

Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien.

Von

Elias Metschnikoff.

Mit 8 Holzschnitten.

Es wurde bekanntlich von KOWALEVSKY¹⁾ im Jahre 1866 die Ansicht ausgesprochen, dass die einfachen Ascidien in ihrer Entwicklung die grösste Analogie mit den Wirbelthieren darbieten. In der Bildungsweise des Nervensystems, sowie im Bau und Verhalten der Schwanzachse der Ascidienlarven sah der eben genannte Forscher die Hauptgründe für seine Meinung. Indem er bei jungen Embryonen von *Phallusia mamillaris* zwei Rückenwülste und dann ein Nervenrohr auffand, so glaubte er beide Bildungen in Zusammenhang bringen zu können. Er drückt sich darüber folgendermaassen aus: »... es gelang mir nun, die Bildung des Rohres bis zu den Wülsten — Rückenwülsten — zu verfolgen. Damit war auch die vollständige Analogie der Bildung des Nervensystems der Wirbelthiere und der Ascidien nachgewiesen« (A. a. O. p. 7).

Als ich im Jahre 1868 bei Gelegenheit meiner Studien an zusammengesetzten Ascidien, mich über die Embryologie der Phallusien belehren wollte, fand ich eine Reihe neuer Thatsachen, die ich mit den Ansichten von KOWALEVSKY nicht in Einklang bringen konnte²⁾. Zunächst wurde ich überrascht durch das Verhalten des unteren Embryonalendes, welches gegen den oberen Theil zu wachsen anfing, wodurch die Einstülpungsöffnung sehr weit nach der einen Seite ver-

1) Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mémoires de l'Acad. des Sciences de S. Petersbourg. VII. Série. Tome X, N. 45. 1866.

2) S. meine »Entwicklungsgeschichtlichen Beiträge« in Bulletin de l'Acad. des Sc. de S. Petersbourg, Tome XIII, N. 3. 1868. p. 293.

schoben wurde¹⁾. Dieser eigenthümliche Vorgang leitete die Bildung des Nervenrohres ein, in welchem ich unzweideutig Bestandtheile des sogenannten zweiten (d. h. der ins Innere des Embryo eingestülpten Blastodermhälfte) erkannte. Da ich zugleich einen besonderen hufeisenförmigen Körper entdeckte, welcher im Bereiche dieses zweiten Blattes lag, so glaubte ich Recht zu haben, dass ich das embryonale Nervensystem aus einer ganz anderen Quelle als KOWALEVSKÝ ableitete. Dazu kam noch der Umstand, dass in der Beschreibung dieses Forschers Nichts über das eigentliche Nervensystem der Ascidienlarven stand, indem dasselbe ganz von ihm übersehen wurde. Als Gehirn deutete er die rundliche Sinnesblase, welche jedoch nur einen Anhang des verlängerten Centralnervensystems darstellt²⁾. Wenn man die neue Abhandlung von KOWALEVSKÝ³⁾ zu Rathe zieht, so wird man sich leicht davon überzeugen, dass meine Beschreibung des Nervensystems der Phallusialarven ganz richtig war; nur ist der Schwanztheil desselben nach den Angaben von KOWALEVSKÝ länger als ich ihn gesehen habe. Der von mir als Bauchganglion bezeichnete Theil wird von dem eben erwähnten Forscher Rumpfganglion genannt.

Um die Frage möglichst zu entscheiden, übernahmen wir, KOWALEVSKÝ und ich, die Revision sämmtlicher embryologischen Erscheinungen der einfachen Ascidien, wobei wir uns gegenseitig die Resultate mittheilten. KOWALEVSKÝ arbeitete (wie man aus seinem Aufsätze im Archiv für mikroskopische Anatomie weiss) in Neapel; ich dagegen in St. Vaast in der Normandie. Obwohl ich nur ein geringes Material zur

1) Ich muss den Leser daran erinnern, dass sich das Blastoderm der Ascidienembryonen einstülpt, so dass sich zunächst zwei ineinander geschachtelte Halbkugeln bilden. Die in die eingestülpte Höhle führende Oeffnung wird nunmehr viel kleiner, wobei der ganze Embryo eine mehr oder weniger regelmässige Kugelform annimmt. Bald darauf erfolgt eben die Verschiebung der klein gewordenen Einstülpungsöffnung, resp. des unteren Embryonalendes.

