die Spindeln werden sich senkrecht zur Ebene des stärksten Druckes, d. h. polwärts, zu stellen suchen.

Beide Momente — der Mangel eines polaren Widerstandes und der stärkere äquatoriale Druck — wirken also in den Zellen der polaren Kränze gleichzeitig und in gleichem Sinne. Sie summieren einander und erschweren so zwiefach die äquatoriale Stellung der Spindeln in diesen Kränzen. Die äquatoriale Stellung wird daher immer nur annäherungsweise stattfinden können, die Spindel wird nicht genau in den Aequator der Zelle fallen, sondern sie wird gegen den Pol hin ausweichen. In Folge dessen wird auch die meridionale Furche einen etwas schrägen Verlauf nehmen.

Mit der Ablenkung der Spindeln von der äquatorialen Richtung in die Richtung des kleinsten Widerstandes, d. h. nach den Polen zu, sind aber die Bedingungen für ein Herausrücken der Teilprodukte aus dem Verbande des Zellenkranzes gegeben. Entsprechend der polaren Ablenkung der Spindeln werden die neugebildeten Zellen in die an den Polen bestehende Lücke, so weit es der Raum zulässt, hineingeschoben, und auf diese Weise wird die Bildung einer rings geschlossenen Blastula angebahnt. Damit ist die von Selenka beobachtete Verschiebung der polaren Zellenkränze auf eine rationale Basis gestellt. —

So viel über diese Verhältnisse.

Ich glaube im Vorstehenden den Nachweis geführt zu haben, dass der durch Experimente ermittelte Einfluss des äußeren Druckes auf die Richtung der Furchen auch in der normalen Entwicklung sich bethätigt, und dass er in mehrfacher Hinsicht geeignet erscheint, die Form des Entwicklungsverlaufes verständlich zu machen. Ich vermute, dass dies bald in umfassenderer Weise geschehen könnte, wenn die Embryologen künftig darauf ihr Augenmerk richten wollten.

März 1894.

Zur Ontogenie des *Amphioxus lanceolatus*.

Von **Joseph Eismond**.

(Aus dem zootomischen Institut der Universität Warschau.)

Gestützt auf genauere Studien über die Organogenie des *Amphioxus*, begann in neuester Zeit eine Anschauung sich Bahn zu brechen, dass dieser berühmte Organismus, in phylogenetischer Hinsicht betrachtet, wohl keine primär einfachste Wirbeltierform ist.

Ein solcher Gedanke, der noch faktischer Beweise bedarf, steht durchaus in direktem Widerspruch mit der für gewöhnlich vertretenen Ansicht verschiedener Autoren, welche den *Amphioxus* dennoch für eine Urform erklären und seine Ontogenieverhältnisse, ohne darin sekundäre Komplizierungen zu entziffern, als Grundschema bei Beurteilung

entwicklungsgeschichtlicher Daten der höheren Wirbeltiere ansehen. Es erwies sich wirklich auf dem Wege vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, dass einige für einzelne Wirbeltierklassen geltende Ontogenieverhältnisse auf die des *Amphioxus* gewissermaßen zurückzuführen sind; dabei erkannte man, dass ein solches Zurückführen um so leichter gelingt, je weiter man von den Amnioten zu den niederen Ichthyopsiden herabsteigt. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass die, wie man sagt, einfacheren Verhältnisse des *Amphioxus*, worauf die komplizierteren der Fische, Amphibien u. s. w. öfters noch mit gewisser Vorsicht zurückgeführt werden können, vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, sich nur auf die Keimblätterbildung und auf die Anlage der Chorda sowie des Zentralnervensystems beschränken. Dieses reicht aber, wie ich glaube, nicht aus, um die Ontogenieverhältnisse des *Amphioxus* für ganz primäre erklären zu können.

Abgesehen von der Organogenie, deren Verhältnisse uns vor allem den vermeintlich primären Charakter des in Rede stehenden Tieres in Zweifel ziehen lassen, glaube ich einen Beweis noch dafür liefern zu können, dass seine früheren Entwicklungsstadien einen deutlichen Ausdruck sekundärer Komplizierungen zu offenbaren scheinen. Diesbezüglich verdienen einige Vorgänge besonderes Interesse, deren Ablauf zeitlich mit der Keimblätterbildung zusammentrifft, in tektonischer Hinsicht aber zur Ausbildung der ersten Anlage des Zentralnervensystems in gewisser Beziehung steht.

