

Ueber die Metamorphose des Echiurus.

Von
Prof. Dr. W. Salensky,
in Kasan.

Mit Tafel XXII.

Während meines Aufenthaltes in Neapel fand ich in den Monaten Februar und März zwischen anderen pelagischen Thieren einige Exemplare einer Larvenform, welche damals durch Organisation und Metamorphose mein Interesse erregte. Die Larven hielten sich sehr gut in Gefangenschaft und vollendeten in diesem Zustande ihre weitere Entwicklung, so dass, nach der Metamorphose, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte, ich im Stande war mich zu überzeugen, dass die Larve eine Gephyreenlarve, und zwar dem Genus Echiurus angehörig sei. Da die Umwandlung der Gephyreenlarven bis jetzt noch sehr wenig untersucht wurde, so glaube ich, dass meine kurzen Bemerkungen über die Metamorphose des Echiurus nicht ohne Interesse sein werden.

Die Larve (Taf. XXII Fig. 1), deren Metamorphose wir verfolgen werden, ist ziemlich gross (ungefähr $\frac{3}{4}$ Mm. lang) und gehört, ihrer Organisation nach zu den Larven des sogenannten LOVEN'schen Typus. Ihre äussere Form kann am besten durch die Vorstellung zweier mit ihrer Basis sich berührender Conus veranschaulicht werden. Die eine, obere Hälfte der Larve hat eine vollkommen conische Gestalt; die andere, untere, obgleich auch einem Conus sehr ähnliche Hälfte erscheint etwas mehr abgerundet. In der Mitte der Larve bemerkt man einen aus zwei Wimperreifen bestehenden Locomotionsapparat. Die Wimperreifen stellen leistenförmige, mit Cilien bedeckte

Vorsprünge des Integumentes dar und stehen zu einander nicht ganz parallel; an der Rückenseite namentlich sind sie einander näher, als auf der Bauchseite. Ausser den beiden Wimperreifen, welche hauptsächlich den Locomotionsapparat vorstellen, ist auch die übrige Oberfläche der Haut mit Wimpern besetzt, die aber hier in viel geringerer Menge vorhanden und viel kleiner sind. Die Lage des Mundes unterscheidet sich gar nicht von dem was wir bei allen Larven des LOVEN'schen Typus antreffen. Die Mundöffnung liegt nämlich auf der Bauchseite zwischen den beiden Wimperreifen und stellt eine quergelegte ovale Einstülpung der äusseren Haut dar. Die Afteröffnung hat ebenfalls die für die LOVEN'schen Larven charakteristische Lage; sie liegt am hinteren Ende der Larve. Hinsichtlich der äusseren Merkmale der Larve muss ich noch hinzufügen, dass die Larve eine grünliche Färbung besitzt, welche durch die grüne Pigmentirung der äusseren Körperbedeckung bedingt ist und für unsere Larve ein ziemlich gutes charakteristisches Merkmal bildet.

Wegen der grossen Durchsichtigkeit der Larve ist die innere Organisation derselben ziemlich leicht zu verfolgen. Was zunächst die Leibeswand betrifft, so besteht dieselbe aus zwei Schichten: aus dem Ectoderm, welches an verschiedenen Stellen des Körpers verschieden ist, und aus einer äusserst dünnen Cuticularschicht, welche das Ectoderm bedeckt. In der vorderen Hälfte des Körpers stellt das Ectoderm eine ziemlich dünne Zellschicht dar, welche nur an der Spitze des oberen Conus etwas verdickt ist. So verhält sich auch das Ectoderm an der Bauchseite der hinteren Hälfte, ist aber an der Rückenseite viel mächtiger entwickelt. Die einzelnen Zellen des Ectoderms konnte ich mit Sicherheit unterscheiden. An den Wimperreifen wo das Ectoderm aus grossen cylindrischen Zellen besteht sind letztere leicht zu erkennen.