2) Man vergl. KOWALEVSKÝ a. a. O. p. 8 u. Taf. II, Fig. 24--27 *n* mit meinen Angaben in Bulletin p. 296. KUPFFER (Archiv für mikrosk. Anat. Bd. VI. p. 454) beschreibt das Nervensystem der Ascidienlarve auch als ein langgestrecktes Organ.

3) Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VII, p. 443 ff. u. Taf. XIII, Fig. 37, 38 *Rg*. Es ist demnach nicht zu bezweifeln, dass KOWALEVSKÝ im Jahre 1866 das eigentliche Nervensystem ganz übersehen hat und dass ich der Entdecker desselben bin. Zwar sagt KOWALEVSKÝ in seinem neuen Aufsätze, dass er bereits im Jahre 1867 »das Ganglion hinter der Sinnesblase« gesehen hat; aber er hat darüber weder etwas publicirt, noch mir geschrieben. In Betracht dieser Thatsachen ist es doch auffallend, dass er meinen Namen bei der Beschreibung des Nervensystems der Larve gar nicht erwähnt, während er sonst so freigebig in Citaten ist, wenn er etwas zu widerlegen hat.

Verfügung hatte, so konnte ich mich doch bald überzeugen, dass das erste Keimblatt wirklich bei der Bildung des Nervensystems theilhaftig ist und dass der von mir entdeckte hufeisenförmige Körper den Zellstrang des Schwanzes allein erzeugt. Wenn ich also in dieser Beziehung meine frühere (im Bulletin 1868, p. 294 ausgesprochene) Ansicht aufgeben muss, so kann ich nichtsdestoweniger die auch in seinem neuen Aufsätze von KOWALEVSKY wiederholte Behauptung, dass das ganze centrale Nervensystem unmittelbar aus dem oberen Blatte stammt¹⁾, durchaus nicht theilen. Indem die Rolle des unteren (zweiten) Blattes an der Bildung des eben genannten Organsystems sehr leicht auf den neuen Abbildungen dieses Forschers zu sehen ist, so werde ich mich vor Allem derselben bedienen.

I. Nachdem sich eine Blastodermhälfte eingestülpt hat, bekommt der Embryo die Gestalt der Fig. 1 (Copie der Fig. 7, Taf. X von KOWALEVSKY). »Von diesem Stadium an können wir zwei Keimblätter unterscheiden, von welchen jedes aus einer Reihe von Zellen besteht: das untere *bac*, das obere *bdca*« (KOWALEVSKY, Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, p. 105).

Wie jeder sich leicht überzeugen kann, besteht der Hauptunterschied zwischen beiden Blättern in der Formdifferenz der sie zusammensetzenden Zellen. Diejenigen des zweiten oder eingestülpten (auch unteren) Blattes sind ausnahmslos grösser als die des oberen; sogar die Zellen *b'* und *c'*, welche an

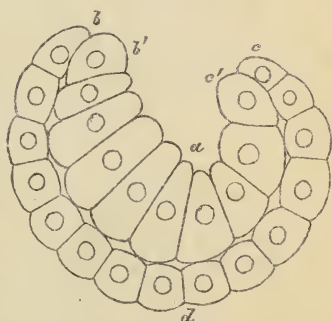


Fig. 1.

das letzterwähnte Blatt grenzen, sind merklich grösser als die benachbarten Zellen *b* und *c*. Auf diesen Umstand ist umso mehr ein bedeutendes Gewicht zu legen, als er uns das einzige feste Criterium in der Frage über die Rolle des unteren Blattes bei der Gehirnbildung darbietet. Die Fig. 2 (Copie der Fig. 10, Taf. X von KOWALEVSKY) ist uns insofern von Nutzen, als sie zeigt, dass auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung, trotz der raschen Zellenvermehrung, der Hauptunterschied in den beiden Blättern fort-

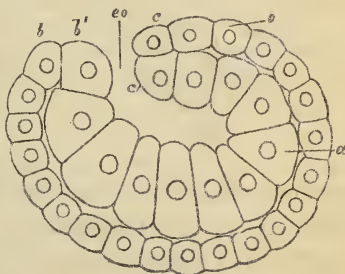


Fig. 2.

