

bei den *Crypturidae*, *Galli*, *Opisthocomidae* und bei den *Pteroclididae* der 16. bis 19., bei den *Dididae* der 16. bis 18. und endlich bei den *Columbidae* der 15. bis 17. Wirbel an der Synostosierung sich beteiligen.

Eine weitere Verschmelzung von Wirbeln unter einander findet sich bei der Mehrzahl der Vögel in der Kaudalregion; die (4–6) hintern derselben bilden nämlich einen kompakten Knochen, den Vomer oder das sogenannte Pygostyl. — Nach Marshall's ausgezeichneten diesbezüglichen Untersuchungen beteiligen sich an dieser Bildung bei *Struthio* 4, bei *Podiceps*, *Buceros*, *Corvus* 5, bei *Eurylamus* und *Anas* 6 Wirbel. F. fand bei zahlreichen Vögeln die Fünf- und Sechszahl vorherrschend, während Giebel — allerdings auf Grund unzureichender Beobachtungen — von einem aus 1, 2 oder 3 Wirbeln zusammengesetzten Vomer spricht. — Als Grund dieser Differenzierung ist die höhere Entfaltung der mit den hintern Kaudalwirbeln mittelbar verbundenen Steuerfedern anzusehen (durch diese Umbildung ist zugleich ein wesentlicher Gegensatz zu den freien und schlanken saurierähnlichen Wirbeln des *Archaeopteryx* gegeben).

Dr. F. Helm.

Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*.

Von **Basilus Lwoff**,

Privatdozent an der Universität in Moskau,

Bei den modernen ontogenetischen und phylogenetischen Erörterungen bezüglich der Wirbeltiere bildet die Entwicklung des *Amphioxus* immer den Ausgangspunkt. Darum bedarf jede neue Untersuchung über die Entwicklung dieses Tieres keiner weiteren Rechtfertigung. Mit der Frage über die Entwicklung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren mich beschäftigend wollte ich auch *Amphioxus* in den Kreis meiner Untersuchungen ziehen und habe zu diesem Zwecke im Frühjahr 1889 eine Reise nach Messina unternommen, um am Faro das nötige embryologische Material zu sammeln. Wegen des fortdauernden schlechten Wetters aber habe ich dort wenig Material anschaffen können und habe mich größtenteils darauf beschränkt, die Entwicklung an lebenden Larven zu beobachten. Wohl aber ist es mir im Frühjahr des folgenden 1890iger Jahres auf der zoologischen Station in Neapel gelungen, soviel Material zu sammeln, wie ich nur wünschen konnte. Dank der Zuvorkommenheit des Vorstandes der Station wurde es mir möglich die *Amphioxus* in einem ziemlich großen Aquarium zu halten, wo sie viel mals massenhaft gelaicht haben¹⁾. Aber nicht nur in diesem großen

1) Das erste Mal haben meine *Amphioxus* am 31. Mai gelaicht. Die Laichung begann immer um 8 Uhr Abends.

Aquarium, sie haben auch in Gläsern gelaicht, sodass ich mich überzeugt habe, dass man nur Geduld haben und seine Gläser jeden Abend aufmerksam beobachten muss, um das betreffende embryologische Material in Neapel zu bekommen.

Um die Larven zu konservieren, habe ich noch am Faro verschiedene Fixierungsflüssigkeiten probiert. (Osmiumsäure, Flemming'sche Flüssigkeit, Kleinenberg'sche Pikrinschwefelsäure, Sublimat-Eisessig). Es ergab sich (in Uebereinstimmung mit Hatschek), dass Osmiumsäure sich am besten zu diesem Zwecke eignet, da sie die Zellenkonturen am schärfsten konserviert. Nur in einer Hinsicht konnte diese Konservierungsmethode mich nicht befriedigen, weil dabei die Mitosen undeutlich werden. Da aber für viele Fragen gerade Mitosen von großer Bedeutung sind, so leisteten mir andere Fixierungsflüssigkeiten, vor allem Pikrinschwefelsäure und Sublimat-Eisessig, in dieser Hinsicht gute Dienste, weil sie Mitosen vorzüglich konservieren. Durch verschiedene Stadien wurden zahlreiche Serien von Schnitten gefertigt. Dabei habe ich auch durch Gastrulastadium nicht nur Querschnitte, sondern auch Längsschnitte (und zwar sowohl Sagittal-, wie Horizontalschnitte) gemacht, da es sich ergab, dass die sogenannten optischen Schnitte nicht immer dasselbe wiedergeben, was auf den reellen Schnitten zu sehen ist. Zum Zwecke der Orientierung wurden die Objekte zuerst nach der bekannten Methode in Celloidin eingeschlossen, dann die dünnen, die Larven enthaltenden Celloidinplatten in Paraffin eingebettet. Die Larven wurden in toto mit Boraxkarmin gefärbt; aber größtenteils habe ich die mit Eiweiß aufgeklebten Schnitte mit dem Delafield'schen Hämatoxylin nachgefärbt.

In vielen Punkten waren meine Präparate in so guter Uebereinstimmung mit Hatschek's Angaben, dass ich in dieser Beziehung seine ausgezeichnete Arbeit nur bestätigen konnte. Andererseits aber ergaben sich auch einige Differenzen, die mir nicht unwichtig scheinen, da sie von großer Bedeutung sind und auf die modernen embryologischen Theorien nicht ohne Einfluss sein können. Meine Untersuchungen haben etwa zwei Jahre gedauert. Im großen und ganzen bin ich schon vor einem Jahre zu den weiter zu erwähnenden Ergebnissen gekommen; da ich aber in der Schilderung und der Deutung einiger Entwicklungsvorgänge von den so hervorragenden Forschern, wie Kowalevsky und Hatschek, abweichen musste, so eilte ich nicht mit vorläufiger Mitteilung: einerseits glaubte ich diese für mich damals noch fraglichen Punkte nachuntersuchen zu müssen, andererseits wollte ich diese Ergebnisse mit den Resultaten vergleichen, zu denen ich bei meinen Untersuchungen über dieselben Entwicklungsvorgänge bei verschiedenen Wirbeltieren gekommen war. Nun nach dieser vergleichenden Untersuchung muss ich meine Auffassung aufrecht erhalten und will in dieser kurzen Mitteilung, ohne in die Einzel-

heiten einzugehen, meine Angaben und Ansichten über einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus* veröffentlichen, indem ich mir vorbehalte, später über diesen Gegenstand eingehender zu berichten. Da ich keine Absicht habe die gesamte Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus* zu schildern und nur über die Punkte berichten werde, in denen ich von meinen Vorgängern abweiche, so wird meine Schilderung notwendigerweise etwas fragmentarisch aussehen. Ich glaube, man wird es mir nicht übel nehmen.

