

Vergleichend-embryologische Studien.

Von

Elias Metschnikoff.

Mit Tafel XXIV—XXVI.

4. Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren ¹.

Da die Gastrula und das Mesoderm keineswegs allgemein den Coelenteraten zukommen, sondern eine Eigenthümlichkeit der höheren Repräsentanten dieses Thiertypus bilden, so ist die Kenntniss der Entwicklung genannter Erscheinungen unumgänglich nothwendig, um sich einen Begriff über die ersten Schritte sowohl der Gastrulation, als der Mesodermbildung zu machen.

Wenn man auch allgemein von der Existenz eines Gastrulastadiums bei Ctenophoren überzeugt ist, so weiß man doch noch wenig Sicheres über dessen Zustandekommen und Weiterbildung. Während KOWALEVSKY glaubte, dass die großen Blastomeren bei Ctenophoren ausschließlich als Nahrungsdotter verwendet werden und dass das Entoderm erst späteren Ursprunges ist; gelang es CHUN ² nachzuweisen, dass die großen Blastomeren das Entoderm selbst repräsentiren, womit eine Annäherung an die Verhältnisse der gewöhnlichen Gastrulation gewonnen wurde. Auf der anderen Seite aber glaubte CHUN annehmen zu müssen, im Gegensatz zu den letzten Mittheilungen KOWALEVSKY's ³, dass der Blastopor dem aboralen Pole des Ctenophorenleibes entspricht, was jedenfalls eine auffallende Ausnahme von der allgemeinen Regel wäre.

Über die Abstammung des Mesoderms sind die beiden genannten Forscher übereinstimmender Ansicht. In seiner »Entwicklungsgeschichte

¹ Die beiden ersten Abschnitte dieser Studien sind in Bd. XXXVI, 1882, p. 433, der dritte in Bd. XXXVII, 1882, p. 286 dieser Zeitschrift veröffentlicht.

² Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Leipzig 1880. p. 106.

³ Zur Entwicklungsgeschichte der Ctenophoren, in Beobachtungen über die Entwicklung der Coelenteraten, aus den Mittheilungen der k. Gesellschaft der Liebhaber der Naturlehre, Anthropologie und Ethnographie. Moskau 1873 (russisch). p. 34.

der Rippenquallen¹ behauptete KOWALEVSKY zuerst, dass die sternförmigen Zellen der Gallerte sich aus dem Ektoderm bilden, indem sie sich sowohl von der äußeren Körperbedeckung, als auch von der Magenwand ablösen und unter Bildung von Pseudopodien in die schleimförmige Zwischensubstanz hineinwandern. In der nachträglichen Abhandlung über die Ctenophorenentwicklung² wiederholt KOWALEVSKY dieselbe Behauptung in folgenden Worten: »Zwischen Ento- und Ektoderm hat sich eine reichliche Menge Gallertsubstanz gebildet, worin Zellen aus dem Ektoderm, welche die Gestalt sternförmiger Bindegewebszellen angenommen haben, eingedrungen sind.« Diese Angabe bezieht sich übrigens nur auf *Escholzia* (*Callianira bialata*) und *Eucharis*, bei Beroë »habe ich — sagt KOWALEVSKY — keine Bildung von Zwischengallerte mit in dieselbe eindringenden Zellen beobachtet, sondern es schien mir, als ob diese Substanz oder dieses Gewebe auf irgend eine Art sich unmittelbar aus Dotterkugeln entwickelt«. — Nach CHUN's Angaben³, wird zwischen Ekto- und Entoderm eine Sekretlage abgeschieden, »in welche bald Zellen vom Ektoderm und dem Magen aus einzuwandern und sich reich zu verästeln beginnen«. Das Einrücken ganzer Gruppen Ektodermzellen erfolgt nach CHUN nicht nur während der Embryonalentwicklung, sondern während des ganzen Lebens mehrerer Rippenquallen, wie *Eucharis* und *Cestus* (l. c. p. 197 ff.).

Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich vorzugsweise auf *Callianira bialata*, welche ich im Jahre 1883 in Messina und im Frühjahr dieses Jahres in Villafranca auf ihre Embryologie untersucht habe; außerdem habe ich im Jahre 1880 in Neapel Beroë und im Jahre 1882 in Odessa *Cydidippe* auf ihre Mesodermbildung geprüft. Die Furchungsstadien werde ich nur so weit berücksichtigen, als es nothwendig ist, um eine Auffassung über die Gastrulation zu gewinnen. Da die Untersuchung lebender Objekte nur wenig Aufschluss giebt, so behandelte ich die Embryonen mit einer zweiprocentigen Lösung von Essigsäure oder noch besser mit einem Gemisch einer derartigen Lösung mit einigen Tropfen einer halbprocentigen Osmiumsäurelösung. Ich gehe nun zur Beschreibung der Erscheinungen bei *Callianira bialata* über.

Die drei ersten Furchungen verlaufen bekanntlich in vertikaler Richtung und führen zur Bildung eines achtzelligen Stadiums, dessen Blastomeren alle von gleicher Größe sind (Fig. 1). Darauf hin folgt eine äquatoriale Knospung (Fig. 2), als deren Resultat acht Mikromeren auftreten. Während man nun die letzteren schlechtweg als erste Ektodermzellen in Anspruch nehmen kann, lassen sich die acht Makromeren noch nicht als

¹ Mémoires de l'Acad. d. Sc. de S. Pétersb. Bd. X. No. 4. 1866. p. 7, 15 u. 18.

² Zur Entw. d. Ctenophoren, l. c. p. 36.

³ a. a. O. p. 115.

Entodermzellen auffassen, da sie noch einige Zeit fortfahren neue Ektodermzellen durch Knospung zu erzeugen (Fig. 4, 5, 7). Abgesehen von diesem Modus, nehmen die Ektodermelemente auch durch Theilung der Mikromeren an Zahl zu, ein Vorgang, welcher Anfangs eine größere Regelmäßigkeit, als auf etwas späteren Stadien aufweist. So theilen sich die ersten acht Mikromeren fast gleichzeitig (Fig. 3, 4) in 16 neue, während die letzteren sich in mehr oder weniger großem Intervalle vermehren (Fig. 6—8). Die Richtung, in welcher sich die Mikromeren theilen, ist ebenfalls eine verschiedene, wie man es am besten nach der Lage der Kernspindeln beurtheilen kann: so theilen sich die älteren Mikromeren der Fig. 8 horizontal, während die darunter liegenden jüngeren meridionale Furchen aufweisen. Trotz aller Variationen erfolgt die Weiterentwicklung doch ziemlich regelmäßig, was aus der regulären sog. körbchenähnlichen Form der Ektodermanlage (Fig. 6—8) deutlich hervorgeht.

Nachdem die Anzahl der Mikromeren auf 30—50 gestiegen ist, hört die Knospung der Makromeren auf und wird durch eine Längstheilung derselben ersetzt. Es theilen sich von den acht Makromeren zuerst die vier medianen (Fig. 6, 7), so dass wir vorübergehend ein Stadium mit zwölf ungleich großen Makromeren erhalten (s. KOWALEVSKY'S citirte russische Abhandlung, Taf. VII, Fig. 7); darauf aber beginnen auch die lateralen Makromeren sich zu vermehren (Fig. 9, 12). Es kommt somit ein Stadium mit 16 Makromeren zu Stande, welches in mehrerer Beziehung interessant ist. Das Ektoderm zeigt einen deutlich vierstrahligen Bau, welcher sich sowohl in der Kreuzform der blastoporähnlichen Lücke, als auch in der Ausbreitung der vier Ektodermklappen dokumentirt (Fig. 9, 10). Die letzteren breiten sich nach unten aus, die großen Zellen mehr und mehr umwachsend. Die Makromeren, welche früher (Fig. 4—8) ebenfalls eine körbchenähnliche Konfiguration zeigten, verflachen sich kuchenförmig, wie es bereits von KOWALEVSKY hervorgehoben worden ist. Nach der Abschließung ihrer Längstheilung wandern die Kerne aus dem oberen Zellenpole (Fig. 6, 7) nach unten (Fig. 11), ein Vorgang, welcher ebenfalls zuerst bei acht medianen Makromeren auftritt und die erste Phase der Mesodermbildung bezeichnet.

Zu der Zeit, da das Ektoderm in seinem Umwachsungsprocesse nahe bis an den unteren Rand des Embryo gelangt (Fig. 13) und oben nur noch eine kleine Lücke (Fig. 14) unausgefüllt lässt, erfolgt auf der unteren Fläche der Makromeren eine neue Knospung, welche diesmal zur Bildung des Mesoderms führt. Die Spindeln erscheinen zunächst bei den acht medianen Makromeren (Fig. 15), während die Kerne der acht lateralen Zellen noch im Ruhezustande bleiben; die Knospung erfolgt in einer

schiefen Richtung und führt zur Bildung von acht Zellen, welche in Form einer Platte den centralen Theil der unteren Fläche des Embryo besetzen (Fig. 16). Kaum haben sich die ersten acht Mesodermzellen gebildet (eine solche Zelle der Fig. 16 steht noch mit der Mutterzelle durch einen Strang in Verbindung), so legen sich je zwei von den vier Paar lateraler Makromeren ebenfalls zur Knospung an (Fig. 16), wodurch neue Mesodermelemente erzeugt werden; ihnen folgen die vier übrigen nach. Wir erhalten somit Stadien mit 8, 12 u. 16 Mesomeren, welche von der entsprechenden Zahl der Makromeren abstammen. Oft wird freilich diese Regelmäßigkeit dadurch gestört, dass sich die ersten Mesodermzellen, ohne die Bildung sämtlicher übrigen Mesomeren abzuwarten, selbst zu theilen beginnen (Fig. 17), was eine frühzeitige Zunahme ihrer Zahl zur Folge hat. In anderen Fällen bleibt dagegen die Mesodermbildung auf einem noch frühen Stadium stehen, so dass wir längere Zeit eine Platte mit nur 12 Zellen vorfinden (Fig. 19, 24). Von diesen, die Zahl der Zellen und den Zeitpunkt ihrer Differenzirung betreffenden Abweichungen abgesehen, können wir als allgemeine Regel aufstellen, dass bei *Callianira* durch Knospungsbildung am unteren Pole der Makromeren ein Mesoderm entsteht, welches eine aus mehreren Zellen bestehende und in der Richtung des Frontalschnittes horizontal gelegene Platte darstellt.

