© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vergleichend-embryologische Studien.

Von

Elias Metschnikoff in Odessa.

Mit Tafel XXVIII.

1) Entodermbildung bei Geryoniden.

Bei meinem Bestreben, die Entodermbildung der Coelenteraten möglichst vollständig zu erforschen, musste ich vor Allem die Aufmerksamkeit auf die Geryoniden lenken, weil deren embryonale Zellen sich durch besondere Größe auszeichnen und desshalb mit Leichtigkeit untersucht werden können. Ich habe bereits im Jahre 1870 die Embryologie von Carmarina hastata untersucht und dabei festgestellt, dass »das Blastoderm sich bald in zwei Schichten theilt, zwischen denen sich die glasartige Gallertsubstanz anhäuft«[1]. Im darauf folgenden Jahre untersuchte Fol[2] die Entwicklung der Geryonia (Carmarina) fungiformis, wobei er ebenfalls eine Theilung der Blastula in zwei Keimblätter konstatiren konnte. Gegen unsere Angaben trat im Jahre 1873 Kowalevsky[3] auf, indem er bei Carmarina hastata eine zur Entodermbildung führende Einstülpung des Blastoderms annahm. Dieser Forscher hat zwar ebenfalls eine Theilung der Blastodermzellen gesehen, nur deutete er sie in einer ganz anderen Weise als Fol und ich. Ich gebe im Folgenden den bezüglichen Passus aus der in russischer Sprache gedruckten Abhandlung Kowalevsky's wieder: »Die Segmentation schritt sehr rasch fort, worauf sich ein einschichtiges Blastoderm bildete; das

[1] Bulletin de l'Acad. des Sciences de St. Pétersbourg. T. XV. 1871. p. 100.

[2] Jenaische Zeitschrift. Bd. VII. 1873. p. 471.

[3] Beobachtungen über die Entwicklung der Coelenteraten, in den Nachrichten der k. Gesellschaft der Liebhaber der Naturwissenschaften, Anthropologie u. Ethnographie. Bd. X, Lfg. 2. Moskau 1874. p. 10.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

letztere war aus sehr verlängerten cylindrischen oder, richtiger, abgestumpft pyramidalen Zellen zusammengesetzt, welche eine sehr kleine Segmentationshöhle begrenzten. Die Kerne lagen in der Nähe der äußeren Enden der Blastodermzellen, deren centralen Theile aus einer sehr durchsichtigen Gallertsubstanz bestanden. Bald darauf konnte man die Abtrennung der äußeren Enden der Zellen von ihren tiefer liegenden Theilen bemerken; aus ersteren bildet sich das peripherische Epithel, während die centralen Segmente in eine fast homogene Gallertmasse zusammenfließen, welche die Segmentationshöhle ausfüllt und die Gallerte der jungen Larven repräsentirt. Auf einem Pol des Embryo stülpen sich die oberflächlichen Zellen ein, um den Magen der Larve zu bilden; erst nachher geschieht eine Verdickung der äußeren Schicht an der oralen Fläche, es wachsen kleine hügelförmige Tentakelanlagen heraus und es beginnt die Bildung der Schirmhöhle.« Während einige englische Embryologen, wie Ray-Lankester und Balfour, sich an die Darstellung von Fol und mir angeschlossen haben, äußerte Haeckel[1] seine Zweifel über die von uns beobachtete Delamination, wie er überhaupt diesen Process bei der Entodermbildung nicht acceptiren möchte. Ihm folgten seine Schüler, wie Hatschek und die Gebrüder Hertwig. Dem ersteren[2] »erscheinen die Fälle von Delamination sehr zweifelhaft« und die letzteren[3] verlangen noch der Feststellung, »in wie weit Fälle, in denen sich durch Delamination eine Gastrula entwickeln soll, wirklich vorkommen«. Ein solcher Skepticismus konnte einerseits durch die positiven Angaben Kowalevsky's, wie andererseits durch Mangel unzweideutiger Beweise in den Darstellungen von Fol und mir selbst unterstützt werden. Wenn man die Abhandlung Fol's konsultirt, so wird man in der That finden, dass seine sonst genauen und ausführlichen Beobachtungen gerade über den Delaminationsprocess sehr mangelhaft sind: die Fig. 9, die einzige, welche diesen Vorgang erläutert, betrifft bereits ein sehr spätes Stadium der Entodermbildung und giebt nur äußere Zellenkonturen wieder. Der Mangel nach der Natur gemachter Abbildungen wird durch Schemen gedeckt, welchen man keine zu große Beweiskraft zumuthet. Meine im Jahre 1874 gemachten Angaben[4] sind in so fern sicherer, als sie durch eine naturgetreue Abbildung der Delamination unterstützt werden, nur fehlen bei mir genauere Mittheilungen

[1] Studien zur Gastraea-Theorie. 1877. p. 267. Anmerkung.

