

Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus

und die
systematische Stellung der Echiuridae (Gephyrei chaetiferi).

Mit 3 Tafeln.

Von

B. Hatschek.

In den Monaten Februar und März des Jahres 1879 fand ich in Messina im pelagischen Auftrieb eine Echiuridenlarve, genügend zahlreich und in einer vollkommenen Reihe von Stadien, so dass ein Einblick in die wichtigeren Entwicklungsvorgänge ermöglicht war. Es ist dies dieselbe Larve, die Grobden im Jahre 1878 untersuchte, worüber sich in Claus' Zoologie ¹⁾ einige Angaben finden.

Die Larve ist nahe verwandt mit der von Salensky als Echiuridenlarve beschriebenen, in Neapel beobachteten ²⁾, doch zeichnet sie sich, wie es scheint, durch bedeutendere Grösse und etwas complicirtere Entfaltung der Organe aus; vor Allem aber liegt ein wichtiger Unterschied darin, dass bei unserer Messinenser Larve am Hinterende sogleich ein doppelter Borstenkranz auftritt, so wie er für den ausgebildeten Echiurus typisch ist, während bei der Neapler Larve nach Salensky nur ein einfacher Borstenkranz vor dem After sich findet.

Wenn nun die Zugehörigkeit der Salensky'schen Larve zur Gattung Echiurus noch in Zweifel gezogen werden kann — wie dies von Spengel ³⁾ geschieht — so wird doch die Deutung

¹⁾ Claus, Grundzüge d. Zool. 4. Aufl., pag. 453.

²⁾ W. Salensky, Ueber die Metamorphose des Echiurus, Morphol. Jahrb. Tom. II.

³⁾ J. W. Spengel (Ueber die Organisation des Echiurus Pallasii. Zool. Anz. 1879, II. Bd.) setzt ein Fragezeichen zur Bezeichnung Echiuruslarve. Herr Custos Dr. v. Marenzeller war so freundlich mir eine japanische Echiurusform

der Messinenser Larve, bei Berücksichtigung des ältesten von mir beobachteten Stadiums (Taf. I, Fig. 1), welches schon den Typus von Echiurus scharf ausgeprägt zeigt, kaum fraglich sein.

Ueber den Bau der Echiuriden-Larven sind wir durch die Untersuchungen von Salensky, Grobben und Spengel¹⁾ im Allgemeinen ziemlich gut unterrichtet. Salensky zeigte, dass die Larve von Echiurus nach dem Lovén'schen Typus gebaut sei und machte eine Reihe von Details der Organisation und der Verwandlung bekannt, die ich durch Untersuchung der verwandten Messinenser Larve bestätigen kann. Die Angaben von Salensky wurden von Grobben durch Entdeckung des larvalen Excretionsapparates in einem wichtigen Punkte ergänzt. Meine Untersuchung bestätigt nur vollkommen die Grobben'schen genauen Beobachtungen über den Bau dieses Organes, die ich auch aus seinen persönlichen Mittheilungen kenne.

Die ebenfalls nach dem Lovén'schen Typus gebaute Bonellia-Larve ist uns durch die eingehende Untersuchung von Spengel bekannt geworden.

Das wesentlich Neue meiner eigenen Untersuchung bezieht sich nun auf Verhältnisse, die wohl nicht sehr auffallend sind und sich darum bisher der Beobachtung entzogen haben, die aber sowohl für den Entwicklungstypus der Bilaterien im Allgemeinen von Wichtigkeit, als auch für die morphologische Auffassung der „chaetiferen Gephyreen“ von Bedeutung sind. Ich meine: das Verhalten der Mesodermstreifen des Rumpfes und die an demselben auftretende Ursegmentbildung, die zum Nachweis der Segmentirung an den anderen Organen führt.

I. Theil.

Beobachtungen.

Meine Untersuchung umfasst eine Reihe von Stadien, die sämmtlich im pelagischen Auftrieb gefunden wurden. Die Grössenzunahme während dieses Entwicklungsabschnittes — von der jüngsten als Trochophorastadium zu bezeichnenden Larve bis zum

des Hofmuseums zu demonstrieren, die hinten nur einen einfachen Borstenkranz besitzt, und mich aufmerksam zu machen, dass v. Willemoes-Suhm in seinen „Briefen von der Challenger-Expedition“ (Zeitschr. f. wiss. Zool. B. XXVII pag. C.I) eine solche Form erwähnt. Wahrscheinlich hat auch der Wurm, zu welchem die Neapler Larve gehört, im entwickelten Zustande nur einen einfachen hinteren Borstenkranz.

¹⁾ J. W. Spengel. Beiträge zur Kenntniss d. Gephyreen in: Mitth. aus zool. Stat. zu Neapel, I. B. 1879.

jungen mit den Charakteren seiner Gattung ausgestatteten Echiurus — ist eine sehr bedeutende, wie die Vergleichung der Fig. 1 bis 7 auf Taf. I lehrt; Fig. 1—6 sind in 40facher Vergrößerung, Fig. 7 bloß in 20facher Vergrößerung gezeichnet.

Die uns hier vorliegende Reihe von Stadien entspricht einem Zeitraume von über einem Monate. Diese Entwicklungsdauer lässt sich wohl nicht direct durch Züchtung der Larven bestimmen, doch kann man dieselbe ungefähr erschliessen dadurch, dass die jüngsten Larven sich anfangs Februar im Auftrieb fanden, während die ältesten Stadien erst in der zweiten Hälfte des März erschienen, Zu dieser Zeit waren die jüngsten Stadien nicht mehr vorhanden und mittlere Stadien schon im Abnehmen begriffen.

Um die Organisations-Verhältnisse der Larven und ihre Veränderungen übersichtlich darzustellen, werden wir den ganzen uns vorliegenden Entwicklungsabschnitt in mehrere Unterabtheilungen, Entwicklungsperioden, eintheilen.

I. Entwicklungsperiode (Fig. 1 und 2).

Trochophorastadium.

Die erste Entwicklungsperiode umfasst die ungegliederten Stadien; wenn sich auch einige Unterschiede zwischen dem jüngsten und ältesten Stadium dieser Periode herausstellen, so können wir doch alle diese Stadien als Trochophora bezeichnen. ¹⁾

Das jüngste von mir beobachtete Stadium ist in Fig. 8 bei etwas stärkerer Vergrößerung ($\frac{150}{7}$) dargestellt.

Wir werden an diesem Stadium alle jene Theile, die wir an dem Trochophorastadium von Polygordius kennen lernten ²⁾ und als charakteristisch für dieses Stadium bezeichneten, in grosser Uebereinstimmung wiederfinden.