Meine Beobachtungen über die Eifurchung stimmen mit den Angaben von Hatschek überein. In Uebereinstimmung mit diesem Forscher nehme ich an, dass die obere größere Hälfte der Blastula (etwa „die oberen zwei Drittel der Wölbung“) von kleineren Ektodermzellen, die untere Hälfte (etwa „das untere Drittel“) von größeren dunkleren Entodermzellen zusammengesetzt ist. Ich will dabei nur hervorheben, dass dieser Unterschied zwischen Ektoderm- und Entodermzellen noch in der Blastula zu Tage tritt, ehe die Einstülpung beginnt, dass also das zweischichtige Stadium hier als Resultat der Furchung zu betrachten ist. Wenn ich dies hervorhebe, so geschieht es darum, weil man in dem Gastrulastadium schon nicht ohne weiteres bloß zwei primäre Schichten — Ektoderm und Entoderm — unterscheiden darf, sondern, wie man gleich sehen wird, die Verhältnisse hier nicht so einfach sind, wie es bisher angenommen wurde. Dies führt uns zur Frage, wie der Prozess der Einstülpung vor sich geht?

Nach der Angabe von Kowalewsky bildet sich die Gastrula von *Amphioxus* durch polare Einstülpung der einschichtigen Blastula, so dass die Gastrulaaxe ursprünglich der Blastulaaxe entspricht und der Gastrulamund nur später gegen die Rückenseite verschoben wird. Hatschek dagegen glaubt, dass dies nicht der Fall ist, dass die Längsaxe der Gastrula der Blastulaaxe nicht entspricht, sondern sie unter einem spitzen Winkel kreuzt. Es bildet sich dabei eine radial unsymmetrische Gastrula, deren Mund von Anfang an gegen die Rückenseite offen ist. Es fragt sich: wodurch erklärt sich die Entstehung dieser unsymmetrischen Gastrula?

Hatschek sagt: „Nachdem die Bildung der Blastula vollendet ist, tritt ein Stillstand in der Vermehrung der Zellen ein, um einem anderen Prozesse Raum zu geben“, nämlich der Gastrulation. In Uebereinstimmung mit dieser Angabe glaubt Hatschek, dass die Entodermzellen während des Einstülpungsprozesses eine mehr aktive Rolle spielen, die Ektodermzellen dagegen während des ganzen Vorganges eine sich mehr passiv verhaltende Wölbung bilden. Die Entodermzellen sollen sich einstülpen, indem sie die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit resorbieren und darum allmählich an Größe zunehmen. Dadurch, meint Hatschek, erklärt sich die mechanische Seite des Prozesses. Mir scheint, dass der Prozess der Einstülpung

anders vor sich geht. Nach meinen Beobachtungen tritt kein Stillstand in der Vermehrung der Zellen ein; im Gegenteil während des Einstülpungsprozesses kann man nach wie vor eine rege Teilung der Ektodermzellen bemerken, was an zahlreichen Mitosen zu erkennen ist. Diese Vermehrung der Ektodermzellen ist meiner Ansicht nach als ein wichtiges Moment bei dem Einstülpungsprozess zu betrachten. Man sieht Mitosen überall im Ektoderm, am zahlreichsten aber sind sie an der Seite, die später zur Rückenseite der Gastrula wird

Fig. 1.

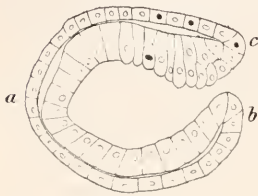


Fig. 1. Medianschnitt durch die Gastrula von *Amphioxus*. Vergrößerung 160.

a = Vorderende; *b, c* = dorsaler Umschlagsrand.
Schwarze Kerne bedeuten Mitosen.

(Fig. 1, *ac*) und am dorsalen Umschlagsrande (Fig. 1, *c*) zu bemerken. Manchmal sind Mitosen auch in den Zellen der dorsalen Wand der inneren Höhle zu sehen. Wie Längsschnitte zeigen, wachsen diese Zellen vom dorsalen Umschlagsrande aus nach innen. Das Anwachsen der Zellen an diesem Umschlagsrande und Wachstumsdrang derselben nach innen soll sehr bedeutend sein, weil auf Medianschnitten der Gastrula (Fig. 1) die Zellen hier den Charakter des einschichtigen Epithels verlieren und unregelmäßig zweischichtig gelagert sind. Manchmal lassen sich an der dorsalen Wand der Höhle Unebenheiten bemerken und die einzelnen Zellen lösen sich sogar aus dem Zellverbande los und erscheinen als rundliche Zellen, die neben den übrigen Zellen liegen. Auf solche Weise kann die aktive Rolle der Ektodermzellen bei der Einstülpung und die Beteiligung derselben an der Bildung der dorsalen Wand der sogenannten Gastralhöhle keinem Zweifel unterliegen.

Auf Grund meiner Untersuchungen deute ich die Bildung der Gastrula von *Amphioxus* folgendermaßen. In einem gewissen Stadium der Eifurchung macht sich die überwiegend aktive Rolle der kleineren Blastomeren gegenüber den größeren bemerkbar. Die Mikromeren teilen und vermehren sich rascher als die Makromeren. So kommt es zur Bildung der Blastula, deren zwei Drittel von Mikromeren und nur ein Drittel von Makromeren gebildet sind. Es gibt zwar keinen scharfen Gegensatz zwischen diesen beiden Elementen, aber soviel ist sicher, dass wir Mikromeren und Makromeren, resp. Ektoderm- und Entodermzellen unterscheiden können. Der Unterschied zwischen ihnen ist dadurch zu Stande gekommen, dass die einen sich rascher vermehren als die anderen. So weit bin ich, wie es scheint, in Übereinstimmung mit Hatschek. Aber dann nimmt Hatschek

