

Die Umstülpung der Polypen.

Erklärung und Bedeutung dieses Versuchs.

Von

M. Nussbaum.

Zum dritten Male erlebe ich die Freude, dass sowohl Experimente als Anschauungen, denen eine weit verbreitete günstige Beurtheilung nicht versagt wurde, aus dem Laboratorium des Freiburger zoologischen Instituts ihre Bestätigung erhalten. Von der Lehre über die continuirliche Abstammung der Organismen und der Theilbarkeit der Infusorien habe ich früher schon geredet und will hier nicht darauf zurückkommen.

Es handelt sich hier um die Wiederholung meiner Versuche über die Umkehrung der Polypen, die, wie ich aus dem mir gütigst zugestellten Separat-Abzug, Band 49 der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, ersehe, vor Kurzem durch C. Ischikawa unter Weismann's Leitung erfolgte.

Was hierzu gesagt werden muss, kann erschöpfend geleistet werden durch eine einfache Gegenüberstellung meiner eigenen Schlüsse mit den entsprechenden Beweisstücken Ischikawa's. Die einzelnen Aussprüche Ischikawa's unter einander zu vergleichen wird immerhin interessant sein. Im Ganzen wird gezeigt werden können, dass Ischikawa principiell meiner Ansicht ist, obwohl in seiner Abhandlung das Gegentheil behauptet wird.

Im Vorwort der Arbeit Ischikawa's ¹⁾ pag. 433 heisst es, nachdem mir die zuerst gelungene Wiederholung des Umkehrungsversuches von Trembley zugestanden ist:

„Nussbaum bestätigte also nur den allgemeinen Erfolg des Trembley'schen Versuchs, nicht aber den Schluss, den man aus

1) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 49.

ihm gezogen hatte, dass nämlich das Ectoderm zum Entoderm werden könne und umgekehrt.“

pag. 434 wird der Leser darüber orientirt, welche Bedeutung meiner Arbeit zukomme, mit den Worten:

„In Bezug auf diesen letzteren Schluss mussten ja die Nussbaum'schen Angaben durchaus befriedigend erscheinen, denn es dürfte wohl **im Voraus**¹⁾ also sehr unwahrscheinlich angesehen werden, dass Entodermzellen die Function von Ectodermzellen je übernehmen können und umgekehrt —.“

In der zwei Druckseiten später mitgetheilten Einleitung steht dagegen zu lesen, als Ischikawa über seine 5 Jahre vor den meinigen begonnenen Umstülpungsversuche an Hydren in Japan berichtet: pag. 436 „So blieben viele Versuche, die ich damals in Japan vornahm, unklar, und ich war **damals** geneigt, Trembley's Auffassung zu theilen, wonach nach der Umstülpung die beiden Zellschichten des Körpers (Ectoderm und Entoderm) mit der Lage auch ihre Function dauernd verändern würden. Obgleich ich auch viele Schnitte anfertigte, kam ich leider doch zu keinem befriedigenden Schluss.“

Jetzt dagegen, drei Jahre nach dem Erscheinen meiner Arbeit, kommt Ischikawa zu folgenden Resultaten.

pag. 455: „ — — Die auf die Versuche von Trembley gegründete Ansicht, dass eine Umwandlung der Ecto- und Entodermsschichten eines solchen umgekehrten Thieres einträte, ist nicht richtig, aber auch die neue Auffassung von Nussbaum stimmt nicht mit meinen Ergebnissen überein. Meine Versuche beweisen, dass es sich um ein einfaches Zurückklappen der beiden Schichten in ihre ursprüngliche Lage handelt.“

Wie hat denn Nussbaum seine Auffassung über den Vorgang formulirt? Ich denke wir citiren einfach²⁾:

„Liegt nun der Polyp noch länger nach der Umkehrung vom Draht festgehalten da, so zieht sich das Ectoderm, wie auch die Schnitte zeigen, mit der Stützlamelle und wie man an-

1) Die fettgedruckten Stellen hat Referent besonders aus dem citirten Text hervorgehoben.