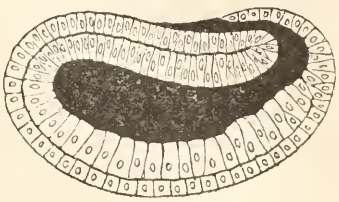
Dank den wertvollen Arbeiten Kowalewski's[1]) und Hatschek's[2]) ist es bereits sicher erkannt worden, dass die Medullaranlage beim *Amphioxus*, bevor sie sich in die Furche und daraufhin ins Rohr umbildet, epibolisch durch eine Art ektodermales Häutchen überwachsen wird. Dabei beginnt diese Ueberwachsung bereits zu der Zeit zu Tage zu treten, wo die Medullarplatte soeben als solche zu unterscheiden ist, und — was namentlich hier besonders interessant ist — geht in der Weise vor sich, dass das erwähnte Häutchen von der unteren Urmundlippe und gleichzeitig von den damit im kontinuierlichen Zusammenhange stehenden seitlichen Bezirken des Ektoderms des hinteren Abschnittes des Embryokörpers fortwächst. Da dieses Häutchen immer mehr in seinem Wachstum von hinten und den Seiten her nach vorne zu an Ausdehnung zunimmt, so bildet es, bereits auf einem früheren Stadium begriffen, einen zusammenhängenden Ueberzug, welcher nicht nur den Urmund, sondern auch die Medullarplatte selber auf eine gewisse Strecke von außen her dachförmig bedeckt. Solche Verhält-

1) A. Kowalewski, Weitere Studien über die Entwicklung des *Amphioxus lanceolatus.* Archiv f. mikr. Anat., Bd. 13, 1877.

2) Hatschek, Studien über Entwicklung des *Amphioxus.* Wien 1881.

nisse sind auf untenstehendem Schema (Fig. 1) veranschaulicht, welches die Beziehung des besprochenen Häutchens zum Embryokörper auf dem Medianschnitt illustriert.

Fig. 1.



Die in Rede stehenden Verhältnisse sind durch Kowalewski in folgender Weise erklärt worden: . . . „Das hintere Ende der Rückenfurche umgibt die Einstülpungsöffnung nach rückwärts, wobei deren hinterer Rand auch den hinteren Rand der Rückenfurche bildet. Die jetzt beginnende Schließung der Rückenfurche geht hier, sowie bei den anderen Wirbeltieren, von hinten aus, wobei die ganz hinteren Ränder, welche die Einstülpungsöffnung rückwärts begrenzten, sich aufheben, eine Art Dach über diese Oeffnung bilden und, immer mehr und mehr nach vorne wachsend und mit den seitlichen Rändern der Rückenfurche verschmelzend, den Rücken resp. das Nervenrohr zu bilden beginnen“ (l. c. S. 184). Die Ungenauigkeit dieser Darstellung Kowalewski's besteht vor allem darin, dass, er zwar einmal in dem Fortwachsen des Häutchens, wodurch die Medullaranlage bedeckt wird, die Schließung der Rückenfurche erblickt, aber dennoch weiter angibt, dass die letztere „obgleich von außen vollständig bedeckt, innen unter der Haut noch offen ist“ . . . (l. c. S. 184). Ferner irrte der genannte Forscher, indem er sich äußerte, dass die beginnende Schließung der Rückenfurche beim *Amphioxus* „sowie bei den anderen Wirbeltieren“ von hinten ausgeht, d. h. dass sie vom Blastoporus her in der Richtung nach vorne zu fortschreitet. Wir wissen indessen ganz sicher, dass dies gerade nicht der Fall ist, weil die Schließung der Nervenrinne bei allen Wirbeltieren an der Stelle beginnt, welche dem Mittelhirn entspricht, und von da nach hinten, wie auch nach vorne zu allmählich fortschreitet, was zur Folge hat, dass sich hinten (sowie auch vorne) stets eine Stelle lange Zeit erhalten bleibt, wo das Nervenrohr noch geöffnet ist. Geht also die Schließung der Medullarfurche beim *Amphioxus* in der Weise vor sich, wie dies Kowalewski geschildert hatte, so könnten die bei allen Wirbeltieren so gleichartigen Verhältnisse mit den gleichnamigen und zugleich „einfacheren“ des *Amphioxus* keineswegs in Uebereinstimmung gebracht werden. Das ist übrigens ganz begreiflich, da Erscheinungen, welche miteinander nichts zu thun haben, niemals miteinander zu harmonieren vermögen. Aus Angaben von Hatschek ist es gerade zu entnehmen, dass die besprochene Ueberwachsung der Medullarplatte — welche Erscheinung außer dem *Amphioxus*

