

Zur Embryologie von *Pyrosoma*.

Von

A. Korotneff,

Prof. in Kiew und Director der Zool. Station in Villafranca.

Mit Tafel 17—19 und 4 Textfiguren.

Obwohl die Entwicklung des *Pyrosoma*-Eies von mehreren Naturforschern studirt wurde, so ist doch nur wenig darüber bekannt, weil die Untersuchungen nicht nur der richtigen Methode entbehrten, sondern auch unter Leitung einer vorgefassten Meinung ausgeführt wurden.

HUXLEY¹ und KOWALEVSKY² beobachteten das Ei mehr in seinen natürlichen Verhältnissen, fast ohne jegliche Behandlung mit Reagentien. SALENSKY³ dagegen wollte sich bei den Pyrosomen unbedingt von der Richtigkeit seiner früheren Anschauungen von der plastischen Rolle der Testazellen überzeugen; bekanntlich nimmt dieser Forscher in einer Reihe von Untersuchungen, die sich auf die Entwicklung der Salpen beziehen, als Princip an, dass die Testazellen sich am Aufbau des Embryonalkörpers der Salpen betheiligen und als somatische Elemente anzusehen sind. Meinerseits habe ich mehrmals gezeigt, dass diese Anschauung unhaltbar ist, und dass die Testazellen keine plastische Rolle bei der Entstehung des Salpenkörpers spielen: selbst wenn man sie im Embryo trifft, so ist dies noch kein Beweis dafür, dass ihnen eine active Betheiligung zugeschrieben werden muss. Es scheint, dass von mir und HEIDER⁴

¹ HUXLEY, On the anatomy and development of *Pyrosoma*. in: Trans. Linn. Soc. London Vol. 23.

² KOWALEVSKY, Über die Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. in: Arch. Mikr. Anat. 11. Bd.

³ SALENSKY, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 4. und 5. Bd.

⁴ HEIDER, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt 18. Bd.

der Beweis endlich erbracht wurde, dass bei den Salpen, wie überhaupt im ganzen Thierreich die Blastomeren einzig und allein den Embryo aufbauen, aber dass sie nur locker unter sich verbunden sind, und dass die Testazellen sich in größerer Zahl zwischen sie einschieben¹ und vom Embryo dann verzehrt werden, wenn die Organe sich aufbauen. Ich muss aber gestehen, dass bei den Salpen die eigentliche Rolle der Testazellen und die Art und Weise, wie sie sich am Aufbau des Embryos betheiligen, sehr verwickelt ist und leicht, wie im Falle von SALENSKY, zu falschen Deutungen führen konnte. Dagegen ist die Sache bei *Pyrosoma* viel einfacher: die Testazellen sind unverkennbar von den Blastomeren und ihren Derivaten gut zu unterscheiden und gehen viel früher zu Grunde als bei den Salpen, wenn man ganz entschieden noch keine Organe vor sich hat. Dass SALENSKY diesen Process nicht richtig erkannt hat, daran ist, wie gesagt, zuerst seine vorgefasste Meinung Schuld, in zweiter Linie die Schwierigkeit, eine gute Methode für die Behandlung des Eies zu ermitteln. SALENSKY hat nämlich die Eier mit Pikrinsäure fixirt und in Alkohol conservirt; diese Art der Behandlung hat mir keine guten Resultate gegeben; große Schwierigkeit bereitet der stark entwickelte Dotter, der im Alkohol sich höchst unregelmäßig contrahirt und den Embryo so sehr beschädigt (hauptsächlich in den früheren Stadien), dass ein Urtheil über den eigentlichen Process nicht möglich ist.

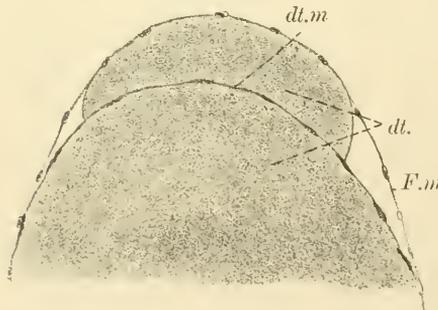
Ich muss sagen, dass es am Anfang eine wahre Freude macht zu sehen, wie leicht aus den in Scheiben geschnittenen Pyrosomen die Eier und Embryonen herausfallen; sie sind 0,5—0,7 mm groß wohl erhalten, der Embryo erscheint als Scheibe nach jeder beliebigen Fixirung opak auf dem halbdurchsichtigen Dotter. Aber schon bald bemerkt man, dass man in dieser Weise nur Eier von einem bestimmten Alter ab bekommt; die früheren Stadien und gerade solche, die unmittelbar der Furchung folgen, kommen gar nicht hervor: sie fallen nicht heraus, sondern bleiben in den Scheiben stecken. Sie mit Nadeln herauszuholen, ist eine wahre Plage und verlorene Mühe, da der Dotter flüssig ist, und die Dotter-

¹ Mit SALENSKY nehme auch ich hierbei mehrere Übergangsformen an: so spielen bei *Salpa bicaudata* die Follikelzellen absolut keine Rolle, weder eine passive, noch eine active; bei *Salpa pinnata* erscheint diese Rolle am meisten ausgeprägt, da die Follikelzellen die Hauptmasse des Embryos bilden, in der die Blastomeren zerstreut sind. Diese zwei Salpen bilden die Extreme, zwischen denen die anderen embryologisch ihren Platz finden.

membran leicht bei der Berührung platzt. Hierin liegt der Grund, wesshalb die früheren Stadien bis jetzt größtentheils unbekannt geblieben. Aber am schlimmsten verläuft, wie gesagt, die Behandlung der Eier mit Alkohol: die Eier halten bis zu 50%igem gut aus, ziehen sich dagegen in stärkerem rasch zusammen und werden in kurzer Zeit so klein, dass der Embryo (besser: die Embryonal-scheibe) nicht mehr zu erkennen ist. Monatelang habe ich vergebliche Versuche angestellt, bin aber endlich auf die richtige Methode gekommen, die mir gute Dienste geleistet hat. Principiell handelte es sich darum, eine Flüssigkeit zu finden, die dem schrumpfenden Einfluss des Alkohols auf das Ei entgegenwirkte; als eine solche erwies sich PERENYI's Gemisch. Ich behandelte Scheiben von *Pyrosoma* oder einzelne herausgefallene Eier mit einer halbeconcentrirten Sublimatlösung in Meerwasser eine gute halbe Stunde lang; nach sorgfältigem Auswaschen brachte ich das so behandelte Material in PERENYI's Gemisch auf eine Stunde, und nun durfte ich ganz unbedorrt die Eier in Alkohol übertragen: die Schrumpfung war unbedeutend. Eine Färbung mit Alauncarmin erwies sich dabei als sehr passend: der Dotter färbte sich kaum, der Embryo aber ganz intensiv. Diese Methode ist zwar sehr zweckmäßig für die Schnitte, aber zur Untersuchung des Embryos in toto oder für die Furchung ist sie nicht brauchbar, da der Dotter dem Embryo stark anklebt und sich nicht abtrennen lässt. Zufällig fand ich nun eine Art der Behandlung, die den Dotter vollständig auflöst und den Embryo oder sogar die Furchungsscheibe freilegt, nämlich das Einlegen der Eier in eine 5%ige Lösung von Formalin.