[2] Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata, in dieser Zeitschrift, Bd. XXIX, p. 525.

[3] Die Coelomtheorie, in Jen. Zeitschr., Bd. XV, Hft. 1, p. 124.

[4] Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren, in dieser Zeitschrift, Bd. XXIV, Hft. 1. 1874. p. 18 und Taf. II, Fig. 6.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über die inneren Vorgänge der Entodermzellenbildung, wie überhaupt eine ausführliche Beschreibung dieser wichtigen Erscheinung.

Um den in vergleichend-embryologischer Beziehung so wichtigen Delaminationsprocess der Geryoniden auf eine unseren heutigen Forderungen mehr entsprechende Basis zu stellen, habe ich während meines Aufenthaltes in der zoologischen Station des Herrn Professor Dohrn in Neapel im Jahre 1880 eine specielle Untersuchung an zwei dort vorkommenden Geryonidenspecies — Carmarina fungiformis Haeck. und Liriope eurybia Haeck. vorgenommen. Ein Weibchen der erstgenannten Art legte am 20. März eine große Anzahl Eier ab, welche nach einiger Zeit sich zu segmentiren anfingen. Am nächsten Morgen konnte man bereits an mehreren zerklüfteten Eiern den uns interessirenden Process der Entodermbildung wahrnehmen und dabei außer Zweifel stellen, dass derselbe eine echte typische Delamination vorstellt. Bei Untersuchung im Seewasser erschien das Bild ganz ähnlich demjenigen, welches ich in meiner oben citirten Abhandlung beschrieben und abgebildet habe. Um eine bessere Einsicht zu gewinnen, musste man einen Tropfen verdünnter Essigsäure zusetzen, worauf man sofort die nähere Zusammensetzung der Blastomeren erblicken konnte. Die Fig. 1 repräsentirt uns den optischen Durchschnitt durch ein im fünften Stadium der Zerklüftung befindliches Ei, d. h. durch ein solches, an welchem man 32 Blastomeren unterscheiden konnte. An sämmtlichen Zellen kann man deutlich das feingranulirte Ektoplasma von dem großmaschigen Endoplasma unterscheiden; die meisten Blastomeren sind im Theilungsprocesse begriffen, wobei die größere Mehrzahl derselben in tangentialer, die anderen dagegen in radialer Ebene sich vermehren. Die Theilungsrichtung wird am besten durch die Kernspindel bestimmt, wie man es aus der Vergleichung der Zellen *a* und *b* (Fig. 1) leicht ersehen kann. Während die radiale Theilung zur Bildung neuer Blastodermelemente führt, hat die tangentiale Theilung die Abtrennung der Ekto- vom Endoplasma, resp. die Erzeugung erster Entodermelemente zur Folge. An einem und demselben Ei kann man oft die meisten Theilungsstadien neben einander vereinigt finden, so dass man mit großer Leichtigkeit die jetzt allgemein angenommene Lehre über die Veränderungen des Kernes bestätigen kann. Nach dem Ablaufe der Zellenvermehrung nimmt der Kern oft ganz eigenthümliche gelappte Gestalt an, welche wahrscheinlich in früherer Zeit als Basis für die damals herrschende Ansicht über Kerntheilung diente.

Die Theilung erfolgt nicht ganz gleichzeitig an sämmtlichen Blastomeren eines und desselben Eies, was eine nicht unbedeutende Unregel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mäßigkeit zur Folge hat und ein gewisses individuelles Gepräge jedem Eie verleiht.

Während es ziemlich selten gelingt die Carmarina zum Ablegen ihrer Geschlechtsprodukte zu zwingen, ist nichts leichter als gute entwicklungsfähige Eier der kleineren Geryonidenspecies — Liriope eurybia — zu erhalten. Man braucht nur einige geschlechtsreife Exemplare dieser bei Neapel so häufigen Meduse in ein Gefäß zusammenzubringen, um bereits nach einigen Stunden eine gewisse Anzahl befruchteter Eier am Boden des Glases zu finden. Solche geschlechtsreife Thiere habe ich während der Monate März, April und Mai beobachtet. Als ein für die Untersuchung ungünstiger Umstand ist die große Schnelligkeit der ersten Entwicklungsvorgänge hervorzuheben, so dass die Eier künstlich abgekühlt werden müssen, um den Vorgang der Entwicklung während der Nacht zu verlangsamen.