Bald nach dem ersten Hervortreten der Mesodermanlage beginnt die Invagination der nunmehr zum Entoderm gewordenen Makromeren, wobei auch das Mesoderm ins Innere des Embryo mit hineingezogen wird. Zu dieser Zeit besteht das Ektoderm aus einer Schicht verhältnismäßig kleiner Zellen, welche am oberen Pole des Embryo noch eine kleine Lücke (Fig. 20, 22, 23) offen lassen, am unteren Pole dagegen einen sehr großen Blastoporus umgrenzen (Fig. 19 *bl*, 20). Längs der Meridiane, welche die späteren Rippen erzeugen, kann man zu dieser Zeit eine sehr rege Zelltheilung beobachten (Fig. 19 *d*). Während der Invagination gelangen die Mesodermzellen in die Tiefe der Gastrulahöhle (Fig. 20 *mes*), wo sie eine Zeit lang in Form eines Säckchens verbleiben; allmählich rücken sie aber bis zum oberen Ende des Embryo, wo sie wiederum ihre frühere Plattenform annehmen (Fig. 24).

Wir haben das Entoderm in dem Stadium verlassen, wo dasselbe aus 16 Makromeren hervorgegangen ist. Die Entodermzellen bleiben noch längere Zeit in derselben Zahl bestehen; erst nach vollzogener Invagination kann man deren eine größere Menge vorfinden, indessen sind sie auch dann noch wenig zahlreich.

Nach dem Schlusse der Invagination verwächst die obere Lücke, indem sie von kleineren Ektodermzellen ausgefüllt wird, vollständig

(Fig. 23, 25); während am unteren Embryonalpole eine sekundäre Ektodermeinstülpung zu Stande kommt (Fig. 22, 24, 26 g), welche bekanntlich den sog. Magen, oder das Stomodaeum erzeugt.

Wenn man die Erscheinungen der Gastrulation in der geschilderten Reihenfolge beobachtet, so wird man keinen Zweifel darüber haben, dass der Blastopor auf der oralen Fläche entsteht, resp. dass die auf dem oberen Pole lange bestehende Lücke einen Pseudoblastopor repräsentirt. Übrigens habe ich eine solche Orientirung auch durch fortgesetzte Beobachtung in feuchten Kammern fixirter Embryonen bestätigt gefunden, was besonders gut bei den großen Eiern von Beroë gelingt.

An dem oberen Ende des Embryo angelangt, legt sich die Mesodermplatte wiederum in der Richtung des Frontalschnittes (Fig. 26), wobei sie sich allmählich von der Entodermanlage emancipirt. Anfangs sind die Zellen derselben noch ziemlich groß, resp. wenig zahlreich (Fig. 27); bald aber fangen sie an sich rasch zu vermehren, was namentlich an beiden lateralen Enden sich offenbart, wo es zur Bildung von zwei Verdickungen (Fig. 28 *mes*) kommt. Zu dieser Zeit theilt sich die Mesodermplatte in eine rechte und linke Hälfte (Fig. 29), zwischen welchen eine mehr oder weniger geräumige Lücke auftritt, welche jedoch bald durch zwei neue Mesodermwucherungen ausgefüllt wird (Fig. 30, 31). So entsteht ein kreuzförmiges Mesoderm, dessen längere lateralen Abschnitte das Mesoderm der nunmehr angelegten Tentakeln bilden, während die beiden medialen Fortsätze, wie ich annehmen muss, zum Sitz der Bildung von Wanderzellen werden. Diesen Schluss ziehe ich aus der Thatsache, dass die ersten solcher Zellen sich in nächster Nähe und oft im Zusammenhange mit den medialen Mesodermanlagen wahrnehmen lassen (Fig. 31 *m*), so wie ferner aus der Übereinstimmung der ersten Wanderzellen mit den Elementen dieser Anlagen in Größe und anderen Merkmalen. Die Abstammung der Wanderzellen konnte ich nicht direkt an lebenden Objekten verfolgen, aus dem Grunde, dass zur betreffenden Zeit der Embryo bereits starke zuckende Bewegungen ausführt, wesshalb er zur Untersuchung mit Reagentien abgetödtet werden muss. Ein Stillstehen des lebenden Embryo lässt sich zur Zeit noch nicht erreichen, da dafür die Eihülle gesprengt werden muss und der Embryo die fortgesetzte starke Wassereinwirkung nicht aushält.

Wenn ich einerseits zum Resultate geführt worden bin, dass die Wanderzellen aus den medialen Mesodermanlagen hervorgehen, so kann ich auf der anderen Seite die Rolle der lateralen Mesodermstreifen aus der Produktion solcher Zellen nicht unbedingt ausschließen. Dafür glaube ich mit Bestimmtheit annehmen zu müssen, dass das Ektoderm im embryonalen Leben keine Wanderzellen erzeugt. So oft ich diese Frage

geprüft habe, bekam ich stets nur ein negatives Resultat. Wie man sich aus den Abbildungen von KOWALEVSKY und CHUN überzeugen kann, haben auch diese Forscher keineswegs einen Übergang von Ektodermzellen zu Wanderzellen gesehen. Sie zeichnen auch überall die ersten Wanderzellen entweder im mittleren oder unteren Körpertheile des Embryo, während sie Anfangs nur in der Nähe des oberen Poles erscheinen und erst später, obwohl allerdings ziemlich rasch, sich nach unten begeben. Wenn CHUN behauptet, dass eine gewisse Anzahl Ektodermzellen als Muskelzellen auch bei erwachsenen Ctenophoren in das Gallertgewebe übergehen, so kann diese Annahme nicht unbedingt für eine zweifache Entstehungsart des Mesoderms verwerthet werden, da sie, wenn man die Deutung R. HERTWIG'S¹ acceptirt, in dem Sinne aufgefasst werden kann, dass es sich um ektodermale Muskeln handelt, welche sich sekundär ins Mesoderm vertiefen, wie es auch sonst viele Organe thun.

Auf den späteren Stadien der Embryonalentwicklung von *Callianira* vergrößern sich die lateralen Mesodermabschnitte um ein Bedeutendes, wobei ihre Elemente viel kleiner und undeutlicher werden (Fig. 32), während die medialen Theile, wahrscheinlich in Folge der Abgabe von Wanderzellen, allmählich untergehen. Die lateralen Mesodermstränge vereinigen sich ganz intim mit der Ektodermanlage der Tentakeln und liefern dann die Muskelfasern der letzteren (Fig. 33), wobei jedoch die histologischen Vorgänge, wegen der Schwierigkeit der Beobachtung, von mir nicht weiter verfolgt werden konnten. Gleichzeitig mit den beschriebenen Erscheinungen vergrößert sich die Anzahl der Wanderzellen, von welchen eine ansehnliche Menge den hellen Raum im unteren Körpertheile des Embryo einnehmen, um hier theilweise in Muskelzellen überzugehen.

Dasjenige, was ich an anderen oben erwähnten Rippenquallen beobachtete, reicht nur hin, um zu behaupten, dass die für *Callianira* angegebenen Thatsachen über Mesodermbildung eine allgemeine Eigenschaft der Ctenophoren ausmachen. So habe ich eine ganz übereinstimmende mesodermale Knospung der Makromeren auch bei der pontischen *Cydidippe* gefunden, bei welcher ein ebenfalls ganz analoger Gastrulationsprocess zu Stande kommt. Viel interessanter erscheint Beroë, da bei dieser Gattung die Tentakeln fehlen und deshalb die Mesodermbildung nicht in Zusammenhang mit der Entstehung dieser Organe gebracht werden kann. Trotzdem sehen wir auch hier kleine Zellen am unteren Pole der Makromeren durch Knospung entstehen und ein plattenförmiges Mesoderm liefern. Auf dem jüngsten Stadium, wo ich diese Erscheinungen beob-

¹ Über den Bau der Ctenophoren. Jenaische Zeitschr. Bd. XIV. 1880. p. 330 ff.

achtete, traf ich bereits acht symmetrisch liegende Mesodermzellen (Fig. 34), welche am lebenden Objekte untersucht wurden und noch im Laufe der Beobachtung sich in fünfzehn Zellen theilten. Zweifellos stammen die acht Zellen von den benachbarten Makromeren, da auch auf späteren Stadien, wo bereits eine größere Menge Mesodermzellen vorhanden, die Knospung der Makromeren (Fig. 37 a) noch zu beobachten ist. Gleichzeitig theilen sich auch die Mesodermzellen selbst (Fig. 37 b), so dass das plattenförmige Mesoderm mit großer Schnelligkeit wächst. Mit diesem Vorgange zugleich schreitet das Umwachsen der Makromeren durch Ektodermzellen fort, wobei natürlich der Blastopor, welcher fast die ganze untere Fläche des Embryo einnahm (Fig. 34), nunmehr, unter Beibehaltung seiner ovalen Form, bedeutend kleiner geworden ist (Fig. 36).

Nach dem zuletzt beschriebenen Stadium beginnt die Invagination, welche dem entsprechenden Vorgange bei *Callianira* durchaus entspricht. Die gastrale Fläche wird hier, den Angaben früherer Beobachter gegenüber, eben so wenig von Ektodermzellen umwachsen, wie bei der zuletzt genannten Rippenqualle. Die Blastoporränder verwachsen nicht, sondern bleiben bestehen, eine mehr oder weniger regelmäßig ovale Öffnung umrandend (Fig. 38). Während der Einstülpung vertieft sich das Mesoderm immer weiter, bis es von der Gastralfläche gar nicht mehr zu sehen ist (Fig. 38); um dasselbe nunmehr zu beobachten, muss der Embryo von der entgegengesetzten Fläche untersucht werden, wo man alsbald die aus einer größeren Anzahl Zellen zusammengesetzte Mesodermplatte unter dem Ektoderm findet (Fig. 39). Der vor dem Beginne der Invagination noch ansehnliche Pseudoblastopor der aboralen Fläche (Fig. 35) verwächst noch früher als bei *Callianira* und hat eben so wie bei dieser Rippenqualle mit der Gastrulation überhaupt nichts zu thun. Da bei *Beroë* der gesammte Vorgang der Einstülpung bequem an einem und demselben Embryo verfolgt werden kann, so schwindet jeder Zweifel an der gegebenen Orientirung der Embryonaltheile, welche mit derjenigen der zweiten Abhandlung KOWALEVSKY'S, nicht aber mit der Deutung CHUN'S übereinstimmt.

Auf späteren Stadien, wenn sich an beiden Seiten des Embryo Ektodermverdickungen bilden, welche als Rudimente der Tentakelanlagen gedeutet werden können (Fig. 40), vertheilt sich auch das Mesoderm in zwei Abschnitte, ähnlich wie wir es bei *Callianira* gesehen haben. Zu dieser Zeit beginnt am unteren Embryonalpole die sekundäre Einstülpung des Stomodaeums und die Rippenzellen des Ektoderms bedecken sich mit mehreren kurzen Wimpern (Fig. 41), welche als erste Anlage der Wimperplättchen erscheinen. Das Entoderm erscheint nunmehr in Form eines parenchymatösen, aus saftigen Zellen (Fig. 42) bestehenden Ge-

webes, während die Mesodermzellen (Fig. 43) viel konsistenter, saft-
armer, aber körnchenreicher sind. Nach dem Beginn der Bewegungen
des Embryo erscheint, bei dessen allgemeiner Größe, die Untersuchung
der verhältnismäßig kleinen Zellen des Mesoderms sehr erschwert, so
dass ich über die weiteren Stadien dieses Keimblattes leider nichts be-
richten kann, zumal die Nachuntersuchung in den letzten Jahren mir
bis jetzt nicht gelingen wollte.