Der Gegensatz von Kopf und Rumpf ist äusserlich nicht ausgeprägt und wird erst durch die Betrachtung der Mesodermstreifen des Rumpfes und Berücksichtigung der späteren Stadien erkannt.

¹⁾ Ich will hier hervorheben, dass ich nicht alle Stadien mit Flimmerkränzen als Trochophora bezeichne, sondern nur ein bestimmtes Stadium mit den charakteristischen Organen (Scheitelplatte, Längsmuskeln des Kopfes, Kopfniere, Mesodermstreifen des Rumpfes). Ebenso wenig wie man Embryonalstadien, die mehr Differenzirungen, als die zwei primären Keimblätter zeigen, als Gastrula bezeichnen kann — ebenso wenig ist für solche Stadien, die schon Ursegmente oder Anlage des Bauchmarks besitzen, die Bezeichnung Trochophora zulässig.

²⁾ Hatschek, Studien über Entwicklungsgesch. d. Anneliden, diese Zeitschr. B. I.

Der Rumpf bildet in diesem frühen Stadium einen nur sehr unbedeutenden Körperabschnitt.

Am Kopfe finden wir einen doppelreihigen präoralen, einen zarten einreihigen postoralen Wimperkranz, dazwischen die adonale Flimmerzone; ausserdem ist ein ventraler Streifen zwischen Mund und After, der sich später zur Bauchrinne (Neuralrinne) vertieft, mit Flimmerhaaren bedeckt. Auch die am vorderen Körperpole gelegene, querausgezogene Scheitelplatte, die von einer Ektodermverdickung gebildet wird, ist bewimpert.

Das Ektoderm besteht nur in der Scheitelplatte und an dem präoralen Flimmerkranz aus höheren Zellen, deren Zellgrenzen sich durch Reagentien nachweisen lassen; in der Rumpfreion sind die Zellen nahezu kubisch und Zellgrenzen noch undeutlicher; im übrigen Ektoderm lassen sich keine Zellgrenzen nachweisen und die Bezirke der stark abgeplatteten Zellen sind nur nach der Vertheilung der Zellkerne zu beurtheilen (Fig. 10).

Betrachten wir nun die Mesodermgebilde. Im Rumpfe finden wir die sehr kurzen Mesodermstreifen dem Ektoderm anliegend (Fig. 9). Sie beginnen mit den zwei grossen ovalen Polzellen, die dicht vor dem After, einander in der Medianlinie berührend, liegen. Sie zeigen jene eigenthümliche Furchungskugel- oder Eizellenähnliche Beschaffenheit, wodurch sie sich von den weiter differenzirten Zellen der übrigen Körpertheile unterscheiden — ganz so, wie wir sie bei den anderen Anneliden (*Lumbricus*, *Criodrilus*, *Polygordius*), Mollusken (*Unio*, *Planorbis*, *Teredo*) und Bryozoen (*Pedicellina*) kennen gelernt haben. An diese Polzellen schliessen sich nach vorne zu jederseits erst in einfacher Reihe, nur ganz vorne zweireihig, die wenigen Zellen, welche die Mesodermstreifen zusammensetzen. Sie zeigen eine ähnliche indifferente Beschaffenheit.

Im Kopfabschnitt finden wir vor Allem jene Muskeln wieder, die wir an der Trochophora von *Polygordius* kennen lernten (Fig. 8). Der ventrale Längsmuskel verläuft nicht direct von der Scheitelplatte zum Mesodermstreifen des Rumpfes, sondern heftet sich in der Mitte seines Verlaufes, in der Mundregion, an die Leibeswand, wodurch er in zwei Abschnitte, einen präoralen und einen postoralen, zerfällt. Das Vorderende des Muskels ist pinselförmig in mehrere Fasern gespalten, die sich in der Region der Scheitelplatte inseriren. Einige Zellkerne mit Protoplasmaresten sind dem Muskel, besonders zahlreich an dem hinteren Abschnitt, angelagert.

Das dorsale Längsmuskelpaar nähert sich in seiner Beschaffenheit mehr der verästelten Bindegewebszelle, oder vielmehr jener

indifferenteren Zwischenform von Bindegewebs- und Muskelzelle, die bei den niederen Bilaterien so weit verbreitet ist.

Dieselbe Structur zeigen die Muskeln des Oesophagus. Von diesen ist jenes Paar von besonderer morphologischer Wichtigkeit, welches nach vorne einen Ausläufer nach der Scheitelplatte sendet. Die übrigen schwächeren Muskelzellen ziehen nach rechts und links zur Leibeswand. Unterhalb der oralen Flimmerkränze finden sich einige dem Ektoderm anliegende Ringmuskelfasern und zahlreiche zarte längs verlaufende Muskelzellen, die sich am vorderen und hinteren Rande der Wimperkreis-Region inseriren.

Ausser diesen Mesodermgebilden finden wir noch an der ganzen inneren Oberfläche der Leibeswand ein System von äusserst feinen Muskelfäden, die dem Ektoderm unmittelbar anliegen und ihrer Richtung nach zum Theil Ringmuskeln sind, zum Theil unregelmässig verlaufen (vergl. ausser Fig. 8 auch Fig. 10) und ferner eine grosse Anzahl reich verästelter Zellen, die mit der Leibeswand nur durch zarte Ausläufer verbunden sind und nahezu eine selbstständige Schichte bilden. Wir werden sehen, dass diese letzteren Gebilde, die bei Polygordius nur durch spärliche verästelte Mesodermzellen vertreten waren, weiterhin eine eigenthümliche, für die Echiuruslarve charakteristische Ausbildung erfahren.

Wir haben hier noch ein wichtiges Organ zu erwähnen: die Kopfniere. Bei starken Vergrösserungen kann man in der hinteren Kopfreion einen sehr zarten, längs verlaufenden Canal beobachten (Fig. 9); er verläuft zum grössten Theil parallel dem ventralen Längsmuskel an dessen dorsaler Seite, und liegt den Mesodermzellen der Leibeswand lose an; am hinteren Ende kreuzt er den Muskel und mündet ventralwärts von demselben am Vorderende des Mesodermstreifens, indem sich hier sein Lumen in eine feine Oeffnung des Ektoderms fortsetzt. Vorne endet das Excretionsorgan mit einer kleinen soliden Anschwellung, die im Vergleich zu dem dunkelkörnigen Protoplasma der zarten Canalwandung von hellerer Beschaffenheit ist. Von dieser hellen Endanschwellung, welche die Stelle des Flimmertrichters vertritt, geht eine feine verästelte Faser aus, die einem Ausläufer der verästelten Mesodermzellen ähnelt. Im Innern des Excretionsorganes sieht man als Ausdruck einer Flimmerbewegung eine zarte Wellenlinie nach der äusseren Mündung des Organs sich scheinbar fortbewegen. Die einzelnen Wimpern, die dieses bekannte Phänomen veranlassen, waren selbst mit Hartnack Immers. 11. nicht zu unterscheiden,

