

Keimblätter- und Organanlage bei Echiniden.

Von

Dr. Emil Selenka.

(Vorgetragen am 12. Mai 1879.)

Ueber die Keimblätter- und Organanlage der Echinodermen ist man noch immer nicht im Klaren; es fehlt sowohl an feineren embryologischen Beobachtungen, als auch an einer umfassenden morphologischen Vergleichung der einzelnen Organsysteme. Daher die widersprechenden Ansichten von der Bedeutung ihrer lateralen und radiären Symmetrie, daher die verschiedenartige Beurtheilung ihrer systematischen Stellung.

Wie meine früheren Untersuchungen über die Keimblätter- und Organanlage bei Holothurien, so sind auch die hier im Auszuge mitgetheilten Beobachtungen über die gleichen Entwicklungsvorgänge bei Echiniden Vorarbeiten, welche zunächst nur das erforderliche embryologische Vergleichsmaterial beschaffen sollen. Das weiter gesteckte Ziel ist aber dies: aus der Keimesgeschichte, und wo uns diese im Stiche lässt, aus der anatomischen Vergleichung einer grösseren Anzahl von Formen, sowohl die morphologische Bedeutung der einzelnen Organsysteme und Organe festzustellen, als ihre Constanz und Veränderlichkeit nachzuweisen und zu verstehen, um endlich die gewonnenen Resultate mit den Ergebnissen der Palaeontologie zu vergleichen und in Einklang zu bringen. Ein Stammbaum der Echinodermen wird sich dabei von selbst ergeben.

Dass ich mir gerade die Echinodermen zum Vorwurf genommen habe, hat seinen guten Grund: der Formenreichtum der fossilen wie lebenden Arten ist ein grosser, das embryologische und anatomische Vergleichsmaterial ist in ausgedehntem Maasse zu beschaffen, und die nach Einem bestimmten Grundtypus sich vollziehende Umbildung und Umlagerung der embryonalen und larvalen Organsysteme gestattet eine eingehende morphologische Vergleichung derselben, trotz aller Verschieden-

heit der Lebensweise und Form, und trotz der merkwürdigen Umwandlung der lateral symmetrischen Larve in das radiär symmetrische Geschlechtsthier.

Wenn ich in meiner Arbeit auch schon ziemlich weit gefördert bin, so dürfte bis zum Abschlusse derselben doch noch einige Zeit vergehen. Ich gebe darum hier die Hauptresultate meiner Untersuchung über die Keimblätter- und Organanlage der Echiniden in Form einer vorläufigen Mittheilung

Während meines Aufenthalts in der zoologischen Station zu Neapel um Ostern 1879, wurden nur fünf geschlechtsreife Formen aufgefunden: *Echinus miliaris*, *Toxopneustes brevispinosus*, *Strongylocentrotus lividus*, *Arbacia pustulosa* und *Echinocardium cordatum*. Bei allen diesen ward die künstliche Befruchtung wiederholt mit bestem Erfolge vorgenommen; die Larven aber konnten in breiten, cylindrischen, einige Liter fassenden Gläsern oft bis zur Pluteus-Form gezüchtet werden. Zum Zwecke der Beobachtung wurden die Embryonen oder Larven stets in einen flachen am Deckglas hängenden Tropfen gebracht und in der feuchten Kammer eingeschlossen — eine für dergleichen Objecte nicht genug zu empfehlende Methode, indem dieselbe ein stundenlanges Beobachten der isolirten Larven unter nahezu normalen Verhältnissen gestattet und dazu noch die Anwendung selbst der stärksten Immersionssysteme zulässt.

1. Die Furchung.

Die Frage, ob die totale Furchung des Echiniden-Eies eine reguläre *) oder inäquale in der Häckel'schen Bedeutung des Wortes sei, kann in beiderlei Sinne beantwortet werden. — Regulär kann die Furchung in gewissem Sinne genannt werden, da Grössendifferenzen unter den Furchungszellen meist erst dann wahrnehmbar werden, wenn die Zahl derselben über 16 oder 32 hinausgeht. Inäqual ist die Furchung aber in vielen Fällen von Anfang an, ohne dass man das mindeste Recht hätte, diesen letzteren Modus einen pathologischen zu nennen, da in beiden verschiedenen Fällen sich die Eier normal zur Pluteus-

*) Da ich die von Haeckel als „primordiale“ bezeichnete Furchung nicht ohne Weiteres als ursprünglichen Modus der Eitheilung ansehen kann, so gebrauche ich hierfür den Ausdruck reguläre Furchung.