bloß bei den Tunikaten zu erkennen ist, — mit der eigentlichen Differenzierung der Medullaranlage nicht verwechselt werden kann. Die diesbezüglichen Befunde Hatschek's, obwohl er dieselben näher nicht erklärt und darin eine Beziehung zur Bildung des Zentralnervensystems erblickt, lauten folgendermaßen: Die Ueberwachsung der Medullaranlage schreitet sehr rasch vorwärts, während unterhalb der Haut ein noch weit offenes Medullarrohr vorhanden ist, so dass die Höhlung zwischen der Medullarplatte und äußerer Haut wie eine flache Spalte aussieht. . . . Zusammenkrümmung der Medullarplatte ist mit einer Verschmälerung der letzteren verbunden, welche dadurch bedingt ist, dass die Zellen ihre Form verändern, indem sie zu hohen schmalen keilförmigen Zellen sich umgestalten. Dieser Prozess nimmt in der Region des ersten Ursegmentes seinen Anfang und schreitet nach hinten zu weiter fort. Wir sehen denselben in den Stadien dieses Entwicklungsabschnittes ungefähr ebensoweit nach hinten vorgeschritten, als die Ursegmentbildung. . . . . „Wir sehen, dass die Bildungsprozesse am Medullarrohre jetzt, dem metamerischen Typus entsprechend, von vorne, wo die älteren Ursegmente liegen, nach hinten zur Region der jüngeren fortschreiten, während die Ueberwachsung der Medullarplatte in umgekehrter Richtung erfolgte“ (l. c. S. 44).

Was soll demnach diese Ueberwachsung selbst bedeuten? Da die Umbildungen der Medullaranlage beim *Amphioxus* im wesentlichen auf demselben Wege, wie bei allen Wirbeltieren vor sich gehen, indem — wie dies ja aus den oben angeführten Angaben Hatschek's ersichtlich ist — die Zusammenkrümmung der Medullarplatte und deren erste Schließung ins Medullarrohr an der Stelle beginnt, welche in topographischer Beziehung nicht in Blastoporusregion zu liegen kommt, sondern nach vorne, d. h. nach dem Kopfende gerückt ist, so sehen wir, dass die in Betracht kommende Ueberwachsung der Medullaranlage mit Differenzierung der letzteren wohl nichts zu thun hat. Dabei drängt sich unwillkürlich eine Vermutung auf, dass der besprochene Vorgang, indem er mit der Schließung der Medullarfurche nicht zu verwechseln ist, hier etwas besonderes darbieten soll. Zu einem solchen Endschlusse führt uns sowohl die Kenntnis des allgemeinen Habitus des oben erwähnten Häutchens, als auch die Weise seiner Ausbildung selber. Wir haben namentlich eine Thatsache vor uns, dass 1) dieses Häutchen in der Weise einer sich epibolisch ausbreitenden Zelllage an Ausdehnung zunimmt und 2) dass die Ueberwachsung der Medullarplatte auf dem successiven Vorwachsen der unteren Urmundlippe sowie der damit in kontinuierlichem Zusammenhange stehen-

den nächsten Abschnitte des Ektoderms beruht, welche am hinteren Ende des Embryokörpers die sich auszuzeichnen beginnende Medullarplatte seitlich umgeben. Sind solche Verhältnisse primär, so wäre es sehr schwierig zu verstehen, warum noch nie eine geringste Spur einer ähnlichen Ueberwachsung des Urmundes und der Medullarplatte bei den übrigen Wirbeltieren gefunden wurde, bei denen, wenn man will, die Sache sogar einfacher zu sein scheint?