Zu den Ectodermbildungen muss man noch eine Zellenreihe auf der Bauchseite rechnen, welche in den späteren Stadien als die Anlage des Bauchstranges sich erweist. Derselbe liegt dem Ectoderm sehr dicht an und besteht bei den jungen Larven aus einer Reihe ovaler Zellen. Da ich die embryonale Entwicklung der beschriebenen Larve nicht verfolgt habe, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, dass der Bauchstrang vom Ectoderm seinen Ursprung nimmt. Das letzte scheint doch nach der Analogie mit Phascolosoma, wo die Entwicklung des Nervensystems von SELENKA¹⁾ er-

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXV.

kannt und ausführlich beschrieben wurde, sehr wahrscheinlich zu sein. Die Bildung des Bauchstranges des *Phaseolosama* muss nach SELENKA sehr frühzeitig beginnen; dasselbe muss auch bei Larven des Echinurus der Fall sein, da bei den ganzen Larven das Nervensystem schon angelegt ist.

Unter der Haut und derselben dicht anliegend findet sich die Wand der Leibeshöhle, welche wir als Peritoneum bezeichnen können. Die fragliche Zellschicht verhält sich topographisch ganz wie das Mesoderm einiger Embryonen. Sie bildet namentlich nicht nur die Umhüllung der Leibeshöhle, sondern geht auch auf die äussere Oberfläche des Darmcanals über und stellt dort dessen äussere Hülle vor. Wir können deswegen die beiden Blätter der Peritonealhülle als Homologa der beiden Schichten des mittleren Keimblattes ansehen. Das äussere der Haut anliegende Blatt wird somit der Hautfaserplatte, die äussere Umhüllung des Darmcanals der Darmfaserplatte entsprechen. Von ersterem sieht man einige Fortsätze abgehen, welche in Form sehr feiner Fäden die obere Hälfte der Leibeshöhle der Larve durchsetzen. Jeder Fortsatz besitzt eine oder mehrere kleine protoplasmatische Verdickungen, welche demselben ein varicöses Ansehen verleihen. Ich bin geneigt die erwähnten Bildungen für contractile Elemente des Larvenkörpers zu halten. In dem beschriebenen Stadium besitzt die Larve beinahe keine Muskelfasern; sie kann aber dennoch Contractionen in der Leibeswand auslösen und zwar hauptsächlich in der oberen Hälfte. Durch diesen Umstand gewinnt die Ansicht, dass die fadenförmigen Fortsätze contractile Elemente seien, eine Stütze. Ich muss hier bemerken, dass ich analoge Bildungen auch bei anderen Larven des LOVEN'schen Typus, namentlich bei den Larven von *Polygordius* angetroffen habe, wo sie Contractionen des Larvenkörpers bedingten. Ausser den beschriebenen fadenförmigen Fortsätzen unterscheidet man in der oberen Hälfte der Larve immer einen Strang, welcher etwas dicker, als der beschriebene ist und vom vorderen Pole nach hinten verläuft. Die Contractionen dieses Stranges rufen jedes Mal das Erscheinen einer kleinen Einstülpung am oberen Pole der Larve hervor.

Der Darmcanal unserer Larve besteht aus drei Theilen: Oesophagus, Magendarm und Rectum. Der Oesophagus (Fig. 1, *oe*) stellt ein verhältnissmässig langes Rohr dar, welches vom Munde zuerst horizontal nach der Rückenseite verläuft und mit seinem hinteren Ende nach unten umbiegt. In den Wänden dieses Theiles des Darmcanals konnte ich mit Sicherheit nur eine Zellschicht unter-

scheiden, die der inneren Schicht der übrigen Theile des Darmcanals entspricht und wahrscheinlich durch Einstülpung des Ectoderms entstanden ist. Die an den übrigen Theilen des Larvendarmes leicht erkennbare äussere Hülle konnte ich im Oesophagus nicht entdecken; vielleicht ist dieselbe hier viel feiner als an dem hinteren Theile des Darmes. Die Oesophaguswand stellt eine ziemlich dicke Zellenlage dar, welche durch ihre röthliche Färbung von der Magenwand sich unterscheidet. Sie ist wellenförmig längsgestreift. Die hintere Oeffnung des Oesophagus ragt mit einem kleinen röhrenförmigen Vorsprung in die Magenöhle ein.