an, dass ein Stillstand in der Vermehrung der Zellen eintritt, um einem anderen Prozesse, nämlich der Gastrulation Raum zu geben, und versucht die Einstülpung auf andere, namentlich mechanische Momente zurückzuführen. Für seine Annahme finde ich keinen Anhaltspunkt, denn nach meinen Befunden dauert die Vermehrung der Mikromeren (Ektodermzellen) nach wie vor fort; was die Zurückführung auf die mechanischen Momente betrifft, so finde ich sie schlechthin überflüssig, denn die Einstülpung kann durch denselben Prozess (die raschere Vermehrung der Mikromeren) hinreichend erklärt werden. Da ich dabei in kleineren Ektodermzellen zahlreiche Mitosen finde, in den größeren Entodermzellen Mitosen so gut wie ganz fehlen, so schließe ich daraus, wie ich glaube, mit Recht, dass die sich teilenden Ektodermzellen bei der Einstülpung eine aktive Rolle spielen, dagegen den sich träge verhaltenden größeren Entodermzellen eine mehr passive Rolle zu Teil wird und sie dahin zu liegen kommen, wohin sie durch die mehr aktiven Elemente verschoben werden. Infolge der Zellenvermehrung in den Ektodermzellen finden bedeutende Zellenverschiebungen an der Grenze zwischen Ektoderm- und Entodermzellen statt, wodurch die Einstülpung der Entodermzellen eingeleitet wird. Die Einstülpung beginnt an der Grenze zwischen Mikro- und Makromeren, wo der Unterschied zwischen Wachstumsenergien beider Elemente am größten ist. Da aber die Zellenvermehrung nicht überall gleichmäßig vor sich geht, sondern sich vorzugsweise an einer Seite konzentriert, die zur Dorsalseite der Gastrula wird, so erklärt sich dadurch die Ungleichmäßigkeit und die radiale Unsymmetrie der Einstülpung. Nämlich, während an anderen Stellen die Entodermzellen nach innen hinein eingestülpt werden, stülpen sich an dieser Seite die Ektodermzellen selbst nach innen ein. Mit andern Worten, die Zellen, die vom dorsalen Umschlagsrande aus nach innen wachsen, bilden die dorsale Wand der inneren Höhle und verdrängen, indem sie wachsen, die eigentlichen Entodermzellen, welche auf solche Weise an die ventrale Wand und an die Seiten der Höhle zu liegen kommen, und vielleicht nur wenige Entodermzellen bleiben im Vorderende der dorsalen Wand. Zugleich wächst der Umschlagsrand selbst nach hinten und schließt allmählich den sogenannten Gastrulamund. Dadurch kommt eine radial unsymmetrische, aber zugleich, da die Rückenseite markiert ist, bilateral symmetrische Gastrula zu Stande. Ich betrachte also die Vermehrung und Verschiebung der Ektodermzellen als gemeinsame Ursache der Einstülpung und der Schließung des Gastrulamundes.

Wenn, wie es Hatschek voraussetzt, die Entodermzellen dabei eine aktive Rolle spielten, welche, indem sie die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit resorbierten, sich nach innen einstülpten,

so würde die Einstülpung ganz gleichmäßig und radiär symmetrisch vor sich gehen, da alle Entodermzellen sich in gleichen Bedingungen in dieser Hinsicht befinden und darum alle Zellen gleichmäßig diese Flüssigkeit resorbieren können; mit andern Worten, die Gastrula würde dann durch polare Einstülpung sich bilden, wie es Kowalewsky beschreibt. Es ist sonderbar, dass Hatschek selbst diesen Umstand nicht beachtet hat. Seine eignen Abbildungen sprechen nicht zu Gunsten seiner Auffassung. Bezüglich dieser Abbildungen sagt er: „Bei der Orientierung der Figuren ist zunächst die als Vorderende gekennzeichnete schärfer gekrümmte Stelle der Wölbung berücksichtigt. Ich bin dadurch zum Schluss gekommen, dass der Gastrulamund ganz der späteren Rückseite angehört und dass der hintere Rand desselben das Hinterende des Embryo bezeichnet. Die Längsaxe wird demnach konstruiert, indem man von der scharf gekrümmten Stelle der Wölbung, die das Vorderende bezeichnet, durch den hinteren Rand des Gastrulamundes eine gerade Linie zieht“ (S. 31). Man vergleiche nun von diesem Gesichtspunkte aus seine Fig. 24, 26, 29 und 33 mit einander. Hatschek glaubt, dass die eine Form (mützenförmige Gastrula) (Fig. 24) in die andere verschmälerte (Fig. 33) durch einfachen mechanischen Prozess ohne bedeutende Zellverschiebungen übergeführt wird. Diese Erklärung halte ich geradezu für unmöglich. Wenn man nämlich in beiden erwähnten Figuren das Vorderende berücksichtigt, so sieht man, dass die ventrale Seite in Fig. 33 etwa dieselbe geblieben wie in Fig. 24, die Dorsalseite aber in Fig. 33 viel länger geworden, man könnte sogar sagen, fast eine Neubildung ist. Die Bildung der dorsalen Seite kann durch keinen mechanischen Prozess erklärt werden: da das Vorderende nicht auf die Seite geschoben werden darf, so bewege und falte man, wie man will, — die dorsale Seite kann nicht ohne bedeutende Zellverschiebungen gebildet werden. Nach meiner Ansicht aber erklärt sich die Bildung und das Wachstum der dorsalen Seite durch die Zellverschiebungen und das Wachstum des dorsalen Umschlagsrandes nach hinten, also durch einen Prozess, der auf die Zellenvermehrung der Ektodermzellen an dieser Seite zurückzuführen ist. Es ist weiter hervorzuheben, dass die Entodermzellen nur ein Drittel der Blastulawand bilden und darum nicht ausreichen, um die ganze innere Wand der Gastralhöhle zu bilden — dadurch schon wird die Beteiligung der Ektodermzellen an der Bildung derselben wahrscheinlich. Hatschek glaubt zwar diese Schwierigkeit durch die Angabe beseitigt zu haben, dass diese Zellen während der Einstülpung an Größe zunehmen; aber diese Angabe kann ich nicht bestätigen. Ich habe mir diese kleine kritische Abschwweifung erlaubt, um darzuthun, dass Hatschek's Deutung des Einstülpungsprozesses bei *Amphioxus* nicht zutreffend ist und dass seine Abbildungen nicht immer zu Gunsten seiner Auffassung sprechen.