Von den früheren Forschern ist AL. AGASSIZ der Einzige, welcher bei
Ctenophoren Mesodermzellen gesehen und abgebildet hat, ohne ihnen
übrigens eine besondere Bedeutung zugeschrieben zu haben. Einige
seiner, die Embryonen der *Idya rosea* darstellenden Figuren zeigen eine
Anzahl auffallender Zellen am aboralen Körperpole, welche ich für nichts
Anderes, als für eine Mesodermanlage in Anspruch nehmen kann.

Aus den mitgetheilten Thatsachen sehen wir zunächst, dass die Cteno-
phorengastrula als Resultat einer Invagination, welche nach einer vorher-
gehenden Umwachsung zu Stande kommt, erscheint; sie ist zugleich eine
embolische und eine epibolische Gastrula. Der Bauplan der letzteren ist
ein regulärer und der Blastopor, welcher in die innere Gastralöffnung
übergeht, ein oraler. Da das Ektodermwachsthum nicht von dem ani-
malen Pole selbst, sondern von einer ringförmigen Anlage ausgeht, so
bildet sich, außer dem wirklichen Blastopor, noch ein oberer Pseudo-
blastopor, welcher früher oder später verwächst und zum Boden des
Sinnesorgans wird.

Die Ctenophoren erscheinen als die einzigen Coelenteraten mit einem
Mesoderm, welches als eine abgesonderte keimblattartige Anlage im
Laufe der embryonalen Entwicklung auftritt. Während bei Acalephen
und Polypen die Mesodermbildung zu den späteren Erscheinungen der
nachembryonalen Entwicklung gehört und auch dann nicht zur Erzeugung
eines abgesonderten Ganzen gelangt, entsteht das Mesoderm bei Rippen-
quallen sehr frühzeitig und als ein einheitliches embryonales Gebilde.
Wir haben keine Bedenken, dasselbe als ein wirkliches Keimblatt —
Mesoderm — in Anspruch zu nehmen, trotzdem dies nach der Coelom-
theorie der Gebrüder HERTWIG mindestens zweifelhaft sein soll. Wenn
wir den Principien dieser Forscher folgen, so können wir das Mesoderm
der Ctenophoren höchstens als ein Keimblatt bezeichnen, da dasselbe »em-
bryonale Zellen, welche unter einander zu einer Epithellamelle verbun-
den sind«¹ repräsentirt. Als Mesoblast können wir dasselbe dagegen nicht

¹ Die Coelomtheorie. Jen. Zeitschr. Bd. XV. 1884. p. 124.

in Anspruch nehmen, weil es frühzeitigen Ursprungs ist und nicht »durch Ausstülpung oder Einfaltung des Entoblasts«¹ entsteht. Eben so wenig passt das Mesoderm der Ctenophoren unter den Begriff der Mesenchymkeime der Gebrüder HERTWIG, da das erstere sich nicht als »embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden«, bildet, und da die Mesenchymkeime überhaupt nicht die Eigenschaft eines Keimblattes besitzen. Wenn wir somit einsehen, dass das eigenthümliche Mesoderm der Ctenophoren keinen Platz in der Theorie des mittleren Keimblattes der Gebrüder HERTWIG findet, so ergibt sich daraus nur ein neuer Beweis dafür, dass diese Theorie, bei ihrer Konfrontierung mit wirklichen Thatsachen, nicht stichhaltig ist. Das mittlere Keimblatt ist ein zu mannigfaltiges Gebilde, als dass es sich in zwei Typen einordnen ließe und dazu ist dessen Entwicklung so sehr in einander greifend, dass man von einer principiellen Verschiedenheit desselben nicht reden kann. Zu dem, was ich darüber im dritten Abschnitte dieser Studien sagte, will ich hier noch eine Thatsache hinzufügen, welche uns zeigt, wie intim das Mesenchym mit dem HERTWIG'schen Mesoblast oft verbunden ist. Wie ich an einem anderen Orte² mittheilte, lösen sich die einzelnen Peritonealzellen der Nais proboscidea aus dem Verbande los, um, unter amöboiden Bewegungen, verschiedene in die Leibeshöhle eingedrungene Fremdkörper — etwa junge Gordiuslarven — zu umwachsen. So sehen wir, dass die aus dem Mesoblast hervorgegangenen Epithelzellen des Peritoneums, selbst bei einem erwachsenen Wurme, unter einem stärkeren Reize sich zu Mesenchymzellen umwandeln. Analog ist die von RANVIER³ bereits früher für Säugethiere angegebene Thatsache, dass während einer Bauchfellentzündung einzelne Peritonealzellen ihre Fähigkeit, fremde Körper aufzufressen, resp. amöboide Fortsätze abzusenden, wiedererhalten. Wie kann man da noch von einer »ganzen Verschiedenheit« des Mesenchyms dem Mesoderm gegenüber sprechen?

5. Über die Bildung der Wanderzellen bei Asterien und Echiniden.

Nachdem HENSEN⁴ im Jahre 1863 das Sekretgewebe, wie er es nannte, bei jungen Brachiolarien des Kieler Hafens entdeckte und dabei fand, dass dieses Gewebe durch Ablösung vom »Zapfen« mehrere Zellen, welche dann in die Zwischengallerte auswanderten, bildet, fand diese Ansicht von mehreren Seiten eine Bestätigung. So konnten

¹ a. a. O. p. 122.

² Über die pathologische Bedeutung der intracellulären Verdauung. in: Fortschritte der Medicin. 1884. Nr. 17. p. 4.

³ Leçons sur l'histologie du système nerveux. I. 1878.

⁴ Über eine Brachiolaria des Kieler Hafens. Arch. f. Naturgesch. 1863. p. 242.

ich¹ und GOETTE² eine ähnliche Entstehung der Wanderzellen bei Bipinnaria konstatiren und SELENKA³ fand denselben Bildungsmodus für die von ihm untersuchten Holothurien. Für *Holothuria tubulosa* giebt der letztgenannte Forscher Folgendes an: »22 Stunden nach der Befruchtung treten nämlich aus jener verdickten Stelle einige (4 bis 10) Zellen heraus und bilden einen Zellenkuchen, welcher nunmehr der ausschließliche Bildungsherd der Mesodermzellen ist«. . . . In allen diesen Fällen wurde übereinstimmend angenommen, dass die ersten Wanderzellen sich unregelmäßig zerstreuen oder einen unpaaren Haufen bilden und in keinem Falle eine frühzeitig symmetrische Anordnung aufweisen. Diese Seite der Sache änderte sich aber, nachdem HATSCHEK⁴ im Jahre 1878 die nahen Beziehungen der Echinodermen zu Bilaterien betonte und eine erneute Untersuchung der Mesodermentwicklung zur Aufgabe stellte. In seiner theoretischen Übersicht sagt er Folgendes: »Die Mesodermbildung der Echinodermen geht zwar von einer ähnlichen Stelle der Keimblase aus,« wie die Sonderung der Mesodermzellen bei anderen Bilaterien, aber es ist bisher noch nicht die bilaterale Anordnung des Mesodermkeimes der Echinodermen beobachtet. Es muss dieser Punkt noch bei künftigen Untersuchungen geprüft werden. Schon im nächstfolgenden Jahre erschien die Arbeit von SELENKA⁵ über die Keimblätter der Echiniden, in welcher der Mesodermkeim auch wirklich als von Anfang an symmetrisch angelegt, angegeben wird. »Bei den sehr durchsichtigen Larven von *Echinus miliaris* und *Toxopneustes brevispinosus* — sagt SELENKA — konnte die Entstehung des Mesoderms sehr genau verfolgt werden. In der Mitte des verdickten Theiles des Blastoderms entsteht, zusammenfallend mit der Längsachse der späteren Gastrula, von innen her eine trichterartige Vertiefung, welche sich nach ungefähr einer Stunde in eine spaltartige Rinne verlängert, die erst nach erfolgter Bildung des Mesodermkeimes wieder verstreicht. Durch diese Rinne ist auch die seitliche Symmetrie des Larvenkörpers fixirt; beiderseits nämlich von diesem Spalt entstehen durch Theilung einer geringen Anzahl von Entodermzellen die Mesodermkeime in Form von zwei, je vier bis acht Zellen umfassenden Zellhaufen, die sich bald vom Mutterboden abtrennen, um

¹ Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. Pétersb. XIV. No. 8. 1869. p. 33.

² Vergl. Entwicklungsgesch. d. *Comatula medit.* Arch. für mikr. Anat. 1876. XII. p. 587.

³ Zur Entw. der Holothurien. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876. p. 160.

⁴ Studien über Entwickl. der Anneliden. Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien. I. 1878. p. 95, 98.

⁵ Keimblätter u. Organanlage d. Echiniden. Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1879. p. 45.

endlich als amöboide, noch mehrfacher Theilung unterworfenen Zellen den Gallertkern zu durchwandern.« HATSCHEK¹ hat dann auch selbst die Untersuchung vorgenommen und obwohl er ebenfalls die erste Mesodermanlage bei *Toxopneustes lividus* als symmetrisch fand, so schildert er doch die Sache ganz anders als SELENKA. Nach HATSCHEK ist bei dem genannten Seeigel »das Mesoderm auf zwei in der Medianebene einander berührende Zellen am Entodermpole der Blastula, die unter Theilungsvorgängen in die Furchungshöhle rücken, zurückzuführen«.