Form entwickeln können. Dies Phänomen lässt sich theoretisch weiter verwerthen.

Ich glaube, dass eine reguläre Dotterfurchung im morphologischen Sinne des Wortes nicht existirt, und zwar aus folgendem Grunde. Beobachtungen über die Befruchtung und beginnende Furchung bei Echiniden- und Synaptenciern haben mich wieder belehrt, dass der Ort, an welchem das Spermatozoon in den Dotter eindringt (und der gewöhnlich oder doch oft mit der Austrittsstelle der Richtungskörper aus dem Dotter zusammenfällt) schon einen festen Punkt abgibt, von dem aus sich die Lage der ersten Furchungsebene im Voraus construiren lässt. Mit dem Eindringen des Spermatozoons, beziehungsweise mit dem Ausreten des Richtungskörpers ist also (wenigstens bei einer Anzahl von thierischen Eiern) schon ganz sicher die Längsaxe des späteren Embryos gegeben. Bei Eiern mit inäqualer Furchung ist mit der Festlegung der ersten Furchungsebene anerkannter Massen aber auch schon das Vorn und Hinten des späteren Larvenkörpers fixirt. Dasselbe gilt, wie ich versichern kann, für alle jene, normal sich weiter entwickelnden Echinodermen-Eier, bei denen schon von Beginn der Furchung an eine Grössendifferenz zwischen den ersten beiden Furchungszellen existirt, indem hier die grössere derselben den hinteren, die kleinere den vorderen Körperabschnitt bildet. Da ferner innerhalb der Gruppe der Echinodermen (wie auch anderer Thierklassen) beide Furchungsprocesse regellos neben einander und ohne Beziehung zur Höhe der Organisation vorkommen, so gelange ich zu dem Schlusse, dass auch in solchen Fällen, wo eine Grössendifferenz der ersten Furchungszellen optisch nicht nachweisbar ist, dennoch schon eine physiologische und morphologische Differenzierung derselben existire. Eine weitere Begründung dieser Ansicht muss ich mir vorbehalten und stelle hier nur die These auf: dass bei den thierischen Eiern schon mit dem Beginn der Furchung das Vorn und Hinten des Embryos gegeben sei, dass es von untergeordneter Bedeutung sei, ob die Furchung eine reguläre oder inäquale ist.

Freilich muss die Verschiedenheit der regulären und inäqualen Furchung denn doch ihre Bedeutung haben. Aber weder ist uns geholfen mit der Behauptung, dass eine „continuirliche Reihe von vermittelnden Zwischenformen“ existire, noch mit der Annahme, dass „das Endprodukt sehr verschieden“ sei,

wie Haeckel will. Das Wesentliche scheint mir der Nachweis, dass bei der regulären wie inäqualen Furchung in ganz gleicher Weise eine physiologische wie morphologische Differenzirung der beiden ersten Furchungszellen existire, dass ferner beide Furchungsmodi zu demselben Resultate führen, dass der Unterschied beider ein wesentlich physiologischer sei, der als solcher keinerlei Schlussfolgerungen auf die Phylogenie erlaube. Immerhin werden die famosen Haeckel'schen Schlagworte ihr rasch erworbenes Bürgerrecht behaupten, nur dass diesen Begriffen nicht mehr eine morphologische, sondern lediglich eine physiologische Bedeutung beizumessen ist. Ueberhaupt sind ja die verschiedenen Modificationen der Eifurchung in erster Linie vom physiologischen Gesichtspunkte aus zu beurtheilen, indem nicht sowohl die Organisation, als vielmehr die Lebensweise des Mutterthiers wie des Embryos und der Larve die Bildung von Hilfsapparaten (wie z. B. des Nahrungsdotters) hervorruft.