Ich glaube, dass die Beantwortung dieser Frage unschwer zu liefern ist. Man braucht nur den Einstülpungsprozess selber beim *Amphioxus* näher zu verfolgen und noch die Erscheinungen, wodurch der gleichnamige Vorgang bei den übrigen Wirbeltieren begleitet wird, ins Auge zu fassen. Vorerst aber sei noch an Folgendes erinnert. Bei allen Wirbeltieren finden wir bekanntlich Eier, welche mit der Dottersubstanz in verschiedener Menge versehen sind. Bei den Teleostiern, Selachiern, manchen Amphibien (und vorzugsweise bei Gymnophionen), Reptilien und Vögeln ist die Dottersubstanz reichlich, bei den übrigen Amphibien, den Cyclostomen, Ganoiden — mäßig, zuletzt aber bei den Säugetieren und *Amphioxus* in sehr geringer Menge aufgespeichert. Von dieser Menge des Dottermaterials abhängig, läuft die Furchung des Eies bei den einen Gruppen total (und noch mitunter äqual oder inäqual), bei den anderen aber partiell ab. Dabei ist es noch als sicher anerkannt worden, dass die holoblastischen Eier des *Amphioxus*, mit solchen der Säugetiere verglichen, obwohl analog, dennoch mit denselben nicht zu verwechseln sind. Gestützt auf vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien, lässt sich nicht in Zweifel ziehen, dass der gleiche Charakter der Eier, seien sie meroblastischen oder holoblastischen Typus, innerhalb einzelner Wirbeltierklassen verschiedene Bedeutung zeigt, indem er bei den einen für primär, bei den anderen dagegen für sekundär erklärt werden muss. Was aber speziell die Eier des *Amphioxus* anbetrifft, so nimmt man an, dass sie als solche innerhalb des Wirbeltiertypus ganz primären Charakter offenbaren, indem die analogen Eier der Säugetiere ihnen wohl als tertiär holoblastische gegenübergestellt werden können. Ferner ist es erkannt worden, dass der nach Ablauf der Furchung entstandene Keim, wenigstens aber bei allen Wirbeltieren, stets zwei verschiedene Abschnitte an sich unterscheiden lässt, von denen der eine als der formative, der zweite dagegen als der vegetative zu bezeichnen ist. Man nimmt noch wahr, dass diese beiden Abschnitte, indem sie in der Regel keine scharfe Trennung gegeneinander zeigen, eine polare Differenzierung des Keimes selber hervorrufen, wobei der vegetative Abschnitt, von der Menge des Dottermaterials abhängig, verschiedene Volumverhältnisse zum formativen aufweist. Demgemäß kommt die zwischen den beiden Abschnitten befindliche Grenzzone in den einen Fällen gegen den Aequator der Blastulakugel, in den anderen dagegen (wie dies an den meroblasti-

schen Eiern z. B. der Fall ist) mehr an ihrer polaren Kreislinie zu liegen, wobei in diesem letzteren Falle der formative Abschnitt in der Regel an dem entsprechenden Pole des Eies nur einen kleinen scheibenförmigen Bezirk einnimmt. Im Keime des *Amphioxus*, der an dotterreicheren Furchungsprodukten äußerst arm ist, finden wir Verhältnisse, wo nicht der formative, sondern der vegetative Abschnitt auf einen sehr kleinen Blastulabezirk beschränkt ist, welcher aus dotterreicheren Furchungsprodukten besteht und dabei keine schärfere Begrenzung gegen die übrige Zellmasse besitzt.