2) Dieses Archiv Bd. 29, pag. 345.

nehmen muss, auch mit dem zugehörigen Entoderm über das vorher nach aussen verlagerte Entoderm hin —.“

pag. 346: „Will man sich an der Hand der vorgeführten Beobachtungen ein Bild von dem Mechanismus der Restitution nach der Umstülpung machen, so kann man, denke ich, auf den Wundheilungsprocess bei kleinen isolirten Stücken der Leibessubstanz zurückgehen. — So schlägt sich auch die Leibessubstanz an den Stichkanälen umgekehrter und durch eine Borste oder durch Draht befestigter Polypen in der Weise um, dass das Ectoderm wieder nach aussen verlagert wird.“

pag. 347: „Die bei der Restitution eines umgestülpten und gefesselten Polypen auftretenden Vorgänge haben nichts Besonderes und von anderweitig Bekanntem Abweichendes: sie bestehen im **Umschlagen der verwundeten Theile**, so dass Ectoderm wieder aussen liegt.“

Ischikawa hat an *Hydra fusca* experimentirt; meine Versuche sind an *Hydra grisea* angestellt worden.

Ischikawa hat die Thiere so sehr verwundet, dass die Umstülpung der Theile schon makroskopisch sichtbar war.

In meinen Versuchen ist der makroskopische Befund nicht so augenfällig, weil die Verwundung nur minimal war.

Hierzu sage ich pag. 343:

„Da man nun das allmähliche Vorwärtsschieben des **fertigen** Ectoderm von den Punkten aus, wo ein einfaches Ueberwandern möglich ist, direct unter dem Mikroskop verfolgen kann, **so könnte man glauben**, das Ectoderm vollziehe diese Wanderung ganz allein. **Das ist aber nicht richtig**. Doch kann der wahre Sachverhalt erst an feinen Schnitten durch umgestülpte Polypen, die zu verschiedenen Zeiten nach Beginn des Versuches getödtet wurden, erkannt werden.“

Nach Beschreibung des mikroskopischen Befundes gebe ich dann die Schlussfolgerung, die in mehreren Citaten oben angeführt wurde.

Ischikawa zieht demgemäss aus seinen Versuchen die Schlüsse, zu denen ich nach meinen Beobachtungen vor drei Jahren gekommen war.

Als zweiten Satz stellt Ischikawa das Folgende auf pag. 455 und 456: „Von einem abgeschnittenen Körperstück

einer Hydra entwickelt sich der neue Kopf immer am vorderen Ende, eine Thatsache, die sehr gegen die Nussbaum'sche Ansicht spricht, dass die Ectodermzellen eines umgekehrten Thieres über das Entoderm herauskriechen und es bedecken sollen, da ja bei solchem Herauskriechen der Ectodermzellen über das Entoderm die Ectodermzellen eine ganz andere Lage erhalten würden.“

Hierzu kann ich nur Folgendes aus meiner Arbeit citiren:

pag. 346: „Im weiteren Verlauf kommen bei jeder Art des Versuchs — Regeneration aus Theilen des Leibes, Umstülpung — Resorptionerscheinungen vor, die nicht allein auf mechanische Schädigung, sondern, wie ich glaube, auf **die Orientirung der Zellen und ihrer kleinsten Theile** zurückzuführen sind. Was sich in den Plan des Ganzen gelegentlich des störenden äusseren Eingriffs nicht fügen will, wird resorbirt und durch Neubildung ersetzt. Es kann nicht dem Zufall überlassen sein, dass am vorderen Ende des kopflosen Polypen die Tentakel mit dem Mundring wieder wachsen, dass an der Stelle des abgeschnittenen Fusses sich wiederum neue Drüsenzellen bilden; dieses muss in der Orientirung der Zellen im Raume begründet sein.“

Wenn nun, wie ich annehme, das Entoderm und die Stützelamelle sich gleichzeitig mit dem Ectoderm nach Verwundungen durch eine Borste am umgestülpten Polypen umschlagen, so bleiben die Leibesschichten richtig orientirt. Nummer 2 der Ischikawa'schen Resultate enthält also gleichfalls eine Bestätigung meiner Behauptungen.

Als drittes Resultat seiner Beobachtungen führt Ischikawa auf,

pag. 456: 3) „Die Intermedialzellen sind nicht im Stande alle verlorenen Zellen eines Hydrakörpers zu regeneriren. Dieselben sind die jungen Ectodermzellen und können als solche die verloren gegangenen Ectodermzellen ersetzen.“ —

Hierzu will ich aus Ischikawa's Schrift von pag. 434 und 435 das Folgende citiren, um zu zeigen, auf welche Weise der Autor sich zu mir wiederum in einen künstlichen Gegensatz bringt:

„Diejenigen Tentakelstücke dagegen, die kein Stückchen von Mundrand mehr besitzen, gehen nach ihm (Nussbaum) stets zu Grunde. Er glaubt daher, die Tentakelstückchen, die von Röscl sowie von Engelmann untersucht worden sind, seien

alle noch mit Resten des Mundrandes versehen gewesen. Der Gedanke, welcher dieser Behauptung zu Grunde liegt, ist ein rein theoretischer; er nimmt nämlich an, dass die Regeneration eines **Hydrakörpers** von den sogenannten „Intermedialzellen“ ausgehe, diejenigen Zellen, die seiner Auffassung nach einen indifferenten Character haben. Nur diese Zellen können nach ihm die übrigen fehlenden Gewebstheile eines Hydrakörpers wieder erzeugen, sowohl **Ectoderm und Entoderm** als auch die Geschlechtszellen.“

Dem zweiten Citat aus Ischikawa's Arbeit stelle ich nun das gegenüber, was in meiner Abhandlung über die intermediären Zellen und die Engelmann'schen Versuche gesagt worden ist.

pag. 278: „(Die intermediären Zellen) geben, soweit man dies bis jetzt nachweisen kann, den **Nesselzellen des Ectoderm** den Ursprung; zu gewissen Jahreszeiten bilden sie die **Geschlechtsproducte**.“

pag. 331: „Ganz anders verhält es sich mit den von Engelmann berichteten Thatsachen. Herr Professor Engelmann hatte die Güte mir brieflich mitzuthemen, dass bei seinen Versuchen, die Regenerationsfähigkeit abgeschnittener Tentakel zu prüfen, nur die Tentakelspitzen verwandt wurden, und die Abtrennung derselben jedesmal wenigstens mehrere Millimeter von der Ursprungsstelle entfernt geschah; vom Leibe also gewiss nichts an ihnen sitzen blieb.“

Es würde also eine Taktlosigkeit sonder Gleichen sein, wenn ich nach den Versicherungen eines so bewährten Forschers, ohne Augenzeuge seiner Experimente gewesen zu sein, das hätte behaupten wollen, was Ischikawa mir in den Mund legt.

Die Möglichkeit, die Engelmann'schen Versuche theoretisch aufzuklären, ist nach Ischikawa's mit Trembley's und Nussbaum's übereinstimmenden Experimenten denkbar, wenn man sie nach meiner Annahme (cf. d. Arch. Bd. 29, pag. 334) deutet oder sie, wie Ischikawa es thut, geradezu anzweifelt. Wie die Sache jetzt liegt, so haben Trembley, Nussbaum, Ischikawa nicht wie Engelmann aus Tentakelspitzen ohne Theile des Mundringes ganze Polypen züchten können. Die Experimente Roesel's kommen, wie ich nachgewiesen habe, nicht in Betracht.

Zu den Engelmann'schen Versuchen sage ich weiter, pag. 334:

„Während also die Engelmann'schen Versuche über die

Wiedererzeugung ganzer Polypen aus abgeschnittenen **Tentakelspitzen** als eine **verbürgte Thatsache angenommen werden müssen** —“

Ich wiederhole nochmals und betone es ganz besonders, dass ich selbst nie an den Tentakeln von Knospen und ebenso wenig an den Tentakeln ausgewachsener Thiere Entwicklungsstadien von Nesselzellen gesehen habe; cf. pag. 311 meiner Abhandlung. Es müssen somit, da gerade an den Tentakeln viele Nesselkapseln zur Entladung kommen, aus dem Ectoderm des flaschenförmigen Körpers die Nesselkapseln in die Tentakel einrücken, sobald sie durch die Entladung von dort angestossen worden sind.

Da ausserdem in den Tentakeln nur eine Art von Entodermzellen vorkommt, so sagte ich in Betreff des von mir beobachteten Zugrundegehens abgeschnittener Tentakelspitzen:

pag. 331: „Wie in dem histologischen Theile dieser Abhandlung gezeigt wurde, fehlen an den Tentakeln jene indifferenten Zellen, die den Nachwuchs der abgängigen Gewebstheile bilden, und aus denen die Geschlechtsprodukte hervorgehen. An den Armen bilden sich weder Knospen noch Samenfäden oder Eier. In dem Entoderm kommen bei allen bisher untersuchten Hydraarten am Magentheil des Polypen **zwei verschiedene Zellarten vor**. Man müsste die Annahme machen, dass aus der **einen Art von Entodermzellen der Arme** sich auch die andere bilden könne, um den fehlenden Magentheil zu ersetzen.“

pag. 322: „Wir werden noch besser im zweiten experimentellen Theile dieser Abhandlung zeigen können, wie durch die definitive Arbeitstheilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ectoderm zur Reproduction eines Ganzen nicht einmal mehr eine Entoderm- und Ectodermzelle zusammen genommen oder Theile von ihnen genügen, sondern wie zur Ergänzung des Ganzen nunmehr schon indifferente Zellen erforderlich sind, die unter Umständen auch zu Geschlechtsproducten sich heranbilden.“