Die zellige Zusammensetzung dieses Canälchens war nicht zu ermitteln; doch ergibt schon die Vergleichung seines sehr geringen Volumens mit der Grösse der übrigen Zellen der Larve, dass wohl nur wenige Zellen dieses Organ zusammensetzen, und aus der histologischen Untersuchung späterer Stadien lässt sich schliessen, dass die helle Endanschwellung von einer Zelle und das Canälchen von einigen wenigen durchbohrten Zellen gebildet wird.¹⁾

Das hier beschriebene Organ repräsentirt blos den primären Ast der Kopfniere. Bei dem weiteren raschen Wachsthum der Larve tritt ein ähnlich gebauter, aber reich verzweigter secundärer Ast der Kopfniere auf. Dieser entwickelt sich aus einer Anhäufung kleiner rundlicher Zellen, die schon in dem vorliegenden Stadium am vorderen Ende der Mesodermstreifen sich finden.

Der Darmcanal ist ebenfalls nach dem bekannten Typus gebaut. Der ventral zwischen den beiden Flimmerkränzen gelegene Mund führt in den kurzen, nach vorne gerichteten Oesophagus, dessen kräftige Bewimperung ohne scharfe Grenze von der adoralen Flimmerzone aus sich fortsetzt.

Wie erwähnt, ist der Oesophagus mit Muskeln versehen, durch die er erweitert werden kann. Der Oesophagus geht mit einer bedeutenden Verengung in den weiten, ovalen oder eiförmigen Mitteldarm über. Dieser ist mit viel zarteren Wimpern versehen und seine dünne Wandung besteht aus gröbere Körnchen und feine Tröpfchen enthaltenden Zellen, die, im Gegensatz zu den cubischen bis cylindrischen Zellen des Oesophagus, ziemlich stark abgeflacht sind. Der Mitteldarm ist ganz frei von Mesodermgebilden. Bemerkenswerth ist eine lebhaft flimmernde Rinne, die an dem hinteren Ende des Mitteldarms, an der rechten Seite, doch mehr ventralwärts gelegen ist, und die sich direct in den lebhaft flimmernden, kurzen, trichterförmigen Enddarm fortsetzt. Diese Flimmerrinne entwickelt sich später zu einer vielfach gewundenen, faltigen Verdickung des Darmes, welche schon von Salensky

¹⁾ Das Vorkommen durchbohrter Zellen in den Nierenapparaten der verschiedenartigen Thiergruppen ist von grossem Interesse. Zuerst hat Claparède (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd XX) solche Zellen an den Segmentalorganen von *Lumbricus* nachgewiesen. Ich fand dieselben später bei *Pedicellina* und in der Kopfniere von *Polygordius*. Ich erwähnte schon bei der (*Pedicellina* Zeitschr. f. wiss. Zool., C. XXIX), dass diese Zellen „in den Excretionsorganen, der Würmer überhaupt eine weite Verbreitung haben“. Neuerdings hat Rabl diese Zellen in der Urniere von *Planorbis* (*Morphol. Jahrb. B. V*) und Ray-Lankester bei *Hirudineen* nachgewiesen.

bei der Neapler Larve beschrieben wurde. In der Umgebung des Afters, also an dem hintersten Abschnitte des Rumpfkegels, findet sich eine, in den frühen Stadien wohl noch schwache, später aber bedeutender ausgebildete Ringmusculatur.

Die Uebereinstimmung dieser Larve mit der Trochophora von *Polygordius* ist, wie wir sehen, eine sehr bedeutende; von allen Organen jenes Stadiums konnte ich nur das periphere Nervensystem des Scheitelfeldes hier nicht nachweisen; doch ist der Nachweis desselben durch die zahlreichen, dem Ektoderm anliegenden, feinen Muskelfäden erschwert, und ich möchte das Vorhandensein eines solchen Nervennetzes nicht direct in Abrede stellen.

Wir wollen nun die Fortschritte der Organisation in Betracht ziehen, welche ältere, aber noch immer ungegliederte Larven, die schon nahezu den doppelten Durchmesser der eben beschriebenen haben, uns zeigen.

Wir sehen in Fig. 12, Taf. II, eine solche Larve bei derselben Vergrößerung ($\frac{163}{1}$) wie Fig. 8, von der Bauchseite abgebildet.

Vor Allem müssen wir hier das überwiegende Wachstum des Rumpfes constatiren, welches bei Betrachtung der Mesodermstreifen sogleich in's Auge fällt. Die Mesodermstreifen werden, zugleich mit ihrem Wachstum in die Länge, zuerst von vorne her zweireihig (Fig. 19), dann mehrreihig und dabei auch zweischichtig (Fig. 12 und 20). Dass an der weiteren Ausbildung der Mesodermstreifen das Ektoderm keinen Antheil hat, wie dies jüngst von *Kleinenberg* für *Lumbricus* behauptet wurde ¹⁾, geht daraus hervor, dass stets am lebenden Objecte die scharfe Abgrenzung und histologische Verschiedenheit zwischen Ektoderm und Mesodermstreifen zu beobachten ist; ja es sind sogar einzelne Muskelfibrillen dazwischen eingeschoben.

Betrachten wir nun die Weiterentwicklung der Organe im Einzelnen. Dicht vor dem After hat sich ein neuer Flimmerkranz der präanale, entwickelt. Es ist dies eine Bildung, der wir, ihrer weiten Verbreitung bei den Annelidenlarven wegen, wohl phyletische Bedeutung zuschreiben können; doch fehlt bisher noch ein sicherer Nachweis dieses Flimmerkranzes bei anderen Typen (Mollusken ²⁾, Rotatorien ³⁾.)

¹⁾ Sullo Sviluppo del *Lumbricus trapezoides*, Napoli 1878, Libreria Detken et Rocholl.

²⁾ *Bütschli* (Entwicklungsgesch. Beiträge, Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XXIX) vergleicht eine dem After angehörende Bewimperung des Embryo von *Paludina*

An dem präoralen Wimperkranz tritt die Erscheinung auf, dass nur die eine Wimperreihe, und zwar die vordere, sich stärker ausbildet, während die andere immer mehr zurücktritt (Fig. 14), so dass der präorale Wimperkranz bald als nur einreihig erscheint¹⁾ denn die hintere Reihe desselben ist in den späteren Stadien kaum mehr von den Wimpern der adoralen Flimmerrinne zu unterscheiden (Fig. 12, 3, 5 etc.).