Der Magen (Fig. 1, *M*) bildet den ansehnlichsten Theil des Larvendarmes. Er besitzt eine birnförmige Gestalt und liegt in der hinteren Hälfte der Larve. Nach hinten zu geht derselbe in das kleine Rectum über, und bildet zu beiden Seiten des letzteren zwei unbedeutende Aussackungen. In den Magenwänden konnte ich sehr leicht zwei Schichten: eine innere und eine äussere unterscheiden. Die erste besteht aus dicht zusammengedrängten, runden ziemlich scharf begrenzten Zellen, von denen jede mit je einem Kern versehen ist (Fig. 1, *M*). Die äussere Schicht, welche, wie erwähnt, nichts anderes als eine Fortsetzung der Peritonealhülle ist, stimmt ihrer Structur nach mit letzterer vollkommen überein. Sie stellt eine sehr dünne, der Epithelialschicht dicht anliegende Lage abgeplatteter Zellen dar. Das Rectum ist ein sehr kurzes ebenfalls aus zwei Schichten bestehendes Rohr.

Endlich müssen wir ein Organ erwähnen, das zwar in keiner Beziehung zur Function des Darmcanals steht, doch topographisch der Darmwand angehört. Es ist nämlich eine im beschriebenen Stadium sehr constant auftretende Flimmerrinne der Darmwand, welche für unsere Larve ziemlich characteristisch ist. Das betreffende Organ befindet sich im unteren und mittleren Theile des Darmcanals und beginnt bereits an der Afteröffnung. Bei Betrachtung der Larve im Profil (Fig. 1, *Fr*) präsentirt sich das Organ in seiner ganzen Ausdehnung. Dasselbe besteht aus zwei symmetrischen flimmernden Furchen, welche auf beiden Seiten der Magenwand in Form einer vielfach umgebogenen Linie sich darstellen. In der Mitte der Magenwand hört die Flimmerrinne auf. In der Profilansicht der Larve lässt sich die histologische Structur des betreffenden Organes in ziemlich befriedigender Weise untersuchen. Aus der beigefügten Fig. 1 sieht man, dass in der Bildung der Flimmerrinne die beiden den Magen zusammensetzenden Schichten theilnehmen, indem beide

sich hier verdicken. Die Zellen der inneren (epithelialen) Schicht nehmen eine cylindrische Gestalt an; die Zellform der äusseren Schicht ist an den lebendigen Objecten nicht gut zu unterscheiden. Die Innenfläche des durch Verdickung beider Schichten gebildeten Flimmerwulstes ist rinnenförmig ausgehöhlt und mit Wimpern besetzt, die auf der ganzen Ausdehnung in Form von sehr kleinen, sich lebhaft bewegenden Härchen erscheinen.

Die Flimmerrinne stellt nur ein provisorisches Organ dar. Sie kommt nur bei den jüngsten Larven zum Vorschein und verschwindet allmählig sobald die Verwandlung der Larve beginnt. Obgleich es mir gelungen ist die Structur des in Rede stehenden Organs, sowie seine Verwandlung ziemlich vollständig zu verfolgen, muss ich doch gestehen, dass die Natur desselben sehr räthselhaft erscheint. In keiner der mir bekannten Larvenformen niederer Thiere kann ich eine homologe Bildung auffinden. Was aber die physiologische Bedeutung des Organs betrifft, so wage ich aus anatomischen Gründen die Vermuthung auszusprechen, dass dasselbe eine Art Athmungsorgan darstellt. Das Organ, seinen topographischen Verhältnissen nach, ist nichts anderes als eine mit Wimpern besetzte Vergrösserung der Darmoberfläche und bietet daher die günstigsten Bedingungen für den Gasaustausch mit dem Wasser, welches durch den Darmeanal hindurehgeht.