Der Delaminationsprocess erfolgt bei Liriope auf dieselbe Weise wie bei Carmarina und lässt sich mit einer Klarheit verfolgen, welche nichts zu wünschen übrig lässt. Einige Blastodermzellen wachsen tief in die Furchungshöhle hinein, wobei deren centrale Enden knospenförmig aufgetrieben werden. Bei der Behandlung mit verdünnter Essigsäure treten sofort die Kerne auf, welche oft die bekannte spindelförmige Gestalt zeigen (Fig. 2). In der Mitte der Spindel lassen sich die Bütschlischen Körner unterscheiden, so wie überhaupt die ganze Erscheinung mit den gegenwärtigen Ansichten über die Kerntheilung vollkommen harmonirt[1]. Die optischen Schnitte sind so deutlich und überzeugend, dass es vollkommen nutzlos wäre künstliche Durchschnitte zu verfertigen. Um aber eine vollständigere Einsicht zu gewinnen, habe ich neben dem Durchschnittsbilde Fig. 2 noch einige Zellen von der Oberfläche in Fig. 3 wiedergegeben und zwar in der Weise, dass die sich delaminirende Zelle *a* ins Centrum zu liegen kam. — Nach der Kerntheilung erfolgt die Einschnürung des Zellenprotoplasma, wobei das Ektoplasma fast ausschließlich im peripherischen, das Endoplasma dagegen im centralen Segmente bleibt (Fig. 4). Zwischen beiden bleibt noch ein feinkörniger Verbindungsstrang übrig, welcher noch lange die genetische Beziehung zweier Zellen offenbart (Fig. 5). Die neugebildeten Kerne zeigen verschiedenartige nierenförmige und gelappte Gestalten, welche früher zur Unterstützung der Ansicht über die einfache Kerntheilung dienten. Die neugebildeten Entodermzellen verdrängen allmählich die Segmentationshöhle (Fig. 5), so dass es zur Bildung eines soliden parenchymatösen Embryo kommt, in welchem die beiden Keimblätter sich

[1] Die Bilder haben die größte Ähnlichkeit mit denen von Strasburger in der 3. Auflage der »Zellbildung und Zelltheilung« (Jena 1880). Taf. II, Fig. 38—53.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch Lage und Zusammensetzung ihrer Elemente unterscheiden. Es ist noch zu bemerken, dass auch bei Liriope die Delamination eine fortgesetzte Theilung der Ektodermzellen in radialer Ebene, resp. die Bildung neuer Ektodermelemente nicht ausschließt, wie es die Zellen *d* und *e* der Fig. 4 beweisen. Die neugebildeten Entodermzellen theilen sich ebenfalls (Fig. 4 *f*) in zwei.

Nach dem Schlusse des Delaminationsprocesses ordnen sich die Entodermzellen in eine vollständige Blase, welche durch die nunmehr sich bildende formlose Gallerte von der Ektodermblase räumlich abgetrennt wird. Es entsteht somit eine Diblastula, welche bereits aus den früheren Arbeiten von Fol und mir bekannt genug ist.

2) Über einige Stadien der in Carmarina parasitirenden Cunina (Cunoctantha Haeck.).

Nachdem sich die Behauptung von Kowalevsky über die embolische Entstehung des Entoderms bei Geryoniden als irrthümlich herausstellte, musste ich auch die übrigen Angaben über die Gastrula der Hydromedusen einer Revision unterwerfen. Ich erwähne hier vor Allem die Untersuchungen von Ciamician über Tubularia mesembryanthemum[1], nach welchen das Entoderm sich sehr früh und zwar nach dem Typus einer sog. epibolischen Gastrula ausbildet. Wenn schon eine nähere Einsicht in die Arbeit Ciamician's an der Richtigkeit seiner Schlussfolgerungen zweifeln lässt[2], so giebt es auch positive Angaben, welche die Entodermbildung der Tubularien in einem ganz anderen Lichte erscheinen lassen. Weder Balfour noch Kleinenberg[3] ist es gelungen, die Behauptung Ciamician's über die epibolische Gastrulabildung zu bestätigen und dasselbe kann ich nach eigener Erfahrung sagen. Bei Tubularien, eben so wie bei so vielen anderen Hydroiden, bildet sich zuerst eine solide Morula, welche sich erst später in zwei Keimblätter spaltet. Dieser Schluss geht sowohl aus meinen eigenen Beobachtungen, als auch aus früheren Untersuchungen von Kleinenberg hervor, welcher die Güte hatte mir eine ganze Serie von Präparaten zu zeigen, an welchen die Delamination der Morula mit bester Klarheit konstatirt werden kann.