Was Entstehung und Wachstum des Eies und seine Beziehung zu dem ihm aufsitzenden Hoden angeht, so ist diese ausführlich zuerst von HUXLEY, dann von SALENSKY beschrieben worden, ohne dass ich etwas Besonderes zuzufügen hätte. Ich werde diese Fragen und die Art der Entstehung der Testazellen übergehen und mir auf diesem Gebiete nur eine kleine Bemerkung erlauben. Der Hoden stellt einen voluminösen Körper dar, dessen fingerförmige Lappen das Ei umgreifen. Ei und Hoden reifen zu verschiedenen Zeiten, anders gesagt: wenn das Ei reif und befruchtungsfähig erscheint, hat der Hoden seine volle Reife noch nicht erreicht, sondern diese tritt erst dann ein, wenn die Furchung und Entstehung der Merozoiten schon längst vorbei sind. Es ist deswegen zweifelhaft, ob die Befruchtung des Eies durch die eigenen Spermien vollzogen wird; eher wäre es zu vermuthen, dass sie von fremden bewirkt wird.

Es war auch nicht meine Absicht, das Vorkommen der Testazellen zu untersuchen. Die Frage, ob letztere dem Ei selbst ihren Ursprung verdanken, oder vom Follikel stammen, lasse ich unberührt; meine Untersuchungen fangen nach der Befruchtung an, wenn zwischen den das Ei bedeckenden Membranen schon Testazellen liegen. Indem ich mehrere Membranen annehme, gelange ich in einen entschiedenen Widerspruch mit SALENSKY, der das Ei nur von einer Follikelmembran bedeckt sein lässt; außerdem findet er aber unter der Follikelmembran eine besondere Deckschicht, die sich nur über dem Keim ausbreitet und ihn wie eine Kappe bedeckt. Über die Entstehung dieser so zu sagen lokalen Schicht äußert sich SALENSKY wenig präzis, indem er sagt, dass sie sich durch die Abtrennung eines Theiles der Follikelwand ausbildet. Die Anwesenheit dieser Membran und ihre derartige Entstehung erscheinen schon a priori zweifelhaft; trotzdem kommt sie vor, besitzt aber nicht eine locale Verbreitung, sondern bedeckt das ganze Ei. Nur über dem Keim scheint sie völlig selbständig zu sein, sonst liegt sie der Follikelmembran untrennbar an (Fig. 11 und 16; *Dt.m, F.m*), und



Textfig. 1. *F.m* Follikelmembran; *dt.* Dottermembran; *dt.m* Dottermembran.

desswegen ist es äußerst leicht, diese zwei Membranen für eine einzige zu nehmen. Zufällig dringt der Dotter durch die innere Membran und sammelt sich zwischen Dottermembran und Follikelwand an (Textfig. 1), dann überzeugt man sich sogleich, dass es sich hier um zwei unabhängige, das Ei völlig umhüllende Membranen handelt. Auf Taf. 17 Fig. 11

sieht man die beiden Membranen über einander: die äußere (Follikelmembran) hat ovale, sich stark färbende Kerne, die innere (Dottermembran) hufeisenförmige, blasse. Die Fig. 7 der Arbeit von SALENSKY überzeugt uns einigermaßen davon, dass die Follikelwand verschiedene Zellkerne einschließt, die gewiss nicht einer, sondern zwei Membranen angehören; am besten zeigt seine Fig. 17, dass er die Dottermembran auch gesehen hat, ihre Zellen aber (*Kc¹* und *Kc²*) wie überall als Testazellen deutet.

Die Furchung von *Pyrosoma* ist sehr ungenügend bekannt.

da KOWALEVSKY nur die allerersten Stadien (die Viertheilung) beschrieben, SALENSKY aber unsere Kenntnisse in dieser Hinsicht gar nicht vervollständigt hat. Vom Ei muss ich sagen, dass der Dotter von der Eizelle vollständig abgetrennt ist, obgleich dies nur an fixirten Objecten zur Ansicht kommt. Das Ei ist also meroblastisch, und sein Protoplasma besteht aus einem feinkörnigen Netz, worin besondere, nach dem Keimbläschen gerichtete Strahlen zu unterscheiden sind. Das Keimbläschen ist groß, liegt ganz oberflächlich; in seiner Nähe befindet sich, wie gesagt, der blasenförmig aufgetriebene Oviduct, in dem sich Spermien anhäufen.

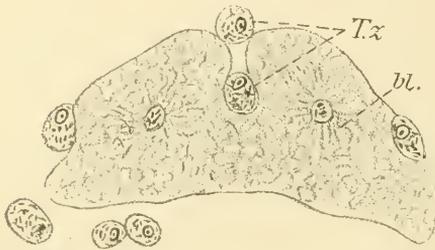
Das erste Stadium, mit dem ich meine Beschreibung beginne, zeigt zwei Blastomeren (Taf. 17 Fig. 1), die dem Dotter aufliegen und sich von einander noch nicht ganz getrennt haben; es ist nur die 1. Furchung vorhanden, die von Testazellen ausgefüllt ist. Die Kernspindel hat sich noch nicht getheilt, obwohl die Zellplatte an ihr gut erkennbar ist. In Fig. 2 sehen wir die beiden Blastomeren nicht nur getheilt und zwei selbständige Kugeln bildend, sondern jede Hälfte schon selbst in Theilung begriffen. Aus beiden Figuren geht hervor, dass die Hauptmasse des Protoplasmas durchsichtig und, so zu sagen, homogen geblieben ist; jede Kernhälfte ist von einer feinkörnigen Substanz umgeben, die deutliche Strahlen abgeben kann. Hier möchte ich die Bemerkung vorausschieken, dass sich in der Ruhe die Blastomeren abflachen, aber bei beginnender Theilung wieder rund werden; dies gilt in gleichem Maße für die Theilung in 2, 4, 8 und 16; bis sich die Selbständigkeit der Blastomeren im meisten ausprägt.

Das nächste Stadium sieht sehr eigenthümlich aus. Die vier in Theilung begriffenen Blastomeren haben sich abgeflacht und eine Scheibe gebildet, an der die 1. Furchung schwach angegeben, die 2. aber noch nicht vorhanden ist, obschon die Spindeln stark ausgezogen sind und Zellplatten besitzen. Textfig. 2 zeigt einen Schnitt durch die Blastodermis¹ in Viertheilung: die Kerne sind schon selbständig, das Zellplasma noch nicht getheilt. Am sonderbarsten sind in diesem Stadium vier buckelförmige Auftreibungen mit peripherischen Höhlungen, worin Testazellen liegen (Taf. 17 Fig. 3). Dieses Bild kommt ziemlich oft vor und ist keineswegs zufällig oder

¹ Aus dem Folgenden wird ersichtlich, dass ich zwei nach einander auftretende Gebilde unterscheide: die Blastodermis und die Keimscheibe; letztere ist aus eigentlichen Zellen, die an der Organogenese Theil nehmen, zusammengesetzt.

pathologisch; es bildet einen Übergang zu Taf. 17 Fig. 4, wo ein typisches Stadium von vier Blastomeren wiedergegeben ist.