Die Scheitelplatte zeigt sich weiter ausgebildet und bei der Ansicht von vorne, wie sie uns in Fig. 12 vorliegt, sehen wir, dass die Verdickung zu den Seiten der Mittellinie am stärksten ist,

An dem ventralen Längsmuskel sehen wir eine Vermehrung seiner Fibrillen; derselbe ist breiter geworden und erstreckt sich in diesem Stadium schon längs des Mesodermstreifen des Rumpfes, zwischen diesem und dem Ectoderm, bis an das Hinterende der Larve (vgl. Fig. 20, 21). Ob dieses Wachsthum auf Kosten der Mesodermstreifen stattgefunden hat, kann ich nicht angeben. Auch die Muskeln des Oesophagus sind weiter ausgebildet; besonders ist durch seine Grösse und histologische Differenzirung, welche jener des ventralen Längsmuskels entspricht, der zur Scheitelplatte ziehende Oesophagusk Muskel ausgezeichnet. Die Muskulatur unterhalb der oralen Flimmerkränze hat sich zu einem vollkommenen Ringmuskelbände gestaltet (Fig. 14).

Eine sehr merkwürdige Umwandlung haben jene verästelten, eine innere Schichte der Haut bildenden, Zellen erfahren. Sie sind zuerst nur durch zahlreiche Ausläufer mit einander verbunden; doch allmählig gestalten diese sich zu einer vollkommenen Membran, die sich immer mehr von der äusseren Haut abhebt und an dieselbe nur noch durch zahlreiche feine, verästelte Fäden befestigt ist. Diese Membran bildet einen inneren Sack, der die Gestalt der äusseren Haut wiederholt; derselbe ist nur durch den Oesophagus und Hinterdarm unterbrochen und legt sich hier an die äussere Haut an, ausserdem aber noch an jenen Stellen, wo die

vivipara, — wohl mit Unrecht, — dem hinteren Wimperkranze der Annelidenlarven, Eher könnte man vielleicht das Wimperbüschel, welches bei Tereidolarven (dieses Heft Taf. II.) in einiger Entfernung vor dem After liegt, als den letzten Rest eines präanal Wimperkranzes betrachten.

²⁾ Ueber einen hinteren Wimperkranz (?) bei den Larven von *Lacinularia socialis* findet man Angaben bei Huxley (Quarterly Journal of Microscopical Science of the M. Soc. of London 1852) und Leydig (Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. II.).

¹⁾ Wie er auch von Salensky, der nur spätere Stadien untersuchte, dargestellt ist (l. c.).

Mesodermstreifen des Rumpfes dem Ektoderm anliegen; dies letztere Verhältniss wird besonders durch Fig. 13 und 21 veranschaulicht.

An der Kopfniere entwickelt sich der secundäre Ast und beide Aeste fungiren zuerst gleichzeitig, dann wird der primäre Ast rückgebildet.

Der secundäre Ast der Kopfniere, der sich mit dem primären erst dicht an der Ausmündungsstelle vereinigt, ist von vornherein viel mächtiger. Er besteht aus zwei Schenkeln; der äussere Schenkel verläuft quer (Fig. 19), dabei ist er aber auch nach innen gerichtet, so dass er von der äusseren Haut bis an die innere Mesodermmembran zieht (Fig. 21); der zweite Schenkel biegt rechtwinklig nach hinten um, er liegt an der Innenfläche der Mesodermmembran an dem ventralen Längsmuskel (vergl. auch Fig. 21) und verläuft bis zu dem Mesodermstreifen.

An der Umbiegungsstelle und an dem hinteren Schenkel sitzt eine Anzahl feinerer Canälchen, welche, obwohl viel kürzer, doch im Wesentlichen den Bau des primären Astes der Kopfniere wiederholen. Sehr früh schon beginnen sich diese Canälchen zu verästeln; jedes Aestchen endet mit einer hellen Zelle von derselben Beschaffenheit, wie wir sie am blinden Ende des primären Astes fanden. Die Wandungen der feinen terminalen Canälchen sind von hellerer Beschaffenheit, die des Hauptcanales sind durch zahlreiche, das Protoplasma erfüllende Körnchen dunkler. Wir werden weiterhin die noch reichere Entfaltung der Kopfniere kennen lernen und hiebei auf den histologischen Bau derselben näher eingehen.¹⁾

Auch am Darmcanal können wir weitere Differenzirungen wahrnehmen: Der Oesophagus ist in höherem Grade erweiterbar. Im ruhenden Zustande legt sich seine Wandung in Längsfalten, die sich beim weiteren Wachsthum der Larve noch immer schärfer ausprägen. Das Flimmerorgan an der rechten Seite des Mitteldarms ist reicher gewunden und mehr verdickt.

II. Entwicklungsperiode. (Fig 3).

Ursegmentbildung, Auftreten der segmentalen Leibeshöhle, Anlage der ventralen Borsten, Schlundcommissur und seitlichen Ganglienmassen des Bauchstranges.

In den weiteren Stadien ist bei der Grössenzunahme wieder das relativ weitaus überwiegende Wachsthum der Rumpfreigion

¹⁾ Dieser secundäre, vielverzweigte Theil der Kopfniere ist es, der von Grobben schon ganz genau untersucht wurde.

zu beobachten und in dieser finden zunächst auch die wichtigsten Entwicklungsvorgänge statt. Die Mesodermstreifen entwickeln sich nämlich hier ganz in der für die Anneliden typischen Weise weiter; sie werden zuerst am Vorderende breiter und zweischichtig, und gliedern sich dann von vorne angefangen in Ursegmente, so dass das vorderste Ursegment das älteste ist und nach hinten in regelmässiger Altersfolge die übrigen sich anschliessen. Während die Mesodermstreifen vorn in Ursegmente sich gliedern, werden sie am Hinterende fortwährend durch Wachstum regenerirt; aus dem ganzen Bilde kann man schliessen, dass hiebei die grossen hinteren Polzellen durch fortwährende Theilungen rege mitwirken (Fig. 22).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung treten in den einzelnen Ursegmenten Höhlen auf. Dieselben entstehen dadurch, dass sich in den Ursegmenten die Darmfaserplatte von der Hautmuskelpatte abhebt; die Hautmuskelpatte besteht aus höheren kubischen Zellen, die Darmfaserplatte aus abgeplatteten Elementen; dabei bleiben zwischen den einzelnen Segmenthöhlen die zweischichtigen Dissepimente, deren eine Zellplatte dem vorderen Segmente, die andere dem hinteren angehört (Fig. 23). Während dieser Vorgänge breiten sich die Mesodermplatten der Ursegmente immer mehr ventralwärts und namentlich dorsalwärts aus. Die Hautmuskelpatte schmiegt sich hiebei stets dicht der Haut an; doch kommt sie nicht unmittelbar an die Ektodermsschichte zu liegen, sondern zwischen beiden liegen die schon früher entwickelten zarten Ringmuskelfäden und auch die schon oben erwähnte eigenthümliche Mesoderm-Membran; dieselbe legt sich nämlich im Bereiche der Ursegmente und des Mesodermstreifens, soweit sich diese ausbreiten, an die äussere Leibeswand an. In den weiteren Stadien, wo die Ursegmente bis zur Rücken- und Bauchlinie sich ausgebreitet haben, erscheint diese Mesodermmembran demnach im Rumpfe nicht mehr als eine von der Haut weit abstehende Schichte, sondern sie hat diese ihre Eigenthümlichkeit nur mehr in der Kopfreion bewahrt (vergl. Fig. 4).¹⁾ Die Darmfaserplatte legt sich schon während der Ausbreitung der Ursegmente an den Darm, zuerst ventralwärts, an.

