaroth gefärbt, die platten Follikelzellen haben sich in prismatische umgewandelt; erst nach längerer Einwirkung von Seewasser quellen sie auf, wölben sich dabei stark vor und nach etwa 5 Minuten sieht man in der Randschicht des Dotters helle Kugeln, welche die Testatropfen zu sein scheinen, aber nie aus dem Dotter heraustreten. Das reife Eierstocksei hat etwa 0,30 Mm. Durchmesser; der Dotter ist schön rosaroth (oder grünlich bei der gelben Varietät), unter dem Follikel epithel findet sich eine deutliche Dotterhaut (die Schale *Giard's*?), aber auch in diesem Stadium treten die Testatropfen erst nach längerer Einwirkung von Wasser innerhalb des Dotters auf, nie aber begeben sie sich nach aussen. Auch an dem in die Bruthöhle abgelegten Ei fehlen dieselben ursprünglich völlig; wenn aber die Furchung begonnen hat, so findet man ganz unregelmässige Testatropfenhaufen zwischen den Furchungszellen und der Dotterhaut (Fig. 13) (der Schale). Aber auch bei jenen treten sie auf, wenn die Einwirkung des reinen Seewassers nur lange genug ge-

¹⁾ Frey und Leuckart, Beiträge etc. pag. 141. Nicht selten um Helgoland auch im tiefen Wasser. Es kommen in der Färbung zweierlei Varietäten vor: rothbraune und gelblich grüne. Im anatomischen Bau habe ich keine Unterschiede entdecken können.

dauert hat. Dieser Befund steht mit dem, was *Giard* u. A. über das normale späte Auftreten der Testazellen bei *Cynthia* angegeben haben, in völligem Einklang. Daraus nun, dass die künstlich aus den ungefurchten in der Bruthöhle befindlichen Eiern ausgetriebenen Testatropfen mit den in den weiter entwickelten von Anfang an vorhandenen in jeder Beziehung, in Lagerung und Grösse, Form und Structur übereinstimmen, lässt sich schon mit bedeutender Wahrscheinlichkeit schliessen, dass beide Theile in der That identisch sind. Der am lebenden Thier normal und langsam eintretende Vorgang wird eben nach dem Tode desselben bei Isolirung der Eier durch das nun ganz direct wirkende reine Seewasser, vielleicht auch befördert durch den Ausfall der Athmung, leichter und rascher hervorgerufen werden müssen, so dass nun die Testatropfen zu einer Zeit auftreten, in welcher sie sonst am lebenden Thier noch nicht aus dem Dotter herausgepresst waren.

IV. *Clavelina vitrea*, *Frey* u. *Leuckart*. (Taf. I. Fig. 14—16.) Die jüngsten Eierstockseier, 0,02 Mm. im Durchmesser (Fig. 14), hängen in einem aus platten Buckelzellen bestehenden Sack, dessen Verbindungsweise mit dem Epithel des Eierstocks aber nicht zu enträthseln war; die Hülle wird erst deutlich nach längerer Einwirkung von Reagentien und Seewasser, dann auch treten deutliche Kerne in den Buckeln auf. Diese Follikelhaut liegt der Oberfläche der Eizelle dicht an. Im Dotter der letzteren befinden sich zu Anfang nur feine Körnchen, welche das Keimbläschen nicht verdecken. Eigentliche Testatropfen sind in den kleinsten Eiern durch Reagentien nicht zu erzeugen, wohl aber gränzt sich eine unregelmässige, oft in Buckeln vorspringende und zerfetzte hyaline Randschicht von dem sich trübenden inneren Einhalte ab. Sind die Follikelzellen prismatisch geworden, so dass sie am unveränderten Eierstock eine parallelwandige Hülle um die Eizelle bilden (Fig. 15), so hat sich der Dotter des letzteren bereits ganz erfüllt mit gelblichen Dotterkugeln, welche so dicht an die sehr feine Dotterhaut herantreten, dass keine Spur einer hyalinen Randzone des Eies zu bemerken ist. In diesen Eierstockseiern (kleineren, 0,12 Mm., und ganz reifen, etwa 0,36—0,40 Mm. grossen) sind nun die Testatropfen erst nach sehr lang dauernder Einwirkung von Seewasser hervorzutreiben; sie treten in der bekannten Form auf mit körnig-blasigem Inhalt, ohne Membran und mit amöboider Bewegung begabt; sie sind etwas grösser, als die äusserlich der ebenfalls schwach gequollenen Dotterhaut ansitzenden Follikelzellen (Fig. 16) und ein Kern ist nie in ihnen nachzuweisen, während ein solcher in den Follikelzellen ausnahmslos auftritt; endlich liegen sie in einer hyalinen Randzone, während sich die gelben Dotterelemente nach innen zurückgezogen haben.

10 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

Es ist also durch die hier mitgetheilten Beobachtungen an 4 verschiedenen Ascidienarten erwiesen, dass künstlich durch Reagentien oder auch selbst nur durch Seewasser in jungen wie reifen Eierstockseiern Tropfen einer eiweissartigen amöboiden Substanz aus der Eizelle ausgepresst werden können, welche in ihrer Bewegung, Structur, Grösse und Lagerung zu der Eihülle den sogenannten Testazellen durchaus gleichen. Bei ihrem Austreten tritt eine Schrumpfung des eigentlichen Dotters ein und zwischen diesem, die specifischen Dotterelemente enthaltenden Körper und die Dotterhaut lagert sich eine hyaline Randzone, welche bald mehr, bald minder erfüllt ist von den herausgetretenen Testatropfen.

Es bleibt nun noch übrig, den Beweis zu liefern, dass die so künstlich erzeugten Testatropfen diesen Namen auch verdienen, dass sie also mit den zweifellos überall normal in abgelegten Eiern auftretenden Testatropfen identisch sind. Dieser Beweis ist für *Clavelina* ungemein leicht zu liefern. Es werden hier — wie bei so vielen anderen Ascidien — die Eier mit ihrem Follikel in die Bruthöhle abgelegt. Da ist dann an den noch ungefurchten, also wohl eben erst aus dem Eierstock ausgetretenen Eiern noch keine Spur der Testatropfen zu erkennen; sowie aber die Furchung beginnt, sind sie auch da, und gleichzeitig tritt dabei auch die Schrumpfung der Eizelle ein, welche bei dem künstlichen Austreiben gleichfalls nachgewiesen wurde, während die Eihülle ihren Durchmesser nicht verändert. Angenommen nun, es seien diese eben vor und während der Furchung auftretenden Testatropfen nicht mit den im Eierstock entstehenden identisch, so würde sich doch wohl irgend ein Unterschied in Grösse, Structur und Form beider nachweisen lassen, was nicht der Fall ist; die Testatropfen, welche durch Wassereinwirkung im abgelegten, aber noch nicht gefurchten Ei hervorgerufen werden, und die andern, welche normal mit der Furchung auftreten, stimmen in jeder Beziehung überein. Was aber vor Allem den Beweis ihrer Identität liefert, ist folgende Beobachtung. Im Beginn der Furchung sind sie nur in geringer Zahl vorhanden. Legt man nun ein solches, aus dem Thier genommen, unter das Mikroskop, so sieht man, wie sich die Zahl der Testatropfen allmählig in der oben beschriebenen Weise aus dem Dotter der Furchungskugeln heraus vermehrt, während die Furchung selbst nicht weiter schreitet. Dass dann aber auch die im Eierstock künstlich hervorgerufenen mit den in der Bruthöhle auftretenden zu identificiren sind, beweisen alle mit ihrem Auftreten verbundenen oben geschilderten Erscheinungen.