Bei Gelegenheit meiner Studien über die Gastrulation der Echiniden² musste ich nebenbei auch die Frage über die Mesodermbildung dieser Thiere berühren. Obwohl ich mehrere Serien Embryonen von *Echinus microtuberculatus* untersuchte, konnte ich doch die SELENKA'schen Angaben nicht bestätigen. Sowohl noch zur Zeit, da die Mesodermzellen in der Tiefe des Blastoderms lagen, als auch später, nachdem sie in die Furchungshöhle gelangt waren, konnte ich an ihnen keine einigermaßen ausgesprochene Symmetrie entdecken. Von einem Zusammenhange der von SELENKA beschriebenen Vertiefung mit der symmetrischen Anordnung der ersten Mesodermelemente konnte ich mich ebenfalls nicht überzeugen. In einer neueren Arbeit über die Keimblätter der Echinodermen, in welcher die Entwicklungsgeschichte der Wanderzellen eine wichtige Rolle spielt, ändert SELENKA³ noch einmal seine Ansichten über die betreffende Frage. Wie er seine ursprünglichen Angaben über die unsymmetrische Anlage des Mesodermkeimes bei Holothurien vollständig verlässt, so verlegt er die paarige Anordnung der Mesenchymanlage auf die beiden Urzellen, ganz im Anschluss an HATSCHEK, dessen Originalskizzen er neben den seinigen veröffentlicht. Nach den neuen Mittheilungen SELENKA's soll nunmehr das Mesenchym der Echiniden aus zwei Urzellen, welche zwei symmetrisch liegende Mesenchymstreifen durch Theilung erzeugen, entstehen. Bei weiterer Entwicklung vermehren sich die Zellen der Mesenchymstreifen und gehen dann, sich unregelmäßig verschiebend, in die Blastulahöhle hinein. SELENKA dehnt seine Beobachtungen auch auf einige andere Echinodermen (*Synapta* und *Ophyglypta*) aus und stellt schließlich folgende, das Mesenchym betreffenden Resultate auf: »Der Mesoblast entsteht bei allen Echinodermen in zweierlei Weise: a) aus zwei Urzellen des „Mesenchyms“, b) aus den Urdarmdivertikeln.« »Die zwei Urzellen des Mesenchyms bilden sich bei den Echiniden zu zwei

¹ Über Entwicklungsgesch. v. *Teredo*. Arb. aus d. zool. Inst. Wien. III. 1880. p. 30.

² Diese Studien. Nr. 3. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. 1882. p. 294.

³ Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft 2. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

Mesenchymstreifen aus, welche nebst ihren Tochterzellen in Form von Wanderzellen in das Blastocoelom gelangen und schließlich zweierlei Gewebe bilden, nämlich die Ringmuskulatur des Vorderdarmes und die Cutis. Bei der *Synapta* kommt es nicht zur Bildung von zwei Mesenchymstreifen, indem hier im Gegensatz zu den übrigen Echinodermen die Gastrulation der Mesenchymanlage vorausgeht« (p. 59).

Da ich meine ersten Beobachtungen nur an *Echinus microtuberculatus* anstellte, so erschien mir eine Revision bei anderen Seeigeln wünschenswerth, da außerdem die Frage nach der Entstehung der Wanderzellen für mich ein erhöhtes Interesse bekam, seitdem ich konstatierte, dass diese Elemente als Phagocyten eine wichtige Rolle spielen, so unterwarf ich (während meines Aufenthaltes in Messina im Jahre 1883) die Embryonen von *Sphaerechinus granularis* einer näheren Untersuchung. Ich konnte nicht nur meine früheren Angaben bestätigen, sondern auch weiter gehen, indem ich beobachtete, dass die Bildung der Wanderzellen durch Migration birnförmiger Zellen aus der Meso-Entodermanlage geschieht. Als nun einige Monate später die oben erwähnte Abhandlung SELENKA's erschien, sah ich mit Bedauern, dass unsere unabhängig von einander angestellten Untersuchungen gar nicht übereinstimmten. Es fiel mir zwar auf, dass die Angaben SELENKA's in vielen Beziehungen nicht beweiskräftig sind und dass er namentlich auf keiner eigenen Abbildung den Mesenchymstreifen in toto zeichnet, was doch ganz unentbehrlich wäre; ich konnte jedoch nicht einsehen, worin der Grund unserer abweichenden Ansichten liege, und es erschien eine erneute Untersuchung mir desshalb besonders wünschenswerth. Um eine solche anzuregen (da ich selbst nicht sobald an das Meer zu gehen gedachte), publicirte ich eine kurze Notiz¹ über meine Untersuchungen. Bald darauf erschien eine sehr heftige Erwiderung von SELENKA², worin er seine Angaben wiederholte und auf deren Exaktheit insistirte; neue Argumente wurden von ihm indessen nicht beigebracht. Um die Frage zu erledigen, musste ich die ganze Sache von Neuem in Angriff nehmen. Am Schlusse des vorigen Jahres habe ich die betreffenden Stadien von *Strongylocentrotus lividus* in Tanger³ und im Frühjahr des laufenden

¹ Zool. Anz. Bd. VII, 1884, p. 93.

² Ibid. p. 100.

³ Bei dieser Gelegenheit will ich meine Fachgenossen darauf aufmerksam machen, dass die marine Fauna in Tanger in jeder Beziehung eine sehr arme ist; während eines zehnwöchentlichen Aufenthaltes daselbst (December 1884 bis Februar 1885) habe ich von pelagischen Thieren nur eine Beroë, ein paar Pelagien, eine ganz ruinirte Rhizostomide und einige wenige Craspedoten und Euphausien gefangen; auch die Strandfauna, mit welcher man sich bei starker Ebbe bekannt macht, ist im Ganzen nur schlecht vertreten. Als einen weiteren Übelstand muss ich noch hervorheben, dass es in Tanger keine geübten und zuverlässigen Fischer giebt, durch

Jahres die Embryologie desselben Seeigels in Villafranca untersucht. Außerdem habe ich die Entwicklung von *Astropecten aurantiacus* und *pentacanthus* im Mai dieses Jahres auf der zoologischen Station in Triest untersucht. Für die Benutzung der letzteren sage ich Herrn Professor CLAUS und Herrn Inspektor GRAEFFE meinen besten Dank.

Zur Darstellung meiner eigenen Ergebnisse übergehend, fange ich mit *Astropekten* an, da die *Asteriden* für die betreffende Frage überhaupt ein viel günstigeres Untersuchungsmaterial als die *Echiniden* liefern. Junge *Bipinnarien* von *Astropekten* kann man entweder aus dem pelagischen Auftriebe erlangen, oder man erhält sie durch leicht vorzunehmende künstliche Befruchtung. *Astropecten aurantiacus* ist in jeder Beziehung weniger bequem, als der kleinere *A. pentacanthus*, welche beide im Mai geschlechtsreif werden. Da die Larven beider Arten farblos und durchsichtig sind, so lässt sich schon Manches an lebenden Objekten verfolgen, was gerade in den Fragen, wo es sich um bewegliche Zellen handelt, von großem Vortheil ist. Indessen ist auch die Untersuchung konservirter Larven für die feineren Verhältnisse durchaus unentbehrlich. Zu diesem Zwecke habe ich die Larven mit einem Tropfen einer halbprocentigen Lösung von Osmiumsäure behandelt (Osmiumdämpfe sind in diesem Falle fast ganz unbrauchbar), färbte sie dann in verdünntem Pikrokarmen und legte sie schließlich in Glycerin ein. Die Balsampräparate sind weniger gut und die Schnitte, die man namentlich von den Larven des *A. aurantiacus* erhalten kann, sind in so fern unbrauchbar, als die, eine ganz dünne Lamelle zusammensetzenden Zellen, sich leicht verschieben und dadurch die natürlichen Verhältnisse maskiren.

Die künstliche Befruchtung muss bei *A. pentacanthus* möglichst noch Vormittags vorgenommen werden, da die Bildung von Wanderzellen 27 bis 30 Stunden darauf beginnt; bei *A. aurantiacus* dauert die Entwicklung viel länger, so dass man erst ungefähr 48 Stunden nach der Herausnahme der Eier das betreffende Stadium vorfindet. Das Spermium kann zu gleicher Zeit mit den Eiern in die Schale geworfen werden und man braucht dazu nicht abzuwarten, bis etwa die Richtungskörperchen ausgestoßen werden.

Es bildet sich nach der Dotterzerklüftung eine eigenthümliche, mehrfach gefaltete Blastula, welche allmählich die Eihaut auszieht, um sich dann abzurunden und die gewöhnliche Blasenform anzunehmen. Solche gefalteten Blastulae, welche bei beiden *Astropektenarten* ganz regelmäßig und normal erscheinen, gleichen vollkommen den von FOL¹ bei *Asterias* welche man solche Thiere hätte erbeuten können, welche man nicht selbst fischen kann.

¹ Recherches sur la fécondation. 1879. p. 202 ff. Taf. IV, Fig. 7.

glacialis gefundenen Monstruositäten, die er als »polygastrées« bezeichnet. Auch bei Astropekten bilden sich dabei nicht nur gewöhnliche Faltungen, sondern sackartige Vertiefungen, ganz nach Art einer Gastrulation; nur haben diese Bildungen freilich nichts mit der letzteren gemein, zumal sie auch zu einer ganz anderen Zeit entstehen. Die Falten sowohl als die eingestülpten Säcke gleichen sich allmählich aus und man bekommt, wie ich sagte, eine reguläre blasenförmige Blastula, welche sich dabei stark vergrößert. Nur in Ausnahmefällen, bei monströsen Larven, bleiben einige Säcke bestehen; sie verlängern sich dann und verbinden sich kanalartig, so dass man bisweilen eigenthümliche Bipinnarien erhält, bei welchen ein durch mehrfache Öffnungen nach außen mündendes Kanalsystem, ähnlich wie bei einigen Spongien, zu beobachten ist.

Die Gastrulation erfolgt in einer ganz ähnlichen Weise, wie es bereits vor über zwanzig Jahren von AL. AGASSIZ¹ für Asteracanthion dargestellt worden ist. Die ursprünglich cylindrischen Zellen des invaginierten Urdarms verflachen sich am blindsackartigen inneren Ende desselben, so dass wir ein kolbenförmiges Entoderm erhalten, an welchem eine aus plattem Epithel zusammengesetzte Blase und ein aus cylindrischen Zellen bestehender Hals zu unterscheiden sind. Indem sich die Epithelzellen der Blase allmählich noch mehr verflachen, fangen einige von ihnen an kurze pseudopodienartige Fortsätze auszustrecken (Fig. 44). Bald geht diese Erscheinung auch auf mehrere Zellen der Blase über, wobei jedoch dieselben ihre ursprünglichen Beziehungen zu benachbarten Elementen vollkommen behalten. Setzt man zum Präparat rasch einen Tropfen Osmiumsäure hinzu, so ziehen sich die Pseudopodien ein und man erhält ein Bild, wie es das vorhergehende Stadium repräsentirte. Erst etwas später wird die Pseudopodienbildung zu einer dauernden Erscheinung; dann aber bleiben die Epithelzellen nicht mehr länger in ihrer ursprünglichen Verbindung mit ihren Nachbarinnen, sondern ziehen sich allmählich aus dem Verbande los, um die ersten Wanderzellen darzustellen. Es treten gewöhnlich mehrere: 4, 5 und noch mehr Zellen aus der Epithelblase zu gleicher Zeit heraus, so dass es mir trotz langen Suchens nicht gelang ein Stadium mit nur zwei Wanderzellen aufzufinden. Von dem Beginne der Mesodermbildung an findet man an mehreren Punkten der Blasenoberfläche amöboid gewordene Zellen, welche sich mehr oder weniger von dem Epithel abgelöst haben, wobei aber auch ganz ausgetretene Wanderzellen noch längere Zeit dicht neben der Blase liegen (Fig. 45—47). Die Kerne solcher Zellen befinden sich in der Regel in ruhendem Zustande und noch nie habe ich ein Bild