Während dieser Vorgänge beginnen sich die Schlundcommissur und die seitlichen Ganglienmassen des Bauchstranges zu bilden.

¹⁾ In diesem Zustande ist sie von Salensky beobachtet; da Salensky weder die früheren Stadien noch das spätere Schicksal dieser Membran kannte, so war die Bedeutung derselben bisher räthselhaft.

Schon an den ältesten ungegliederten Larven kann man von der Scheitelplatte aus im Ektoderm zwei helle Stränge verfolgen (Fig. 17 und 18), die bis zu den Seiten der breiten Mundöffnung hinziehen. An gefärbten Objecten (Carmin) kann man sehen, dass über diesen hellen Strängen, die eine feine Längsstreifung zeigen und sich nicht mit Carmin imbibiren, die Zellkerne dichter gedrängt liegen als in den benachbarten Ektodermportionen. Diese im Ektoderm verlaufenden Nervenstränge sind die ersten Anlagen der Schlundcommissur.

Während in den vordersten Ursegmenten die segmentalen Höhlen auftreten, werden auch die seitlichen Gangliengruppen des Bauchstranges in der vorderen Region bemerkbar (Fig. 23). Wir konnten schon an früheren Stadien das Ektoderm zu beiden Seiten der ventralen Flimmerrinne etwas verdickt sehen (Fig. 13). An dieser Stelle nun wuchern vom Ektoderm eigenthümliche, stark lichtbrechende Zellgruppen nach Innen. Jede solche Zellgruppe erscheint am lebenden Objecte als ein rundliches helles Knötchen, welches nach Innen, gegen die Leibeshöhle zu, vorspringt. Diese Knötchen vereinigen sich zu querovalen Gruppen, die je einem Segmente entsprechen. Doch auch vor der Region des ersten Ursegmentes, also in dem postoralen Kopfabschnitte, liegt eine Anzahl solcher Ganglienanlagen, die, wenn auch nicht so regelmässig in Form und Grösse, doch eine Reihe aufeinanderfolgender, distincter Massen repräsentiren.

Bald nehmen diese Ganglien so an Masse zu, dass sie sich einander bis zur Berührung nähern und dann förmliche Seitenstränge bilden; zugleich ist die Commissurenanlage (Nervenstrang) bis an diese Seitenstränge vorgerückt, so dass dieselben schon mit der Scheitelplatte in directer Verbindung stehen (Fig. 24 und 3).

Sowie in der Ursegmentbildung, so ist auch in dem Auftreten der segmentalen Leibeshöhle und der seitlichen Gangliengruppen die von vorne nach hinten fortschreitende Differenzirung scharf ausgeprägt. Alle Differenzirungen treten zuerst in der Region der vorderen, ältesten Segmente auf. Am Hinterende finden sich auch in den zuletzt betrachteten Stadien die einfachen Mesodermstreifen und die grossen Polzellen des Mesoderms von ganz ähnlicher Beschaffenheit, wie an dem jüngsten von uns beobachteten Stadium.

In diesen Stadien sehen wir auch die ersten Anlagen der ventralen Borstensäcke auftreten. Dieselben liegen im ersten Rumpfsegmente und lateral vom ventralen Längsmuskelbände

also in jener Linie, die der Seitenlinie der Anneliden entspricht. Sie machen sich als wohlabgegrenzte Zellmassen bemerkbar, die unterhalb der Haut liegen.

Bald beginnen sie bei ihrem raschen Wachsthum in die Segmenthöhle hineinzurücken, wobei sie einen endothelartigen Ueberzug mit sich nehmen. Wir wollen die alsbald an den Borstensäcken auftretenden Differenzirungen im Anschluss an die nächste Entwicklungsperiode betrachten.

Das ventrale Längsmuskelband ist nicht nur im Rumpfe, sondern auch in der hinteren Kopffregion, wo es frei durch die (primäre) Leibeshöhle sich erstreckt, bedeutend breiter geworden, bei gleichzeitiger bedeutender Vermehrung seiner Fibrillenzahl.

Die Veränderungen der übrigen Organisation während dieser Entwicklungsperiode betreffen nur eine mit dem Wachsthum gleichen Schritt haltende, reichere Entfaltung und schärfere Ausprägung der schon vorhandenen Eigenthümlichkeiten. So zeigt der Oesophagus reichere Längsfalten, der zum Enddarm führende Flimmerapparat wird immer enger gewunden, die Kopfniere verästelt sich immer mehr, die Mesodermmembran nimmt an Festigkeit zu und gewinnt immer schärfere Contouren, auch hebt sie sich in der Kopffregion noch weiter von der äusseren Haut ab. Die primäre Leibeshöhle ist demnach von dem umgebenden Medium nicht durch eine einfache, sondern durch eine Doppelwandung geschieden und die Larve dadurch gegen eine Diffusion der Leibeshöhlenflüssigkeit in erhöhtem Grade geschützt.

Es ist hier noch zu erwähnen, dass dicht hinter dem postoralen Wimperkranze eine zarte parallele Wimperreihe sich entwickelt, die wohl die Function der ersteren unterstützt. Dies alles sind Veränderungen, die mit der bedeutenden Grösse der Larve zusammenhängen, welche namentlich mit Rücksicht auf die späteren Stadien zu den grössten bekannten Wurmlarven gehört.