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.

[2] So finde ich, dass die Stadien der Fig. 34 und 35 (Taf. XIX) zu weit von einander verschieden sind um direkt verglichen werden zu können; auch ist die Angabe über das zweischichtige Ektoderm (Fig. 35), welches später einschichtig werden soll (Fig. 36), an und für sich wenig wahrscheinlich.

[3] Handbuch d. vergleichenden Embryologie. Bd. I. Jena 1880. Anmerkung 2. p. 148.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch muss ich mich gegen die Vermuthung Ciamician's[1] aussprechen, nach welcher die von mir untersuchte Polyxenia flavescens (Aegineta flavescens oder Salmoneta flavescens von Haeckel) eine epibolische Gastrulation erfahren soll. Ich habe im Jahre 1870 oft beobachtet, wie sich das gefurchte Ei in eine solide Morula umwandelt, wobei vier Blastomeren auf kurze Zeit unverändert bleiben um etwas später die übrigen nachzuholen; so kommt es, dass die Morula aus ganz gleichen Zellen gebildet wird, welche erst später durch Delamination in zwei Keimblätter getheilt werden. Ich war nicht im Stande diese Beobachtungen im vorigen Jahre zu wiederholen; dafür aber konnte ich die früheren Entwicklungsstadien von Solmissus albescens Haeck. (Cunina albescens Gegenb.) untersuchen und dabei konstatiren, dass hier ebenfalls eine solide Morula mit einer nachträglichen Delamination vorhanden ist. Die Zerklüftung und die Delamination bei dieser Meduse haben die größte Ähnlichkeit mit entsprechenden Vorgängen bei den Siphonophoren.

Nach dem oben Gesagten braucht es kaum hervorgehoben zu werden, dass ich die Ansicht Haeckel's[2] über die Existenz einer Amphigastrula bei Salmoneta flavescens nicht theilen kann. Das als eine solche von Haeckel angenommene Stadium ist nur ein Vorstadium der Morula und ist von dem Momente der Entodermdifferenzirung noch weit entfernt.

Eine weitere Angabe über das Vorhandensein von echter Gastrula bei Hydromedusen liefert uns Uljanin[3]. Nach ihm erscheint die Larve der in Carmarina parasitirenden Cunina in Form einer ovalen Gastrula mit einem terminalen Blastoporus. Obwohl er die Genese dieser Larvenform nicht beobachtete, hält er doch für »unzweifelhaft, dass auch hier, wie bei der Mehrzahl anderer Thiere, eine Hälfte der einschichtigen Blase sich in die andere einstülpt« (l. c. p. 7). Uljanin hält demnach die betreffende Cuninalarve für eine Archigastrula invaginata. Als eine Eigenthümlichkeit dieser Larve beschreibt Uljanin, dass »die ganze Höhle, welche vom Entoderm begrenzt wird und durch die Mundöffnung nach außen durchbricht, mit einer feinkörnigen, verschieden-

[1] l. c. p. 338.

[2] Das System der Medusen. Erste Hälfte des ersten Theils. Jena 1879. p. 348. In diesem Werke wird mehrmals von der freischwimmenden Gastrula bei Craspedoten (p. 7, 119) gesprochen, ohne dass aber diese Angabe durch irgend welche thatsächlichen Ergebnisse bewiesen wird; es wird mir daher erlaubt sein einstweilen darüber nicht weiter zu diskutiren.

[3] О происхожденіи кунинъ, почкующихся въ желудкѣ Геріонидъ, in Извѣстія Общества Любителей Естествознанія etc. Bd. XXIV. Moskau 1876.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

artige Vacuolen enthaltenden Masse ausgefüllt ist« (p. 6). Diese Masse, in welcher Uljanin vergeblich nach Zellenkernen suchte und nur in einigen Fällen je einen großen runden Körper auffand, deutet Uljanin als eine nutritive Sekretion der Entodermzellen, die runden Körper hält er dagegen für fremde Theile und zwar wahrscheinlich für Überreste der aufgenommenen Nahrung.