Was meine Untersuchungen betrifft, so belehren sie mich, dass die Zellen der dorsalen und ventralen Wand der Gastrulahöhle verschiedenen Ursprung und verschiedene Bedeutung haben. Die dorsale Wand derselben ist fast ganz von den Ektodermzellen gebildet, die vom dorsalen Umschlagsrande aus hineinwachsen, die Seiten- und die ventrale Wand der Höhle von den eigentlichen Entodermzellen. Auf den Querschnitten der Gastrula kann man sehen, dass die Zellen hier und dort verschiedenes Ansehen haben. Erstens sind die Zellen der dorsalen Wand etwas niedriger als die der ventralen Wand¹⁾. Bei einigen Messungen ergab sich, dass die ersteren $16\ \mu$, die letzteren $24\ \mu$ hoch sind. Zweitens sind die Zellen der dorsalen Wand etwas durchsichtiger, was dadurch bedingt ist, dass sie weniger Dotterkörnehen enthalten, als die Zellen der ventralen Wand. Dieser Unterschied in der Größe und im Gehalt an Dotterkörnehen erklärt sich ganz wohl dadurch, dass sie verschiedenen Ursprung haben. Die ersteren sind aus durchsichtigeren Mikromeren, die letzteren aus dunkleren (dotterreicherem) Makromeren entstanden. Wie die weiteren Entwicklungsstadien lehren, stellt diese dorsale Wand der Höhle die ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms dar, indem aus der mittleren Zellenpartie derselben die Chordaplatte, aus zwei seitlichen Teilen das der Chorda anliegende Mesoderm sich bildet, aus welchem, wie bekannt, Muskelemente entstehen. Die eigentlichen Entodermzellen geben jederseits einige an die ersteren angrenzenden Zellen als ihren Beitrag zur Bildung des Mesoderms ab; die Ränder des übrig gebliebenen Entoderms wachsen unter den seitlichen Mesodermanlagen nach der Mittellinie zu, vereinigen sich unter der Chorda und bilden auf solche Weise den Darm.

Das Hauptergebnis dieser Untersuchung ist, dass in der Einstülpung bei *Amphioxus* zwei verschiedene Prozesse zu unterscheiden sind: erstens die Einstülpung der Entodermzellen, aus denen der Darm gebildet wird, (es ist ein palingenetischer Prozess — die Gastrulation); zweitens die Einstülpung der Ektodermzellen vom dorsalen Umschlagsrande aus, die als ein cenogenetischer Prozess zu betrachten ist, der mit der Gastrulation nichts zu thun hat und durch den die Bildung der Chorda und des Mesoderms eingeleitet wird. Diese ektoblastogene Anlage der Chorda und des Mesoderms hat mit dem Darm nichts zu thun und gehört nicht zum Entoderm, wenn wir mit dem Namen Entoderm nichts anderes als jenes primäre Keimblatt bezeichnen wollen, welches dem inneren Keimblatte der *Archigastrula* oder dem inneren Blatte der Cölenteraten homolog ist. — Weiter ist aus dieser Untersuchung

1) Siehe Fig. 2, die einen Querschnitt durch ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium darstellt.

ersichtlich, dass die Gastrula von *Amphioxus* keineswegs als eine Archigastrula zu betrachten ist. Wenn man ihr unumgänglich einen bestimmten Rang in der bekannten Gastrulahierarchie beilegen will, so ist sie eher als eine Amphigastrula zu betrachten.

Dieses Ergebnis ist von großer Bedeutung für das Verständnis der ähnlichen Entwicklungsvorgänge bei höheren Wirbeltieren. Bisher war es sehr schwer zu erklären und in Uebereinstimmung miteinander zu bringen, dass, während bei *Amphioxus* und bei niederen Wirbeltieren das zweiblättrige Stadium durch Einstülpung sich bildet, bei Amnioten die Einstülpung in einem zweiblättrigen Stadium stattfindet, wenn das untere Blatt schon vorhanden ist. Es wurden verschiedene Versuche von verschiedenen Seiten gemacht, um diese Schwierigkeit zu beseitigen. Aber diese Versuche sind nicht glücklich zu nennen. Von der Ueberzeugung ausgehend, dass das echte Entoderm seine Entstehung einer Einstülpung verdanken muss, hofft man der Schwierigkeit abzuhelfen, indem man dem unteren Keimblatt des zweischichtigen Stadiums der Amnioten entweder andere Benennungen gibt, oder ihm jede Teilnahme an der Bildung des Embryo und zwar mit Unrecht absprechen will. Ich werde auf diese Frage hier nicht näher eingehen, da sie in einer kurz nach dieser folgenden Mitteilung erörtert werden soll. Hier will ich nur darauf hinweisen, dass ich nach meinen Untersuchungen die Dinge in anderem Lichte sehe. Es besteht für mich keine Schwierigkeit für die Erklärung der Einstülpung in einem zweischichtigen Stadium bei Amnioten. Wir haben gesehen, dass in der Einstülpung bei *Amphioxus* zwei verschiedene Prozesse auseinanderzuhalten sind: die Gastrulation und die ektoblastogene Einstülpung. Indem wir von *Amphioxus* zu niederen Wirbeltieren und dann zu Amnioten übergehen, sehen wir, dass der palingenetische Prozess — die Gastrulation — obgleich sie sich in Form der Umwachsung vollzieht, je weiter, desto mehr unterdrückt wird; der cönogenetische Prozess — die ektoblastogene Einstülpung — dagegen in der Entwicklung der Chordaten deutlich auftritt und ihre volle Ausbildung bei Amnioten erreicht.

Ein anderer Punkt, in welchem ich von Hatschek abweiche, betrifft die rätselhaften Polzellen des Mesoderms. Da diesen Zellen von vielen Forschern, namentlich von Rabl eine große Bedeutung zugeschrieben wurde, bei Hatschek aber nur wenige Angaben darüber sich finden, so wollte ich über dieselben ins Klare kommen und ihr weiteres Schicksal verfolgen. Aber leider kann ich keine positiven Angaben darüber mitteilen. Meine Ergebnisse in dieser Hinsicht kann ich kurz fassen, indem ich erkläre, dass ich solche Zellen, welche sich, wie es Hatschek beschreibt und abbildet, durch ihre Größe, rundliche Form und größeren Kern vor allen übrigen Entodermzellen auszeichnen, am ventralen Rande des Gastrulamundes

weder an lebenden Larven, noch auf Osmiumkarminglyzerinpräparaten, noch auf Schnitten trotz vielen Suchens auffinden konnte — ein Resultat, das der vielen darauf angewendeten Mühe durchaus nicht entspricht.