Für kategorisch verschieden von diesen beiden kann ich erst jenen Furchungsmodus halten, bei welchem ein oder mehrere Furchungszellen zum Nahrungsdotter werden, indem dieselben, früher oder später, ihre Natur als Zellen einbüßen. Man könnte diese Art der totalen Furchung die metabolische nennen.

2. Die Blastula

bildet sich wie bei andern Echinodermen. Der in der Furchungshöhle des Echinodermen-Embryos sich ansammelnde Nahrungsstoff (er functionirt als ein in der Furchungshöhle abgelagerter Nahrungsdotter), der sog. Gallertkern ist in erster Linie von der hellen Grenzschicht oder Rindenschicht des befruchteten Eies abzuleiten, einem mit Eigenbewegung begabten Protoplasmamantel des Dotters, der sich aber schon bei beginnender Furchung in die Mitte des Eies zwischen die Furchungszellen zusammenzieht. Ein Morula-Stadium im Haeckel'schen Sinne kommt hier also nicht vor. Während der Weiterfurchung vergrößert sich der Gallertkern zusehends, sei es nur durch Aufnahme von Wasser, sei es, dass ihm zugleich von den Blastodermzellen auf dem Wege der Diffusion Nährstoffe zugeführt werden. — Jede Blastodermzelle trägt eine sehr lange Geißel.

3. Die Mesodermkeime.

Wenn nicht etwa schon von Anfang der Furchung an eine Grössendifferenz der Furchungszellen zu constatiren war (in welchem Falle die grössere der beiden primären Furchungszellen den hinteren Körperabschnitt des Embryos repräsentirte), so tritt ein solcher Unterschied spätestens bei der Theilung in 16 oder 32 Furchungszellen auf. Der verdickte Theil des Blastoderms entspricht dem Entoderm plus Mesoderm.

Bei den sehr durchsichtigen Embryonen von *Echinus miliaris* und *Toxopneustes brevispinosus* konnte der Bildungsvorgang des Mesoderms genau verfolgt werden. Zusammenfallend mit der Längsaxe des Embryos entsteht in der Mitte der verdickten (Entoderm-)Scheibe des Blastoderms von Innen her eine trichterartige Vertiefung, welche sich nach einiger Zeit in eine spaltartige Rinne verlängert, die erst nach erfolgter Bildung der Mesodermkeime wieder verstreicht. Damit ist die seitliche Symmetrie des Larvenkörpers fixirt! Beiderseits von diesem Spalt entstehen nämlich durch Theilung einer geringen Anzahl von Entodermzellen die paarigen Mesodermkeime: zwei Zellencomplexe, welche sich bald vom Mutterboden abtrennen und in amoeboiden, den Gallertkern durchschwärmende, mehrfacher Theilung unterworfenen Zellen auflösen. Diese Mesodermzellen haben während des Larvenlebens zweierlei verschiedene Functionen zu erfüllen: ein Theil derselben wird zur Ringmuskulatur des Vorderdarms (Mittel- und Hinterdarm bleiben vorläufig ohne Muskelbeleg, zeigen also auch keine Contractionen), ein anderer Theil erzeugt, seine amoeboiden Natur beibehaltend, das Kalkskelet als Cuticularbildung, während ungefähr ein Dutzend oder einige Dutzend Mesodermzellen in Form von Wanderzellen oder sternförmigen Zellen in dem Furchungsraume umherkriechen, um erst später nach der Umbildung der lateral-symmetrischen Larve in die radiäre Gestalt als Bildungszellen der Körper- und Darmmuskulatur Verwendung zu finden.

Die zuerst in der paarigen Entstehung des Mesodermkeims sich äussernde lateral-symmetrische Anlage des Larvenkörpers bleibt erhalten, wie sich an frühzeitig gebildeten Skelettheilen sowohl, als an verschiedenen abnormen oder pathologischen Entwicklungsformen, auch wohl hie und da an der äusseren Form der Blastula controliren lässt. Die Mesodermzellen selbst aber

zerstreuen sich gar bald regellos durch den Gallertkern; oft erscheinen sie sogar zeitweilig in einem äquatorialen Ringe angeordnet — offenbar fortgeschleudert durch die Centrifugalkraft der sehr rasch um die Längsaxe bald links-, bald rechtsherum rotirenden Larve, bis sie endlich ihre Eigenbewegung beginnen und mittels langer, zuweilen verästelter Pseudopodien durch die Furchungshöhle sich zerstreuen.