¹ Embryology of the Starfish. 1864. Neu abgedruckt in: North american Starfishes. 1877. Taf. I, Fig. 24—28.

gesehen, welches darauf hinwies, dass die auswandernden Zellen durch Theilung der ruhenden unmittelbar hervorgegangen wären. Bisweilen sieht man (wie auf Fig. 46), dass eine Mesodermzelle durch Pseudopodien mit einer Epithelzelle der Blase in Verbindung steht, indessen erlaubt die Gestalt des Kernes noch nicht daraus auf einen Theilungsakt zurückzuschließen. Da man bei Untersuchung von Fragen, wo amöboide Elemente eine wichtige Rolle spielen, nur dann beruhigt sein kann, wenn man den Vorgang an einer und derselben Zelle verfolgt hat, so habe ich mehrmals den ganzen Process der Auswanderung an lebenden Objecten beobachtet. Die Fig. 48—51 stellen uns vier Zustände einiger Blaszellen dar, von welchen die Zelle *a* im Laufe einer halben Stunde sich von benachbarten Elementen abgelöst hat und aus einer Epithelzelle zu einer Wanderzelle geworden ist. Oft dauert der Process länger und einige Male habe ich gesehen, dass Zellen, welche angefangen hatten, Pseudopodien auszustrecken, anstatt auszuwandern, ihre Fortsätze einzogen und in den ursprünglichen Zustand übergingen. Um sich einen Begriff über das Fortschreiten des Auswanderungsprocesses zu bilden, können die Fig. 52—54 dienen, von welchen die beiden ersteren nach dem Leben, die Fig. 54 nach der Behandlung mit 0,5⁰/₀iger Osmiumsäure entworfen sind. Während man auf der Fig. 52 nur Pseudopodien tragende Zellen findet, sieht man auf dem optischen Schnitte der Fig. 53, welche zwei Stunden später angefertigt wurde, einige fast ganz ausgetretene und eine vollständig abgelöste Zelle (*a*). Kurze Zeit darauf hat sich die Zahl der ausgetretenen Wanderzellen noch um drei neue vermehrt. Während sich die zuerst abgelösten Zellen von der Epithelblase weiter entfernen, dauert die Auswanderung neuer Mesodermelemente fort (Fig. 55, 56). Dass die Bildung neuer Wanderzellen zum größten Theil durch neue Emigranten und nicht durch Theilung der vorher ausgetretenen Mesodermelemente erfolgt, kann man sowohl an lebenden, als noch besser an präparirten Larven sehen. Die in Theilung begriffenen Wanderzellen sind während der betreffenden Stadien der Mesodermbildung überhaupt äußerst selten, während dagegen der ruhende Zustand des Kernes sowohl der bereits emigrirten, als der in Auswanderung begriffenen Zellen eine allgemeine Regel ist. Die Zellentheilung habe ich vorzugsweise an solchen Epithelzellen wahrgenommen, welche ihre Plattenform behalten (Fig. 56 *a*, *b*) und sich vermehren, um die durch Auswanderung gebildeten Lücken auszufüllen. Gewöhnlich halten die beiden Prozesse gleichen Schritt, so dass die Epithelblase im Ganzen ihre Integrität behält (in der Regel verflacht sie sich nicht unbedeutend); in einigen Fällen nimmt dagegen die Emigration so überhand, dass am oberen Ende der Blase eine mehr oder weniger beträchtliche Lücke entsteht, welche

erst in späteren Stadien zugelöthet wird. Solche scheinbar missbildete Larven bilden schließlich doch ebenfalls ganz normale Bipinnarien.

Die Mesodermbildung schreitet auch bei der Weiterentwicklung der Larven in gleicher Weise fort, obwohl sie sich allmählich verlangsamt. Zu der Zeit, in welcher sich die Coelomsäcke¹ gebildet haben, hört die Auswanderung neuer Zellen auf, während die Epithelzellen noch lange amöboide Fortsätze absenden.

Die von mir geschilderten Vorgänge habe ich sowohl bei den Larven von *A. pentacanthus*, als auch an denen von *A. aurantiacus* in übereinstimmender Weise beobachtet. Die Erscheinungen, die ich an künstlich gezogenen Larven wahrnahm, stimmten auch vollständig mit denjenigen überein, welche ich an frisch pelagisch gefangenen Bipinnarien beobachtete. Auch habe ich mehrmals aus Individuen, an denen ich die Mesodermbildung verfolgte, ganz normale Bipinnarien bis zur Skelettbildung gezogen. Dies Alles führe ich an, um jeden Zweifel an dem normalen Verlaufe der geschilderten Prozesse zu beseitigen. Die Erscheinungen bei Brachiolarien, so weit sie im Großen und Ganzen von anderen Forschern und auch von mir selbst verfolgt wurden, stimmen mit denen auf Bipinnaria bezogenen Angaben durchaus überein.

Wie ich an einem anderen Orte² mitgetheilt habe, stimmt die Astroptekenlarve mit der von JOH. MÜLLER³ als Bipinnaria von Triest beschriebenen Form überein. Es lässt sich freilich nicht genau bestimmen, welcher Art die MÜLLER'sche Bipinnaria gehört, da die Larven von *A. aurantiacus* und *A. pentacanthus* bis auf die Größe einander sehr ähnlich und auch nahezu gleich durchsichtig sind.

¹ Beiläufig will ich hier bemerken, dass die Rolle dieser Bildungen bei der Erzeugung von Wandungen der Leibeshöhle nicht von AL. AGASSIZ entdeckt wurde, welchem dieser Befund von den Gebrüdern HERTWIG (Coelomtheorie, p. 427) zugeschrieben worden ist. Der verdiente amerikanische Forscher hat die Säcke schlechtweg für Wassergefäßanlagen gehalten, und ich fand im Jahre 1868, dass sie auch die Wandungen der Leibeshöhle erzeugen, wobei ich in demselben Jahre die morphologische Parallele mit dem Gastrovascularapparate aufstellte (Bulletin de l'Acad. de St. Pétersb. 1868. XIII. p. 285, 298). Meine Präparate habe ich meinem guten Freunde A. KOWALEVSKY, mit dem ich in Messina zusammen wohnte, demonstrirt, und es gelang ihm bald darauf, den Befund auch auf die von ihm untersuchte Sagitta auszu dehnen. Da der Irrthum der Gebrüder HERTWIG auch in andere Schriften übergegangen ist (z. B. WALDEYER in: Deutsche med. Wochenschr. 1885. Nr. 48), so habe ich mich veranlasst gefunden, auf denselben aufmerksam zu machen.

² Studien über die Entw. der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874. p. 69.

³ Über die Larve und die Metamorphose der Echinodermen. Vierte Abhandlung. 1852. p. 34 ff.

Von Ophiuriden habe ich nur *Ophiothrix fragilis* beobachtet, deren Larven ich in Folge künstlicher Befruchtung aufzog. Leider sind sie für die Untersuchung der Mesodermbildung sehr unbequem, so dass ich nur sehr Weniges an ihnen sehen konnte. Im Ganzen stimmt die Bildung der Wanderzellen bei der genannten Art viel mehr mit dem entsprechenden Vorgange bei Echiniden, zu dessen Schilderung ich nunmehr übergehe.

Meine Untersuchungen sind wiederholt an künstlich befruchteten Eiern von *Strongylocentrotus* (*Toxopneustes*) *lividus* und *Sphaerechinus granularis* angestellt worden. *Echinus microtuberculatus*, dessen Entwicklung ich im Jahre 1880 beobachtete, habe ich seither nicht wieder untersucht. Übrigens ist die Bildung von Wanderzellen bei allen drei Arten eine sehr übereinstimmende. Außer lebenden Embryonen wurden noch solche untersucht, welche vorher mit Osmiumdämpfen behandelt und darauf mit verdünntem BEALE'schen Karmin gefärbt waren.

Um sich eine richtige Vorstellung von der Bildung der Wanderzellen bei Seeigeln zu machen, muss man mit noch jungen Blastulastadien anfangen und besonders die Erscheinungen der Zelltheilungen berücksichtigen. Ich kann die Angabe SELENKA's, dass »nachdem das Ei sich vollständig abgefurcht hat, sistirt die Weitertheilung der Zellen eine längere Zeit hindurch vollständig«¹ nicht bestätigen, indem ich auf allen Stadien einige in Theilung begriffene Zellen fand, obwohl die Anzahl derselben eine sehr verschiedene war. Die Zelle, die sich zur Theilung vorbereitet, erfährt, neben charakteristischen Veränderungen des Kerninhaltes, auch eine Umgestaltung ihrer gesammten Form: ihre freien Kontouren (Fig. 57 a) erscheinen gebogen, worauf die ganze Zelle sich abrundet und dabei merklich verkürzt (Fig. 58 a, 59 b). In Folge dieser Formveränderungen zeichnet sich die sich theilende Zelle von den benachbarten cylindrischen Elementen schärfer aus und erscheint am Grunde einer kanalartigen Vertiefung gelegen; der Kern verwandelt sich dann in die Spindel, worauf sich die Zelle in der Richtung des Blastularadius theilt (Fig. 58 b). Je länger die benachbarten Zellen sind, desto tiefer und auffallender erscheint der Kanal, in welchem die zur Theilung bereite Zelle liegt; so wird auf der Fig. 59 die Zelle a viel eher die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich ziehen, als die in einem gleichen Zustande befindliche Zelle b. Wenn die sich theilende Zelle inmitten von stark verflachten Zellen liegt, so kann sie bei ungenauer Untersuchung ganz übersehen werden. Auf der anderen Seite wird das Auge des Beobachters um so mehr gefesselt, als sich mehrere Zellen zugleich zur Theilung anschicken und als sie von möglichst langen benachbarten Ele-

¹ Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883. p. 44.

menten umgeben werden. Wenn eine zur Theilung sich vorbereitende Zelle sehr eng von anderen naheliegenden Zellen berührt wird, so kommt eine Kanalbildung zu Stande, wie es bei den Zellen *a* und *b* der Fig. 61 zu bemerken ist. An Präparaten, welche in oben beschriebener Weise angefertigt werden, erscheinen die ruhenden Kerne homogen gefärbt (Fig. 64 *a*), während diejenigen, welche sich zur Theilung anschicken, durch ihr wasserklares Aussehen auffallen: sie erscheinen als saftige Bläschen mit suspendirten unregelmäßigen Flocken (Fig. 64 *b*); dann werden sie noch heller, wobei sich die Flocken dem Auge entziehen, und nehmen eine unregelmäßige, später eine verlängerte Gestalt an (Fig. 64 *a*, 64 *c*). In diesem Zustande fallen die in Theilung begriffenen Kerne sogar bei schwachen Vergrößerungen auf und sind deshalb ohne Mühe zu beobachten. Die Gestaltveränderungen der Zelle, wie ich sie hier beschrieben habe, sind keineswegs eine specielle Eigenthümlichkeit der Echiniden; ich habe sie bei den Embryonen von Astropekten und auch sehr verbreitet bei Medusen gefunden. Es wäre indessen verfehlt zu glauben, dass sie eine allgemeine Eigenschaft der cylindrischen Blastodermzellen ausmachen; so habe ich bei der Theilung der hoch ausgezogenen Ektodermzellen von Sagitta-Embryonen keine Zusammenziehung resp. Ab- rundung des Protoplasma gesehen.