¹⁾ Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. VII, p. 410, 444.

bleibt. Diese Thatsache im Auge behaltend, müssen wir die weiteren Stadien betrachten, an welchen die Bildung des Nervenrohres bereits begonnen hat. Solche Stadien im optischen Durchschnitt sehen wir in Fig. 14, 16 und 20 (Taf. XI) von KOWALEVSKY, welche wir hier als Fig. 3, 4, 5 wiedergeben. In der letzteren dieser drei Figuren sehen

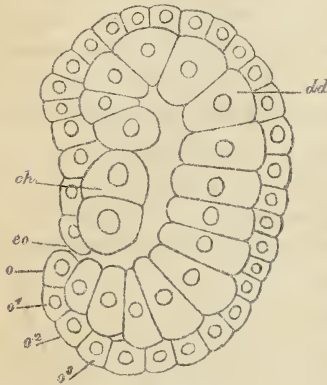


Fig. 3.

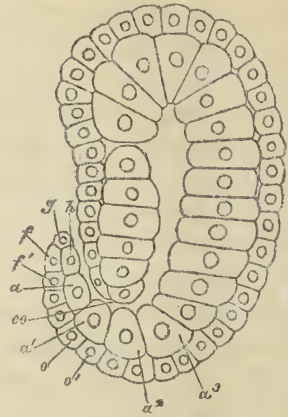


Fig. 4.

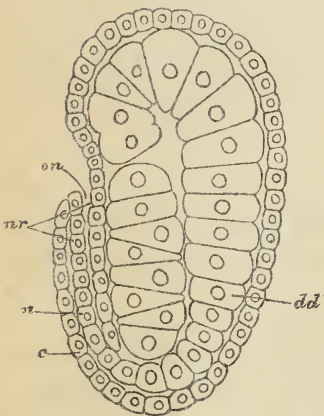


Fig. 5.

wir bereits einen grossen Theil der nach aussen offenen (*on*) Nervenröhre (*nr*), deren Rudimente ohne Weiteres auf den Fig. 3 und 4 wahrgenommen werden können. Es fragt sich nun, welchem Blatte die dieselben bildenden Elemente angehören? Wenn wir die Fig. 4 genauer betrachten, so sehen wir, die Zellen *a a'* einen Theil der Nervenröhre bilden; sie liegen vor der mit *eo* bezeichneten und von KOWALEVSKY für Ausstülpungsöffnung gehaltenen Oeffnung und machen einen bedeutenden Theil der linken Seite der Nervenröhrenwand aus. Man braucht nur die Zellen

a und *a'* (Fig. 4) mit den denselben benachbarten Zellen der Körperdecke (*o, o'*) zu vergleichen, um sich zu überzeugen, dass die ersteren viel grösser sind und in Folge davon zu dem unteren (oder inneren) Blatte beigerechnet werden müssen. Ausserdem ist deutlich zu sehen, dass die Zellen *a, a'* sich in jeder Beziehung an die in derselben Reihe liegenden Zellen *a², a³* u. s. w., anschliessen, welche letz-

teren einen Theil des Darm- und Muskelschlauches bilden und folglich ganz in das Gebiet des unteren Blattes fallen. KOWALEVSKY, von dem ich die Fig. 4 entlehnt habe, fasst die Sache ganz anders auf. Er glaubt an eine Faltenbildung der Rückenrinne, weshalb der ganze zwischen den Zellen a' , f und o gelegene Abschnitt dem oberen Blatte gehören musste. »Die Ränder der Rinne oder Rückenwülste«, sagt er p. 107, »beginnen nun sich aufzuheben, und dies geht ganz besonders schnell am hinteren Ende vor sich, wo der hintere Rand der Rinne in Form einer Falte die Einstülpungsöffnung überdeckt und, sich nach vorn ausbreitend, hinten eine Art Blindsack bildet« u. s. w. Wenn sich wirklich eine Falte des oberen Blattes bildete, so müssten die Zellen desselben in Folge des selbstverständlichen Vermehrungsprocesses an Grösse abnehmen, was aber gerade nicht der Fall ist, indem die oben besprochene Zelle a' der Fig. 4 die Zellen o bis o^3 der Fig. 3 übertrifft. Anstatt der Faltenbildung, welche ausschliesslich dem oberen Blatte angehören sollte, muss man ein gleichzeitiges Längenwachsthum der beiden Blätter unbedingt annehmen, womit auch die Grössenverhältnisse der Zellen leicht erklärt werden. In Folge der am unteren Embryonalende stattfindenden Proliferation sind die Zellen a und a' kleiner als a^2 , a^3 und andere Elemente des inneren Blattes geworden, obwohl sie noch immer grösser als diejenigen des oberen Blattes sind. Durch dieselbe Ursache wird auch die Grössenabnahme der Zellen f , f' und ihrer Nachbarn im oberen Blatte bedingt. Wenn man die Fig. 4 mit Fig. 5 vergleicht, so wird man wieder sehen, in welchem Grade die Röhrenbildung mit der Zellenvermehrung des unteren Embryonalendes verbunden ist. Dieser ganze Vorgang, von welchem KOWALEVSKY im Jahre 1866 Nichts gesehen hat, habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung folgendermaassen beschrieben: »Dann kommt eine bedeutende Höhenzunahme des Embryo zu Stande, wobei dessen hinteres Ende gegen das vordere zu wachsen anfängt (a. a. O. p. 293). Um sich diesen Process am leichtesten zu veranschaulichen, soll man sich einen Menschen vorstellen, welcher mit der Unterlippe seine Nase berühren will; der Raum, welcher dabei zwischen den beiden Lippen sich bildet, wird mit der Höhle der Nervenröhre verglichen werden können.