Die beiden ersten Furchen waren meridional und standen zuerst senkrecht auf einander; später aber drängen, statt dass in einem Centralpunkte alle Furchungskugeln zusammenstoßen, zwei gegenüber gestellte Blastomeren die beiden anderen aus dem Contact heraus und berühren einander dadurch in größerer Ausdehnung in der sogenannten Brechungsfurche (Fig. 4 *Br. f.*).



Textfig. 2. *bl.* Blastomeren; *T.z.* Testazellen.

Die 3. und 4. Furche sind wieder meridional, aber wegen der soeben erwähnten Verschiebung nicht parallel der 1. und 2. Furche; vielmehr steht die 3. senkrecht auf der Brechungsfurche, und die 4. bildet ihre beiderseitigen Verlängerungen.

An den acht entstandenen Blastomeren sieht man

bald, dass die Kerne verschieden werden: die inneren haben zerstreute Chromatinkörnchen, die äußeren wahre Chromosomen. Dies deutet auf die verschiedene Rolle hin, die im Laufe der weiteren Entwicklung den Blastomeren zu Theil wird. Wenn wir das Achtstadium in Schnitte zerlegen, so bekommen wir ein Bild, das unsere Annahme am besten bestätigt (Fig. 13): hier sind nur vier von den acht Blastomeren getroffen, und die zwei unteren sind doppelt so groß wie die oberen. Dann sehen wir, dass die unteren in directe Beziehung zum Dotter treten und sich da in ihn eingraben, wo sie ihm unmittelbar aufsitzen; sie strecken in ihn Pseudopodien aus. Diese von verschiedenen Blastomeren herrührenden Pseudopodien vereinigen sich, verbreiten sich auf dem Dotter und bilden ein Syncytium aus feinkörnigem Protoplasma. Ein solches Syncytium kommt schon früher im Stadium von vier Zellen vor, und wenn man dann den Tubus des Mikroskops auf die Grenze von zwei Blastomeren einstellt, so sieht man den Dotter mit einem Plasmanetz (Fig. 10) bedeckt, in dessen Maschen glänzende Körnchen wahrzunehmen sind.

Die zwei Arten von Zellen, die wir jetzt vor Augen haben, werde ich als Blastocyten (*Be*) und Merocyten (*Me*) bezeichnen; die erste Art hat eine plastische Rolle bei der Entwicklung zu spielen, die zweite nur eine vorübergehende Function auszuüben,

nämlich die Ernährung der Blastodermis durch den Dotter zu vermitteln; nach Beendigung dieses Geschäfts gehen die erwähnten Elemente zu Grunde. Die Verschiebung der Blastomeren, die wir bei der Viertheilung bemerkt haben, deutet darauf hin, dass ihre Specialisirung schon sehr früh anfängt, und dass wir von diesem Stadium ab die Blastocyten von den Meroeyten unterscheiden können.

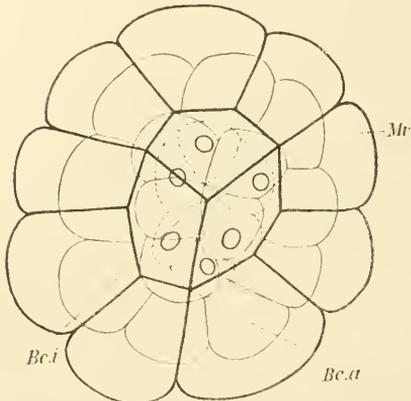
Die Blastocyten scheinen ganz unabhängig von einander zu sein; sie sind unter sich nur locker verbunden (Fig. 13) und von Testazellen umgeben, die sich zwischen sie hindrängen. Der Vergleich der Testazellen (SALENSKY's Kalymmocyten) mit Blastocyten oder Meroeyten genügt, um zu behaupten, dass es ganz verschiedene Gebilde sind, die man jedenfalls nicht als in einander übergehende Formen deuten kann. Desswegen ist die Angabe von SALENSKY, dass die Testazellen in den Dotter hinein dringen, um sich in Meroeyten zu verwandeln, als unrichtig zu betrachten.

Bei der Ansicht des Achtstadiums in toto bemerken wir, dass nach der Ausbildung dieses Stadiums die Blastomeren etwas auseinander gehen (Fig. 6) und dabei den Dimorphismus zeigen, den wir an den Schnitten constatirt haben: die inneren bleiben kleiner als die äußeren. Hernach kommt wieder eine Verschiebung vor, und so entsteht Fig. 7, an welcher wir sehen, dass die Blastomeren in Theilung begriffen sind. Dabei aber haben alle Spindeln dieselbe Richtung, und nur eine steht auf den übrigen senkrecht.

Kurz und gut, es entstehen in der angegebenen Weise 16 Blastomeren, die in Fig. 8 noch paarweise durch Kernspindeln miteinander vereinigt sind. Sobald die Theilung vollendet ist, legen sich die Blastocyten in vier Reihen an einander (Fig. 9).

Bis jetzt bestand die Keimscheibe aus einer einzigen Schicht von Zellen, da alle 16 Blastomeren in einer Ebene lagen. Bei der Entstehung von 32 Zellen lagern sich die inneren in zwei Schichten (Fig. 12). Dies beruht darauf, dass die nächste Theilungsebene hier schon anders entsteht: bisher war sie immer meridional, die Scheibe desswegen einschichtig, beim Übergang der 16 Zellen in die 32 aber wird die Ebene äquatorial, die Scheibe also mehrschichtig. An allen Figuren ist leicht zu sehen, dass die Kernspindeln sich in der Längsrichtung der Zellen einstellen; daher verläuft bei der Zammendrängung der inneren Blastocyten (Fig. 12) der Keimscheibe die Längsachse jeder Zelle und ihrer Spindel senkrecht zur Oberfläche des Dotters, und so geht die Theilung derart vor sich, dass die untere Schicht von Blastocyten entsteht. In dieser Weise haben

wir es mit einer Keimseiche aus 32 Zellen zu thun. In diesem Stadium zeigt sich bei Betrachtung in toto die Oberfläche aus 23 Zellen zusammengesetzt, und zwar aus 14 Blastocyten und 9 Merocyten. Letztere sind Randzellen und bilden das sogenannte Periblast, während die übrigen Zellen als zum Blastoderm gehörig anzusehen sind. In Textfig. 3 sind drei Arten von Zellen abgebildet: die mit zarten



Textfig. 3. *Mr* Merocyten; *Bc.a* äußere Blastocyten; *Bc.i* innere Blastocyten.

Umrissen sind die 14 oberflächlichen Blastodermzellen, die 12 schwarz conturirten sind Merocyten, die das Periblast bilden, endlich die 6 mit Kernen versehenen sind innere Blastodermzellen.

Im Stadium von 32 Zellen ist unter dem Blastoderm eine Blastulahöhle vorhanden (Fig. 14), die vollständig von Testazellen eingenommen wird.