Nach dieser Abschweifung über einige Erscheinungen der Zelltheilung, gehe ich zur Betrachtung der der Bildung der Wanderzellen vorausgehenden Stadien über¹. Die Anfangs ganz gleichen cylindrischen Zellen des Blastoderms erfahren in so fern eine Veränderung, als sich diejenigen der oberen Decke der Larve stark verflachen und eine kubische oder noch mehr abgeplattete Form annehmen, während die Zellen des unteren Körpertheils noch mehr an Länge gewinnen. Darauf verbinden sich die letzteren mit ihren centralen Enden unter einander, so dass ein sehr feines protoplasmatisches Häutchen zu Stande kommt (Fig. 59 *p*). Dasselbe breitet sich allmählich auch auf die Zellen der benachbarten Körperabschnitte, in einigen Fällen bis auf die höchsten Dachzellen aus (Fig. 67, 67 *A*). So bildet sich ein sehr eigenthümlicher Zellverband aus, welcher eine zu häufige Erscheinung ist, als dass man in ihm eine zufällige oder abnorme Erscheinung erblicken könnte. Die zur Theilung

¹ Man bezeichnet gewöhnlich die Entwicklungsstadien nach der seit der künstlichen Befruchtung abgelaufenen Zeit; indessen hängt die letztere zu sehr von äußeren Bedingungen ab. So fing die Wanderzellenbildung bei *Strong. lividus* im December, wo die Temperatur in meinem, am Hausdache situirten Laboratorium in Tanger oft bis 80° R. herunterfiel, erst 30 Stunden nach der Befruchtung an, während sie bei derselben Art im April in Villafranca bereits 14 Stunden nach der Befruchtung erfolgte.

umgestalteten Zellen nehmen an ihm keinen Antheil, so wenig wie die Anlage des Meso-Entoderms, so dass es am unteren Larventheil zur Bildung eines feinen Kranzes (Fig. 59, 65, 67 A) kommt, welcher durch das Zusammenfließen der Verbindungsfäden dargestellt wird. So häufig diese Erscheinung zu beobachten ist, so findet man trotzdem auch ganz normale Larven, bei denen es zur Bildung eines so stark entwickelten Zellverbandes nicht kommt.

Die Zelltheilung in den Stadien, welche der Bildung von Wanderzellen vorausgehen, ist vielen individuellen Schwankungen unterworfen. Manchmal ist sie vorzugsweise am unteren Larvenende concentrirt, in vielen Fällen ist sie dagegen regelmäßiger durch das ganze Blastoderm verbreitet; bisweilen ist sie gerade am unteren Pole am wenigsten vorhanden. Wenn gleichzeitig mehrere Zellen des unteren Larventheiles sich zur Theilung anschicken, so bekommt man eine große Vertiefung, deren Boden mit verkürzten Zellen austapeziert ist, während die Ränder oft durch die hohen mit einander verbundenen ruhenden Zellen gebildet werden (Fig. 65). Um eine bessere Einsicht in solche Zustände zu gewinnen, müssen die betreffenden Larven nicht allein in optischen Längsschnitten, sondern auch von oben und namentlich von unten betrachtet werden. Im letzteren Falle sieht man (Fig. 66), dass die verkürzten Zellen unregelmäßig neben einander liegen und ihre ursprüngliche Anordnung mehr oder weniger vollständig behalten. Durch die Behandlung mit Osmiumsäure gehen die Verbindungsfäden häufig verloren (Fig. 63), die Beschaffenheit der Kerne, so wie die Vertheilung der Zellen lassen sich dabei aber noch besser untersuchen (Fig. 64—64). Auf diesen Stadien kann man bereits wahrnehmen, dass einige wenige Zellen (Fig. 63, 64) sich tiefer in die Furchungshöhle begeben, aber noch ihren Antheil an der Bildung der Blastodermwandung behalten. Bei Beobachtung lebender Larven gelingt es zu sehen, dass diese Erscheinung auf amöboider Bewegung beruht, vermittels welcher einige oder mehrere Zellen sich allmählich in die Furchungshöhle begeben. Während der größte Theil des Zellinhaltes mit in ihm eingeschlossenen Kernen bereits seinen ursprünglichen Aufenthaltsort verlassen hat, bleibt die Zelle mit dem letzteren noch durch einen dünnen Stiel in Verbindung (Fig. 67, 70—74), seinen Ursprung damit deutlich bekundend. Um sich über den letzteren gut zu unterrichten, muss man die mit Osmiumsäure behandelten Larven von unten betrachten, wobei man zwischen den gewöhnlichen polygonalen Blastodermzellen an verschiedenen Punkten kleine zum Theil ebenfalls polygonale, zum Theil abgerundete protoplasmatische Figuren sieht, welche bei genauerer Untersuchung sich als Anheftungspunkte der Zellensiele erweisen (Fig. 73). Bei Beobachtung mehrerer solcher Stadien

kann man sich leicht davon überzeugen, dass die individuellen Merkmale sehr bedeutend sind und dass im Ganzen eine Regelmäßigkeit in der Anordnung gestielter Zellen nicht vorhanden ist. Längere Zeit glaubte ich, dass zur Erregung der Wanderzellen eine vorherige Bildung einer großen Vertiefung mit einer regen Zellvermehrung am unteren Larventheile unumgänglich nothwendig ist; indessen beobachtete ich später ganze Serien von durchaus normal verlaufenden Stadien, wo die Zellvermehrung hauptsächlich an seitlichen Körpertheilen erfolgte (Fig. 70), wo gerade am unteren Pole nur ruhende Kerne zu sehen waren und wo trotzdem eine energische Bildung von Wanderzellen stattfand.

In einigen Fällen beginnt die Mesodermbildung durch das Einwandern von nur einer einzigen Zelle in die Furchungshöhle (Fig. 69); gewöhnlich aber sammeln sich erst mehrere vom Blastoderm abgelöste Zellen in einen Haufen an (Fig. 70, 71), um dann partienweise in die Furchungshöhle einzutreten. In den Fällen, wo die Wanderzellenbildung rasch und überhaupt intensiv verläuft, fällt fast gleichzeitig ein ganzer Haufen solcher Zellen in die Furchungshöhle hinein, wobei am Boden des Blastoderms Lücken entstehen und es den Anschein hat, als ob sämtliche Zellen des unteren Larventheiles zur Mesodermbildung verbraucht werden. Indessen lehrt die weitere Beobachtung, dass auch hier ein Theil der am Boden befindlichen Zellen seinen Ort behält, um, unter einer Formverlängerung, die Elemente der sich einstülpenden Anlage des Entoderms zu bilden (Fig. 74, 75).

Sowohl zur Zeit der Einwanderung, als auch nach geschehener Bildung der Mesodermanlage liegen die Wanderzellen in Form einer unregelmäßigen Gruppe oder eines größeren Haufens, ohne die früher von SELENKA behauptete symmetrische Anordnung zu zeigen. In Fig. 76 habe ich sämtliche Wanderzellen einer Larve von *Sphaerechinus granularis* von oben abgebildet, wobei man die Anordnung der Zellen überblicken und zugleich auch sich von der Thatsache überzeugen kann, dass die meisten Kerne sich im Ruhezustande befinden. Meine Beobachtungen haben mir gezeigt, dass auch hier die Zunahme an Zahl der Wanderzellen zum großen Theil durch Einwanderung neuer Elemente beruht.

Wenn wir das Mitgetheilte über die Entstehung der Wanderzellen bei Echiniden überblicken, so sehen wir, dass sich dieser Entwicklungsvorgang auf Einwanderung ganzer Zellen des unteren Blastodermabschnittes in die Furchungshöhle reducirt, wobei eine besondere Regelmäßigkeit oder symmetrische Anordnung der Mesodermelemente nicht stattfindet. Vor der Auswanderung oder auch zugleich mit ihr findet eine Zellvermehrung statt, welche den Zellenverlust des Blastoderms ersetzt und welche nur mittelbar mit der Mesodermbildung verbunden ist.

Eine solche Bildungsweise unterscheidet sich von den Vorgängen bei den Asteriden nur in untergeordneten Punkten. So geschieht die Auswanderung bei den Echiniden früher als bei Asteriden; während sie bei den letzteren aus den abgeplatteten Zellen des blinden Endes des Inaginationssackes erfolgt, wandern bei den Echiniden cylindrische oder kubische Zellen der gemeinschaftlichen Meso-Entodermanlage aus. Diese frühzeitige Differenzirung steht offenbar mit der skelettbildenden Rolle der Wanderzellen im Zusammenhange, da sie auch bei Ophiuridenlarven vorkommt.

Während die geschilderte Entwicklung der Wanderzellen bei Echiniden leicht mit den entsprechenden Erscheinungen bei Asteriden harmonirt und auch mit den von mir in früheren Arbeiten mitgetheilten Angaben übereinstimmt, lässt sie sich nicht mit den Ansichten von SELENKA vereinigen. Wenn wir die Beschreibung und Abbildung des genannten Forschers konsultiren, so können wir uns leicht davon überzeugen, dass von ihm die Theilungserscheinungen der Zellen mit der Mesodermbildung ohne Weiteres zusammengeworfen sind. Die abgekürzten, mit großen, körnchenreichen Kernen gezeichneten Zellen der Fig. 22—25 und 46 bis 48 *M* sind nach dem oben Geschilderten als sich zur Theilung vorbereitende Zellen in Anspruch zu nehmen. Da diese Zelltheilungen, wie ich oben zeigte, sehr mannigfaltig sind, so kann es auch solche Individuen geben, wo sich entweder eine Zelle so eben in zwei neue getheilt hat (Fig. 60 *a*) und andere, wo sich gleichzeitig zwei Zellen zur Theilung vorbereitet haben (wie z. B. die Fig. 22, 23, 46 bei SELENKA). In beiden Fällen erhalten wir Larven mit je zwei am unteren Pole liegenden auffallenden Zellen; die nähere Untersuchung erlaubt uns nur nicht daraus sofort auf eine zweizellige Mesodermanlage zu schließen. Wenn aber solche Larven mit zwei Zellen in der Wirklichkeit vorkommen, kann ich nicht das Gleiche über Stadien mit zwei Mesenchymstreifen sagen. So oft ich die Sache nachuntersucht habe und so verschieden sich die individuelle Gruppierung der zur Theilung bereiten Zellen am unteren Pole offenbarte, so habe ich doch, bei Beobachtung der Larven von unten, nie eine streifenartige Gruppierung der betreffenden Zellen gefunden. Außer den auf Fig. 62, 64, 66, 68, 73 abgebildeten Individuen habe ich noch mehrere andere mit dem Prisma abgezeichnet, wo jede Zelle des Untergrundes nach der Natur eingetragen wurde, und nicht ein einziges Mal ist mir eine regelmäßige, etwa streifenartige Anordnung begegnet. Übrigens giebt auch SELENKA keine Abbildung, auf welcher die Mesenchymstreifen zu sehen wären; denn seine Fig. 47 und 48 stellen nur zwei optische Längsschnitte durch die vermeintlichen Streifen dar und auf der Fig. 26 sind auf einem optischen Längsschnitte »alle Zellen, welche die beiden