Es liegt nach Obigem die Annahme nahe, dass auch das normale Auftreten derselben in den Eiern der Bruthöhle oder in den frei im Meer schwimmenden hervorgerufen wird durch die directe Einwirkung des reinen

Meerwassers, welche ja, wie wir gesehen haben, auch in den Eierstocks-eiern die gleichen Elemente zu erzeugen vermag. Dass dieselben aber nicht an der Bildung der Larve theilnehmen, hat *Hertwig* schon gezeigt (einige bestätigende Angaben werde ich gleich geben). Damit ist also auch erwiesen, dass es Producte der Eizelle sind, welche für den Organismus keine morphologische Bedeutung weiter mehr haben.

Hertwig rechnet sie und die sie umgebende helle Flüssigkeitsschicht zwischen Larve und eigentlicher Eihülle zu den Eihüllen, ein Vergleich, der nicht gerade unpassend genannt werden kann. Auffallend bleibt dabei nur, dass er nicht auf die Flüssigkeit hinweist, welche auch im Schneckenei zwischen Ei und Eihülle häufig, wenn auch nicht immer so mächtig entwickelt, zu sehen ist; es ist dies um so auffallender, als auch in dieser Schicht Tropfen einer eiweissartigen Substanz liegen, die Richtungsbläschen, welche fast in jeder Beziehung mit den Testatropfen übereinstimmen. Sie bilden sich normal erst im Augenblick der Furchung, oder schon vorher, sie sind kernlos, eiweissreich, da sie in Säuren stark gerinnen, sie treten wahrscheinlich (s. unten) aus dem Dotter aus, sie haben ebenfalls amöboide Bewegungen, aber keinen Kern und sie nehmen gleichfalls am Aufbau der Embryonalschichten keinen Antheil. Sie sind allerdings bisher nicht an den Eierstockseiern gesehen worden; vielleicht nur, weil man sie hier nicht gesucht hat, aber selbst, wenn sie dort nicht künstlich zu erzeugen wären, so zeigen die bedeutenden Verschiedenheiten im normalen Auftreten derselben bei den Ascidieneiern, dass hierauf weiter kein grosses Gewicht gelegt werden kann. Der einzige auffallende Unterschied ist die Zahl, in welcher beide auftreten, bei den Schnecken sind es meist nur 2—4, bei den Ascidien sehr zahlreiche. Indessen kommen bei diesen letzteren auch schon sehr bedeutende Schwankungen je nach der Species vor und da man die Richtungsbläschen der Molluskeneier, wie überhaupt die Molluskenentwicklung neuerdings etwas vernachlässigt hat, so ist nicht ohne Weiteres als ausgemacht anzunehmen, dass sie immer nur in so geringer Zahl auftreten. Sollten sie aber bei irgend einer Schnecken-gattung in grösserer Menge gebildet werden, so müssten sie sich offenbar wie bei vielen Ascidieneiern, epithelartig an die Dotterhaut anlegen. Endlich spricht auch die Thatsache, dass die Testatropfen sich um den Embryo herum selbstständig amöboid zu bewegen vermögen, so lange sie mit ihm in der Eihülle eingeschlossen sind, nicht gegen ihren Vergleich mit den Richtungsbläschen der Schnecken; denn die letzteren behalten nicht blos die gleiche Beweglichkeit eben so lange bei, sondern sie entwickeln sich sogar mitunter zu scheinbar selbstständigen Organismen, wie die Beobach-

12 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

tungen von *Nordmann*¹⁾ an Tergipes zu beweisen scheinen²⁾). Kein einziger wirklich haltbarer Grund spricht also gegen die hier vorgenommene Vergleichung, sehr viele positive aber dafür.

1) *Nordmann's* Angaben kenne ich nur nach dem ausführlichen Auszug *C. Vogt's* in den Ann. d. Sc. 3. Ser. Vol. 5. Er unterscheidet zweierlei aus dem Dotter austretende Elemente, einmal solche vor der Furchung, die in grösserer Zahl (2—8) aus dem Dotter austraten, dann ein von ihm mit dem damals schon durch *Dumortier, van Beneden* u. A. bekannten Richtungsbläschen verglichenes Bläschen, das er aber ausdrücklich (l. c. p. 147) erst nach Ausbildung des Maulbeerstadiums auftreten lässt. Ebenso sagt er ganz bestimmt, dass dies Bläschen nicht das Keimbläschen sein könne (l. c. p. 148), da dies letztere 4 Tage vor dem Auftreten des ersteren verschwände. In der Regel pflegen die Richtungsbläschen bei Molluskeneiern eben vor der Furchung auszutreten, unmöglich wäre es indess nicht, wie ähnlich wohl bei Ascidien, dass ihre Ausstossung nicht immer an so bestimmte kurze Perioden des Eilebens gebunden wäre. Eine genauere Prüfung der *Nordmann'schen* alten und vielleicht gerade deshalb werthvollen Beobachtungen wäre von Interesse; aber auch ohne eine solche glaube ich das Recht zu haben, sie in der oben versuchten Weise, allerdings mit einigem Vorbehalte, zu verwerthen.