Von nun ab lässt sich keine regelmäßige Anordnung mehr verfolgen; an den nächsten Stadien ist die Scheibe

zuerst zwei- (Fig. 15), dann mehrschichtig (Fig. 16 u. 17). Dabei ist eine merkwürdige und so zu sagen exceptionelle Erscheinung zu constatiren, die ich aber beständig und ganz positiv beobachtet habe: nicht nur die Periblastkerne, sondern auch die Blastodermkerne theilen sich intensiv amitotisch, so dass oft nicht nur zwei, sondern auch drei und vier Kerne in einer und derselben Zelle entstehen (Fig. 17). In der nächsten Nachbarschaft der sich amitotisch theilenden Zellen sind andere vorhanden, die Spindeln besitzen. Zu gleicher Zeit vermehren sich die Kerne des Periblasts äußerst intensiv, und seine Zellen dringen in den Dotter hinein, der sich unter ihrem Einflusse verändert und in Klumpen zerfällt. Die Zellen des Periblasts unterscheiden sich sehr stark von den Blastomeren: sie bestehen aus grobkörnigem Protoplasma, haben drei- oder viermal so große Kerne, wie die Blastomeren, und sind gewiss dazu fähig, sich direct von dem sie umgebenden Dotter zu ernähren. Hier möchte ich behaupten, dass die Merocyten absolut keinen Antheil am Aufbau des Embryos nehmen, und dass nicht, wie bei den Teleostiern, plastische Elemente sich von ihnen abtrennen und in die Keimseiche hineindringen;

vielmehr äußern sie nur eine assimilatorische Thätigkeit, die zur Aufgabe die Ernährung der Keimseibe hat.

Die Zahl der Zellen der Blastodermscheibe vermehrt sich rasch und bildet einen Haufen, dessen Elemente verschieden groß sind: die peripherischen sind bedeutend größer als die centralen, besonders in der Tiefe der Blastodermscheibe (Taf. 15 Fig. 18). Da die Blastomeren noch locker gefügt sind, so befinden sich zwischen ihnen Testazellen, die sich Anfangs frei bewegen und unverändert bleiben. In Fig. 19 treffen wir die Blastodermscheibe nach innen und außen gewölbt und einen Klumpen bildend an, der vom Dotter leicht abgenommen werden kann; seine Zellen sind bedeutend kleiner geworden und unterscheiden sich in der Größe kaum. In Betreff der Testazellen bemerken wir schon andere Verhältnisse: da die Blastodermscheibe einen compacten Körper bildet, so ist die freie Bewegung der Testazellen aufgehoben; sie haben ein grobkörniges Protoplasma und einen Kern, der nicht mehr rund, sondern in die Länge gezogen ist und immer zur Seite verdrängt erscheint; er färbt sich ganz homogen und hat gewiss jede Vitalität aufgegeben. Je weiter, desto mehr erscheinen die Testazellen von den Blastomeren verschieden; in dieser Hinsicht widersprechen die Thatsachen vollständig den Behauptungen SALENSKY's, der die Kalymmocyten zu Blastomeren werden lässt, indem ihr Protoplasma sich vacuolisirt, was schon theoretisch schwer anzunehmen ist! Überhaupt widmet SALENSKY manche Seite seinen Lieblingen, um ihre Bedeutung und die wichtige Rolle, die sie beim Aufbau des Organismus spielen, zu beweisen, und schreibt ihnen sogar höchst sonderbare Functionen zu. So sagt er auf pag. 440: »die genauere Durchmusterung der Schnitte zeigt noch eine überraschende (!) Erscheinung bei den Kalymmocyten, nämlich dass sie sich nicht nur zu bewegen, sondern ins Innere der Keimseibe einzubohren im Stande sind«. Nach SALENSKY bildet der Kern der Kalymmocyten nach Art eines Korkziehers ein Bohrwerkzeug, das für das Eindringen in die Zelle sehr gut angepasst ist. An seinen Präparaten findet SALENSKY sogar solche Zellen, die ihr Bohrgeschäft kaum begonnen haben, und solche, die nach dieser so mühsamen Arbeit anruhen.

Das nächste Stadium ist in toto auf Taf. 18 Fig. 20 abgebildet. Wir sehen hier die Blastodermscheibe nicht so zusammengedrängt, wie in der vorigen Figur, da die Ränder der Zellanhäufung sich regelmäßig über den Dotter verbreiten, und nur der centrale Theil der Scheibe hervorgewölbt bleibt. Ein Querschnitt dieses Stadiums

(Fig. 21) zeigt, dass die centrale Verdickung sich einigermaßen ausgleicht und sich seitlich verbreitet. Die Testazellen im Innern der Keimseife sind in ihrer regressiven Metamorphose noch weiter gegangen: ihr Protoplasma ist zerbröckelt, der Kern fast nur noch in den Elementen vorhanden, die ganz oberflächlich liegen; die in den Keim aufgenommenen haben entweder keinen Kern oder nur sich stark färbende Reste von ihm, die auf Schnitten als peripher gelegene Chromatinstreifen erscheinen. In dem entsprechenden Präparate sehen die Testazellen so aus, als ob sie eine Membran besäßen, die an einigen Zellen geplatzt ist, während der Inhalt von einem oder mehreren benachbarten Blastocyten aufgenommen worden ist. Dieses Stadium sowohl als die folgenden bis zur Bildung der Keimblätter sind bis jetzt völlig unbekannt geblieben, da die Autoren, auch SALENSKY, die Keimblätter direct von der Blastomeren-seife abgeleitet haben. Wir finden nämlich, dass, nachdem die letztere eine centrale Verdickung und flache Ränder bekommen hat (Fig. 20), diese Verdickung in zwei Theile zerfällt, die, von oben gesehen, wie zwei Buckel erscheinen (Fig. 22). Die Zellen dieser Erhebungen, welche die Selbständigkeit und Beweglichkeit der Blastomeren noch nicht aufgegeben haben, scheinen aus einander zu gehen, sich über den Dotter ausbreiten zu wollen (Fig. 29), was besonders gut an der oberen Hälfte wahrzunehmen ist (Fig. 23). Ein Längsschnitt durch dieses Stadium beweist, dass in der Blastomeren-seife eine Art von Knickung entstanden ist (Fig. 24). Das ist aber eine vorübergehende Erscheinung, die zu einer regelmäßigen Ausbreitung des Zellenagglomerats führt und die ganze Blastodermscheife in eine einschichtige Kappe verwandelt, die fast die ganze Hälfte des Dotters umgiebt. Die Zellen dieser Kappe sind von einander durch eine Zwischensubstanz geschieden; nur an einer Stelle, längs dem Rande, sind sie mehr zusammengedrängt (Fig. 26, 27 und 30). Zwischen diesen Zellen kommen hier und da neue Testazellen vor (die früheren waren schon absorbtirt); ihre Function ist dieselbe geblieben: Ernährungsmaterial zu liefern. Bald, unweit vom Rande der Kappe, wo die Zellen zusammengedrängt erscheinen, entsteht ein Zellenhaufen, der zuerst keinen bestimmten Umriss hat (Fig. 25) und etwas später linsenförmig wird — das ist die definitive Keimseife, die den Ausgangspunkt für die Keimblätter bildet. Ein Schnitt durch diese Keimseife zeigt uns, dass es sich um ein nicht umfangreiches Gebilde handelt, das aber schon mehrschichtig (Fig. 31 und 32) ist. So sehen wir, dass die Blastodermscheife und die

Keimscheibe zwei ganz unabhängige, aber auf einander folgende Gebilde sind, und dass der Embryo aus einem ganz unbedeutenden Theile des Eiplasmas entsteht, da 1. die Hälfte desselben zur Ausbildung der Merocyten, und 2. die Mehrzahl der Blastocyten zum Aufbau der Kappe selbst dient; nur einige der letzteren spielen eine spezifisch-plastische Rolle und bilden die eigentliche Keimscheibe.