Das jüngste von mir gefundene Stadium der parasitischen Cunina (oder Cunoctantha, wie sie jetzt von Haeckel genannt wird) habe ich auf dem Schirmrande der Carmarina fungiformis aufgefunden. Es sah dem bloßen Auge als ein kleiner milchweißer Punkt aus und erschien unter dem Mikroskope in Form eines rhizopodenartigen Organismus mit einer rundlichen Kappe (Fig. 7 und 8). Ich konnte sofort erkennen, dass die eigenthümliche Larve eine kolossale amöboide Zelle enthält und außerdem mit einer, aus Geißelepithel zusammengesetzten glockenförmigen Kuppel versehen ist. Die große Zelle sendet eine Anzahl homogener Ausläufer aus, von denen viele sich verästeln und plattenförmig ausbreiten. Im Innern des Protoplasmakörpers befindet sich der große Kern, welcher überhaupt eine große Ähnlichkeit mit der Centralkapsel vieler Radiolarien aufweist; an ihm unterscheidet man eine starke elastische Membran und einen feinkörnigen Inhalt, in welchem sich eigenthümliche röhrenförmige Figuren (Fig. 9 *t*) befinden. Um den Kern herum ist eine große Anzahl fettartig aussehender Kügelchen vorhanden, welche jedoch niemals in die Pseudopodien eintreten. Die beschriebene große Zelle, welche den kriechenden Bewegungsapparat der jungen Larve darstellt, ist eben nichts Anderes als die von Uljanin im Innern der »Gastralhöhle« gesehene feinkörnige Masse mit dem rundlichen Körper. Der letztere ist aber keineswegs eine seltene Erscheinung, wie Uljanin angiebt, sondern ist ein ganz konstantes Gebilde, welches ich in keinem der von mir untersuchten Exemplare vermisste. In einigen Fällen fand ich aber statt eines großen zwei kleinere Nuclei, wie es auf der Fig. 8 wiedergegeben ist. Solche Ausnahmsfälle sind auch Uljanin nicht entgangen. Die Untersuchung der »Kappe« stößt bei lebenden Thieren auf viel größere Schwierigkeiten: man sieht wohl, dass dieselbe mit einer Schicht hoher Geißelzellen ausgekleidet ist; die inneren Verhältnisse können dagegen nicht mit Sicherheit erforscht werden. Darüber wird man erst durch künstlich verfertigte Durchschnitte klar. Um solche zu erhalten, behandelte ich die Larven mit der Kleinenberg'schen Pikroschwefelsäure und färbte, nach vorheriger Behandlung mit Alkohol, mit dem Grenacher'schen Boraxkarmin. Nach einiger Entfärbung in saurem Alkohol und Durchtränkung mit Bergamottöl wurden die Larven in Paraffin eingebettet und mit dem Rasirmesser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geschnitten. Das Wichtigste, was uns die so erlangten Schnitte lehren, ist das Entoderm (Fig. 9 *en*), welches in Form eines ziemlich unregelmäßigen Haufens unter der Geißelepithelschicht (Ektoderm) auftritt. Ein allmählicher Übergang vom Ektoderm zum Entoderm war nicht zu beobachten, dagegen konnte man sehen, dass einige Entodermzellen im Protoplasma der großen Bewegungszelle eingebettet lagen. Die letztere stellt auf den Schnitten einen zapfenförmigen stark hervorragenden Körper ohne Pseudopodien dar, welche offenbar im Augenblick des Todes eingezogen werden. Eben so verschwinden auch die fettartigen Kügelchen, so dass das gesammte Protoplasma einfach feinkörnig erscheint. Die morphologische Deutung der kolossalen Zelle lässt sich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit angeben, obwohl es wahrscheinlich ist, dass dieselbe eher zum Entoderm gehört.

Die weiteren Stadien zeichnen sich durch das Umwachsen der kolossalen Bewegungszelle durch die Kappe aus, so dass es zur Bildung einer eiförmigen Larve kommt (Fig. 10), welche Uljanin als Ausgangspunkt für seine Annahme der Archigastrula invaginata diente. Nun aber ist die Darstellung dieses Forschers in so fern irrthümlich, als er die Larve mit einem runden terminalen Blastoporus (Mundöffnung) versehen zu sein glaubt, während dieselbe einen die ganze Körperlänge durchsetzenden feinen Schlitz besitzt (Fig. 10 *s*). Der letztere, als Folge der Annäherung zweier Kappenseiten, dient nicht etwa zur Aufnahme der Nahrung (wie man aus der Darstellung Uljanin's schließen könnte), sondern nur zum Ausgange der Pseudopodien, welche vom Protoplasma der nunmehr im Innern der Larve eingeschlossenen kolossalen Zelle abgesendet werden. Ich kann folglich die Ansicht Uljanin's nicht theilen, nach welcher er diese Pseudopodien für Ausläufer der Ektodermzellen hält (l. c. p. 7). Nach Einziehung dieser Kriechorgane ins Innere der großen Zelle, kann die Larve freischwimmende Bewegungen vollziehen, was das früheste von mir beschriebene Stadium noch nicht zu Stande zu bringen vermochte.