2) Es ist zwar in jüngster Zeit eine Ansicht aufgestellt worden, welche dem hier gezogenen Vergleich ungünstig zu sein scheint. Durch *Oellacher* (*Schultze's* Arch. Bd. 8. 1871 d. 1. sqq.), dem sich *Flemming* (ebenda Bd. 10. 1874 p. 275) anschliesst, wurde nachzuweisen versucht, dass bei allen Thieren das Keimbläschen vor der Befruchtung ausgestossen werde und dass aus ihm durch Theilung die bisher mit dem Namen Richtungsbläschen bezeichneten Eiweisskügelchen hervorgingen. Für die Wirbelthiere mag das nun seine Richtigkeit haben — obgleich mir die wenig zahlreichen Beobachtungen auch für diese noch keinen allgemeinen Schluss zu gestatten scheinen —; der Nachweis für die Wirbellosen ist von *Oellacher* in keiner Weise geliefert worden und was *Flemming* in dieser Beziehung über das Najadenei sagt, macht eine solche Annahme für die Muscheln wohl wahrscheinlich, aber nicht gewiss. Einstweilen erlaube ich mir also, diese *Oellacher'sche* Anschauung noch mit einem gewissen Misstrauen anzusehen; dies freilich nur, weil sie mir zu rasch verallgemeinert erscheint, nicht aber, weil ich sie für nothwendig unrichtig hielt. Sollte sich nun herausstellen, dass in der That das, was man bei den Thieren bisher Richtungsbläschen genannt hat, überall das Keimbläschen — getheilt oder ungetheilt — sei, so würde ich trotzdem die von mir hier vorgenommene Vergleichung desselben mit den Testatropfen aufrecht erhalten, obgleich die letzteren zweifellos nicht aus dem Kern des Eies, sondern aus dem Dotter ihren Ursprung nehmen. Das Wesentliche ist bei dem Vorgang des Ausstossens derselben eben das Ablösen eines bisher integrierenden Bestandtheiles der Eizelle, gewissermassen eine Defäcation derselben, eine Befreiung von offenbar für die einzuleitenden Vorgänge unbrauchbaren Stoffen. Ob diese sich nun im Keimbläschen ansammeln oder bilden, so dass das letztere nothwendig ausgestossen werden muss, wenn eine Reinigung der Zelle stattfinden soll; oder ob sie direkt aus dem Dotter in Form von Testatropfen ausgeschieden werden (wie bei den Ascidien), ist ziemlich gleichgültig für die Aufklärung des Vorganges. Morphologisch identisch würden sie allerdings nicht sein;

Damit gehen wir über zur Discussion der zweiten Frage: wandelt sich die Testa mit ihren Tropfen in den Mantel mit seinen Zellen um oder nicht? Jene Ansicht hat die grössere Zahl der Meinungen und sehr gewichtige für sich; bekannten und allgemein anerkannten Autoritäten stellen sich nur zwei junge Forscher, der Eine mit einer Erstlingsarbeit gegenüber. Es wird daher zweckmässig sein, zur Bestätigung dieser *Hertwig'schen* Ansicht, meine eigenen Beobachtungen mit einigen erläuternden Bildern, welche in *Hertwig's* Arbeit fast gänzlich fehlen, mitzutheilen. Es konnte dieser Punkt genauer zwar nur an 2 Arten verfolgt werden, nämlich an *Clavelina vitrea* und an *Cynthia depressa*; aber hier waren die Ergebnisse auch völlig beweisend. Auf die andere, in jüngster Zeit mehr in den Vordergrund geschobene Frage nach der Entstehung des Nervensystems gehe ich absichtlich nicht ein, ich werde deshalb auch nur diejenigen Larvenstadien beschreiben, welche für die nach Entstehung des Mantels von Bedeutung sind.

Bei *Clavelina* hat der auswachsende Schwanz schon reichlich ein Drittheil des Körperrumfangs der Larve umwachsen (Fig. 17), ehe nur eine Spur des Mantels zu erkennen ist. Zwischen der aus kurzen Cylinderzellen bestehenden Epidermis und der Eihülle, welcher die klein gewordenen Follikelzellen noch immer als kernhaltige Buckelzellen (Fig. 18) anhaften, liegen ganz unregelmässig die in der Eihöhlenflüssigkeit leicht beweglichen Testatropfen. Hat der Schwanz reichlich den halben Körperrumfang umspannt, so bildet die Epidermis seiner äussersten Spitze eine ziemlich lange ganz zellenlose Cuticula von flossenförmiger Gestalt. Die beiden Flossenkanten stehen zum Thier horizontal, also senkrecht gegen die Sagittalebene; man sieht sie fast immer nur von oben (Fig. 19, 20, 21), da die auch im Ei befindliche Larve fast immer auf die Seite zu liegen kommt. Ehe nun die äusserste Spitze dieser cuticularen Schwanzkappe die Wurzel des Schwanzes erreicht, treten auch am Körper der Larve

eine solche Gleichheit habe ich auch höchstens für die Schnecken in's Auge gefasst, bei welchen die Richtungsbläschen in grösserer Zahl gleichzeitig auftreten und wohl mit ziemlicher Sicherheit als abgelöste Dotterbestandtheile anzusehen sind. Dass aber morphologisch verschiedene Theile des Eies die gleiche oder ähnliche physiologische Bedeutung für den Stoffwechsel desselben besitzen, darf uns nicht in Erstauen setzen, da wir uns nachgerade doch wohl daran gewöhnt haben, dieselben Leistungen von den verschiedensten morphologisch gar nicht vergleichbaren Gliedern des Thierkörpers ausüben zu sehen. In diesem Sinne kann ich also den Vergleich der Testatropfen mit den Richtungsbläschen der Schnecken auch dann nicht zurücknehmen, wenn selbst für die letzteren die Abstammung aus dem Keimbläschen einmal nachgewiesen werden sollte.

14 SEMPER: Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis

und an der Schwanzwurzel schmale Cuticularsäume auf (Fig. 19 m, m), welche so wenig wie die Schwanzflosse Zellen enthalten, aber undeutlich geschichtet sind. Diese partiellen Cuticularsäume breiten sich rasch am Körper und Schwanz aus und umhüllen ihn schon, ehe sich noch der für *Clavelina* charakteristische lange die 3 Saugnäpfe tragende Stiel (Fig. 24) entwickelt hat. Bis dahin ist die nun deutlich geschichtete und dicke Cuticula (Fig. 22) gänzlich ohne Zellen; zwischen ihr und der Eihülle, an welcher die Follikelzellen verschwunden sind, flottiren die Testatropfen hin und her; diese letzteren sind bald rundlich, bald verästelt, wie weisse Blutkörperchen, ihre Bewegungen sind deutlich, aber langsam. Wenn aber der Saugnapfstiel sich etwa auf ein Viertel der Körperlänge gestreckt hat (Fig. 23), so hat auch die Ausbildung der Mantelzellen bereits begonnen; gleichzeitig damit ist unter der ursprünglichen auch jetzt noch zellenfreien primären Cuticula eine neue geschichtete Haut aufgetreten, in welcher aber gleich von Anfang an Zellen vorhanden sind (Fig. 23 u. 24). Die der Epidermis zunächst liegenden sind platt, oder verästelt, weiter nach aussen runden sie sich mehr und mehr ab und die der äussersten Lage, dicht unter der primären Cuticula, enthalten meistens ein glänzendes gelbliches Körnchen, welches aber nicht, wie Essigsäure beweist, der Zellkern ist. Bald darauf treten auch einzelne dieser Zellen in der primären Cuticula auf, jedoch immer in sehr geringer Anzahl. Am Schwanz tritt diese Scheidung in 2 Schichten nicht ein und hier (Fig. 26) sieht man auch äusserst klar die Epidermiszellen sich buckelförmig vorwölben und in diesen Buckeln ein grosses glänzendgelbes Körnchen erzeugen, wie solches auch in den schon in der Cuticula liegenden Zellen deutlich ist. Es weist dies, wie auch bereits von *Hertwig* in Bezug auf ein ganz ähnliches Bild hervorgehoben wurde, auf eine Knospung der Mantelzellen aus den Zellen der ursprünglich einschichtigen Epidermis hin.