III. Entwicklungsperiode. (Fig. 4, 5).

Entwicklung der ventralen Borsten, Anlage der terminalen Nieren („Anallblasen“), Bildung der hinteren Borstenkränze, Ausbildung des Bauchstranges und der Commissur, Ausbildung der Längsmuskeln des Rumpfes, Rückbildung der Dissepimente und Mesenterien, Anlage des ventralen Blutgefässes. Die Larvenorgane erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung.

Der Uebergang von dem zuletzt betrachteten Stadium zu den Larven dieser Entwicklungsperiode wird durch die vollkommene Ausbreitung der von den Mesodermstreifen abstammenden Hautmuskel- und Darmfaserplatte bis zur Bauch- und Rückenlinie

gebildet. Dieser Process ist selbstverständlich mit einem weitaus alle anderen Gewebe übertreffenden Wachsthum dieser Anlagen verbunden, welche auch im Gegensatz zu den anderen differenzirteren Gebilden einen indifferenten, „embryonalen“ Charakter ihrer Zellen behalten haben.

Die Ausbreitung der Hautmuskelplatte haben wir, namentlich mit Rücksicht auf ihr Verhalten zu der „Mesodermmembran“ schon oben auseinandergesetzt. Die Darmfaserplatte, die sich schon während der Ausbreitung der Ursegmente zuerst ventralwärts an das Darmdrüsenblatt anlegt, beginnt alsbald auch nach vorne an jenem Theile des Darmes, welcher nicht mehr in die Region des Rumpfes fällt, als eine Lage platter Zellen sich auszubreiten. Wenn die Ursegmente bei ihrer raschen Ausbreitung endlich in der Bauch- und Rückenlinie einander treffen, so entsteht ein ventrales und ein dorsales Mesenterium, welche beide aus den Umbiegungsstellen des Darmfaserblattes in das Hautmuskelblatt sich bilden und demgemäss doppelschichtig, nämlich aus einer rechten und einer linken Zellplatte zusammengesetzt sind.

Die Segmentirung findet ihren Abschluss, und bald sind die hinteren Segmente in Bezug auf den Grad ihrer Ausbildung nicht mehr von den vorderen, älteren sehr merklich unterschieden. Die Larve (Fig. 4) besteht nun aus einem Kopfabschnitt, welcher, wenn auch der Rumpf relativ bedeutender gewachsen ist, doch noch den überwiegenden Körperabschnitt bildet, ferner aus 15 Metameren und dem Endsegmente. Das letztere unterscheidet sich dadurch von den Metameren, dass der Bauchstrang nicht bis in dasselbe hineinreicht, da er schon im letzten Metamer endet.¹⁾

Betrachten wir nun die in Fig. 4 und 5 abgebildeten und diesen nahestehende Stadien, die wir der hier zu besprechenden Entwicklungsperiode zurechnen in Bezug auf die einzelnen Organe.

Die Metamerie prägt sich auch äusserlich durch das Auftreten segmentaler Wimperkränze und später sehr auffallend durch die Pigmentirung (der eine segmentweise wechselnde histologische Beschaffenheit des Epithels parallel geht) aus. Die inneren Dissemente aber, welche die secundäre Leibeshöhle des Rumpfes ursprünglich in segmentale Abschnitte trennen, lösen sich zuerst in einzelne Fäden auf und werden allmählig von einem Gewebe

¹⁾ Ich habe diesen Gegensatz von Metamer und Endsegment schon in einer Arbeit über Entwicklung der Lepidopteren betont.

verästelter Zellen ersetzt, die zwischen Hautmuskelplatte und Darmfaserplatte sich erstrecken. Doch kann man an der Innenfläche der Leibeswand noch immer ringförmige bindegewebige Verdickungen sehen, welche Reste der Dissepimente sind. Der Bauchstrang zeigt wohl auch eine regelmässige segmentale Wiederholung von Gangliengruppen, aber dieselben sind namentlich in den Stadien, welche der Fig. 4 nahestehen, so wenig markirt, dass man nach diesen wohl kaum die Anzahl der Segmente mit Sicherheit bestimmen könnte.

Das Nervensystem zeigt in allen Theilen Fortschritte, die Scheitelplatte ist viel mächtiger verdickt und schärfer von der Haut abgesetzt. Ihre Ganglien springen stark nach innen vor. Auch an der Schlundcommissur treten zunächst im Bereiche des Scheitelfeldes gangliöse, nach Innen vorspringende Zellgruppen auf, die durch Wucherung des Ektoderms entstehen; zugleich beginnt die Commissur nach Innen zu rücken und sich vom Ektoderm abzulösen. Am hinteren Mundrande schien mir von der Commissur aus ein in der Tiefe des Ektoderms verlaufender Nerv gegen den Oesophagus zu ziehen.

Sehr wichtig sind die Veränderungen des Bauchstranges. Nachdem die seitlichen Ganglienmassen sich zu förmlichen Seitensträngen vereinigt haben, entsteht auf Kosten des mittleren mit anfangs flacher, später sehr tiefer Flimmerrinne versehenen Epithelstreifens der Mittelstrang. Diese Bildung ist mit einer bedeutenden Verschmälerung des Epithelstreifens verbunden, so dass die Seitenstränge während der Bildung des Mittelstranges einander bedeutend näher rücken. Man kann in dem hellen Mittelstrang eine scharfe mediane Contour sehen. Nach alledem zweifle ich nicht daran, dass der Mittelstrang durch eine Faltung der Epithelrinne entsteht. Ich habe aber dieses Verhältniss noch nicht an Querschnitten geprüft.

Der Mittelstrang erstreckt sich nach vorne entsprechend den Seitensträngen bis in die hintere Kopfregion. Die Flimmerrinne, setzt sich noch weiter bis in die adorale Flimmerzone fort.

Die Seitenstränge bestehen aus vielzelligen Ganglienknoten, die sich wieder zu segmental angeordneten grösseren Massen vereinigen. Der ganze Bauchstrang ist während dieser Entwicklungsperiode noch dem Ektoderm anliegend, doch springt er stark gegen die Leibeshöhle vor, wo er mit einem mesodermalen Ueberzuge versehen ist. Im Stadium der Fig. 5 beginnt sich der Bauchstrang von der Hautschichte scharf abzugrenzen.