Hier wäre es vielleicht am Platze, die frappante Ähnlichkeit der ersten embryologischen Erscheinungen bei den Pyrosomen und Teleostiern in den Vordergrund zu stellen. In beiden Fällen ist die Furchung partiell (meroblastisch) und geht nach dem discoidalen Typus vor sich. Den ausführlichen Beobachtungen von KORSCH¹ zufolge besteht das Acht-Stadium in beiden Fällen aus zwei Reihen, das Sechzehn-Stadium aus vier Reihen von Blastomeren, die in einer Ebene liegen und durch meridionale Furchung entstanden sind. Bei der Ausbildung von 32 Zellen wird die Furchung bei den Pyrosomen und Knochenfischen äquatorial, was zur Entstehung einer mehrschichtigen Scheibe führt. Die Ähnlichkeit und der Parallelismus sind hier so bedeutend, dass jeder unbefangene Forscher, selbst wenn er mit der Sache wenig vertraut ist, gewiss die Furchung der Pyrosomen als eine der der Knochenfische homologe Erscheinung erklären wird. Ob es sich dabei nur um mechanische Principien handelt, oder ob dabei eine sehr entfernte Verwandtschaft ins Spiel kommt, bleibt eine offene Frage.

Das Vorkommen eines Syneytiums, das eine gemeinsame Lage für die Blastodermis bildet und wahrscheinlich durch eine unvollständige Furchung der Blastomeren hervorgerufen wird, deutet vielleicht auf einen Ursprung von phylogenetisch höheren Formen hin.

Der in Fig. 33 abgebildete Schnitt zeigt uns einen bedeutenden Fortschritt in der Entwicklung der Keimscheibe; es entstehen hier nämlich alle drei Keimblätter, obwohl ihre Anordnung ganz primitiv bleibt. Die obere Schicht von Zellen hat sich specialisirt und bildet das Ectoderm, dann folgt eine noch nicht genügend differenzirte Masse von Zellen, die als Meso-Entoderm anzunehmen ist, und endlich ganz unten ein Stratum von Zellen, die auch dem Entoderm angehören und die Keimscheibe vom Dotter abgrenzen. Wie dieses Stratum entsteht, ist mir nicht ganz klar, obwohl ich geneigt bin

¹ KORSCH, Die Entstehung des Dottersackentoblasts und Furchung bei *Belone acus*. in: Internat. Monatschr. Anat. Phys. 18. Bd. 1901. — Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblasts bei verschiedenen Knochenfischarten. Ibid. 20. Bd. 1902.

zu denken, dass es sich von der gemeinsamen Zellenmasse der Keimscheibe in der Weise abtrennt, wie es mit dem Ectoderm geschehen ist. Die Zellen des Entoderms sind ziemlich zerstreut und mit einander durch körniges Protoplasma verbunden; es könnte wohl sein, dass letzteres als Parablast-Synectium anzusehen ist, längs welchem die Entoderm-Elemente sich auf dem Dotter vertheilen.

Den Raum zwischen Meso-Entoderm und Entoderm (Taf. 19 Fig. 38 *Gr*) müssen wir als Gastralraum deuten, obwohl die Gastrula selbst hier ganz verwischt erscheint, und vom Blastoporus keine Rede sein kann.

Eine ungünstige Behandlung des Materials hat SALENSKY ganz falsche Bilder gegeben und ihn zu sonderbaren Anschauungen geführt. In der Keimscheibe, die sich noch nicht in Keimblätter getheilt hat, also ungefähr der Fig. 21 entspricht, findet er nämlich Lücken, »welche einen großen morphologischen Werth haben, indem sie die Anlagen des Cöloms darstellen«. Nach der Ausbildung der Keimblätter (wenn es sich also um das Stadium der Fig. 33 handelt) findet SALENSKY sogar Einstülpungen (vom Dotter aus), die »mit einer Anzahl von Höhlen in Verbindung stehen [diese Verbindung ist in den Zeichnungen nicht angegeben]. Diese Lücken oder Höhlen sind in drei Reihen angeordnet«. Endlich, nach ausführlicher Beschreibung erklärt SALENSKY, dass diese Lücken nichts Anderes als das Cölom ausbilden. Ohne diese Behauptung einer Kritik zu unterwerfen, möchte ich nur sagen, dass kein Forscher in keinem Thiere eine so sonderbare Entstehung des Cöloms beschrieben hat.

Das nächste Stadium, von dem wir einen Schnitt (Taf. 18 Fig. 35) abgebildet haben, stellt uns das Entoderm im mittleren Theile der Keimscheibe schon organisirt dar, das heißt, dass seine Elemente der Reihe nach angeordnet sind und sich hervorgewölbt haben, aber von einem specifischen Mesoderm ist hier noch keine Rede.

Das Stadium, wo das Mesoderm angelegt wird, ist in toto in Fig. 34 dargestellt. Hier treffen wir in der unteren Hälfte der Keimscheibe eine Erhebung in Form eines Halbmondes. Zu gleicher Zeit tritt das Nervensystem als eine knopfförmige Verdickung zu Tage und steht so zu sagen der Mesodermanlage gegenüber. Ein Längsschnitt (in der in Fig. 34 angegebenen Richtung) zeigt, dass das Mesoderm als eine compacte Masse (Fig. 36 *Ms*) längs der äußeren Peripherie des Entoderms entsteht. Das Nervensystem ist in diesem Smitte nicht getroffen, da seine Entstehung aber von SALENSKY

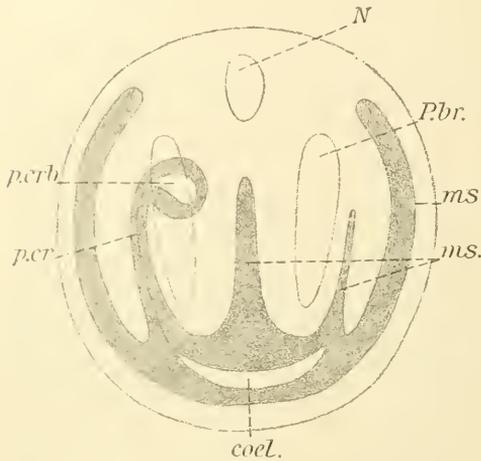
ausführlich genug beschrieben ist, so habe ich mich darum nicht sehr gekümmert. Auf dem entsprechenden Querschnitte desselben Stadiums (Taf. 19 Fig. 37) ist das Mesoderm an beiden Seiten vertreten; dies entspricht der Krümmung, die in Fig. 34 zu sehen war. Aber in einem etwas späteren Stadium ist die linke Mesodermanlage insofern nicht gleich der rechten, als diese ein Lumen besitzt, die linke aber nicht (Fig. 38). Das Entodermrohr erscheint hier schon ganz geschlossen. Endlich wird die linke Mesodermanlage (Fig. 39) von der eigentlichen Keimscheibe ausgeschlossen, um freie Mesodermzellen zu bilden.