Indessen darf nicht verschwiegen werden, dass auch die an der äusseren Fläche der primären Cuticula haftenden Testatropfen nicht selten ein solches gelbes glänzendes Tröpfchen (Fig. 24), besitzen. Zwar enthalten sie niemals einen Kern, wie er ausnahmslos in den Mantelzellen, auch in denen mit gelben Körnchen zu sehen ist; doch ist es ja nichts Seltenes, einen Kern im Protoplasma auftreten zu sehen, man brauchte eben nur anzunehmen, dass nach der Einwanderung der kernlosen Testatropfen in die Cuticula sich diese einen solchen bildeten. Auch die Grösse stimmt nicht ganz, die Testatropfen sind durchweg um etwa ein Drittel grösser, als die Mantelzellen; wenn man aber annimmt — was nicht unberechtigt ist —, dass gleichzeitig mit der vorausgesetzten Einwanderung in die schon bestehende Cuticula abermals eine Substanz ausgeschieden werde,

so ist durch solche Ausscheidung auch die Schrumpfung der ursprünglich grösseren Testatropfen zu erklären.

Es kann also an dieser Art zunächst nur festgestellt und bestätigt werden, was *Hertwig* schon für andere Arten und Gattungen behauptet hat; dass die erste Spur des Mantels eine zuerst am Schwanz, nachher auch am Körper auftretende zellenfreie Cuticula ist. So wahrscheinlich aber die weitere Annahme erscheint, dass die einwandernden Zellen nur von der eigentlichen Epidermis aus sich ablösen, so liess sich doch in diesem Falle die Möglichkeit nicht ganz von der Hand weisen, dass vielleicht auch von aussen her eine Einwanderung von Testatropfen stattfände.

Der strenge Nachweis, dass eine solche Einwanderung der Testatropfen in die vorgebildete Mantelcuticula nicht stattfinden kann, wurde von *Hertwig* nicht gegeben, er wird aber durch die weitere Entwicklung der schon vorhin in Bezug auf ihre Eibildung besprochenen *Cynthia depressa* geliefert.

Bei dieser Art sind Lagerung der Testatropfen, Ausbildung des Larvenschwanzes und Auftreten der ersten cuticularen Umhüllung ganz wie bei *Clavelina*. Auch bei ihr bildet sich zuerst am Schwanzende (Fig. 27 m⁴) eine feine zellenlose Cuticularkappe, die bald zu einer längsstreifigen fast in Haare aufgelösten Schwanzflosse wird (Fig. 28); weiter oben am Schwanz legt sich die Cuticula in Falten, während sie den eiförmigen mit nur 2 papillenartigen Fortsätzen versehenen Larvenkörper glatt überzieht (Fig. 28). In diesem Stadium verlässt die Larve die Eihülle; ich habe mehrfach neben 4—6 noch im Ei befindlichen Larven mit solchem Schwanz etwa 20 in der Bruthöhle gefunden, bei welchen niemals der Ruderschwanz länger, meist aber sehr viel kürzer war, als bei jenen. Diese mit kürzerem Schwanz versehenen Larven muss man daher auch als spätere Stadien auffassen. Da nun bei den langgeschwänzten noch in der Eihülle befindlichen Larven niemals Mantelzellen zu beobachten waren, solche aber gleich auftraten, sowie eine Resorption des Schwanzes nach dem Austreten aus der Eischale begonnen hatte (Fig. 29—31), so ist damit der Beweis geliefert, dass alle Zellen, welche später im Mantel zu finden sind, nur durch Abschnürung von der Epidermis her entstanden sein konnten (wofür auch das Bild in Fig. 31 vom rückgebildeten Schwanz spricht) und dass eine Einwanderung der Testatropfen nicht stattgefunden haben kann, da sie offenbar beim Austreten der Larve aus ihrer Eihülle mit dieser abgeworfen werden müssen. Denn man sieht nie bei den freien Larven je eine einzige Zelle äusserlich der Cuticula anhaften; diess müsste aber leicht zu beobachten sein, wenn aus einwandernden Testa-

tropfen die Mantelzellen hervorgingen. da die letzteren fast gleichzeitig an allen Orten und in recht bedeutender Zahl auftreten. Erst durch das Auffinden einer Larve, welche allseitig von einer Cuticularhülle umgeben aus dem Ei auskriecht, also die Testa und ihre Testatropfen abwirft, ehe in der Anlage ihres Mantels Zellen zu entdecken sind, konnte der gegnerischen Anschauung jede Stütze entzogen werden, so dass nun hoffentlich die *Hertwig'sche* Darstellung zur allgemeinen Geltung gelangen und das lange festgehaltene Dogma von der Entstehung des Ascidienmantels aus einer Eihülle beseitigen wird. Die nun erwiesene Thatsache, dass die Testatropfen abgeworfen werden, stellt dieselben mit den Richtungsbläschen der Molluskeneier in eine Reihe, es sind Elemente, welche als unnütz ¹⁾ für die weitere Ausbildung des Embryo's aus der Eizelle ausgestossen werden, und selbstverständlich so lange in der Eihöhle liegen bleiben müssen, als die Eihülle nicht von der Larve oder dem jungen Thier abgestreift wird. Durch sie wird endlich auch jede weitere Discussion der von Anderen für die Umwandlung der Testa in den Mantel angeführten Behauptungen überflüssig.