Bei weiterer Entwicklung nehmen die Larven stark an Größe zu, wobei sie zugleich auch ihre äußere Gestalt verändern: sie nehmen eine unregelmäßig verlängerte und oft eine eigenthümliche dreieckige Form an (Fig. 11 und 12). Der früher gerade verlaufende Schlitz erscheint nunmehr wellenförmig gebogen und bei den dreieckigen Larven auch verzweigt (Fig. 11 und 12 *s*), welche Veränderungen wahrscheinlich mit der Nothwendigkeit, eine größere Quantität Pseudopodien auszusenden, zusammenhängen. Unter solchen Verhältnissen bleibt es unmöglich den oft verzweigten Durchgangsschlitz der Pseudopodien für ein Homologon des Blastoporus zu halten, zumal unsere Larve keine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gastralhöhle enthält, sondern mit der kolossalen Bewegungszelle ausgefüllt bleibt.

Die durch den Körper solcher Larven gemachten Durchschnitte zeigen (Fig. 13), dass derselbe aus zwei Hauptblättern und der inneren kolossalen Zelle zusammengesetzt ist. Das Ektoderm ist überall scharf vom Entoderm abgetrennt und besteht aus einer einzigen Schicht schmaler Geißelzellen (die Geißeln gehen bei der komplicirten Behandlung der Larven verloren); die Vertheilung der Kerne in den letzteren kann aber leicht zur irrthümlichen Annahme führen, als ob das Ektoderm zweischichtig wäre (man vergleiche das Ektoderm der Fig. 14). Die früher haufenweise angeordneten Entodermzellen bilden nunmehr ebenfalls eine einzige Schicht von Epithelzellen, deren Form zwischen einer cylindrischen bis zur platten variirt.

An solchen Stadien, welche wir jetzt behandeln, kann man bereits den Anfang der Knospenbildung wahrnehmen. So bemerkt man auf dem Längsschnitte Fig. 13 eine starke Verjüngung der beiden Keimblätter an dem Orte, wo später die Mundöffnung der ersten Meduse ausbricht. Später bildet sich an dem Mundpole eine starke Hervorragung, welche uns den Rüssel der ersten Medusenknospe darstellt (Fig. 14 und 15); an ihr betheiligen sich die beiden Keimblätter, wovon das innere eine neugebildete Höhle (überhaupt der erste Hohlraum unseres Thieres) — die Rüsselhöhle — auskleidet. Am Boden der letzteren sieht man oft mehrere Zellen, welche bisweilen eine zusammenhängende Schicht bilden (Fig. 14 *e*) und so den Hohlraum des Rüssels von dem oberen Rande der kolossalen Zelle scheiden. Dies ist die einzige Erscheinung, welche ich mit der Angabe Uljanin's über die Spaltung des Entoderms in Zusammenhang bringen kann. Nach meinen Beobachtungen kann nur Rede von einer Ablösung einiger Entodermzellen zur Bildung der erwähnten Scheidewand, nicht aber von einer wirklichen Spaltung des gesammten Entoderms sein. Die Abbildungen Uljanin's, auf welche er sich beruft (Fig. 5 und 10 seiner Taf. I), lassen eher auf eine künstliche Spaltung schließen, welche als Folge der unpassenden Behandlungsweise der Larven zu betrachten ist. Die Fig. 5 zeigt namentlich eine besonders unregelmäßige Anordnung der Entodermkerne, wovon einige fast ganz bloßgelegt werden, eine Erscheinung, welche ich niemals gesehen habe. Die Untauglichkeit der bezüglichen Schnitte Uljanin's kann noch durch schlechte Erhaltung des Ektoderms bewiesen werden.