Wenn wir nun weitere Entwicklungsphasen, die zum zweiblätterigen Stadium führen, verfolgen wollen, so lässt sich überhaupt bei den Wirbeltieren ein Vorgang von prinzipieller Bedeutung bemerken, welcher darauf beruht, dass der Blastulakeim, indem sein formativer Abschnitt das Bestreben zur Flächenausdehnung zu äußern beginnt, zugleich seine radiale Symmetrie einbüßt und bilateral wird. Dies erfolgt aber dadurch, dass an einem sehr kleinen Randbezirke des formativen Abschnittes, wo für gewöhnlich vorläufig eine lokale Verdickung auftritt, die Einstülpung zu Stande kommt, während zu gleicher Zeit auf der ganzen Strecke der übrig gebliebenen Randzone die epibolische Umwachsung des vegetativen Keimabschnittes abläuft. Man kann daher mit Recht an der gesamten Randzone zweierlei Dinge unterscheiden, von denen das eine als Einstülpungsrand, das zweite aber als Umwachsungsrand zu bezeichnen sind. Alsdann lässt sich bereits die Rückenseite sowie das vordere und hintere Ende des Embryos bestimmen, welches Unterscheidungsmerkmal besonders leicht in den Fällen zu finden ist, wo der formative Abschnitt des Keimes die Form einer Scheibe besitzt.

Da solche Verhältnisse, äußerst deutlich ausgeprägt, bei allen Anamnien auftreten und in einer nur kaum abweichenden Form auch bei den Amnioten zu erkennen sind, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob denn in der That der Einstülpungsprozess beim *Amphioxus* nach einem Typus erfolgen könnte, dass der Keim seine radiale Symmetrie gleichzeitig nicht einbüße? Die so aufgestellte Frage ist um so mehr hier berechtigt, als manche Forscher die Sache so vorstellen, als ob die Gastrulaform beim *Amphioxus* anfänglich, ihrem Plan nach, radiale Symmetrie aufweise und erst nachträglich dieselbe verliere. Wie verhält es sich also in dieser Hinsicht eigentlich mit dem *Amphioxus*?

Auf den ersten Blick würde es erscheinen, dass hier von einem, schon gleichzeitig mit beginnender Einstülpung eintretenden Verwischen der radialen Symmetrie der Blastula, sowie von dem Umwachsungsrande im Gegensatz zu dem Einstülpungsrande, keine Rede sein kann. Thatsächlich sehen wir indessen Verhältnisse, die mit denjenigen von Amphibien und Selachiern vergleichbar sind. Der Keim des *Amphioxus*

wird gerade, wie dies Lwoff[1]) neuerdings nachgewiesen hat, bereits bei beginnender Einstülpung bilateral-symmetrisch. Dies erfolgt aber dadurch, dass der Einstülpungsprozess, an welchem hier nur der formative Keimabschnitt sich aktiv beteiligt, ebensogut wie bei Amphibien und Selachiern, nur auf eine gewisse Strecke der Randzone dieses Abschnittes sich beschränkt, — ein Umstand, wodurch der Keim durchaus bilateral-symmetrisch werden muss, indem der Rand der bei beginnender Einstülpung auftretenden Duplikatur alsbald der dorsalen und zugleich hinteren Seite entspricht. Während nun diese „dorsale Einstülpung" Lwoff's weiter fortschreitet, womit zugleich der übrige ektodermliefernde Teil des Keimes sehr rasch an Flächenvergrößerung zunimmt, wird die bereits an der Stelle der erwähnten „dorsalen Einstülpung" aufgetretene Einkerbung immer mehr und mehr bedeutender; und dies hat zur Folge, dass der vegetative Bezirk des Keimes, wegen seiner winzigen Dimension, alsbald ins Innere desselben gerät und dann bekanntlich zum Aufbau des Entoderms aufgebraucht wird. Wenn wir aber von dem Stadium aus, wo der Keim bereits mützenförmige Gestalt angenommen hat, darauffolgende Vorgänge verfolgen, so fällt uns sehr deutlich auf, was übrigens aus den Abbildungen Hatschek's hervorgeht, dass am Rande des zu dieser Zeit verhältnismäßig weiten Urmundes nicht überall gleiche Verhältnisse zu erkennen sind. An dem einen Abschnitte desselben und zwar demjenigen, welcher später zur oberen Urmundlippe wird, indem daselbst unaufhörlich eine lebhafte Zellvermehrung sich abspielt, schreitet der Prozess fort, den wir schon oben als „dorsale Einstülpung" bezeichnet haben, während an dem übrigen Rande das successive Vorwachsen des Ektoderms zu bemerken ist, wodurch der Embryokörper in die Länge an Ausdehnung zunimmt und gleichzeitig damit die Urmundöffnung immer mehr enger wird.