Andrerseits aber muss hier eine Anschauung *Hertwig's* discutirt werden, welche von den gut beobachteten Thatsachen, die auch ich anerkenne, ausgehend zu einer ganz sonderbaren morphologischen Auffassung führt, es ist das seine Ansicht von der bindegewebigen Natur des Cellulose-Mantels der Ascidien.

Um dieser Discussion eine solide Grundlage zu geben, muss ich zunächst daran gehen, aus der *Hertwig'schen* Arbeit diejenigen Sätze und Ansichten hervorzusuchen, welche nach ihm bestimmt zu sein scheinen, die bindegewebige Natur des Ascidienmantels zu beweisen. Nach sorgfältigstem Durchlesen finde ich nur folgende hier wörtlich copirte Sätze:

Auf p. 59. „Der Mantel entsteht . . . zunächst als eine *Cuticula*, welche aussen auf der Zellschicht der Epidermis aufliegt und von dieser ausgetrennt wird. . . . Die Dicke der Celluloseschicht nimmt zu und es wandern vom Epithel aus zahlreichere Zellen in sie ein, welche von hier an ihrem Verhalten zur *Intercellularsubstanz* gemäss als Bindegewebszellen zu bezeichnen sind. . . ., der Ascidienmantel ist eine äussere Cuticular-

¹⁾ Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass sie überhaupt unnütz seien, ihr regelmässiges Auftreten beweist, dass sie eine physiologische Bedeutung haben müssen; für den sich entwickelnden Embryo sind sie morphologisch bedeutungslos, physiologisch vielleicht nicht, da die Annahme nahe liegt, dass sie Nährmaterial für denselben lieferten; vielleicht aber haben sie auch nur die Aufgabe, unbrauchbar gewordene Stoffe abzuführen. Dann wären dies die primitivsten Excretionsorgane.

bildung der Epidermis, welche durch Einwanderung von isolirten Zellen der letzteren in wirkliche Bindesubstanz übergeht.“

p. 59. „Der Mantel bietet uns eine reiche Auslese verschiedener Bindegewebsformen dar.“ Und in dem nun folgenden Abschnitt spricht *Hertwig* beständig von Bindegewebszellen in einem gewissen Gegensatz zu den sogenannten Kugelzellen der Phallusien, obgleich er sie beide mit einander und auch mit den Epidermiszellen in genetischen Zusammenhang bringt. Dann heisst es p. 63 weiter: „Für diesen Process der flüssigen Zellinfiltration bieten sich uns Analoga in dem blasigen Bindegewebe der Arthropoden und Mollusken, den Chordazellen und auch in den Fettzellen der Wirbelthiere. Alle diese Zellen sind Gebilde, die wir uns durch Ansammlung einer flüssigen Substanz in dem Protoplasma einfacher Bindegewebszellen entstanden denken müssen.“ Dann beschreibt er p. 65 eine Bindesubstanz des Mantels mit flüssiger Intercellularsubstanz von *Phallusia cristata*; endlich weist er auf die faserige Mantel-Cellulose verschiedener *Cynthien* als auf faserige Bindesubstanz hin.

Nirgends findet man bei *Hertwig* den leisesten Versuch, den Anspruch, es sei der Mantel der Ascidien Bindesubstanz, zu rechtfertigen; es gilt ihm derselbe offenbar von vornherein für berechtigt und unantastbar. Nun findet sich aber in keinem Lehrbuche der thierischen Gewebelehre eine Definition des Wortes „Bindesubstanz“, welche man gleichmässig auf die darin subsumirten Gewebsformen anwenden könnte; und doch wäre dies ohne Zweifel die erste Vorbedingung für die richtige Auffassung der morphologischen Werthigkeit irgend eines Bindegewebes. Unter der Voraussetzung, dass diese These richtig sei — was zu erweisen an einem andern Orte versucht werden soll —, kann also auch die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der *Hertwig'schen* Ansicht nicht so geprüft werden, dass man die Natur des zu classificirenden Gewebes auf Grund der feststehenden Ansicht vom Bindegewebe untersuchte; vielmehr muss man dazu aus den oben angeführten Aeusserungen diejenigen Momente heraustasten, welche der Autor als beweisend für die bindegewebige Natur des Ascidienmantels angesehen hat.

Es könnte nun scheinen, als ob *Hertwig* dabei nicht blos Gewicht auf die Intercellularsubstanz, sondern auch auf die besondere Natur der Zellen selbst zu legen wünschte, da er ausdrücklich auf die Analogie hinweist, welche zwischen „den aus einfachen Bindegewebszellen“ durch flüssige Zellinfiltration entstehenden Kugelzellen der Phallusien einerseits und dem blasigen Bindegewebe der Arthropoden, Mollusken, Chordazellen

und Fettzellen der Wirbelthiere andrerseits bestünde. Das Vorkommen dieser Kugelzellen ist indess ein ziemlich beschränktes; es kann daher dieser Punkt also auch einstweilen ausser Acht gelassen werden. Dann aber bleibt nur noch das eine Wort *Hertwig's* von Bedeutung „es seien die Mantelzellen wegen ihres Verhaltens zur Intercellularsubstanz als Bindegewebszellen zu bezeichnen.“ Im Zusammenhang mit dem erläuternden Satz, dass die ursprüngliche Cuticula durch Einwanderung von Zellen und Vermehrung der Grundsubstanz in echte Bindesubstanz übergehe, ist dadurch erwiesen, dass es nur die Lagerung der Zellen innerhalb einer Grundsubstanz, oder mit anderen Worten die allseitige Ausscheidung der letzteren rings um die Zellen herum ist, welche nach *Hertwig* über die bindegewebige Natur des Gewebes entscheidet; und es ist ferner dadurch bewiesen, dass er eine Cuticula, welche als solche zcitlebens bestehen bleibt, nicht als Bindegewebe ansieht.