Mesenchymstreifen bilden, eingetragen«, das Bild ist folglich schematisirt. Ansichten der Mesenchymstreifen von unten, welche allein beweiskräftig wären, finden wir bei SELENKA überhaupt nicht. Das Verhältniß der verkürzten Zellen zur Zelltheilung ist SELENKA entgangen, wie man überhaupt auf seinen Abbildungen, wo doch mehrere Hunderte von Zellen mit Kernen wiedergegeben sind, nicht eine einzige in Theilung begriffen sieht; und wenn im Texte über die Theilung der Urmesenchymzellen geredet wird (wie z. B. p. 44, 45), so scheint es nicht auf direkten Beobachtungen, welche durch die genauere Erforschung der Kernveränderungen in den letzten Jahren so erleichtert worden sind, sondern auf bloßen Deduktionen zu beruhen. Überhaupt hat SELENKA den eigentlichen Process der Wanderzellbildung aus birnförmigen, später gestielten Blastodermzellen nicht gesehen, wie ja auch seine Abbildungen darauf hinweisen, dass ihm dieses Stadium entgangen ist. So ist der Sprung zwischen seiner Fig. 48, mit dem aus zehn großen Zellen zusammengesetzten sog. Mesenchymstreifen und der zunächst darauf folgenden Fig. 49, wo circa dreißig kleine pillenförmige Elemente bereits in der Furchungshöhle vom Blastoderm scharf abgetrennt liegen, ein zu großer, als dass man die beiden Stadien auf deduktivem Wege verbinden dürfte.

Wenn die Angaben SELENKA's über die Mesenchymbildung der Echiniden, welche verhältnismäßig noch am genauesten untersucht wurden, nicht stichhaltig sind, so lässt sich das in einem noch höheren Grade in Bezug auf andere, von ihm nur berührten Echinodermen behaupten. So sagt er im Texte, »dass die Bildung der beiden Urzellen des Mesenchyms bei den Ophiuriden in der gleichen Art wie bei den Echiniden erfolgt« (p. 45), wobei er sich auf seine Fig. 63 bezieht, auf welcher indessen eine in der Furchungshöhle frei liegende runde Zelle *m* und zwei stark in diese Höhle hervorragende Cylinderzellen, also im Ganzen drei Wanderzellen vorliegen. Gegen die Vermuthung, dass die überflüssige dritte Zelle nicht unabhängig, sondern durch Theilung einer der beiden anderen hervorgegangen ist, spricht der in den letzteren gezeichnete ruhende Kern. Seine Befunde bei den Synaptalarven sucht SELENKA ebenfalls im Sinne der Zweizelligkeitslehre zu deuten. So hält er »auf der Spitze des Urdarmes zwei vorspringende Zellen« für »nichts Anderes« . . . »als die zwei Urzellen des Mesenchyms«. »Dergleichen Larven mit zwei isolirten Mesenchymzellen habe ich — sagt SELENKA weiter — später noch öfters gefunden, woraus ich schließe, dass die Weitervermehrung der beiden Urzellen des Mesenchyms erst mehrere Stunden nach ihrer Abschnürung vom Urdarme erfolgt« (p. 46). Es wird hier also von der Bedeutung der beiden ersten Wanderzellen als Urmesenchymzellen,

so wie von ihrer Weitervermehrung, als von etwas ganz Selbstverständlichem und Unzweifelhaftem geredet, als ob diese Behauptungen nicht durch unmittelbare Beobachtungen zu kontrolliren wären. Einen gewissen Aufschluss hätte schon die auf der Fig. 83 von SELENKA abgebildete Larve liefern können, wenn er die als fünf konfuse Flecken gezeichneten Mesenchymzellen genauer untersucht hätte. Dass die thatsächlichen Verhältnisse bei Synapta den Ansichten von SELENKA nicht entsprechen, kann man sogar aus seinen eigenen Angaben vermuthungsweise erschließen. So sagte er: »Man trifft nicht selten Larven, bei welchen das freie Ende des Urdarms ganz unregelmäßig kontourirt oder wie mit sternförmigen Zellen besetzt erscheint; solche Bildungen halte ich für pathologisch, eben so die zuweilen vorkommende rapide Vermehrung der Mesenchymzellen« (p. 46). Solche Larven erinnern sehr an junge oben beschriebene Bipinnarien mit vielen Wanderzellen, wie auch überhaupt die Bildung dieser Zellen bei Auricularien eine größere Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Vorgange bei Asteriden aufweist. Wenn SELENKA die betreffenden Stadien für pathologische Zustände erklärt, so bleibt er auch diesmal den Beweis schuldig, welcher ebenfalls nicht schwer beizubringen wäre. Der Umstand aber, dass er im Auftriebe (denn er hat die jungen Auricularien durch pelagische Fischerei erbeutet) »nicht selten« solche Stadien auffand, spricht entschieden gegen die Behauptung SELENKA'S.

Die Wanderzellen der Echinodermen, so weit sie durch die Entwicklung der Asteriden und Echiniden aufgeklärt werden, erscheinen als Zellen, welche sich entweder vom Entoderm, oder vom dasselbe liefernden Blastodermabschnitte ablösen und in die Furchungshöhle übergehen, um dort verschiedene Rollen zu erfüllen. Diese Entwicklungsweise stimmt mit den Verhältnissen bei erwachsenen Spongien, wo ebenfalls Mesodermzellen aus dem Entoderm auswandern, überein und auch die Mesodermbildung bei Rhopalonema und Acalephen, so weit ich dieselbe kenne, schließt sich an denselben Modus an. So erweist sich die Wanderzellenbildung bei Echinodermen als ein verhältnismäßig niedrig stehender Vorgang, welcher eine tiefere Stufe einnimmt, als die oben beschriebene Mesodermbildung der Ctenophoren.

Wenn wir die Thatsachen über die Mesodermbildung bei niederen Metazoen, wie Spongien, Coelenteraten und Echinodermen überblicken, so können wir uns überzeugen, dass die Zweizelligkeitslehre für diese Stämme keine Anwendung findet. Da diese Theorie noch am meisten auf einige höhere Metazoen passt, so kann man vermuthen, dass die zweizellige Anlage des Mesoderms als Ausdruck einer frühzeitigen Differen-

zirung aufgetreten ist, wie es auch Fälle giebt, wo das Mesoderm bereits in Form einer einzigen Zelle erscheint. Während eine solche Konzentration, nebst einer immer vorzeitigeren Differenzirung somit als später erworbene Eigenthümlichkeiten der embryonalen Entwicklung anzusehen sind, kann man in der Bildungsweise durch Auswanderung amöboider Zellen eher einen ursprünglichen Charakter erblicken. Die letzte Annahme stimmt auch mit der Rolle der Wanderzellen überein, welche doch am konstantesten als Phagocyten auftreten, d. h. diejenige Funktion behalten, welche sie in einem so starken Maße bei den niedersten Metazoen — den Spongien — ausüben.

Smela (Prov. Kiew), Juni 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV—XXVI.

Sämmtliche Kontouren sind mit dem NACHER'schen Prisma entworfen worden.

Fig. 1—33 beziehen sich auf *Callianira bialata*, Fig. 34—43 auf *Beroë Forskalii* und *ovata*, Fig. 44—56 auf *Astropecten pentacanthus*, Fig. 57—76 auf *Strongylocentrotus lividus* und zum Theil auf *Sphaerechinus granularis*.

Fig. 1. Ein achtzelliges Furchungsstadium von der medialen Fläche gesehen. Ocular 2 + System 7 von HARTNACK.

Fig. 2. Ein Übergangsstadium zum sechzehnzelligen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 3. } Ein sechzehnzelliger Embryo, in welchem sämmtliche Zellen in Theilung begriffen sind. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 4. }
Fig. 5. Ein weiteres Stadium mit 20 Ektodermzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 6. Ein noch weiteres Stadium mit ungefähr 48 Ektodermzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 7. } Ein ähnliches Stadium bei beginnender Theilung der Substanz der Fig. 8. } Makromeren. 2 + 7.

Fig. 9. Eine mediale Ansicht eines weiteren Entwicklungsstadiums. 2 + 7.

Fig. 10. Derselbe Embryo von oben. 2 + 7.

Fig. 11. Derselbe im optischen Frontalschnitte. 2 + 7.

Fig. 12. Derselbe von unten. 2 + 7.

Fig. 13. Ein weiter entwickelter Embryo zur Zeit der Mesodermbildung (2 + 7) auf der Höhe von 65 mm.

Fig. 14. Derselbe Embryo von oben. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 15. Ein Embryo zur Zeit der beginnenden Mesodermbildung von unten. 2 + 7.

Fig. 16. Ein etwas weiteres Stadium der Mesodermbildung.

Fig. 17. Ein Embryo, bei welchem sich die Mesodermzellen durch Theilung vermehren. 2 + 7.

Fig. 18. Ein weiteres Stadium der Mesodermbildung.

Fig. 19. Ein Embryo mit einer zweizelligen Mesodermplatte. *bl*, Blastopor; *d, d*, in Theilung begriffene Ektodermzellen; *en*, Entodermzellen. 2 + 7 auf der Höhe von 65 mm.