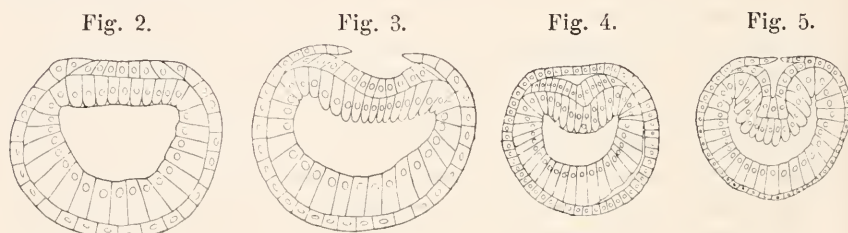
Dieses negative Ergebnis kann natürlich gegenüber den positiven Angaben von Hatschek die Frage nicht entscheiden, bis andere Forscher es bestätigen oder widerlegen ¹⁾. Aber die positiven diesbezüglichen Angaben Hatschek's sind nicht nur undeutlich, sondern auch zum Teil unrichtig. Diese Polzellen des Mesoderms, die stets den hinteren Körperpol bezeichnen, sollen nach Hatschek bei der Bildung des Mesoderms den hinteren Abschluss desselben bilden. Ich habe schon erwähnt, dass ich solche Zellen, die sich durch ihre Größe etc. von den übrigen Zellen unterscheiden, nicht auffinden konnte. Man könnte freilich annehmen, dass diese den hinteren Körperpol bezeichnenden Zellen sich von den übrigen Zellen nicht unterscheiden und dessenungeachtet an der Bildung des Mesoderms Anteil nehmen. Aber für solche Annahme finde ich keinen Anhaltspunkt. Denn die Angabe Hatschek's, dass die Mesodermfalten über den Gastrulamund hinausreichen und mit den zwei großen Polzellen endigen, ist zweimal unrichtig: erstens reichen die Mesodermfalten nie über den Gastrulamund hinaus, und zweitens kann kein Zusammenhang vorhanden sein zwischen den Mesodermfalten und den vermeintlichen großen Zellen, denn die ersteren liegen auf der dorsalen Seite und zwar vor dem Gastrulamunde, die letzteren sollen auf der ventralen Seite hinter dem Gastrulamunde sich befinden: es müssen also zwischen ihnen die gewöhnlichen Entodermzellen liegen. Ebenso unrichtig finde ich die Vermutung Hatschek's, dass diese Polzellen das Material der noch ungegliederten Mesodermanlage repräsentieren. Ich habe weder bei Hatschek, noch an meinen Präparaten Angaben zu Gunsten dieser Ansicht gefunden, denn gerade an dieser Stelle habe ich keine einzige Mitose gesehen. Nach meinen Befunden also muss ich diese Polzellen als Bildner des Mesoderms entschieden in Abrede stellen. Darum ist es für mich ganz unverständlich, wie Rabl gerade diese problematischen Polzellen von *Amphioxus* für den Ausgangspunkt seines peristomalen Mesoderms bei Wirbeltieren hält.

Jetzt will ich zur Frage über die Bildung des Mesoderms übergehen. Kowalewsky hat in seinen „Weiteren Studien“ die folgereiche Entdeckung gemacht, dass das Mesoderm bei *Amphioxus* aus Längsfalten des Entoderms entsteht, die allmählich von vorn nach hinten in einzelne Ursegmente sich gliedern. Auf solche Weise werden die Ursegmente als Ausstülpungen des Urdarms, die Höhlen der-

1) Ich möchte hier nur hervorheben, dass auch Kowalewsky diese Polzellen nicht gefunden hat.

selben, die zur Leibeshöhle werden, als Divertikel der Urdarmhöhle geschildert. Hatschek hat diese wichtigen Entdeckungen von Kowalewsky im wesentlichen bestätigt und in einigen Punkten genauer ausgeführt.

Da ich gefunden habe, dass die dorsale Wand der Gastrulahöhle anderen Ursprung hat als die ventrale Wand, und dass an der Bildung der Mesodermfalten sowohl eingestülpte Ektodermzellen wie die seitlichen Entodermzellen Anteil nehmen, so kann ich die Mesodermbildung bei *Amphioxus* als eine paarige Aussackung des Entoderms nicht auffassen. Außerdem weiche ich nicht nur in der Deutung, sondern auch in der Schilderung der Bildung des Mesoderms und der Leibeshöhle nicht unwesentlich von beiden berühmten Zoologen ab. Meine Darstellung wird durch folgende Figuren illustriert (Fig. 2, 3, 4 und 5).



Vier Querschnitte durch vier verschiedene *Amphioxus*-Larven (bei 160facher Vergrößerung), welche die Einsenkung der Medullarplatte und die in inniger Beziehung damit stehende Bildung der Mesodermfalten demonstrieren sollen.

Nachdem die bilateral-symmetrische Gastrula mit flacher Rückenseite sich gebildet hat, dauert die Vermehrung der Ektodermzellen fort. Man kann besonders rege Zellteilung auf der Rückenseite der Gastrula beobachten — ein Vorgang, der zur Bildung der Medullarplatte führt. Es grenzt sich nämlich hier die zentrale Zellenpartie von den seitlichen Teilen ab (Fig. 2). Dabei lassen sich zahlreiche Mitosen beobachten, und zwar sowohl in der zentralen Platte, die zur Medullarplatte wird, wie in den seitlichen Teilen, von denen die Medullarplatte überwachsen wird. Auf der Abbildung (Fig. 3), die einen Querschnitt durch solches Stadium darstellt, sieht man, dass die Zahl der Zellen in der Medullarplatte beträchtlich zugenommen hat, und zugleich lässt sich die Einsenkung der Medullarplatte und die Ueberwachsung derselben deutlich erkennen. In den folgenden Stadien wird die Einsenkung der Medullarplatte tiefer (Fig. 4 und 5); diese Medullarfurche wird endlich ganz vom Ektoderm überwachsen und verwandelt sich später in das Medullarrohr. Der Vorgang ist von Kowalewsky und Hatschek zutreffend geschildert. Was uns hier zunächst interessiert, ist die gleichzeitige Bildung der Mesodermfalten, die in so inniger Beziehung zur Bildung des Nervensystems steht,