4. Die Gastrula.

Jener verdickte Theil des Blastoderms, aus welchem die paarigen Mesodermkeime ausgetreten waren, flacht sich ab, senkt sich napfartig in die Furchungshöhle ein und wird zum Urdarm, der in Gestalt eines Blinddarms frei in den Gallertkern vorragt. Unter mässiger Vermehrung seiner Zellen streckt er sich in die Länge, bis sein vorderes freies Ende gegen den, dem Gastrulamunde gegenüberliegenden vorderen Pol anstösst.

Nun beginnt der Zerfall des

5. Urdarms.

Sein blindes Ende erweitert sich und bildet zwei seitliche Ausstülpungen, welche die Form von Hohlkegeln oder gestielten Bläschen haben und die „Peritonealsäcke“ repräsentiren. Während nun bei den Asteriden diese beiden Peritonealsäcke sich gesondert abschnüren, bleiben dieselben bei den Echiniden vorläufig noch im Zusammenhange mit einander, von dem Urdarme sich in Gestalt eines wurstförmigen Körpers (Vasoperitonealblase) losschnürend, der allerdings seinerseits auch bald in die beiden typischen Peritonealsäcke zerfällt.

Aus dem rechten Peritonealsacke entsteht lediglich die eine Hälfte des Peritoneums, aus dem linken aber durch Zweitheilung die Gefässblase und die andere Hälfte des Peritoneums. Das Lumen der Peritonealsäcke wird bekanntlich zur Leibeshöhle des radiären Thieres.

Vergleichen wir diese Entstehungsart der Peritonealsäcke und der Wassergefässblase mit der der übrigen Echinodermen, so ergibt sich, dass die verschiedenen hier vorkommenden Bildungsweisen als heterochronische Modificationen eines und desselben Bildungsvorgangs aufgefasst werden müssen. Bei den älteren und tiefer stehenden Formen (Crinoiden, Asteriden; Echiniden) schnüren sich zuerst vom „Urdarm“ zwei Peritoneal-

säcke ab, welche ursprünglich als Magentaschen oder Athemsäcke functionirt haben mögen, später aber unter dem Einflusse des Functionswechsels sich vollständig abschnürten (wie es ähnlich bei Nemertinen und einigen Anneliden geschieht); der linke Peritonealsack zerfällt dann weiter in zwei Blasen, den eigentlichen linken Peritonealsack und die Wassergefäßblase, welche letztere bei den Crinoiden noch nicht, bei Asteriden und Echiniden aber wohl mittels des sog. Steinkanals mit der Aussenwelt in Communication tritt. Bei den jüngeren und weitest entwickelten Formen, den Holothurien, ist aber die Abschnürung vom Urdarm eine unpaare, die Communication mit der Aussenwelt tritt schon sehr früh ein, und der Zerfall der unpaaren Vasoperitonealblase in die Wassergefäßblase erfolgt erst später. Der Umstand, dass bei den Echiniden die erste Anlage der Peritonealtaschen zwar paarig ist, dass sich aber doch beide vereinigt in Gestalt eines wurstförmigen Schlauches abschnüren um erst später in die zwei Peritonealsäcke zu zerfallen, leitet direkt zu dem vereinfachten Bildungsmodus der Holothurien hinüber, wo die ursprüngliche symmetrische Anlage übersprungen wird.

6. Darm, Mund und After.

Der Gastrulamund der Larve geht direkt in den After der Larve sowie auch des Radiärthieres über!

Die Bildung der Mundöffnung wird durch eine bauchwärts und nahe dem vorderen Larvenpole auftretende Einsenkung des Ektoderms angebahnt, welcher der sich gleichzeitig ein wenig abwärts krümmende Darm entgegenwächst.