Unwillkürlich muss ich mich wieder zu der Arbeit von SALENSKY wenden. In dem Stadium, wo es noch kein wahres Mesoderm in der Keimscheibe giebt, tritt nach SALENSKY in den Vordergrund die Entstehung des Axialrohres, das in der Mitte der erwähnten Cölomeinstülpungen liegt; seiner Beschreibung nach entsteht das Axialrohr (oder anders Chorda) aus Meso-Entoderm, den Abbildungen nach aus Entoderm. Weder dieses noch jenes, noch das Vorhandensein von Cölomeinstülpungen an beiden Seiten des Axialrohres kommen hier vor, und das beweist noch einmal, wie ein tüchtiger Forscher irregeleitet wird, wenn er ungenügende Methoden der Beobachtung anwendet. Bei *Pyrosoma*, das ein äußerst reducirtes Wesen ist, kommt in der Entwicklung weder eine Chorda noch eine Anlage von ihr vor.

Ein Längsschnitt durch das soeben betrachtete Stadium ist auf Taf. 19 Fig. 40 abgebildet. Hier sehen wir, dass das Mesoderm sich in ein Rohr verwandelt hat, das in toto betrachtet (Fig. 34) einen Bogen bildet und auf einem Längsschnitte nur einmal getroffen sein kann. An diesem Schnitt, sowie in Fig. 39, ist es klar, dass die untere Wand des Entoderms, das die Keimscheibe vom Dotter scheidet, sich von der gemeinsamen Ento-Mesodermmasse abgetrennt hat, da ihre Zellen eine directe Verlängerung der unteren Zellschicht bilden. Zu dieser Zeit entstehen die Peribranchialöffnungen rechts und links etwas nach unten von der Nervenanlage.

Die schematische Textfig. 4 (s. n. S.) ist einem etwas älteren Stadium entnommen. Hiernach hat die Keimscheibe eine etwas ovale Form. Das Nervensystem ist eine ovale Verdickung, und nicht weit von ihr werden bald die zwei Öffnungen angelegt, die in zwei Peribranchialröhren führen. In der unteren Hälfte der Keimscheibe ist die Cölomhöhle (*coel*) angelegt, die sich rechts in den Pericardialcanal *p.er* verlängert, der an seinem oberen Ende unweit der entsprechenden Peribranchialöffnung eine sackförmige Erweiterung, die Peri-

cardialblase (*p.crb*) bildet. Links, zum rechten Pericardialeanal symmetrisch, wird kein Canal angelegt, sondern es ist nur ein blinder Auswuchs vorhanden, der eine Mesodermanlage bildet. In der Mittellinie, sowohl links als rechts, längs den Rändern der Keimseibe,



Textfig. 4. *N* Nervensystem; *P.br.* Peribranchialcanal; *p.cr.* Pericardialcanal; *p.crb* Pericardialblase; *coel.* Cöloim; *ms* Mesoderm.

verlaufen Mesodermstreifen, die wir auf Querschnitten der Keimseibe als zerstreute Zellen treffen.

Am verwickeltsten sind die Veränderungen des Mesoderms, und deswegen werden wir hauptsächlich diese in Betracht ziehen. Seine Entstehung und weitere Ausbildung spielen sich in der unteren Hälfte der Keimseibe ab. Nachdem seine Anlage ein Lumen bekommen hat, fängt sie

an zu wachsen und sich wie eine Tasehe zwischen die Gastralhöhle (Entoderm) und das Ectoderm hineinzuschieben, bis sie mit der gegenüberliegenden Mesodermanlage zusammentrifft (Fig. 41; hier hat die Cöloimhöhle noch kein geschlossenes Lumen). Ein etwas höher in der Richtung des Nervensystems geführter Schnitt zeigt eine Verengung des Cöloims gerade da, wo das linke Peribranchialrohr zum Vorschein kommt (Fig. 42); endlich zeigt ein Querschnitt in der vorderen Hälfte der Keimseibe uns einen Strang von Mesodermzellen (Fig. 43 *p.crv.*), der später ein Lumen bekommt und sich in den Pericardialeanal verwandelt. Der Culminationspunkt der Ausbildung der Cöloimhöhle ist in Fig. 41 dargestellt; hier sieht man recht klar, dass die Cöloimhöhle aus einer Mesodermtasehe entstanden ist, da ihre obere Wand stärker ausgebildet ist, und ihre Verlöthung mit der unteren Wand nicht vollständig zu sein scheint.

Bei der weiteren Ausbildung der Keimseibe wird die Cöloimhöhle kleiner (Fig. 48), und die ganze Mesodermanlage ändert eine Neigung, sich in einen compacten Zellenhaufen zu verwandeln (Fig. 49); dieser zerfällt bald in Streifen (Fig. 45—47): zuerst er-

scheint der centrale Theil buckelartig aufgetrieben (Fig. 46), um endlich einen mittleren selbständigen (Fig. 47 *ms*) Strang zu bilden (Textfig. 4). In diesem Stadium schließen sich die äußeren Öffnungen der Peribranchialröhren. Hier bin ich vollständig mit SALENSKY einverstanden, wenn er KOWALEVSKY's Angabe bezweifelt, wonach die Cloacalöffnung durch das Zusammenfließen der Peribranchialöffnungen entstanden sei.

Die Querschnitte 50—53 bilden eine vortreffliche Illustration der weiteren Erscheinungen. Fig. 50 zeigt eine Mesodermmasse, die aus zwei Zellschichten besteht (*coel*) und im Inneren schon keine Cölohmöhle mehr hat. In Fig. 51 sieht man, dass das Mesoderm aus einer Centralverlängerung (*ms*) und einem Pericardialcanale besteht (*p.erc*); weiter in Fig. 52 verbreitert sich dieses zur Pericardialblase (*p.erb*), endlich in Fig. 53 sehen wir nur den oberen Theil der letzteren; hier ist auch als Verdickung des Ectoderms der Nervenknoten (*N*) vorhanden, der auf dem nächsten Schnitt (Fig. 54 *N*) zu einem selbständigen Gebilde wird.

So zu sagen die Endstufe der Entwicklung des Cyathozoids ist in Fig. 55—57 angegeben. Fig. 55 repräsentirt die Ausbildung der Pericardialblase; Fig. 56 zeigt uns, dass diese einen seitlichen Auswuchs bildet, der aber einen provisorischen Charakter besitzt; endlich Fig. 57 beweist, dass das Nervensystem noch in Verbindung mit dem Ectoderm steht.

In Betreff der Knospung der Ascidiozoide bin ich im Allgemeinen mit den ausführlichen Beobachtungen von SALENSKY einverstanden. Über Einzelnes werde ich demnächst berichten.

Buchstabenerklärung.

| | | |
|------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| <i>Bc</i> Blastocyten. | <i>F.m</i> Follikelmembran. | <i>N</i> Nervensystem. |
| <i>Br.f</i> Brechungsfurche. | <i>gr</i> Gastralraum. | <i>P.br</i> Peribranchialcanal. |
| <i>Coel</i> Cölohm. | <i>Km</i> Keimscheibe. | <i>p.erb</i> Pericardialblase. |
| <i>Dot.m</i> Dottermembran. | <i>Mc</i> Merocyten. | <i>p.erc</i> Pericardialcanal. |
| <i>end</i> Entoderm. | <i>ms.end</i> Meso-Entoderm. | <i>T.z</i> Testazellen. |

Tafelerklärung.

Tafel 17.