Die Metamorphose der eben beschriebenen Larve habe ich im Laufe von fast $1\frac{1}{2}$ Monaten Gelegenheit gehabt zu beobachten; später gingen alle meine Larven zu Grunde. Da sie so lange Zeit in Gefangenschaft lebten, so konnte ich ihre Entwicklung so weit verfolgen, bis ihre Angehörigkeit zu dem Genus Echiurus sicher zu bestimmen war. Während der ersten Tage des Lebens halten sich die Larven auf der Oberfläche des Wassers; später sinken sie auf den Boden des Aquariums und obgleich sie noch das Schwimmvermögen nicht sobald verlieren, halten sie sich immer mehr und mehr am Boden auf. Die Larve wächst und lässt schon in der zweiten Woche einige ziemlich bedeutende Veränderungen wahrnehmen. Was zunächst ihre äussere Form anbetrifft, so erscheint dieselbe im folgenden Stadium (Fig. 2) in sofern verändert, als das Grössenverhältniss zwischen ihren beiden Hälften nun von dem früheren Zustande etwas verschieden ist. Die obere Hälfte ist jetzt kleiner geworden, als die untere. Die wichtigste von allen äusseren Veränderungen ist das Auftreten zweier leistenförmiger Verdickungen des Ectoderms am vorderen Theile der Larve, welche vom Munde

nach der Spitze der Larve einander parallel verlaufen und die Ränder des später etwas abgeplatteten Rüssels bezeichnen.

Das allmälige Verschwinden des Schwimmvermögens in dem beschriebenen Stadium erklärt sich aus der eintretenden Atrophie des Wimperapparates. Man unterscheidet zwar (Fig. 2) noch sehr deutlich die beiden Wimperbögen, doch sind dieselben von ihrem früheren Zustande 1. durch die Kleinheit der Wimpern und 2. dadurch verschieden, dass die Verdickungen des Ectoderms, auf welchen die Wimpern sitzen, beinahe vollkommen verschwunden sind.

An der hinteren Hälfte der Larve treten auch sehr wichtige Neubildungen auf. Es sind namentlich die Haken, welche wir erst in diesem Stadium antreffen und die schon jetzt ihre für das Genus *Echiurus* charakteristische Lage und Gestalt annehmen. Man kann in der Larve zweierlei dieser Haken unterscheiden. Die einen bilden ein Paar grosse vordere, die anderen erscheinen in Form eines Hakenkranzes angeordnet, der die Analöffnung umgürtet. Die ersten stellen zwei sehr grosse bogenförmig gekrümmte stumpf endigende Chitinstäbe vor; sie sitzen zu beiden Seiten des Nervenstranges in besonderen Hauteinstülpungen. Der Hakenkranz besteht aus einer Anzahl kleiner zugespitzter Häkchen, welche ebenfalls in Hauteinstülpungen eingesenkt sind.

Von den äusseren Veränderungen der Larve muss ich noch die Verminderung des grünen Pigments erwähnen, welche eine Aenderung der allgemeinen Färbung bedingt. Das grüne Pigment ist nun beinahe auf der ganzen Oberfläche der Larve verschwunden und erhält sich nur auf den Wimperreifen.

Die inneren Veränderungen betreffen hauptsächlich den Darmapparat und die Bildungen, welche mit diesem in Verbindung stehen. Der Darmeanal ist bedeutend verlängert, lässt jedoch noch dieselben drei Theile unterscheiden, welche in dem früheren Stadium schon vorhanden waren. Die Wimperrinne zeigt Veränderungen in ihrem Bau, welche auf die Atrophie dieses Organs hinweisen. Sie ist* viel schwächer geworden, erscheint zusammengezogen und nimmt kaum ein Drittel der Magenoberfläche ein.

Anstatt der verschwindenden Wimperrinne treffen wir nun ein anderes Organ, das inzwischen neugebildet ward. Es sind die sogenannten Athemsäcke, die jetzt auftreten, mit ihren hinteren Enden in die Cloake ganz nahe der Analöffnung ausmündend. Diese, bekanntlich auch bei den ausgebildeten Echiuren recht bedeutend entwickelten Athemsäcke, erscheinen in Form von ovoiden

kleinen Schläuchen. Das vordere Ende des Säckchens ist etwas ausgezogen und zugespitzt; bei den beschriebenen Larven konnte ich an der Spitze des Säckchens eine Oeffnung unterscheiden.