dass beide Vorgänge nur im Zusammenhange geschildert werden können. Das wird schon aus der Betrachtung der beiliegenden Figuren (Fig. 2, 3, 4 und 5) ersichtlich. In Fig. 2 sind sowohl die Medullarplatte wie die dorsale Wand der Gastrulahöhle flach. In Fig. 3 macht sich zugleich mit der Einsenkung der Medullarplatte die Bildung von zwei Falten bemerkbar. In Fig. 4 u. 5 wird diese innige Beziehung zwischen den beiden Bildungen noch deutlicher markiert. Wenn man viele Präparate durchgesehen hat, so kommt man zum Schlusse, dass diese beiden Bildungen keineswegs unabhängig von einander sein können: in jedem Schnitte entspricht die Form der Medullarplatte so genau der Form der Falten, wie nur eine konkave Seite einer konvexen entsprechen kann. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diese wechselseitige Beziehung so auffasse, dass die Bildung der Mesodermfalten auf die Einsenkung der Medullarplatte zurückzuführen ist. Es ist also keine aktive Ausstülpung, es ist eine Faltenbildung, die infolge der Einsenkung der Medullarplatte jederseits entstanden ist. Man kann auch nicht diese Falten einfach als Anssackungen der dorsalen Wand der Gastrulahöhle betrachten; denn in jeder Falte muss man eine mediale und eine laterale Wand unterscheiden. Die mediale Wand ist von den Zellen der dorsalen Wand der Höhle gebildet und stellt darum die ektoblastogene Anlage des Mesoderms dar, die laterale ist von den eigentlichen Entodermzellen gebildet.

Hatschek glaubt, dass die Bildung der Mesodermfalten zunächst auf eine bedeutendere Flächenausdehnung des Entoderms in der Rückenregion zurückzuführen sei (S. 47). Dafür aber finde ich keinen Anhaltspunkt, weder bei Hatschek, noch in meinen eigenen Präparaten. Wie schon erwähnt, lassen sich während aller dieser Entwicklungsvorgänge im Ektoderm zahlreiche Mitosen beobachten. Dagegen ist zu erwähnen, dass Mitosen in den Zellen, aus welchen die Längsfalten gebildet werden, in diesem Stadium sehr selten sind und, wenn vorhanden, immer solche Richtung haben, dass die Teilung der Zelle in eine obere und eine untere Hälfte sich vollziehen muss — ein Vorgang, der keineswegs im Sinne der Flächenausdehnung, vielmehr im Sinne der sich vorbereitenden Abspaltung der Zellen gedeutet werden kann. Jedenfalls sind die Mitosen in den Mesodermfalten verhältnismäßig zu selten, um die Bildung der Falten zu erklären. Ich werde noch Gelegenheit haben, auf diese Mitosen zurückzukommen, und dann wird es sich zeigen, wozu sie eigentlich dienen und was sie bewirken.

Um diese Faltenbildung nicht zu überschätzen und ihre Bedeutung richtig aufzufassen, muss man nur aufmerksam zusehen, in welcher innigen Beziehung das Entstehen der Falten zur Bildung des Nervensystems steht. Hatschek gibt zwar zu, dass das Auftreten der Rückenfurche nicht nur die Bildung des Nerven-

rohres einleitet, sondern auch in ebenso inniger Beziehung zur Bildung der Mesodermfalten steht, aber dessenungeachtet schreibt er dabei die aktive Rolle den Entodermzellen zu. Seine eigenen Worte lauten folgendermaßen: „Ich möchte bei der Mechanik dieser Prozesse dem Entoderm die überwiegend aktive Rolle zuschreiben. Man wird schon bei oberflächlicher Betrachtung der Abbildungen viel eher der dicken Entodermsschichte eine aktive Leistung bei den Formveränderungen zumuten, als der dünnen ektodermalen Deckschichte“ (S. 46). Sonderbarer Schluss! Ich brauche freilich nicht Hatschek darauf aufmerksam zu machen, dass die Zellendicke keineswegs als ein wahres Merkmal der aktiven Leistung zu betrachten ist, denn Hatschek selbst spricht an einer anderen Stelle seiner Studien die ganz richtige Ansicht aus, dass die Wachstumsenergie dort, wo die Dotterkörner schneller aufgebraucht werden, eine stärkere ist. Und was sehen wir in der That in der Entwicklung des *Amphioxus*? In allen bisher geschilderten Prozessen spielen die sich rasch teilenden kleineren Ektodermzellen eine aktive Rolle, während die größeren und dickeren Entodermzellen dabei sich passiv verhalten. Diese auf einander folgenden Vorgänge — die Abflachung der Rückenseite, die Abgrenzung, Einsenkung und Ueberwachsung der Medullarplatte — sind auf Wachstumserscheinungen im Ektoderm zurückzuführen. Jetzt will ich noch ein Beispiel anführen. Hatschek hat ganz richtig angegeben, dass die Ueberwachsung der Medullarplatte hinten zu den Seiten des Gastrulamundes beginnt und nach vorn fortschreitet, aber er versucht nicht diese Thatsache zu erklären. Ich erkläre mir dies folgendermaßen. Wie schon erwähnt, findet die Zellenvermehrung nicht nur auf der Dorsalseite der Gastrula, wo die wichtigsten Vorgänge sich abspielen, sondern auch, obgleich in viel schwächerem Grade, im übrigen Ektoderm statt. Daher kommt es, dass, wenn die Einstülpung sich vollzogen hat und die Einsenkung der Medullarplatte sich beobachten lässt, die Ektodermzellen am ventralen Rande des Gastrulamundes sich auszubreiten anfangen, und zwar in der einzigen freien Richtung, d. h. sie fangen an den Gastrulamund zu überwachsen. Sie überbrücken also zunächst den Gastrulamund und liefern ihren Beitrag zur Ueberwachsung des hinteren Teiles der Medullarplatte zu der Zeit, als im vorderen Teile derselben noch keine Spur davon ist.