Betrachten wir nun die Borstenbildung. Wir fanden schon in den älteren Stadien der vorhergehenden Entwicklungsperiode die Anlagen der ventralen Borstensäcke. Es sind scharf abgegrenzte Zellgruppen, die wohl dicht unter dem Ektoderm liegen, aber meiner Ansicht nach aus der oberflächlichen Lage der Hautmuskelplatte stammen. Ich konnte an der darüber liegenden Ektodermstelle nichts sehen, was auf eine Wucherung hindeutete. Ich muss meine Ansicht hier auch auf jene Thatsachen stützen, die ich bei *Criodrilus* vorgefunden habe. Die Borsten entstehen nun hier wie bei *Criodrilus* im Innern dieser Säckchen und brechen erst secundär durch die Haut nach Aussen durch. — Wie erwähnt, wachsen die Borstensäcke mit ihrem inneren Ende gegen die Leibeshöhle vor und nehmen hiebei vom Hautmuskelblatt einen endothelartigen Ueberzug mit (Fig. 35 und 36); es werden aber auch quere faltenartige Massen nach Innen mitgezogen (Fig. 37), die die Muskeln der Borsten, die auch von Endothel überzogen sind, bilden. Das Vorderende bleibt stets mit der Haut in Berührung. Gehen wir nun zur Betrachtung der Borstenbildung selbst über. Im Innern des Borstensäckchens entsteht ein kleiner Hohlraum (Fig. 35). An dem Boden dieses Hohlraumes bildet sich nun zunächst ein kleines, stark lichtbrechendes Körperchen (Fig. 36), die Spitze der Borste; dieselbe breitet sich alsbald als ein hohlkegelförmiges Hütchen aus, welches dem Boden der Höhlung, von dessen Zellen es ausgeschieden wird, anliegt (Fig. 37). Die Borste verlängert sich, indem sie an ihrem Hinterende immer weiter wächst. Die Höhlung umgibt dann nur noch die Spitze der Borste (Fig. 38). Wir wollen eine Borstenanlage von einem weiteren Stadium genauer in's Auge fassen (Fig. 39 und 41). Die Borstenanlage, die den vorderen Theil der definitiven Borste repräsentirt, ist der Form dieses Theiles entsprechend gebogen und seitlich comprimirt. Die Borste ist hohl. Ihre Chitinwandung zeigt eine feine Längsstreifung, die aber nicht ganz bis zum hinteren Ende reicht; hier findet sich eine Zone, die der Längsstreifung entbehrt und auch nicht ganz dasselbe Lichtbrechungsvermögen besitzt, wie der vordere Abschnitt. Dieser jüngste, in Bildung begriffene Theil der Borste sitzt dem Boden des Borstensackes auf, der aus zwei auffallend grossen Zellen besteht, die zur Borstenbildung offenbar in innigster Beziehung stehen (Fig. 41). Der übrige Theil des Borstensackes besteht aus hohen epithelartigen Zellen, denen ich doch auch zum mindesten eine ernährende Function bei der Borstenbildung zuschreiben muss. Man kann eine fein

parallelstreifige Beschaffenheit des Protoplasmas dieser letzteren Zellen beobachten (Fig. 41 und 37).¹⁾

Aussen am Borstensacke sehen wir einen endothelartigen Ueberzug. Am hinteren Ende inseriren sich Muskeln, am vorderen Ende bindegewebige Zellen, die den Borstensack an die Haut anheften. Wir wollen hier dem Bereiche dieser Entwicklungsperiode vorgreifen und erwähnen, dass die Borste, auch nachdem ihre Spitze nach aussen durchgebrochen ist (Fig. 6, 7), noch immer an ihrem Hinterende fortwächst. Wir sehen dann die Höhlung, welche früher die Spitze der Borste umgab, noch an jener Stelle fortbestehen, wo der Borstensack in die äussere Haut übergeht. An dieser Stelle löst sich die immer nachrückende Borste von den ihr bisher dicht anliegenden Zellen (Fig. 40).

Auch die zwei hinteren Borstenkränze (von je 8 Borsten) bilden sich nach demselben Modus; es zeigen sich nur geringfügige Abweichungen, die mit der geringeren Grösse dieser Borsten zusammenhängen. Von Wichtigkeit sind die Lagebeziehungen dieser Borsten zu den Metameren. Die beiden Borstenkränze gehören nämlich den beiden letzten (vor dem Endsegment gelegenen) Metameren, also der eine dem 14., der andere dem 15. Rumpfsegmente an. Ihre Bildung erfolgt nicht ganz gleichzeitig, denn es lässt sich in der Entwicklung das Vorangehen des vorderen Borstenkranzes constatiren, wie dies z. B. aus Fig. 31 ersichtlich ist, wo die Borste des 14. Segmentes schon viel grösser als die des 15. ist. Diese Borstensäckchen treten etwas später auf, als die Anlagen der sogleich zu besprechenden terminalen Nieren („Analblasen“).

Die Bildung der terminalen Nieren („Analblasen“) nahmen mein regstes Interesse in Anspruch, denn es zeigte sich, dass sie nicht, wie bisher angegeben war, vom Enddarme aus gebildet werden, sondern ganz ähnlich wie Segmentalorgane entstehen, dabei aber nicht einem Metamer, sondern dem Endsegmente angehören, eine Thatsache, die für die Theorie der Segmentirung von Wichtigkeit erscheint.²⁾

¹⁾ Spengel (Zool. Anz. l. c.) giebt über Borstenbildung von Echiurus an: „Die den Grund dieser Tasche einnehmende Zelle zeichnet sich durch die Grösse ihres Körpers, wie ihres Kernes aus und erzeugt allein die ganze Borste, während die übrigen Zellen eine die Wand der Borstentasche stützende Cuticula absondern.“

²⁾ H. v. Ihering bezeichnet die Nieren von Bonellia als Terminalorgane, ebenso aber auch die der Rotatorien und Turbellarien; ferner nennt er die vorderen Organe von Thalassema und Sternaspis accessorische Terminalorgane. Die

Die erste Anlage dieser Organe findet man an Stadien, die etwas jünger sind, als das in Fig. 4 abgebildete. Die Verhältnisse gestatten es, die Abstammung dieser Organe vom Hautmuskelblatte am lebenden Objecte nachzuweisen. Wenn wir nämlich solche Stadien, in welchen sich die ersten Anlagen eben abgegrenzt haben, von der Analseite betrachten, so können wir erkennen, dass diese Gebilde am Endsegment in einiger Entfernung vom After innerhalb des Hautmuskelblattes liegen und vom Ektoderm durch die continuirliche Lage der hier wohl ausgebildeten Ringmuskeln getrennt sind (Fig. 27). Der Hinterdarm kommt gar nicht in Betracht, da er durch die geräumige Leibeshöhle von der Hautmuskelplatte, in welcher diese Gebilde liegen, entfernt ist.

Die Nierenanlagen selbst sind längliche Körper, in welchen man eine feine Längslinie, um welche die cubischen Zellen angeordnet sind, als Andeutung des späteren Lumens erkennen kann.