Das auf der Fig. 3 abgebildete Stadium stellt einen weiter entwickelten Wurm dar, welcher schon vollständig das Schwimmvermögen verloren hatte und durch weitere Ausbildung seiner äusseren und inneren Organe ausgezeichnet ist. Derselbe besitzt eine birnförmige Gestalt, wobei die vordere Hälfte in Form eines beinahe conischen Aufsatzes der hinteren angelegt ist. Ihrer Gestalt nach nähert sich die vordere Hälfte jetzt mehr ihrem definitiven Zustande resp. dem Rüssel, in welchen sie sich verwandelt. In der Mitte ist diese Anlage des Rüssels rinnenförmig vertieft, welche Vertiefung durch zwei längliche Wülste des Ectodermis begrenzt wird (Fig. 3). Die Wimperorgane der Larve sind vollständig verschwunden; man erkennt noch lange die Stelle, wo dieselben bei den freischwimmenden Larven sassen, indem hier die Anhäufungen des grünen Pigments noch lange bemerkbar sind.

Nicht unbedeutender als die eben beschriebenen Veränderungen sind die, welche die inneren Organe und hauptsächlich die Entwicklung des Darmeanals betreffen. Der Darmeanal ist bedeutend ausgewachsen und erscheint nun in Form eines langen vielfach gewundenen Schlauches, an dem sich die bereits beschriebenen Theile: Oesophagus, Magen und Darm viel schärfer als früher von einander unterscheiden. Form und Lage der Windungen sind aus der beigegeführten Abbildung (Fig. 3) ersichtlich. Der Oesophagus bildet einen im Vergleich mit den übrigen Theilen kurzen und dünnen Schlauch; ähnlich verhält sich der Hinterdarm. Der Magen zeichnet sich von den übrigen Theilen des Darmeanals durch seine Weite aus. Das Nervensystem erscheint nun in Form einer Bauchganglienkette, welche aus dicht gedrängten, aber sehr distincten Ganglien zusammengesetzt ist. Bekanntlich ist das Vorhandensein der Ganglien im Bauchstrange das Merkmal, welches das Nervensystem der Echiuren von dem der anderen Gephyreen auszeichnet.

Während die eben beschriebene Larve ihrer Form nach an die ursprüngliche Larvenform erinnert, stellt das folgende in Fig. 4 abgebildete Stadium der Metamorphose unserer Larve eine bedeutend abweichende Gestalt dar. Die äussere Form der Larve, sowie die Ausbildung der inneren Organe ist schon characteristisch genug, um die systematische Stellung derselben zu bestimmen. Der Leib derselben besteht aus zwei Theilen: dem länglich-eiförmigen Rumpf

und einem kurzen gefurchten Rüssel. Der Rüssel stellt einen langen convex-concaven Fortsatz dar und besteht histologisch aus zweierlei Bestandtheilen: aus einer Hautschicht und einer Muskellage. Die erste unterscheidet sich von der Haut des Rumpfes durch ihre etwas bedeutendere Dicke und durch die Abwesenheit der Hautpapillen, welche in sehr grosser Zahl in der Haut des Rumpfteiles zerstreut sind. Der obere Rand, sowie die Furehe des Rüssels sind mit Wimpern besetzt, welche den Zweck haben die Nahrung dem an der Basis des Rüssels befindlichen Munde zuzuführen. Im Rüssel konnte ich nur longitudinale Muskelfasern unterscheiden, die in Form von feinen Längsstreifen unter der Haut auftreten.

Die ganze Hautoberfläche des Rumpfteiles ist mit einer sehr grossen Zahl kleiner Papillen besetzt, welche schon bei schwacher Vergrösserung auffallen. Bei stärkerer Vergrösserung erscheint jede Papille in Form eines kleinen hohlen Höckerchens, welches im Inneren einen feinen durchsichtigen Strang enthält. Ihrer Form und Lage nach können die Hautpapillen als Tastorgane betrachtet werden.

Die Muskelschicht, welche mit der Haut zusammen einen Hautmuskelschlauch bildet, besteht aus zwei Lagen von Muskelfasern: einer oberen transversalen und inneren longitudinalen. Ausser diesen Theilen des Hautmuskelschlauches verdienen noch jene Muskelfasern Erwähnung, welche speciell für die Bewegung der vorderen Haken bestimmt sind. Dieselben gehen in Form von Radien von der Basis des Hakens zu der Innenfläche der Leibeswand.