Die Gebrüder Hertwig und nach ihnen viele andere Embryologen sehen in der Bildung der Mesodermfalten bei *Amphioxus* einen wichtigen, für alle Wirbeltiere bedeutungsvollen Prozess, der so zu deuten sei, dass der Urdarm durch diese Falten in drei Abteilungen zerfällt: in einen mittleren Raum (den definitiven Darm) und zwei seitliche Divertikel (Cölomsäcke), die zur Leibeshöhle werden. Aus dem Mitgeteilten ist ersichtlich, dass ich die Dinge in anderem Lichte sehe. Aber davon abgesehen, dass die Wand der Gastrulahöhle bei

Amphioxus keineswegs als ein einheitliches Gebilde zu betrachten ist, dass die dorsale Wand derselben anderen Ursprung hat als die ventrale Wand, dass also diese Falten keineswegs als Divertikel der Urdarmwand betrachtet werden dürfen, abgesehen von all dem will ich jetzt meine Beobachtungen anführen, die entschieden beweisen, dass die Höhlen dieser Falten keineswegs zur Leibeshöhle werden. Diese Höhlen verschwinden in jedem Ursegment bald, nachdem dasselbe sich abgeschnürt hat. Dann bilden sich durch Aneinanderweichen der Zellen die echten Ursegmenthöhlen, die unmittelbar in die Leibeshöhle übergehen.

Indem ich die Serien von Schnitten durch Larven mit 6–8 Ursegmenten untersuchte, wurde ich darauf aufmerksam, dass die Höhlen in den Ursegmenten nur selten sich bemerken ließen, größtenteils aber die Ursegmente solide Zellenhaufen darstellten. Da die Frage von großer Bedeutung ist, so habe ich viele Serien darauf untersucht. Um die Resultate der Untersuchung möglichst objektiv darzustellen, will ich hier eine solche Serie beschreiben; ich muss dabei hinzufügen, dass alle Serien in dieser Hinsicht miteinander übereinstimmen und dieselbe Bedeutung haben. Die Serie enthält 28 Schnitte von $7\frac{1}{2} \mu$ Schnittdicke. Die Schnitte beginnen hinten und gehen nach vorn. Schnitte 1–4 stellen nichts Besonderes dar; Schnitte 5 und 6 zeigen die Gastralaböhle mit Mesodermfalten; Schnitt 7 — links ist das Mesoderm schon abgeschnürt und stellt einen soliden Zellenhaufen dar, rechts ist noch Mesodermfalte vorhanden; Schnitt 8 — links solider Zellenhaufen, rechts ist die Mesodermfalte schon abgeschnürt, aber zeigt noch eine kleine Höhle. Schnitte 9–18 stimmen miteinander darin überein, dass das Mesoderm sowohl rechts wie links solide Zellenhaufen darstellt ohne jede Spur von Höhle (Fig. 6); Schnitt 19 — links eine Höhle im Mesoderm; rechts keine Höhle; Schnitt 20 — keine Höhle weder rechts noch links; Schnitt 21 — links ist eine Höhle zu sehen, rechts keine Höhle; Schnitte 22 und 23 zeigen eine deutliche Höhle im Mesoderm sowohl rechts wie links (Fig. 7); Schnitt 24 zeigt die Mesodermfalten rechts und links; Schnitte 25–28 stellen für uns nichts Besonderes dar.

Fig. 6.

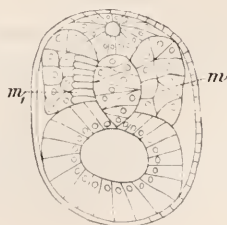
Fig. 7.

Zwei Querschnitte aus einer Serie.

Vergrößerung 320.

Erklärung im Text.

m = Mesoderm; m_1 = Muskelemente.



Es ist deutlich, dass Schnitte 22 und 23 das erste Ursegment getroffen haben, welches eine deutliche Höhle zeigt: diese Höhle ist links auch auf Schnitt 21 zu sehen. Schnitt 20 zeigt die Scheidewand zwischen 1. und 2. Ursegment; Schnitt 19 hat das zweite Ursegment getroffen, welches links eine Höhle zeigt, rechts dagegen ganz solid ist; Schnitte 18, 17 . . . bis 9 zeigen die folgenden Ursegmente ohne jede Spur von Höhle. Das jüngste Ursegment ist auf den Schnitten 8 und 7 zu sehen, aus denen ersichtlich ist, wie das Verschwinden dieser Höhle im Mesoderm vor sich geht. Auf dem Schnitte 7 ist die Mesodermfalte noch offen; auf dem Schnitte 8 rechts ist das Mesoderm schon abgeschnürt, hat aber noch eine kleine Höhle; links ist schon keine Höhle zu sehen. Nach der Untersuchung meiner Serien kann ich behaupten, dass die Höhle in dem jüngsten Ursegment rechts im Begriffe ist zu verschwinden; in demselben Ursegment links ebenso wie in den folgenden Ursegmenten ist sie schon verschwunden. Was die Höhlen betrifft, welche im ersten Ursegment und im zweiten Ursegment links zu sehen sind, so stellen sie die echten definitiven Ursegmenthöhlen dar, die durch Auseinanderweichen der Zellen sich bilden.

Ich habe auch Längsschnitte (und zwar sowohl Horizontal- wie Sagittalschnitte) untersucht und bin zu denselben Resultaten gekommen. Die Längsschnitte sind in dieser Hinsicht sehr demonstrativ, da man auf einem solchen Schnitte alle Ursegmente auf einmal überblickt.

Nach allen diesen Untersuchungen stelle ich mir den Vorgang folgendermaßen vor. Während der Abschnürung der Ursegmente verengt sich der Spalt der Mesodermfalte und nach der Abschnürung kommt er bald zum Schwunde, ohne die Ursegmenthöhle zu bilden. Vor allem legen sich die mediale und laterale Wand der Falte an einander an; dann dazu trägt noch die Vermehrung der Mesodermzellen bei, welche früher schon erwähnt wurde, weil in den Mesodermfalten sich manchmal Mitosen sehen lassen, in dem abgeschnürten Mesoderm aber die Zahl der Zellen etwas zugenommen hat. Indem die Zellen sich weiter vermehren und das untere Ende des Mesoderms nach unten zwischen Darm und äußere Bedeckung zu wachsen beginnt, bilden sich die echten Ursegmenthöhlen durch Auseinanderweichen der Zellen (Fig. 7). Die Bildung dieser Höhlen geht von vorn nach hinten. Daher kommt es, dass, während in den vorderen Ursegmenten die echten Höhlen zu sehen sind, die mittleren Ursegmente ganz solide Zellenhaufen darstellen. Auf weiteren Stadien aber bekommen auch sie die Höhlen. Und so geht es allmählich weiter.