Zu dieser Zeit aber gibt sich bereits die Rückenseite des Embryos sehr deutlich kund, wobei dennoch keine deutlicher ausgeprägte Medullarplatte erkennbar ist. Bevor die letztere vom übrigen Ektoderm sich abzusondern beginnt, bemerkt man unterdessen, wie am Urmundrande (mit Ausnahme des Rückenabschnittes desselben, welcher selbst zur Anlage der Medullarplatte gehört) das kontinuierlich und beständig wachsende Ektoderm endlich das bereits oben besprochene rätselhafte Häutchen erzeugt, welches nun, wie dies in Fig. 1 wiedergegeben ist, von hinten und den Seiten her nach vorne zu wachsend, anfangs den Urmund, dann aber auch die in Bildung begriffene Medullarplatte von außen her überwächst.

Erwägt man nun die soeben angeführten Thatsachen, welche uns ja auf das verschiedene Verhalten der Teile der Randzone des forma-

1) B. Lwoff, Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*. Biolog. Centralblatt, Bd. XII, Nr. 23 u. 24, 1892.

tiven Keimabschnittes auch beim *Amphioxus* hinweisen, wobei an dem einen Teil die sogenannte dorsale Einstülpung abläuft, während an der übrigen Zone die successive Ausbreitung des Ektoderms zu konstatieren ist, so überzeugen wir uns ganz bestimmt, dass es hier eigentlich sich um dieselben Verhältnisse handelt, welche wir an Keimen der übrigen Wirbeltiere sehen. Kurz gesagt, — der dorsale Einstülpungsrand beim *Amphioxus* lässt sich überhaupt für das Homologon des gleichnamigen Dinges bei Selachiern und Amphibien halten, während die übrige fortwachsende Randzone des formativen Keimabschnitts dem Umwachsungsrande der Keime der Fische und Amphibien entsprechen soll, an welchem wir den epibolischen Prozess ablaufen sehen, indem das daraus resultierende Blastodermhäutchen sich auf der Oberfläche des vegetativen Keimabschnittes ausbreitet und dieselbe früher oder später bedeckt. Ich meine somit, dass die Ueberwachsung des Urmundes und der Medullarplatte beim *Amphioxus* dergestalt erklärt werden muss, dass sie mit einer solchen Epibolie genetisch zu verbinden und wohl von derselben abzuleiten ist. Man stelle sich nur vor, dass das *Amphioxus*-Ei unter etwaigen Umständen sekundär an Dottersubstanz arm geworden ist, d. h. im Sinne, dass die Eier bei den Vorfahren eine ansehnlichere Menge derselben, ungefähr nach Art der Cyclostomen, besaßen und ihre früheren Entwicklungsphasen in der Weise durchmachten, dass der formative Abschnitt des Keimes an gewisser Stelle seiner Randzone eingestülpt wurde, an der übrigen Strecke dagegen epibolisch fortwuchs, wie dies überhaupt so ausdrücklich bei den Anamnien zu erkennen ist. Wenn nun in der Phylogenie eine Reduktion der Dottersubstanz erfolgte, so dass nur eine sehr geringe Menge derselben erhalten blieb, wie eine analoge Erscheinung z. B. bei den Säugetieren sicher zu vermuten ist, so musste dadurch das Entwicklungsschema der Vorfahren dennoch keine Zerstörung an sich erleiden. Wir erkennen es hier nur in einer veränderten Form, indem das oben besprochene ektodermale Häutchen der *Amphioxus*-Embryonen im wesentlichen nichts anderes als der blastodermale Zuwachs des formativen Keimabschnittes ist, welcher sowohl der Entwicklungsperiode, als auch nach der Weise selber seiner Ausbildung, demjenigen der Fisch- und Amphibienkeime entspricht, nur mit dem Unterschiede, dass er beim *Amphioxus* wegen des Mangels an dem sogenannten Dotterballast die Rückenseite des Embryos zu umwachsen genötigt ist.

Warschau, den 3. April 1894.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Eismond Josef [Joseph] [Jozef]

Artikel/Article: Zur Ontogenie des Amphioxus lanceolatus. 353-360