Nach ihm muss also jede Zellen enthaltende und durch diese gebildete Intercellularsubstanz als Bindegewebe angesehen werden. Mit dieser Definition könnte es schliesslich gelingen, wohl alle Gewebe des thierischen Körpers als Bindegewebe zu enträthseln; denn es wird schwerlich irgend ein Zellgewebe oder ein Fasergewebe geben, in welchem nicht eine Spur von die Zellen oder Fasern allseitig umgebender Intercellularsubstanz nachzuweisen wäre. Die Zellen der geschichteten Epidermis der Wirbelthiere sind bekanntlich, wie die neueren Färbungsmethoden lehren, durch solche getrennt und auf ihrer Anwesenheit und eigenthümlichen chemischen Constitution beruht, wie eben allgemein bekannt, der erst kürzlich gelieferte Nachweis der in allen Gefässen vorkommenden charakteristischen Endothelzellen. Das Reticulum vieler parenchymatischer Drüsen, die Grundsubstanz des Gehirns würden nicht blos für sich (wie man jetzt annimmt), sondern mit den Zellen auch zum Bindegewebe gerechnet werden müssen; die Zellen der Magenschleimhaut sind z. B. im Körnermagen der Vögel durch eine ziemlich bedeutende Intercellularsubstanz mit einander verbunden und auch diese müsste man demnach dem Bindegewebe zurechnen. Wenn aber die consequente Durchführung einer Anschauung zu solchen, wie mir scheint, auf der Hand liegenden Ungeheimtheiten führt, so ist eigentlich damit schon der Beweis geliefert, dass jene unrichtig ist; das heisst also in diesem Falle: den Ascidienmantel blos zum Bindegewebe zählen, weil seine Zellen in stark entwickelter Grundsubstanz vertheilt liegen, ist ein Fehlschluss. Denn die bedeutende Mächtigkeit der Intercellularsubstanz kann nicht als Argument für die *Hertwig'sche* Ansicht gelten, da in allen Fällen, in denen eine solche schwach entwickelt zwischen Zellen (wie in der Epidermis, Drüsen, Epi-

thelien etc.) vorkommt, das histogenetische Verhältniss genau dasselbe bleibt: hier wie dort umgibt sie die zelligen Elemente allseitig und immer ist sie dabei eine Ausscheidung jener Zellen selbst.

Zum Ueberfluss steht nun aber auch die von *Hertwig* betonte Analogie zwischen den Kugelzellen der Phallusien und dem blasigen Bindegewebe der Mollusken und der Chorda mit seiner Auffassung in directestem Widerspruch. In der Chorda ist gewiss nicht mehr Intercellularsubstanz vorhanden, als in der geschichteten Epidermis der Wirbelthiere; im zelligen Bindegewebe der Schnecken lässt es sich leichter nachweisen, ist aber auch da nicht selten äusserst reducirt; soll also diese Zwischensubstanz das Gewebe nur dann zum Bindegewebe machen, wenn sie in grosser Mächtigkeit auftritt, so sind jene Stellen des Phallusienmantels, in welchen die Kugelzellen dicht gedrängt liegen, nicht dahin zu rechnen. Hier möchte man vielleicht auf die flüssige Zellinfiltration hinweisen, durch welche nach *Hertwig* die „einfachen Bindegewebszellen“ in die Kugelzellen übergeführt werden. Soll damit nun gesagt sein, dass diese aufgedunsenen Zellen zum Bindegewebe gehörten, weil sie aus „einfachen Bindegewebszellen“ entstanden seien, so ist im Grunde doch wieder die Intercellularsubstanz, in welcher die letzteren liegen, das Kriterium für die Entscheidung der Frage gewesen; wird aber der Nachdruck auf die flüssige Infiltration gelegt — was nicht recht herauszufühlen ist —, so ist damit ein neues Moment eingeführt, welches, weil physiologischer Art, noch viel weniger anwendbar ist, als das morphologische der räumlichen Berührung der Zellen mit ihrer Grundsubstanz. Auf die Gestalt jener „einfachen Bindegewebszellen“ endlich legt *Hertwig* gar keinen Nachdruck und zwar mit Recht, denn durch sie kann wohl am allerwenigsten die Frage nach ihrer histologischen Natur entschieden werden.

Hertwig's in den wenig ausführlichen Worten versteckt liegende Beweisführung für seinen Satz kann also auch nicht als solche gelten. Der Nachweis, dass das Mantelgewebe der Ascidien ein echtes Bindegewebe sei, bleibt demnach auch noch zu liefern; indessen bezweifle ich, aus Gründen, die hier nicht hergehören, dass dies jemals geschehen wird. Zwar lässt sich nicht läugnen, dass vor Allem die Ausbildung von Fasern in der Grundsubstanz des Ascidienmantels manche Analogien zu den ähnlichen Vorkommnissen im sogenannten Bindegewebe anderer Thiere bietet. Das hierin liegende Argument indessen hat *Hertwig* nicht verwerthet; auch lässt sich dies nicht thun, ohne zu der ersten Frage gleich noch eine zweite aufzuwerfen. Die erste lautete: Muss das morphologisch genetische Verhalten der Intercellularsubstanz zu ihren Bildungszellen als Beweis für die Bindegewebsnatur irgend eines Gewebes angesehen werden

oder nicht? Die Antwort fiel verneinend aus. Die neu hinzugekommene hiesse: Kann die Aehnlichkeit eines fertigen Gewebes mit einem andern für sich allein die histologische Natur desselben bestimmen? Auch hierauf muss nach meiner Meinung entschieden mit Nein geantwortet werden. Bestreitet man jedoch diesen Satz, so wird der hier allein zu discutirende Ausspruch *Hertwig's* bei Seite geschoben und die Discussion auf ein Gebiet von allgemeinerer Bedeutung verlegt, welches hier zu betreten ich keine Veranlassung habe. Der Angelpunct der ganz allgemein gehaltenen Untersuchung läge dann, wie schon oben angedeutet, in der Unmöglichkeit, nach den Begriffen der jetzt massgebenden Schulen das Wort Bindegewebe oder Binde substanz zu definiren. Theilweise, um diesen Punkt hier schon anzudeuten — dem ich bald eine eingehendere Untersuchung widmen werde — habe ich die *Hertwig'sche* Auffassung von der histologischen Bedeutung des Ascidienmantels in grösserer Breite discutirt, als sonst nöthig gewesen wäre; zum Theil geschah es, um zur Begründung einer anderen Ansicht die nöthige Sicherheit zu gewinnen.

Es gilt mir also für ausgemacht, dass *Hertwig's* Versuch als misslungen zu betrachten ist. Andere Untersucher aber haben sich meines Wissens, mit Ausnahme von *Leydig*, über diesen Punkt nicht ausgesprochen. Dieser treffliche Beobachter parallelisirt in seinem Lehrbuche der Histologie den Ascidienmantel mit der Schale der Mollusken und stellt ihn auch später noch, wie *Hertwig*, zu den Binde substanz (Vom Bau des thierischen Körpers, pag. 29); aber während dieser ihn zur Cuticula in, wie es scheint, principiellen Gegensatz bringt, rechnet *Leydig* auch alle Cuticularbildungen (Panzer der Gliederthiere, Schale der Mollusken etc.) zu den Binde substanz. Diese *Leydig'sche* Auffassung ist somit sehr viel umfassenderer Art, als die *Hertwig's*; ihre Besprechung kann aber füglich unterlassen werden, da sie zusammenfällt mit der weitgreifenden oben aufgeworfenen Frage: ob die jetzt herrschende Definition des Wortes Binde substanz noch ihre Berechtigung habe. Es handelte sich für mich zunächst nur darum, auf dem Boden *Hertwig's* stehend, also den Gegensatz zwischen Cuticularbildungen und intercellularen Binde substanz anerkennend und ohne mich auf die umfassendere Anschauung *Leydig's* von der histologischen Identität beider einzulassen, zu einer, wie mir scheint, natürlicheren Auffassung des morphologischen Werthes des Ascidienmantels zu gelangen.