Bei der Untersuchung weiter entwickelter Stadien war mein Augenmerk nicht auf die bereits bekannten Verhältnisse der Knospenbildung, sondern hauptsächlich auf das Schicksal der kolossalen Zelle gerichtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nach dem definitiven Festsetzen des proliferirenden Thieres auf der Carmarinenzunge bleibt die betreffende Zelle noch lange Zeit erhalten, wie man das aus der Fig. 16 ersehen kann. Sie liegt ausgebreitet im basalen Theile des Thieres und zeigt ihren großen Kern und das Protoplasma. Das letztere zeichnet sich jedoch durch das Vorhandensein mehrerer Vacuolen aus, in deren Innerm feine, wie Harnkonkremente aussehende Körperchen eingebettet sind. Dies ist vielleicht als erstes Zeichen einer Degeneration anzusehen, welche auf späteren Stadien die ganze Zelle zum Verschwinden bringt. Dieses Bewegungsorgan wird offenbar nach dem Festsetzen des Thieres funktionslos und unterliegt desshalb einer allmählichen Atrophie. Auf ganz fertigen großen Thieren mit reicher Knospenbildung habe ich wenigstens die betreffende Zelle nicht mehr auffinden können. Diese, so wie sämmtliche übrige von mir gewonnenen Thatsachen sprechen gegen die Vermuthung für eine Betheiligung der kolossalen Zelle im Processe der Nahrungsaufnahme. Der letztere erfolgt überhaupt durch Diffusion flüssiger Stoffe, welche offenbar nur aus dem Körper des Wirthes abstammen können. Eine Aufnahme fester Nahrungskörper findet bei unserem Thiere überhaupt nicht statt, was offenbar gegen die oft ausgesprochene Annahme des Kommensalismus spricht. Das betreffende knospenbildende Wesen ist ein echter Parasit, wesshalb es mit vollem Rechte mit dem Namen Cunoctantha parasitica bezeichnet werden kann.

Offenbar repräsentirt uns die ganze Lebensgeschichte der parasitischen Meduse eine Reihe sekundärer Anpassungserscheinungen, welche gerade mit dem Parasitismus im ursächlichen Zusammenhange stehen dürften. So ist wahrscheinlich der Generationswechsel unserer Cunoctantha sekundärer Natur und durchaus nicht aus der Metagenese der Hydroiden ableitbar: die ungeschlechtliche Generation wird in unserem Falle durch die Rückbildung der Genitalien neben einer Reihe anderer Organe des Medusenkörpers charakterisirt und entspricht offenbar der die kleinen Knospenähren tragenden jungen Cunina rhododactyla. Zwischen der ungeschlechtlichen Vermehrung der letztgenannten Art und derjenigen der Cunoctantha parasitica besteht überhaupt eine große Ähnlichkeit, wie ich es noch im Jahre 1872 angedeutet habe[1]. In beiden Fällen sind es jugendliche, geschlechtlich unreife und der Randkörper entbehrende

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXIV. p. 31. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über Cunina rhododactyla haben mich damals veranlasst, die Angaben Haeckel's über den genetischen Zusammenhang zwischen Carmarina und Cunina in Zweifel zu ziehen und die Bildung der Knospenähren auf der Carmarinazunge einer ungeschlechtlichen Vermehrung auf der aboralen Fläche der »Mutterknospe« vermuthungsweise zuzuschreiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Individuen, welche Knospen erzeugen; während nun bei Cunina rhododactyla die Knospenbildung sehr gering ist und die weitere Entwicklung des proliferirenden Individuums nicht stört, wird das letztere bei der parasitischen Cunoctantha in seiner Weiterbildung gehemmt durch die so sehr gesteigerte ungeschlechtliche Vermehrung. Es lässt sich somit der Generationswechsel von Cunoctantha parasitica aus dem Vermehrungsmodus der Cunina rhododactyla ungezwungen ableiten. Dieser Umstand weist aber darauf hin, dass auch die charakteristischen Züge der Larvenbildung des Parasiten sekundärer Natur sein müssen. In der freischwimmenden bilateral-symmetrischen Cunoctanthalarve (Fig. 10) wird man daher kaum eine primäre Larvenform erblicken, zumal für die Coelenteraten der radiäre oder vielmehr der zweistrahlige Bauplan typisch erscheint. Ohne Blastopor und Gastralhöhle darf sie auch nicht als eine Gastrula in Anspruch genommen werden. Noch eher könnte man das früheste von mir beschriebene Stadium (Fig. 7—9) als eine Amphiblastula bezeichnen; nur wird die genauere morphologische Deutung durch unsere Unwissenheit über den Ursprung der Entodermzellen so wie über die morphologische Rolle der kolossalen Zelle verhindert. Meine Untersuchungen erlauben mir nur die Schlussfolgerung zu ziehen, dass erstens die von Uljanin bei der parasitischen Cunoctantha angegebene Archigastrula in der Wirklichkeit nicht existirt und zweitens, dass die Entwicklungsgeschichte dieser Meduse eine ganze Reihe sekundärer Anpassungserscheinungen aufweist.