pag. 332: „Die Regeneration eines Armes zu einem ganzen Polypen schliesst stillschweigend die Annahme in sich ein, dass derselbe auch fructificiren, Knospen und Geschlechtsproducte bilden könne. Dazu sind aber die indifferenten intermediären Zellen unerlässlich. Es müsste sich somit (d. h. nach der Annahme, ein abgeschnittener Polypententakel könne sich zu einem ganzen Thier

regeneriren)¹⁾ aus völlig charakteristisch gebildeten Muskel- oder Nesselzellen des Keimlager (d. h. die indifferenten intermediären Zellen)¹⁾ rückläufig restituiren können; an dieser Annahme wird man aber vorläufig einigen Anstoss zu nehmen nicht umhin können.“

Zur Regeneration eines ganzen fortpflanzungsfähigen Polypen ist nach der von mir hier vorgetragenen Ansicht mindestens eine Entoderm-, eine Ectodermzelle und eine Zelle des intermediären Keimlagers nöthig. Die intermediären Zellen können nach meiner Auffassung nur Theile des Ectoderm bilden.

Hiermit habe ich dem Leser eine Uebersicht der Thatsachen gegeben und überlasse es seinem Urtheile, ob die Form, die Herr Ischikawa für die Publication seiner Versuche gewählt hat, die richtige sei.

Es bleibt mir nun noch übrig, auf einige Punkte einzugehen, die mit meinen Arbeiten und den daraus gezogenen Schlüssen nicht in directem Zusammenhang stehen.

„Die umgestülpten Hydren kehren sich“ — nach Ischikawa — „wieder um, wenn die Umkehrung für die Thiere überhaupt möglich ist, und wenn dies nicht der Fall ist, so gehen sie zu Grunde. Die durchbohrende Borste ist kein Hinderniss gegen das Zurückstülpen in die ursprüngliche Lage. Die Umstülpung geht aber oft in so kurzer Zeit vor sich, dass man sie leicht übersehen kann, falls man nicht continuirlich beobachtet.“ pag. 455.

Ich werde aus Ischikawa's eigenen Abbildungen beweisen, dass die Thiere nur, wenn sie ganz ganz frei sind, sich im eigentlichen Sinne umstülpen können, dass sie aber, durch irgend ein Hinderniss gezwungen, die Umstülpung in einer, wie ich es nannte, geradezu heimlichen Weise vornehmen.

Man betrachte die Figg. 55 und 59 der Ischikawa'schen Arbeit auf Tafel 19. Das sind Bilder von Polypen, die sich spontan umstülpen. Die Mundöffnung mit dem Tentakelkranz sitzt nicht an der Umstülpungsfalte, sondern, wie sich das von selbst

1) vom Referenten hinzugefügt.

versteht, abwärts gegen den Fuss verschoben, da der untere Theil des Thieres in den oberen eingestülpt ist.

Man vergleiche hierzu Figg. 15, 16 und 17. Fig. 15 stellt einen künstlich umgestülpten Polypen dar, Tentakel an einer Seite, Fuss an der anderen, und unter den Tentakeln eine Borste eingestossen. Was geschieht bis Fig. 16? Da das hintere Leibesende auf eine so grosse Strecke frei lag, so stülpte es sich ein, das vordere Ende stülpte sich aber nicht, wie Ischikawa meint, nach aussen und hinten um, sondern die Theile verlagerten sich in der Weise, dass aus dem Innern immer mehr von den Leibes-schichten allmählich über den an der grobsinnlich wahrnehmbaren Umstülpung durch den Draht gehinderten Mundrand nach abwärts oder hinten geschoben wurden. Denn, und dies geht auch aus einem Vergleich zwischen Figg. 26 und 27, aus einem Vergleich zwischen Figg. 21 und 22 bis 25 hervor, in den Fällen, wo der Polyp an der einfachen Rückstülpung gehindert ist, gehen die Tentakel nicht, wie in den spontan erfolgenden Fällen der Rückstülpung einfach mit dem Mundrande vorauf, sondern der Mundrand mit den Tentakeln bleibt an der vorderen Spitze liegen.

Diese Wanderung hat schon Trembley, wie ich in meiner Arbeit anführe, gesehen (cf. pag. 340 d. 29. Bds. d. Arch.), Ischikawa hat sie auch gesehen, aber durchaus verkannt. Denn es ist doch keine einfache Umstülpung, wenn die Zellschichten über einen festen Grenzring von einer Seite aufsteigen und dann auf der andern sich nach abwärts schieben. Man kann das an keinem festen Gewebe nachahmen; nur solche Theile, die in sich verschiebbar sind, gestatten eine derartige Bewegung.