- Fig. 1. Theilung des Eies in zwei Blastomeren. Spindel mit Zellplatte. Vergr. 180.
- Fig. 2. Jede von den zwei Blastomeren theilt sich wieder. Vergr. 180.
- Fig. 3. Jede von den vier Blastomeren hat einen Buckel von provisorischer Bedeutung. Vergr. 180.

- Fig. 4. Von den vier Blastomeren sind nur zwei in Contact, die beiden anderen berühren sich nicht; jene sind Blastocyten und spielen eine plastische Rolle, diese sind Meroocyten und dienen zur Ernährung des künftigen Embryos. Vergr. 180.
- Fig. 5. Achtstadium, das aus vier Blasto- und vier Meroocyten besteht. Vergr. 180.
- Fig. 6. Dasselbe Stadium. Vergr. 180.
- Fig. 7. Verschiebung der Blastomeren. Vergr. 180.
- Fig. 8. Entstehung von 16 Blastomeren; die inneren sind Blastocyten, die äußeren Meroocyten. Vergr. 180.
- Fig. 9. Sechzehnstadium. Vergr. 180.
- Fig. 10. Syncytium von zwei benachbarten Blastomeren. Vergr. 600.
- Fig. 11. Die zwei Membranen (Dotter- und Follikelmembran) um das Ei. Vergr. 300.
- Fig. 12. Das 32-Stadium. Der Rand besteht aus Meroocyten, die innere Masse aus Blastocyten. Vergr. 180.
- Fig. 13. Querschnitt durch das Achtstadium mit beiden Membranen. Vergr. 220.
- Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch eine Blastodermis, die aus 32 Blastomeren besteht. Der Schnitt 14 verläuft dem Rande näher und zeigt desswegen keine inneren Blastomeren. Vergr. 220.
- Fig. 16 u. 17. Querschnitt durch ein weiteres Stadium. Die Meroocyten sind in den Dotter gelangt. Vergr. 220.

Tafel 18.

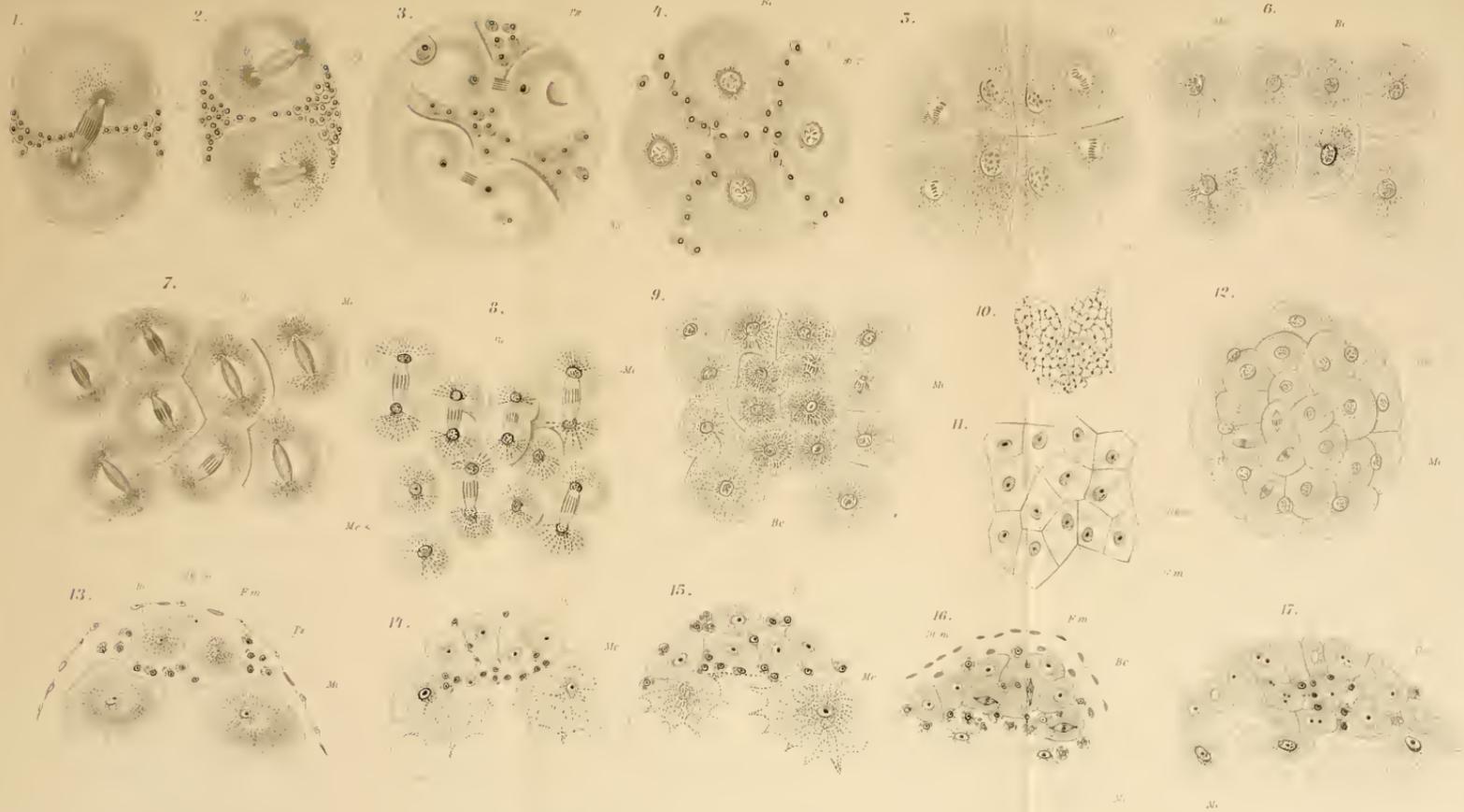
- Fig. 18. Die Blastodermis besteht aus Blastocyten von verschiedener Größe. Vergr. 220.
- Fig. 19. Die Theilung der Blastocyten geschieht hauptsächlich amitotisch. Vergr. 220.
- Fig. 20. Die Blastodermis verbreitet sich über den Dotter. Vergr. 180.
- Fig. 21. Querschnitt der Blastodermis von Fig. 20. Die Testazellen sind in regressiver Metamorphose begriffen. Vergr. 220.
- Fig. 22. Die Blastodermis verbreitet sich immer mehr über den Dotter, die innere Verdickung theilt sich. Vergr. 180.
- Fig. 23. Weitere Veränderung der Blastodermis; die untere Verdickung löst sich eher auf als die obere. Vergr. 180.
- Fig. 24. Querschnitt durch die Blastodermis zu der Zeit, wenn die innere Verdickung sich getheilt hat. Vergr. 220.
- Fig. 25. Bildung der Keimscheibe nach der Auflösung der Blastodermis. Vergr. 300.
- Fig. 26. Die Blastodermis hat über dem Ei eine Kappe gebildet, an deren Rande die Keimscheibe entsteht. Vergr. 80.
- Fig. 27. Der Rand der Kappe mit der Keimscheibe. Vergr. 180.
- Fig. 28. Die Keimscheibe in toto. Vergr. 220.
- Fig. 29. Der Rand der sich verbreitenden Blastodermis mit eingedrungenen Testazellen. Vergr. 300.
- Fig. 30. Der Rand der Keimscheibe mit den eingedrungenen Testazellen. Vergr. 380.
- Fig. 31. Längsschnitt einer Keimscheibe noch ohne Embryonalschichten. Vergr. 300.