Die Abbildungen von KOWALEVSKY reichen vollkommen aus, um den Leser von der Betheiligung des unteren Blattes bei der Bildung des Nervensystems zu überzeugen. Nach allem Gesagten kann darüber kein Zweifel bleiben. Eine andere Frage ist die, in welchem Maasse das genannte Blatt dabei betheiligt ist. Wir konnten bisher nur zwei Zellen (a u. a' der Fig. 4) verfolgen, indem die beiden anderen g und h

kein scharfes Merkmal besitzen, um sie auf das eine oder andere Blatt zurückzuführen. In Bezug auf diese Zellen, oder, besser gesagt, über die Grenze zwischen beiden Keimblättern stimmen meine Beobachtungen nicht ganz mit denen von KOWALEVSKY überein. Nach meinen Zeichnungen zu urtheilen, ist das obere Blatt viel schärfer von dem inneren abgesondert, als das von meinem verehrtesten Collegen angegeben wird. Ich berufe mich an die beigegebenen Figg. 6, 7, 8,

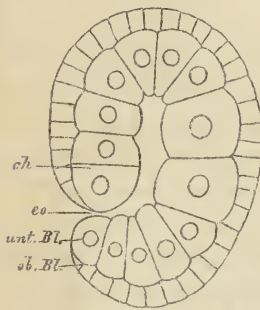


Fig. 6.

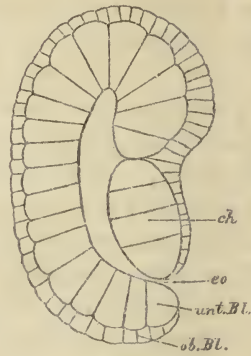


Fig. 7.

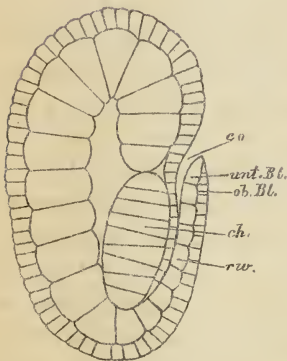


Fig. 8.

welche von mir im Jahre 1868 nach Embryonen von *Phallusia mamillaris* entworfen wurden. Die grösseren Zellen des unteren Blattes unterscheiden sich zugleich durch ihre dunklere, gelbe Färbung, weshalb man leicht die Grenze zwischen beiden Blättern wahrnimmt. Auch bei weiterer Entwicklung konnte ich, trotz der raschen Zellenvermehrung, dieselbe Grenze wahrnehmen (Fig. 8), weshalb ich eine ganze Wand der sich bildenden Röhre (Fig. 8 *rw*) aus dem unteren Blatte ableite.

Alles Gesagte und Gedachte zusammenfassend, kann ich nur sagen, dass die an den Zellenstrang des Schwanzes (*ch*) grenzende Wand der sich etwa bis zur Hälfte (wie in der Fig. 8) gebildeten Nervenröhre aus dem oberen, die entgegengesetzte (Fig. 8 *rw*) Wand aus dem unteren Blatte ihren Ursprung nimmt. In Bezug auf die Seitenwände ist, meiner Meinung nach, die Frage noch unentschieden, indem man die nothwendigen Thatsachen nicht zur Verfügung hat. Man müsste nämlich eine Reihe optischer Querschnitte durch den Embryo mit

einander vergleichen und die seitliche Grenze zwischen beiden Blättern an denselben untersuchen.