In der That aber scheint mir dies nicht schwer, und es bleibt mir nur unbegreiflich, wie ein Schüler des Jenenser Zoologen, welcher sich so exclusiv als Morphologe gebürdet, dass er die *Leuckart'schen* physiologischen

Fragestellungen als physiologische Spielereien zu bezeichnen wagt, welcher auch in die unklarsten und unverstandensten Verhältnisse morphologische Ordnung mit der Willkür eines Autokraten hineinconstruirt — wie, sage ich, ein Zögling der Jenenser Schule dazu kam, die naheliegende Deutung des Ascidienmantels als einer eigenthümlichen Form der geschichteten Epidermis gänzlich zu übersehen. Es ist dies um so mehr zu verwundern, als er selbst eigentlich schon den Nachweis liefert, dass der Mantel zur Oberhaut gehöre. Die erste Anlage, die Cuticula, nennt er ausdrücklich ein Product der Epidermis; die „einfachen Bindegewebszellen“ sind nach ihm ausgewanderte Epidermiszellen. Auch bei Wirbelthieren (Fische, Amphibien) bilden die äussersten Epidermiszellen nicht selten eine dünne Cuticula oder Cuticularsäume; auch bei Wirbelthieren sind die tieferen Zellenlagen der Epidermis in beständiger Umbildung und Vorrücken nach oben begriffen; auch bei den Wirbelthieren sind endlich die Epidermiszellen durch allerdings schwach entwickelte Intercellularsubstanz von einander getrennt. Der einzige schlagende Unterschied liegt in der Mächtigkeit der ausgeschiedenen Intercellularsubstanz bei den Tunicaten und der damit verbundenen mehr oder minder eigenthümlichen Metamorphose derselben. Indessen kann dieser Unterschied unter keinen Umständen als massgebend erachtet werden, da er nur ein die extremen Resultate des gleichen Vorganges bezeichnender ist: hier scheiden die Epidermiszellen wenig, dort aber viel Zwischensubstanz aus. Natürlich steht diese Auffassung auf dem streng morphologischen Boden der Keimblättertheorie. So wenig, wie der Anhänger derselben den Panzer der Krebse, die Schalen der Mollusken mit *Leydig* als Bindegewebe ansehen kann — da diejenigen Gewebe, welche man hierher rechnet, überall einem schon im Embryo der zelligen Anlage nach von der Epidermis gesonderten Blatte entstammen —; ebensowenig wird derselbe die von mir angenommene Deutung des Cellulosemantels als geschichteter Epidermis abweisen können, da nachgewiesen ist, dass derselbe ausschliesslich durch die Lebensthätigkeit des Ectoderms der Larve entsteht. Auch *Hertwig* kann bei dem Gegensatz, den er zwischen Cuticularbildungen und Bindegewebe statuirt, meiner Deutung nicht widersprechen: ausschliesslich Derjenige, welcher wie, *Leydig*, als Princip seiner Gewebseintheilung nicht die Uebereinstimmung in der Entstehung aus gleichgelagerten Bildungsschichten, sondern physiologische Beziehungen — wie des Bindegewebes als des Gewebes stützender Substanzen — aufstellt, hat ein Recht, die von mir hier vertretene rein morphologische Auffassung zu bestreiten. Für diese letztere aber kann es, ich wiederhole, keine Schwierigkeit haben, von einer bei den Ascidien vorkommenden geschichteten Epidermis mit starker Intercellularsubstanz

zu sprechen; ihr muss vielmehr eine solche Deutung höchst willkommen sein, da dadurch die Ausnahmestellung, in welche die Ascidien durch die *Hertwig'sche* Auffassung geriethen, vollständig beseitigt wird.

Würzburg, Mai 1874.

Tafelerklärung.

Fig. 1—16. Bildungsweise der Testatropfen.

Fig. 1—6. *Molgula nana*, *Kupfer*.

Fig. 1 a. Jüngstes beobachtetes Ei mit einer einzigen (?) platten Buckelzelle, deren Membran die Eizelle umhüllt.

Fig. 1 b. Eizelle in einem aus mehreren Buckelzellen gebildeten Sacke (dem sogenannten Eifollikel) liegend.

Fig. 2. a. Ein kleines Ei, dessen Follikelepithel bereits aus prismatischen Zellen besteht. b. Abschnitte grösserer Eier. c. Eierstockswandung.

Fig. 3. Ein losgelöster Follikel, dessen Zellen gequollen sind und alle mehrere gelbliche Pigmentkörnchen enthalten.

Fig. 4. a. Ein noch unverändertes fast ausgewachsenes Ei. b. Stück eines solchen bei dem in t zwischen hyaliner Randschicht und Follikelepithel ein Testatropfen aufgetreten ist. c. Ein stark geschrumpftes Ei, dessen Oberfläche sich fast überall vom Epithel zurückgezogen hat, die Zahl der Testatropfen ist grösser geworden, bei t' liegt ein solcher noch in der hyalinen Randschicht des Eies.

Fig. 5. Die Vacuolen haltigen Zellen des reifen Follikelepithels von der Fläche.

Fig. 6. Randschicht eines Eies mit daran hängenden Testatropfen in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung und Bewegung.

Fig. 7—10. *Phallusia pedunculata* *Hoffm.*

Fig. 7 a. Kleinstes beobachtetes Ei in seinem aus Plattenzellen bestehenden Follikel.

Fig. 7 b. Etwas grösseres Ei mit einzelnen im Dotter bleibenden Testatropfen (nach Wassereinwirkung).

Fig. 7 c. Noch grösseres Ei, in welchem die Testatropfen unter dem noch sehr feinen Epithel eine fast zusammenhängende Lage bilden.

Fig. 8. Ein reifer durch Wasser verändertes Follikel: a. die gequollenen Follikelzellen, b. die gequollene Dotterhaut, t. die Schicht der Testatropfen.

Fig. 9. Ein unverändertes reifes Ei, bei welchem ein Theil der Testatropfen in der Randschicht des Dotters liegen geblieben ist.