Der Darm gliedert sich zunächst in den kugligen Vorderdarm und einen schlauchförmigen hinteren Abschnitt. Nur der erstere bekommt während des Larvenlebens einen Beleg von ringförmig gelagerten contractilen (automatischen) Zellen, welche ihn zu peristaltischen Schluckbewegungen befähigen. Etwas später vollzieht sich die Gliederung des hinteren Darmabschnitts in den geräumigen Mitteldarm (Magen) und den kurzen Hinterdarm.

Sowie alle Ektodermzellen, so tragen auch alle Zellen des Urdarms und dessen Derivate je eine lange bewegliche Geißel.

Zum Schluss lasse ich hier noch einige Zeitangaben, betreffend die Entwicklung von *Echinus miliaris*, folgen:

- 16 Stunden nach der künstlichen Befruchtung: Der verdickte Theil des Blastoderms zeigt in der Mitte von Innen her eine trichterartige Vertiefung.
- 16¹/₄ Stunde n. d. k. B.: Die trichterartige Vertiefung hat sich zum Spalt ausgezogen. Die laterale Symmetrie der Larve ist fixirt.
- 18 Stunden n. d. k. B.: Der paarige Mesoderinkeim hat sich in Gestalt zweier Zellenhaufen vom Entoderm abgetrennt.
- 22 Stunden n. d. k. B.: Napfartige Einsenkung des Entoderms, Gastrulamund.
- 23 Stunden n. d. k. B.: Gastrulastadium. Paarige Skelettheile treten auf.
- 53 Stunden n. d. k. B.: Der vordere Theil des Urdarms treibt zwei seitliche Bläschen.
- 53¹/₄ Stunde n. d. k. B.: Jene Bläschen erscheinen langgestielt, und schnüren sich
- 53¹/₂ Stunden n. d. k. B. noch miteinander zusammenhängend in Gestalt eines wurstförmigen Schlauches vom Urdarm ab.
- 60 Stunden n. d. k. B.: Der Mund ist durchgebrochen. Die Gliederung des Darms in Vorder-, Mittel- und Hinterdarm hat sich vollzogen.
- 94 Stunden n. d. k. B.: Pluteus-Form mit zwei Armen. Die Peritonealsäcke liegen seitlich vom Vorderdarm.
- 110 Stunden n. d. k. B.: Zerfall der linken Darmblase in Wassergefäßblase und linken Peritonealsack.
-

Angesichts der Thatsache, dass sämmtliche während des frühen Larvenlebens auftretende Organsysteme und Organe, die Mesoderinkeime, die Skelettheile, die Peritonealsäcke, als paarige Bildungen entstehen, und als solche sich zum Theil auch noch im Radiärthier unverändert behaupten, angesichts der Thatsache, dass der Gastrulamund bei einer Anzahl von Formen direkt in den After, der Larvenmund aber in den bleibenden Mund des Radiärthieres übergeht, dass ferner (wie ich bei einer in der Bai von Rio beobachteten viviparen Chirodota feststellen konnte), das Nervensystem sich aus dem Ektoderm

in Gestalt eines Ringes (Schlundringes?) bildet, welcher erst später eine Differenzirung in fünf Ganglien erfährt, in Erwägung ferner, dass bei einigen niedrigstehenden Formen die Radiärsymmetrie sich wesentlich auf die Anordnung der Arme (und damit des Wassergefässsystems etc.) und eine Anzahl von Kalkplatten erstreckt, lässt mich die, an anderem Orte noch präciser zu begründende Ansicht aussprechen, dass die Echinodermen als lateral-symmetrische Thiere zu betrachten seien, bei denen jedoch eine Anzahl von Organen, wie in erster Linie die Tentakel (oder Arme) mit den Wassergefässen, sodann allmählig das Hautskelet und die Muskulatur und damit auch das Nervensystem etc. eine radiäre Ausbildung erfahren haben.

Eine ausführlichere, von Skizzen begleitete Darstellung der hier in Kürze mitgetheilten Beobachtungen, sowie eine eingehendere Discussion der zu ziehenden Schlussfolgerungen werde ich demnächst veröffentlichen.

Neapel. April 79.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Physikalisch-Medizinischen Sozietät zu Erlangen](#)

Jahr/Year: 1878-1880

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Selenka Emil

Artikel/Article: [Keimblätter- und Organanlage bei Echiniden. 100-108](#)