Das Nervensystem (Fig. 4 *N*) zeichnet sich, wie oben erwähnt, durch einen gegliederten Bau aus. Ein jedes Glied besteht aus zwei Theilen: einem grösseren und einem kleineren Abschnitte.

Der Darmcanal zeigt eine für die Gephyreen überhaupt eigenthümliche Entwicklung in die Länge. Er stellt einen ausserordentlich langen Schlauch dar, in welchem die oben erwähnten Theile noch weiter ausgebildet und schärfer differenzirt sind. Der in seinem oberen Theile etwas erweiterte Oesophagus bildet eine Schleife und ist an die Leibeswand mittelst eines Bandes befestigt, welches mit seinem spitzen oberen Ende in der Nähe des Mundes sich anheftet. Der Magen stellt einen erweiterten aber ziemlich kurzen Theil des Darmcanals vor; er liegt der longitudinalen Axe des Thieres parallel und unterscheidet sich von den übrigen Theilen dadurch, dass in seinen Wänden sehr viel stark lichtbrechende Körperchen (Fett?) eingeschlossen sind. Aus dem Magen geht der Darm hervor, welcher zuerst nach oben verläuft, dort eine ansehnliche Schlinge bildet

und sich dann zum Hintertheile des Körpers krümmt, wo er durch die Analöffnung nach aussen mündet.

Die beiden hinteren Athemsäcke erleiden, abgesehen davon, dass sie mehr auswachsen, keine wesentlichen Veränderungen.

Mit diesem Stadium muss ich die Beschreibung meiner Beobachtung schliessen, da ich in meinen Aquarien keine weiter ausgebildeten Würmer ziehen kann, doch muss ich bemerken, dass das von mir hier beschriebene älteste Stadium (Fig. 4) schon alle charakteristischen Merkmale des Genus *Echiurus* besass ¹⁾.

Kasan, 29. April 1876.

¹⁾ Es fehlt noch bei ihnen der zweite Hakenkranz am Hinterleibe, welcher vermuthlich sich später ausbildet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fig. 1, 2, 3 und 4. Verschiedene Stadien der Metamorphose der *Echiurus*-larve. *O* = Mund, *Oe* = Oesophagus, *M* = Magen, *A* = Anus, *Wr* = Wimperreif, *N* = Nervenstrang, *Fr* = Flimmerrinne, *Ms* = Mesoderm, *Hk* = vordere Haken, *Hs* = Hakenkranz, *As* = Athemsack, *R* = Rüssel.

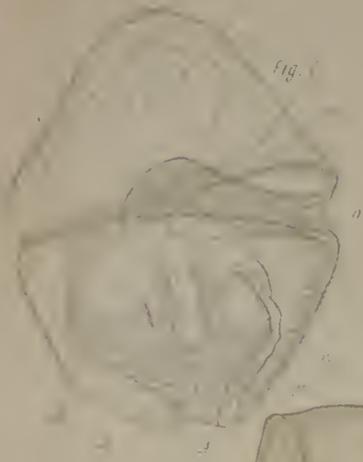


Fig. 1



Fig. 2

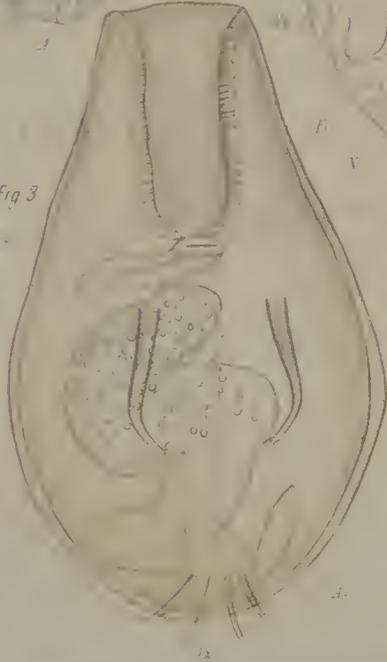


Fig. 3



Fig. 4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1876

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Salensky Wladimir

Artikel/Article: [Ueber die Metamorphose des Echiurus 319-327](#)