Fig. 10. Unveränderte im Eileiter liegende reife Eier; a. Follikelzellen, b. Dotterhaut, c. die wimpernden Eileiterepithelzellen.

Fig. 11—13. *Cynthia depressa*, Frey u. Leuckart.

Fig. 11. Jüngstes Ei mit sehr feiner Follikelhaut.

Fig. 12. Etwas älteres Ei, dessen Follikelzellen prismatisch geworden sind.

Fig. 13. Ei aus der Bruthöhle im Furchungsstadium. a. Follikel-epithelzellen, sehr klein, b. die äusserst feine Dotterhaut, t. Testatropfen, ohne alle Regel in dem Raum zwischen Dotterhaut und Furchungszellen lagernd.

Fig. 14—16. *Clavelina vitrea*.

Fig. 14. Junges im Follikel an einem Stiel hängendes Ei.

Fig. 15. Fast erwachsene von gelblichen Dotterkugeln ganz erfüllte unveränderte Eierstockseier. a. Follikelwand, b. Dotterkugeln.

Fig. 16. Verändertes ausgebildetes Ei. a. buckelförmig aufgetriebene Follikelzellen, b. Dotterhaut, t. in der Randschicht liegende Testatropfen.

Fig. 17—31. *Bildungsweise des Mantels*.

Fig. 17—26. *Clavelina*.

Fig. 17. Geschwänzte Larve in der Eihülle. a. Follikelepithel, t. Testatropfen, b. ganz einfaches Ectoderm der Larve.

Fig. 18. Die Buckelzellen des Follikels stärker vergrössert.

Fig. 19. Auftreten des ersten Cuticularsaums der Larve. t. Testatropfen, m, m. Cuticularsäume am Körper der Larve. m'. Cuticularflosse am Schwanzende.

Fig. 20. Frühestes Stadium der cuticularen Schwanzflosse. a. Epidermis, b. Mesoderm, c. Chordazellen, m. Cuticularflosse.

Fig. 21. Schwanzflosse von Fig. 19 stärker vergrössert.

Fig. 22. Larve mit rings herum gehender zellenfreier Cuticula; der Schwanz ist stark gewachsen; m u. m' die Cuticulae des Körpers und Schwanzes.

Fig. 23. Larve mit halb ausgewachsenem Saugnapfstiel; m. die zellenlose Cuticula; n. die zelltragende darunter liegende zweite Schicht, schon sehr stark geworden; sie fehlt am Schwanz gänzlich.

Fig. 24. Saugnapfstiel einer erwachsenen Larve mit den anliegenden Mantelschichten. m. Die ursprünglich zellenlose Cuticula, in welche aber jetzt schon einzelne Zellen mit gelblichen Körnchen gerathen sind; n. die zellhaltige eigentliche Mantelschicht; e. die Schleimschicht der Epidermis; s. die Saugnäpfe; t. anhaftende Testatropfen.

Fig. 25. Stück des Schwanzes; e. die Epidermis aus Buckelzellen bestehend, m. die zuerst zellenlose Cuticula.

24 SEMPER: Ueb. d. Entstehg. d. geschichteten Cellulose-Epidermis d. Ascidien.

Fig. 26. Stück des Schwanzes einer älteren Larve; e. die Epidermis mit einigen sich abschnürenden gelbliche Kügelchen enthaltenden Zellen; m. die Cuticula mit einigen Zellen darin. Die am Körper auftretende Mantelschicht n. fehlt hier.

Fig. 27—31. *Cynthia depressa*.

Fig. 27. Larve im Ei mit cuticularer Schwanzflosse m'.

Fig. 28. Ausgewachsene zum Ausschlüpfen aus der Eihülle reife Larve; m. die zellenlose Cuticula am Körper, m' am Schwanze, übergehend in die gefaserte Schwanzflosse.

Fig. 29. Eine freie Larve mit verkürztem Schwanze, dessen Flosse schon resorbirt ist; am Körper hat sich unter der Cuticula m die deutlich geschichtete mit platten Zellen versehene eigentliche Mantelschicht n schon angelegt, am Schwanze fehlt sie noch gänzlich.

Fig. 30. Noch ältere Larve, bei welcher auch der Schwanz angefangen hat, eine zellige Mantelschicht n' abzusondern.

Fig. 31. Schwanzstück derselben Larve stärker vergrößert; e die Schleimschicht der Epidermis, an der Spitze unregelmässig wuchernd; n' die Mantelschicht mit den Mantelzellen, m' die ursprüngliche Cuticula.

Fig. 29.



Fig. 28.



Fig. 23.



Fig. 22.



Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 21.



Fig. 27.

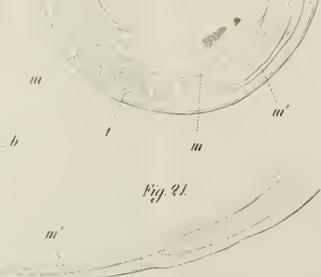
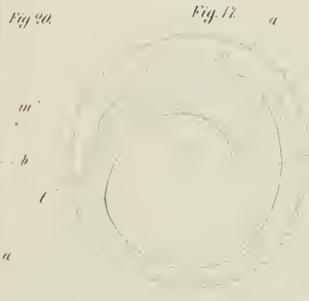
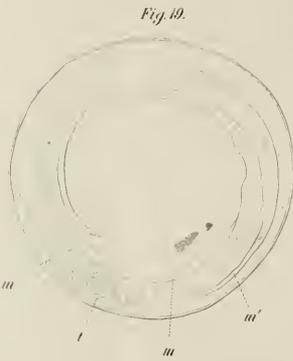
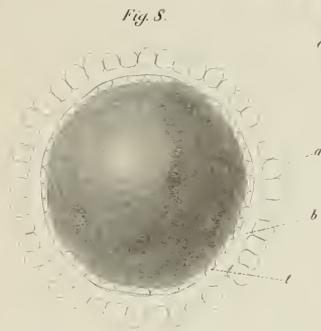
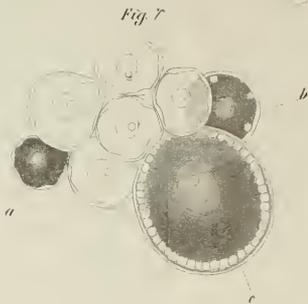
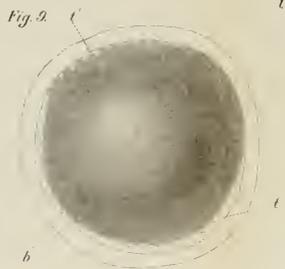


Fig. 26.



Fig. 25.





e

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Semper Carl Gottfried

Artikel/Article: [Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. 1-24](#)