Daraus ist klar, dass die Mesodermfalten mit ihrer Höhle bei *Amphioxus* nur eine äußere zufällige Erscheinung darstellen, der man keine besondere phylogenetische Bedeutung zumuten kann. Die Leibeshöhle hat hier mit den vermeintlichen Urdarm-

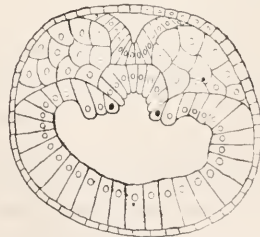
divertikeln nichts zu thun. Es ist also nur eine scheinbare Enterocölie, die in Wirklichkeit nicht existiert, da die Leibeshöhle wie bei allen Wirbeltieren durch Auseinanderweichen der Zellen gebildet wird. Es darf darum keine Rede davon sein, dass *Amphioxus* ein Enterocölier ist, geschweige denn davon, dass alle Wirbeltiere von einem Enterocölier abzuleiten sind, da ein solcher unter allen Chordaten nicht existiert.

Zum Schluss noch ein paar Worte über die Chorda. Aus dem Mitgeteilten folgt, dass die Chorda bei *Amphioxus* aus einer ektoblastogenen Anlage entsteht. Ich will aber nicht verschweigen, dass vielleicht im vorderen Teile auch die Entodermzellen an der Bildung der Chorda sich beteiligen. Es wurde schon bei der Schilderung der Einstülpung erwähnt, dass, während die dorsale Wand der Gastrulahöhle von den eingestülpten Ektodermzellen gebildet wird, im vorderen Teile dieser Wand vielleicht wenige Entodermzellen bleiben. Es war mir unmöglich ihre Beteiligung an der Bildung der Chorda direkt nachzuweisen, obgleich diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden kann. Jedenfalls kann die Beteiligung dieses „Chordaentoblastes“ an der Bildung der Chorda nur sehr unbedeutend sein. Die Angabe Hatschek's, dass die seitlichen Zellen der Chorda an der Bildung der Chorda keinen Anteil nehmen und bei der Bildung des Darmes das dorsale Schlussstück desselben bilden, konnte ich nicht bestätigen. Nach meinen Befunden biegen sich, nachdem die Mesodermfalten sich abgeschnürt haben, die Ränder der Chordaplatte nach unten (vielleicht infolge des Druckes der angrenzenden Teile). Es bildet sich dadurch eine Chordafalte, die den sich zusammenschließenden Rändern des Darmes (des Entoderms) so anliegt, dass sie in die Darmwand wie eingeschaltet erscheint (Fig. 8). Wie früher in der

Fig. 8.

Vergrößerung 320. Erklärung im Text.

Schwarze Kerne bedeuten Mitosen.



Chordaplatte, so kann man jetzt und später in der Chordafalte, solange die Zellen regelmäßig (je vier jederseits) gelagert sind, 8 Zellen zählen. In den angrenzenden Entodermzellen des Darmes lassen sich häufig Mitosen bemerken, was darauf hinweist, dass diese Ränder gegen einander wachsen. Auf dem Schnitte, der auf Fig. 8 abgebildet ist, waren zwei Mitosen vorhanden. Indem diese Ränder gegen

einander rücken, wird die Chordafalte geschlossen und es beginnt die schon von Hatschek beschriebene Verschiebung der Chordazellen. Die Chorda bleibt noch einige Zeit lang in die Darmwand eingeschaltet und manchmal ist es sehr schwer, die Grenze zwischen den Chordazellen und den Entodermzellen des Darmes zu ziehen. Aber aus solchen unklaren Bildern darf man freilich keine Schlüsse ziehen, denn auf anderen Schnitten lässt sich diese Grenze sehr deutlich sehen (Fig. 6 und 7). Weiter wird die Chorda allmählich ausgeschaltet, indem sie zuerst etwas in die Darmwand eingekeilt bleibt, dann wird ihr unterer Rand abgerundet und ganz vom Darm gesondert. Die Beteiligung der Chordazellen an der Bildung des Darmes konnte ich dabei nicht bemerken.

Aus dem Gesagten folgt, dass die Verbindung der Chorda mit dem Entoderm eine sekundäre Erscheinung ist. Mit ebensolchem Recht wie bei den höheren Wirbeltieren können wir auch bei *Amphioxus* die Einschaltung der Chorda in das Entoderm und die Ausschaltung derselben unterscheiden.

In einer demnächst folgenden Mitteilung, in der dieselben Entwicklungsvorgänge bei verschiedenen Wirbeltieren geschildert werden, sollen alle diese Befunde die phylogenetische Verwertung finden.

Kostino, im August 1892.

Max Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz.

Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen.

Jena, G. Fischer, 1892.

„Die lebendige Substanz der rhizopodoïden Zelle mit ihrer Bewegung muss Ausgangspunkt für die Untersuchung der Kontraktionserscheinung sein. Es heißt die Lösung des Kontraktionsproblems unnötig erschweren, wenn man die Behandlung bei der quergestreiften Muskelzelle beginnt, wo die Differenzierung der lebendigen Substanz und ihre einseitige Anpassung an eine bestimmte Leistung ihren höchsten Entwicklungsgrad und ihre größte Komplikation erreicht hat“. Nach dem in diesen Sätzen von dem Verfasser ausgesprochenen Prinzip hat derselbe es unternommen, einer Untersuchung der Kontraktionserscheinungen näher zu treten, zu welcher ihn Studien über die physiologische Bedeutung des Zellkerns angeregt und ihm das erste grundlegende Material geliefert hatten. Er glaubt in Anbetracht der neuen Gesichtspunkte, welche ihm die warm von ihm befürwortete und auch hier angewandte zellular-physiologische Methode eröffnet hat, die Hoffnung zu einer erfolgreichen Behandlung des alten Problems hegen zu dürfen, obgleich sich an demselben schon so mancher hervorragende Forscher mit vielem Aufwand von Zeit und Geist vergeblich versucht hat.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Lwoff Basilius

Artikel/Article: [Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. 729-744](#)