Ich wiederhole also nochmals: Wäre die Umstülpung in den Figuren 15—17, 21—23, 26—28 eine so einfache, als Ischikawa meint, so müssten die Tentakel, wie in Figg. 55 und 59, an der **Spitze** und nicht am Ende des zurückgestülpten Theiles sein.

Die durchbohrende Borste ist demgemäss, wenn sie gut haftet und das Thier nicht zerreisst, doch ein Hinderniss gegen das Zurückstülpen im gewöhnlichen Sinne. Denn, wie ich das beschrieben habe, das Ectoderm schiebt sich, das kann man am lebenden Thier sehen¹⁾, wie ein dünner Schleier von den Wund-

1) Ich habe in kurzen Zwischenräumen mit 20—50 facher Vergrösserung untersucht.

öffnungen und von den Tentakeln über das gefärbte und an den übrigen Stellen des Leibes nach aussen gelagerte Entoderm hin. Zur Fertigstellung der normalen Anordnung der Leibesschichten sind, wie sich aus der mikroskopischen Untersuchung feiner Schnitte erst ergibt, complicirte Verwachsungs-, Resorptions- und Neubildungsvorgänge erforderlich. Die mikroskopische Untersuchung feiner Schnitte zeigt auch, was makroskopisch nicht gesehen werden konnte, dass neben dem Ectoderm auch die Stützlammelle und, wie man annehmen muss, auch das Entoderm an der Wanderung von den Tentakeln und den Stichkanälen her sich theiligen. An feinen Schnitten ist auch die gewaltige Verdünnung des Ectoderm an den Stellen, die am weitesten von den vorgenannten Punkten entfernt sind, sichtbar, so dass auch hieraus hervorgeht, das Erscheinen des Ectoderm an der Oberfläche eines umgestülpten und gefesselten Polypen sei kein einfaches Zurückstülpen der Leibesschichten, sondern sei auch noch mit Dehnungserscheinungen, die zu Verlagerungen führen, vergesellschaftet.

Also ganz so einfach, wie Ischikawa sich den Vorgang denkt, ist er doch wohl nicht. Ein umgestülpter Polyp stülpt sich in seine normale Lage zurück. Das hat schon Trembley beobachtet. Ist der umgestülpte Polyp von einem Draht durchbohrt, so wird das Zurückstülpen modificirt, in der Weise, wie ich es beschrieben habe. Die Leibesschichten kriechen geradezu an den Stellen, wo ihnen überhaupt die Möglichkeit hierfür gegeben ist, in der Weise vor, dass das Ectoderm wieder nach aussen verlagert wird. Nicht wie Trembley meinte, wandelt sich Entoderm zu Ectoderm und ebensowenig Ectoderm zu Entoderm um. Der Versuch hat also die Bedeutung, die ich früher auseinandergesetzt habe. D. Arch. Bd. 29.

Zu dem 5. Resultat Ischikawa's (pag. 456):

„Man kann zwei Thiere dauernd mit einander zur Verschmelzung bringen, indem man sie mittels Borsten an einander heftet oder indem man sie in einander steckt“, citire ich aus Trembley's *Mémoires pour l'histoire des Polypes* IV. Mém. pag. 292:

„Après être parvenu à réunir des portions d'un même Polype, j'ai entrepris de réunir celles de différens Polypes. J'ai coupé, le 7 Novembre 1742, deux Polypes de la seconde espèce et rapproché la première partie de l'un de la seconde partie de

l'autre, et réciproquement. L'expérience n'a réussi que sur deux de ces parties: c'est à dire, qu'une première moitié d'un Polype s'est attachée à une seconde moitié d'un autre Polype. Il y avoit ceci de remarquable, que la première partie étoit blanchâtre, et la seconde d'un brun assés foncé. J'ai donné le 7 Novembre même, à onze heures du soir, un Ver à ce Polype; et le lendemain, à huit heures du matin, j'ai trouvé que ce Ver étoit entièrement passé dans la seconde partie. — Ce Polype composé des portions de deux differens Polypes, a ensuite multiplié au-dessus et au-dessous de l'endroit ou les portions se sont réunies, c'est-à-dire, que chaque portion a produit des petits. Je l'ai observé jusqu'à la fin du mois de Février suivant."

Ebenso hat Trembley schon durch Ineinanderstecken von zwei Polypen Verheilung zu einem Ganzen beobachtet.