- Fig. 20. Ein Invaginationsstadium. 2 + 7.
- Fig. 21. Derselbe Embryo von unten betrachtet. 2 + 7.
- Fig. 22. Ein etwas weiteres Invaginationsstadium. *mes*, Mesoderm. 2 + 7.
- Fig. 23. Derselbe Embryo von oben mit dem Pseudoblastopor. *g*, Ektoderm-einstülpung. 2 + 7.
- Fig. 24. Ein anderer Embryo im Sagittalschnitte. 2 + 7.
- Fig. 25. Ein etwas weiteres Stadium mit verwachsenem Pseudoblastopor von oben. 2 + 7.
- Fig. 26. Dasselbe Stadium im Frontalschnitte. *g*, Stomodaeum. 2 + 7 auf der Höhe von 65 mm.
- Fig. 27. Dasselbe Stadium mit beginnender Wimperbildung. *mes*, Mesodermstreifen. 2 + 7.
- Fig. 28. Ein etwas weiteres Stadium im optischen Frontalschnitte. *mes*, Mesoderm. 2 + 7.
- Fig. 29. Derselbe Embryo von oben. 2 + 7.
- Fig. 30. Ein weiteres Stadium. 2 + 7.
- Fig. 31. Ein noch etwas weiteres Stadium mit einem kreuzförmigen Mesoderm. *m*, Wanderzellen. 2 + 7.
- Fig. 32. Dasselbe Stadium im optischen Frontalschnitte. 2 + 7.
- Fig. 33. Ein fertiges Embryonalstadium. *m*, stark kontraktile Muskelfasern. 2 + 7.
- Fig. 34. Ein Embryo von Beroë mit beginnender Mesodermbildung. Nach dem lebenden Objekte. Oc. 3 + Syst. 2.
- Fig. 35. Die aborale Fläche eines weiteren Stadiums. 3 + 2. Essigsäurebehandlung.
- Fig. 36. Ein ähnliches Stadium von der oralen Fläche. 3 + 2. Nach dem Leben gezeichnet.
- Fig. 37. Ein Theil des Mesoderms desselben Embryo. *a*, ein knospender Makromer; *b*, eine sich theilende Mesodermzelle. 3 + 5.
- Fig. 38. Ein Einstülpungsstadium von der gastraln Fläche. Nach dem Leben gezeichnet. 3 + 2.
- Fig. 39. Ein etwas weiteres Stadium von oben.
- Fig. 40. Ein noch weiteres Stadium im optischen Frontalschnitte.
- Fig. 41. Drei wimpertragende Ektodermzellen eines ähnlichen Stadiums. 3 + 8.
- Fig. 42. Entodermzellen desselben. 3 + 8.
- Fig. 43. Mesodermzellen desselben. 3 + 8.
- Fig. 44. Der Urdarm einer Larve von *Astropecten pentacanthus*. 3 + 7.
- Fig. 45. Eine weiter entwickelte Larve aus dem Auftriebe. 3 + 4. Gezeichnet auf der Höhe von 55 mm.
- Fig. 46. Der Blindsack des Urdarmes derselben Larve nach Behandlung mit 0,5procentiger Osmiumsäure, Färbung mit einem Gemisch von Pikro- und Boraxkarmin und Konservirung in Glycerin. Gezeichnet bei 3 + 9 auf der Höhe von 55 mm.
- Fig. 47. Ein Stück der Oberfläche desselben Blindsackes. Dieselbe Vergr.
- Fig. 48. } Vier Stadien aus dem Ende eines Blindsackes, wobei *a* und *b* dieselben Zellen repräsentiren. Zwischen dem Anfang (Fig. 48) und Ende (Fig. 54) ist eine halbe Stunde verlaufen.
- Fig. 49. }
- Fig. 50. }
- Fig. 51. }
- Fig. 52. Der Blindsack einer durch künstliche Befruchtung erzeugten Larve von *A. pentacanthus*, nach dem Leben gezeichnet. 2 + 7.
- Fig. 53. Derselbe Blindsack, zwei Stunden später. 2 + 7.

Fig. 54. Derselbe Blindsack, eine halbe Stunde später, nach Behandlung mit 0,5procentiger Osmiumsäure. *a, b, c, d*, abgelöste Wanderzellen.

Fig. 55. Ein weiteres Stadium aus derselben Serie mit 15—16 freien Wanderzellen. Osmiumsäure 0,5⁰/₀. Pikrokarmine + BEALE'sches Glycerin. 3 + 4.

Fig. 56. Der Blindsack mit einigen freien Wanderzellen derselben Larve. 2 + 9.

Fig. 57. Eine Blastula von *Strongylocentrotus*, nach dem Leben gezeichnet. *a, b*, sich zur Theilung vorbereitende Zellen. 2 + 9.

Fig. 58. Dieselbe Blastula zehn Minuten später, *a* und *b* repräsentiren dieselben Zellen wie auf der vorhergehenden Figur.

Fig. 59. Eine weiter entwickelte Blastula (die Flimmerhaare sind weggelassen), *a, b*, Zellen mit Kerntheilung; *p*, Protoplasmahäutchen.

Fig. 60. Der untere Theil desselben Embryo, zehn Minuten später. Die Zelle *a* hat sich bereits getheilt. 2 + 9.

Fig. 61. Eine jüngere Blastula mit mehreren sich theilenden Zellen, *a, b*, sich zur Theilung vorbereitende Zellen, welche mit keinem Kanal in Verbindung stehen; *c, d, e*, drei in Theilung begriffene Zellen. Osmiumdämpfe. BEALE'sches Karmin. Glycerin. 2 + 9.

Fig. 62. Die unteren Zellen desselben Embryo von der Fläche gesehen. *c, d, e* bezeichnen dieselben Zellen wie in der Fig. 61. 3 + 9.

Fig. 63. Eine ähnliche Blastula. Dieselbe Behandlung wie bei der Fig. 61. 2 + 9.

Fig. 64. Die unteren Zellen derselben Blastula von der Fläche. *a*, Zellen mit ruhendem Kerne; *b*, solche mit zur Theilung bereiten Kernen; *c*, eine Zelle mit verlängertem Kerne. 4 + 9.

Fig. 65. Eine Blastula mit einer starken Vertiefung am unteren Ende. Nach dem Leben gezeichnet. 3 + 7.

Fig. 66. Dieselbe von unten. 3 + 7.

Fig. 67. Eine Blastula von *Sphaerechinus granularis* im Moment der Auswanderung der ersten sieben Mesodermzellen. Essigsäurepräparat. 2 + 7.

Fig. 67 A. Dieselbe von unten. 2 + 7.

Fig. 68. Die unteren Zellen einer Blastula desselben Seeigels vor der Auswanderung. Essigsäurepräparat. 3 + 9.

Fig. 69. Eine Blastula von *Strongylocentrotus lividus* mit nur einer Wanderzelle. Nach dem Leben gezeichnet. 2 + 9.

Fig. 70. Eine ältere Blastula derselben Species. Nach dem Leben gezeichnet. 2 + 9.

Fig. 71. Der untere Theil eines ähnlichen Stadiums, ebenfalls nach dem Leben entworfen. 2 + 9.

Fig. 72. Der untere Theil eines ähnlichen Stadiums. Osmiumdämpfe. BEALE'sches Karmin, Glycerin. 2 + 9.

Fig. 73. Derselbe von unten betrachtet. 2 + 9.

Fig. 74. Ein Stadium mit einer sehr intensiven Mesodermbildung. Osmiumdämpfe. 2 + 9.

Fig. 75. Eine Larve im Anfange der Gastrulation. Osmiumdämpfe. 2 + 9.

Fig. 76. Ein Haufen Wanderzellen aus einer Larve von *Sphaerechinus granularis*. Osmiumdämpfe. BEALE'sches Karmin. 3 + 9.

In den Figuren 45, 55, 59—75 sind die Wimperhaare weggelassen.

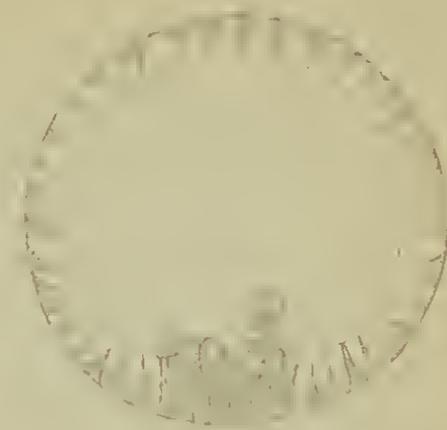




66.



67.



67^a



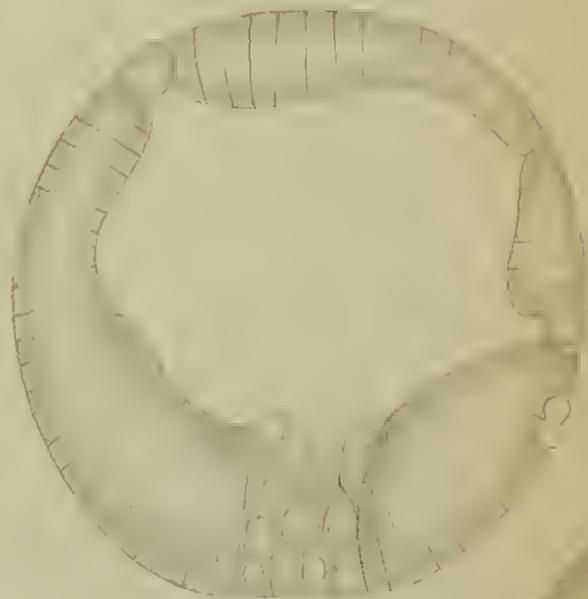
68.



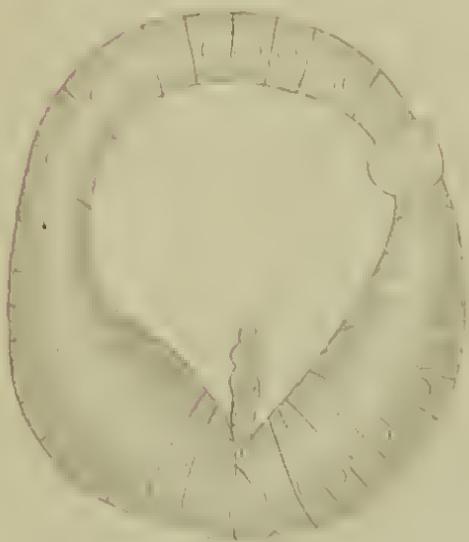
71.



70.



69.



72.



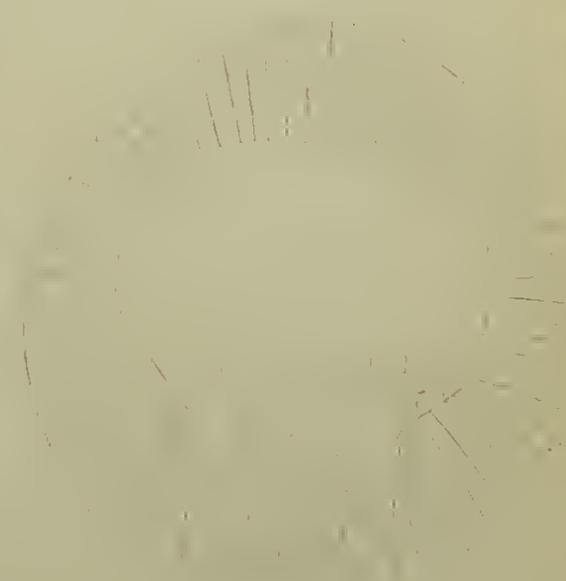
75.



73.



74.



76.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [42](#)

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

Artikel/Article: [Vergleichend-embryologische Studien. 648-673](#)