So weit über das Nervensystem. Man sieht leicht ein, dass in Bezug auf beobachtete Thatsachen wir jetzt fast ganz mit KOWALEVSKY übereinstimmen und dass die auseinandergehenden Angaben leicht zu controliren sind. Anders ist es mit den Angaben von KUPFFER¹⁾, DÖNITZ²⁾ und GANIN³⁾, welche gar nicht mit unseren nicht einmal zu vereinigen, sondern auch kaum zu vergleichen sind. Der Hauptgrund davon besteht darin, dass die drei ebengenannten Forscher an schlechtem Material arbeiteten. Weder *Ascidia canina*, noch *Clavellina lepadiformis*, noch die von GANIN untersuchten zusammengesetzten Ascidien taugen dazu, um die so schwierigen und verwickelten Verhältnisse der Ascidienembryologie zu erforschen. Um sich einen Begriff über die Ascidienfrage zu machen, muss man unbedingt die Eier von *Phallusia mamillaris* oder ganz durchsichtige Eier einer anderen Art untersuchen. KUPFFER vermuthet daher ganz unrichtig, dass ich meine Beobachtungen an *Ascidia intestinalis* anstellte: ich habe wobl Embryonen von dieser Art, ebenso wie von *Clavellina* untersucht, aber keine Schlüsse daraus gezogen. Wenn ich dies aber auch gethan hätte, so hätte ich doch auch *Phal. mamillaris* untersuchen müssen, da KOWALEVSKY am meisten mit dieser Species arbeitete. Ich hielt dies für so selbstverständlich, dass ich nichts davon in meiner kurzen vorläufigen Mittheilung erwähnte. DÖNITZ sollte auch die Eier dieser Art ansehen und sich nicht mit sehr schlechten Eiern von *Clavellina* begnügen; dann hätte er ganz gewiss die Furchungshöhle, die Einstülpung⁴⁾ und noch manches andere gesehen.

2. Mit der Frage über die Entwicklung des Nervensystems im innigsten Zusammenhange steht eine andere: über das Schicksal der ursprünglichen Einstülpungsöffnung. KOWALEVSKY, der dieselbe in seiner ersten Abhandlung sehr wenig beachtet hat, lässt sie jetzt von der Rinnenfalte überwuchert werden. Er sagt (Arch. für mikr. Anat. p. 107): »Während der Schliessung der Rückenrinne ist die Ein-

1) a. a. O.

2) Ueber die sogenannte Chorda der Ascidienlarven etc. in Arch. für Anatomie und Physiologie. 1870, p. 764.

3) Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien, in Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XX, 1870, p. 512 und den ausführlichen Aufsatz in den Mittheilungen der Warschauer Universität für 1870.

4) Um sich aber von der Existenz einer Furchungshöhle und einer Einstülpung bei Wirbelthieren zu überzeugen (welche beide DÖNITZ unbekannt sind) hätte er nur die Abhandlung von KOWALEVSKY über *Amphioxus*, oder wenigstens einen der mehreren Auszüge aus derselben lesen müssen.

stülpungsöffnung von oben gar nicht mehr zu beobachten und man kann nur deren Rest an optischen Längsschnitten als eine feine Spalte sehen, mittelst deren das sich schliessende Nervenrohr mit der Darmhöhle communicirt«. Indem wir aber gesehen haben, dass die von KOWALEVSKY angenommene Rinnenfalte in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, so muss natürlich auch seine Angabe über die Einstülpungsöffnung fallen. Wie ich in meiner vorläufigen Mittheilung gezeigt habe, geht diese Oeffnung auf die den Mund und die Cloakenöffnungen tragende Fläche über, wobei sie stets (in Folge des Wachsthums des unteren Embryonaltheils) nach oben geschoben wird. Dasselbe muss ich auch jetzt wiederholen, obwohl mit der Einschränkung, dass nur etwa die halbe Wand der Einstülpungsöffnung ihre Lage verändert, während die andere, der Anlage des Zellenstranges benachbarte Hälfte ihren ursprünglichen Platz beibehält. Ich erinnere wiederum an die Verückung der Oberlippe gegen die Nase: wie es sich dabei mit der Mundöffnung verhält, so verhält es sich gerade mit der Einstülpungsöffnung der Ascidien.