Die mitgetheilten Ergebnisse können zur weiteren Bestätigung des früher von mir ausgesprochenen Satzes dienen, dass »sich bei den echten Coelenteraten die niederen Formen, ohne ein Gastrulastadium zu durchlaufen, entwickeln«[1], welche Angabe mit der Ansicht über das Parenchymgewebe, als das früheste Stadium des Entoderms, innig verbunden ist. In letzterer Beziehung ist die von mir beschriebene Entodermentwicklung bei Liriope interessant, weil wir auch hier ein parenchymatisches Stadium auffinden. Balfour[2] hat sich mir in so fern angeschlossen, als er die Delamination als Regel für niedere Coelenteraten annimmt und auch für wahrscheinlich hält, dass die Verdauungshöhle und die Mundöffnung erst (in phylogenetischer Beziehung) späteren Ursprungs sind.

Die von mir a. a. O. ausgesprochenen Vermuthungen, welche von einigen Forschern als »Parenchymellatheorie« bezeichnet wurden, stehen

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXXII. p. 380.
[2] Handb. der vergl. Embryologie. I. p. 172.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch mit meinen sonstigen Erfahrungen über die Entwicklungsgeschichte der Coelenteraten im Einklange, worüber ich in der Fortsetzung dieser Studien berichten werde.

Odessa, den 7./19. September 1881.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Ein Embryo von Carmarina fungiformis im Begriffe der Entodermbildung. Essigsäurepräparat. Vergrößerung Ocular 3 + System 5 von Hartnack.

Fig. 2. Ein Embryo von Liriope eurybia im Anfange der Delamination. Essigsäurepräparat. Vergr. 3 + 7. Die unterste Zelle ist nicht detaillirt ausgezeichnet, weil sich ein fremder Gegenstand an dieselbe angeheftet hatte.

Fig. 3. Einige Zellen desselben Embryo von der Oberfläche. Die Buchstaben *a*, *b*, *c* bezeichnen auf Fig. 2 und 3 dieselben Zellen. Vergr. 3 + 7.

Fig. 4. Ein weiteres Stadium der Entodermbildung derselben Medusenspecies. *e*, *d*, Zellen, welche sich in radialer Ebene theilen, *f*, eine in Vermehrung begriffene Entodermzelle. Essigsäurepräparat. Vergr. 3 + 7.

Fig. 5. Das parenchymatische Stadium von Liriope im optischen Durchschnitte. Essigsäurepräparat. Vergr. 3 + 7.

Fig. 6. Derselbe Embryo von der Oberfläche.

Fig. 7. Das früheste von mir beobachtete Stadium der Cunoctantha parasitica. Vergr. 3 + 7. Gezeichnet nach dem lebenden Thiere.

Fig. 8. Ein eben solches Stadium mit zwei Kernen der kolossalen Zelle. Die Larve ist mit Osmiumsäure getödtet und dann mit Pikrokarmin gefärbt worden. Vergr. 3 + 5.

Fig. 9. Ein Durchschnitt durch ein solches Stadium. *en*, Entoderm, *t*, röhrenförmige Figuren im Inneren des Kernes. Vergr. 3 + 5.

Fig. 10, 11, 12. Drei weiter entwickelte Larven der C. parasitica. Nach dem Leben unter 3 + 4 gezeichnet. *s*, Rinne, durch welche die Pseudopodien austreten.

Fig. 13. Ein Längsschnitt durch eine solche Larve. Vergr. 3 + 4.

Fig. 14. Querschnitt durch eine weiter entwickelte bereits proliferirende Larve. *e*, einzelne abgelöste Entodermzellen. Vergr. 3 + 4.

Fig. 15. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium. Vergr. 3 + 4.

Fig. 16. Eine bereits mit vielen Knospen versehene rudimentäre geschlechtslose Meduse mit der kolossalen Zelle an der Basis. Vergr. 3 + 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1881-1882

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Metschnikoff (Metschnikow) Elias (Ilja Iljitsch)

Artikel/Article: Vergleichend-embryologische Stadien. 433-444