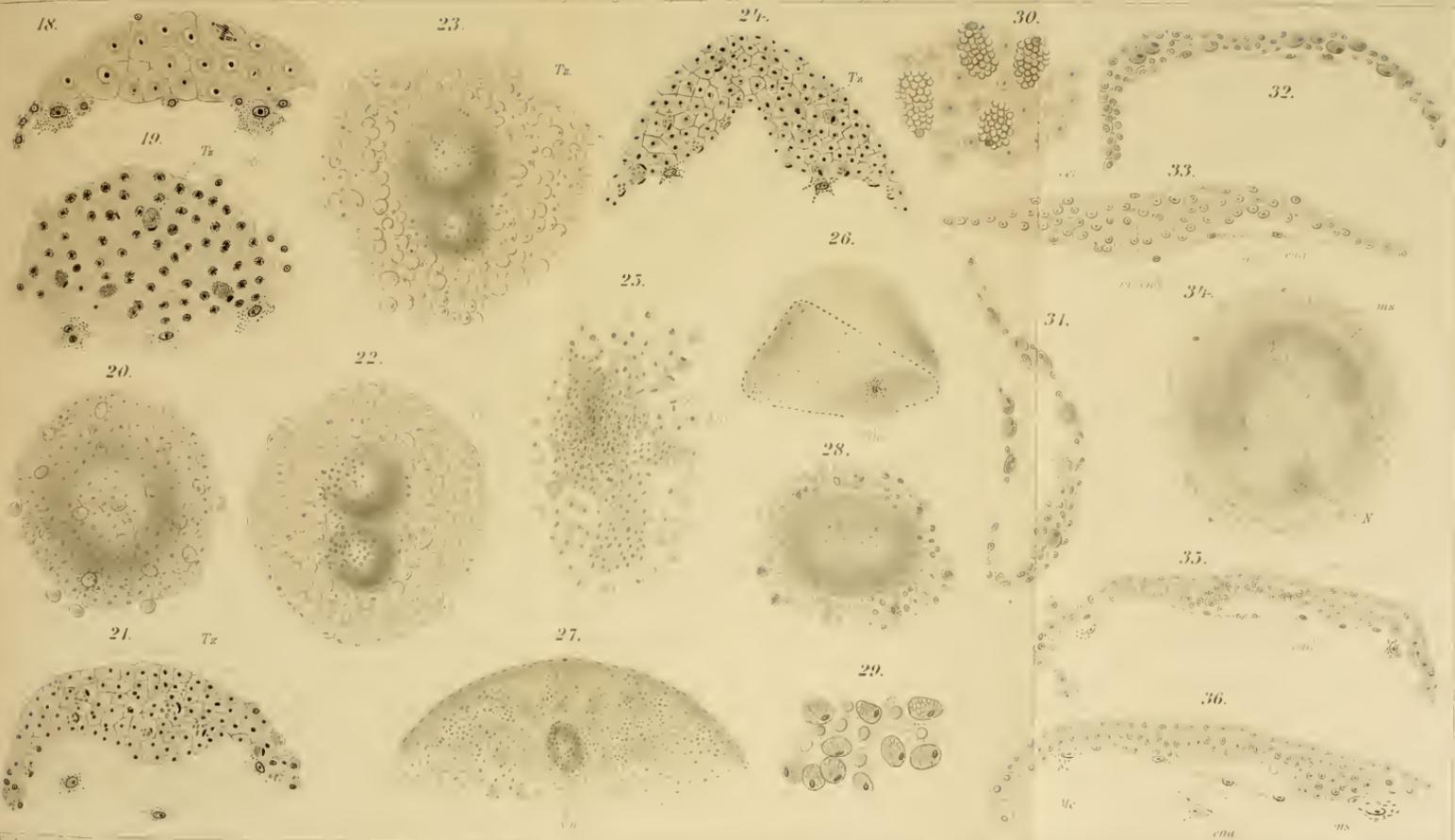
- Fig. 32. Längsschnitt einer weiteren entwickelten Keimscheibe, ebenfalls noch ohne Embryonalschichten. Vergr. 300.
 Fig. 33. Längsschnitt einer Keimscheibe, an der schon drei Schichten unterscheidbar sind, und die Gastralhöhle angelegt ist. Vergr. 300.
 Fig. 34. Eine Keimscheibe mit Mesoderm und Nervensystem. Vergr. 150.
 Fig. 35. Längsschnitt einer Keimscheibe mit Ecto- u. Meso-Entoderm. Vergr. 300.
 Fig. 36. Längsschnitt einer Keimscheibe, an der das Mesoderm sich differenziert hat. Vergr. 300.

Tafel 19.

Alle Figuren sind 300 mal vergrößert.

- Fig. 37. Querschnitt einer Keimscheibe mit beiderseitiger Anlage des Mesoderms.
 Fig. 38. Querschnitt einer Keimscheibe, an der das Mesoderm nur einseitig ein Cöloin zeigt.
 Fig. 39. Querschnitt, an dem das Mesoderm als organisirtes Gebilde nur auf der einen Seite sichtbar wird.
 Fig. 40. Längsschnitt, an dem das Mesoderm als eine Röhre angelegt ist.
 Fig. 41—43. Schnitte durch eine und dieselbe Keimscheibe.
 Fig. 41. Der Mesodermschlauch mit einem Cöloin schiebt sich zwischen Ecto- und Entoderm ein.
 Fig. 42. Das Cöloin verlängert sich in einen breiten Canal (*coel*).
 Fig. 43. Das Cöloin ist verschwunden; die Peribranchialcanäle (*pbr*) sind voll entwickelt.
 Fig. 44. Das Cöloin erscheint als geräumige Höhle.
 Fig. 45—47. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.
 Fig. 45. Die Cöloinhöhle verkleinert sich. Das Mesoderm bildet eine compacte Masse.
 Fig. 46. Das Mesoderm bildet drei Hauptzüge. Das Cöloin ist klein.
 Fig. 47. Das Mesoderm ist in drei Streifen zerfallen. Das Cöloin verlängert sich in ein Pericardialrohr (*p.cr.*).
 Fig. 48 und 49. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.
 Fig. 48. Die Cöloinhöhle ist kaum vorhanden, ihre Wände verwandeln sich in eine Mesodermmasse.
 Fig. 49. Kein Cöloin, nur Mesoderm.
 Fig. 50—54. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.
 Fig. 50. Das Cöloin ist gänzlich verschwunden.
 Fig. 51. Anstatt des Cöloins ist nur eine Mesodermmasse geblieben.
 Fig. 52. Der Pericardialcanal bildet eine Pericardialblase.
 Fig. 53. Das obere Ende der Pericardialblase (*p.crb.*). Eine Verdickung des Ectoderms bildet den Nervenknoten.
 Fig. 54. Der Nervenknoten (*N*) hat sich vom Ectoderm abgesondert.
 Fig. 55 und 56. Schnitte durch eine andere Keimscheibe.
 Fig. 55. Die Pericardialblase hat ihre volle Größe erreicht.
 Fig. 56. Die Pericardialblase hat sich getheilt.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Korotneff (Korotnev) Alexis

Artikel/Article: [Zur Embryologie von Pyrosoma. 295-311](#)