Die Einstülpungsöffnung in ihrer Wanderung verfolgend, stiess ich an den oberen Körpertheil des Embryo. »Indem ich diese Oeffnung«, sagte ich in meiner vorläufigen Mittheilung, »niemals verschwinden sah und da genau auf derselben Stelle später die Mundöffnung auftritt, so ist es mir sehr wahrscheinlich, dass die letztgenannte Oeffnung aus der ursprünglich durch Einstülpung entstandenen Oeffnung direct hervorgegangen ist.« Wenn ich, wie gesagt wurde, mit der Ansicht von KOWALEVSKY über diese Oeffnung nicht einverstanden bin, so kann ich doch meine frühere Vermuthung über den Ursprung der Mundöffnung gegen die neueren Angaben dieses Forschers nicht mehr festhalten.

3. Indem ich hier die Frage über die Entwicklung des Zellenstranges oder der Chorda dorsalis der Muskeln und anderer Organe übergehen muss, will ich ein Paar Bemerkungen über einen Vorgang machen, welcher noch vor der Befruchtung vor sich geht, und zwar über die Entstehung der Tunicazellen. Ich habe mich darüber in der vorläufigen Mittheilung nicht geäussert, obwohl ich damals schon ein Gegner der Ansicht von KOWALEVSKY war. Noch im Jahre 1866 habe ich bei mehreren AscidienGattungen die Beobachtung gemacht, dass die so früh erscheinenden Tunicazellen direct aus dem Protoplasma der Eizelle ihren Ursprung nehmen. Als ich aber erfuhr, dass A. BABUCHIN sich gegen diese Meinung erklärte, indem er dieselben Elemente aus dem Epithel der Eifollikel ableitete, hielt ich es für passend, mit der Publication meiner Beobachtungen noch zu warten. Inzwischen kam die Arbeit von

KUPFFER heraus, wo er die Sache ganz wie ich auffasste und sich ganz entschieden gegen die Meinung von KOWALEVSKY äusserte. Ich hebe dies hervor, nur um zu zeigen, dass ich zu der Ansicht über den Ursprung der Tunicazellen ganz selbstständig gekommen bin, weshalb die Entdeckung von KUPFFER eine desto bessere Stütze erhält. KOWALEVSKY, der sonst so viel von seinen früheren Angaben geändert hat, wiederholt von Neuem seine Behauptung, indem er zu beweisen sucht, dass die Tunicazellen nur abgelöste und ins Innere des Eiprotoplasma getretene Epithelzellen der Eifollikel repräsentiren. Er führt auch seine Fig. 2 und 3 (Taf. X) als Anhaltspunkt für seine Ansicht an; scheint aber dabei nicht bemerkt zu haben, dass seine Körper *e*, die er für abgelöste Follikelzellen hält, nicht mit diesen, sondern mit den Kernen derselben übereinstimmen. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur seine Figuren 1, 2, 3 (Taf. X) mit einander zu vergleichen. Wenn man dazu noch seine Fig. 4 betrachtet, so wird man leicht sehen, dass die eben erwähnten Körper *e* der Fig. 2 und 3 nicht den Tunicazellen der Fig. 4, sondern blos deren Kernen entsprechen. Aus den Abbildungen von KOWALEVSKY kann man also höchstens den Schluss ziehen, dass die Nuclei der Tunicazellen aus denen der Follikelzellen ihren Ursprung nehmen. Das reichhaltige Protoplasma der ersteren muss aus einer anderen Quelle stammen und diese am ehesten im Protoplasma der Eizelle gesucht werden.

Nach meinen Beobachtungen ist die Entstehung der Tunicazellen am innigsten mit der Dotterbildung des Eies verbunden. Im grünen Protoplasma eines jungen Eies von *Ascidia intestinalis* sammeln sich um den Nucleus feine Dotterkörnchen an; die Zahl derselben wird immer grösser, wobei nur der peripherische Theil des Protoplasma seine grüne Färbung behält. Derselbe scheidet sich nunmehr deutlicher von dem centralen körnchenhaltigen Theile und zerfällt bald darauf in eine grosse Anzahl runder Körper, welche als erste Tunicazellen anzusehen sind. Einen Kern konnte ich in denselben überhaupt nicht finden, wie auch KOWALEVSKY in seiner ersten Abhandlung (1866) die Tunicaelemente für kernlos hält. Es sind amöboide, also bewegliche Zellen, in deren Innern ich blos feine Körnchen und einige kleine Vacuolen wahrnehmen konnte.

Funchal (Madeira) im Januar 1872.

E. M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1872

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Mecznirow Elias

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien.
339-347](#)