In etwas älteren Stadien — in Fig. 28, 29 ist die Nierenanlage eines solchen dargestellt, welches der Fig. 5 entspricht — zeigen sich bedeutende Veränderungen.

Das Hinterende der Anlage tritt nämlich mit dem Epithel der Haut in Verbindung; dabei weichen die anliegenden Fasern der Ringmusculatur auseinander, um dieser Verwachsung Raum zu geben. Das Vorderende der Niere rückt aber immer weiter in die Leibeshöhle vor und nimmt hierbei einen Peritonealüberzug mit, der allmählig das ganze in die Leibeshöhle hineinragende Gebilde überzieht (Fig. 28). Der Endothelüberzug besteht aus einer einfachen Lage platter Zellen, nur am inneren Ende der Niere findet sich ein Kranz nahezu rundlicher Zellen; dieser Kranz von rundlichen Zellen repräsentirt die Anlage des Flimmertrichters. Dies wird sogleich durch die Vergleichung eines etwas älteren Stadiums ersichtlich, wo die Zellen der primären Anlage beträchtlich auseinandergewichen sind, um ein geräumiges Lumen einzuschliessen (Fig. 30). Dieses Lumen mündet nun einerseits durch eine feine Oeffnung des Epithels nach aussen, andererseits durch eine Oeffnung, welche von den rundlichen Zellen der Trichteranlage umgeben ist, in die Leibeshöhle. Dieser einfache Zellenkranz, der direct in den Endothelüberzug sich fortsetzt, liefert alsbald durch Vermehrung der Zellen einen kurzen Trichter, der sich auch histologisch scharf von dem nachfolgenden blasenförmigen Nierenabschnitte absetzt (Fig. 34).

Beziehungen zu den Segmentalorganen scheint er demnach doch nicht klar erfasst zu haben (Zeitschrift f. wiss. Zool. B. XXIX, p. 583).

Der Trichter besteht aus einem regelmässigen Cylinderepithel, nur diejenigen Zellen, welche den Rand der inneren, in die Leibeshöhle geöffneten Mündung umgeben, sind rundlich geblieben, so dass diese Mündung einen rosettenähnlichen Anblick bietet. An dem blasenförmigen Nierenabschnitte konnte ich keine Zellgrenzen unterscheiden (Osmium-Picrocarmin), die Zellkerne, obgleich von etwas variabler Grösse, sind doch durchschnittlich viel grösser als die des Trichters; nach deren Vertheilung sind die einzelnen Zellen als cubisch oder etwas abgeflacht zu beurtheilen; das Protoplasma der Zellen tingirt sich viel weniger mit Carmin, als das der Trichterzellen, und ist an den Präparaten mit zahlreichen feinen, hellen Secrettröpfchen und Körnchen erfüllt. — Alsbald zeigen sich am Trichter, besonders deutlich am freien Rande desselben, zarte Flimmerhaare, deren Bewegung nach der Nierenblase zu gerichtet ist. Der hintere Nierenabschnitt sondert sich in eine vordere, immer mehr blasenartig sich aufblähende Hälfte und einen engeren ausführenden Theil (Fig. 31); in diesen Abschnitten konnte ich nie Flimmerung beobachten. Die äusseren Mündungen der Nieren liegen an den Larven zu den Seiten der Afteröffnung.

Im Stadium der Fig. 4 ist das ventrale Längsmuskelband aus sehr scharf differenzirten Muskelfibrillen zusammengesetzt. In den übrigen Theilen des Rumpfes erscheint ungefähr um diese Zeit eine Anfangs sehr zarte, aber immer deutlicher hervortretende Lage von Längsmuskelfibrillen; dieselben entstehen im Inneren der Hautmuskelplatte, oder vielmehr in dem peripheren, der Ringmuskelschichte zugewendeten Theile derselben. Soweit ich aus guten Flächenpräparaten beurtheilen kann, geht die histologische Differenzirung der Muskelfibrillen an der Hautmuskelplatte ganz ähnlich vor sich, wie bei *Polygordius*. Ich kann hinzufügen, dass auch bei *Lumbricus* und mehreren *Polychaeten*-Larven die Differenzirung der Längsmuskelfibrillen auf denselben Typus zurückzuführen ist. Die später auftretenden Theile der Längsmusculatur die den weitaus grösseren Theil der Peripherie einnehmen, sind doch, wie mir scheint, dem dorsalen Muskelfelde der Anneliden zu vergleichen, im Gegensatz zu dem ventralen Längsmuskelbande, welches dem ventralen Muskelfelde zu vergleichen ist. Man kann wenigstens in frühen Stadien, zwischen diesen beiden Muskelfeldern jederseits einen muskelfreien, schmalen Streif, eine Seitenlinie beobachten, welche in der Linie der ventralen Borsten, also sehr stark ventralwärts gerückt, verläuft.

Auch die Darmfaserplatte differenzirt sich rasch und breitet sich nach vorne zu über den ganzen Mitteldarm aus (Fig. 5).

Das ventrale und das dorsale Mesenterium beschränkt sich aber, wie aus der Entwicklung erklärlich, nur auf die Rumpfregion. Im Innern der Mesenterien treten von der Haut gegen den Darm gerichtete Muskelfasern auf. Zunächst zerfällt nun das ventrale Mesenterium in einzelne von Endothel überzogene und sich regelmässig segmentweise wiederholende Muskeln, das dorsale Mesenterium persistirt zunächst noch als ein musculöses Band (Fig. 5), um alsbald ebenfalls in einzelne Muskelbündel zu zerfallen.

Durch den Schwund der Dissepimente tritt die segmentirte secundäre Leibeshöhle des Rumpfes mit der primären Leibeshöhle der Kopfregion in Verbindung. Während des Schwundes der Dissepimente wird die Leibeshöhle von zahlreichen verästelten Zellen durchsetzt, die sich allmähig auch in der Kopfregion ausbreiten. Man kann in den älteren Larven dieser Periode, und namentlich in denjenigen der folgenden Periode verschiedenartige Zellen der Leibeshöhle unterscheiden: unregelmässig geformte mit langen, spärlichen, grob verästelten Fortsätzen, die einen ausgeprägt bindegewebigen Charakter haben, andere von rundlicher Form, mit sehr zahlreichen kurzen, zarten Fortsätzen (Fig. 6 A); die letzteren wandeln sich später, indem sie frei werden, in die (Blut-)Körperchen der Leibeshöhlenflüssigkeit um. Manche der verästelten Gebilde, die am lebenden Objecte den Eindruck einer Zelle machen, erweisen sich an gefärbten Präparaten als Zellenhäufchen; solche aus der hinteren Körperregion einer Larve sind in Fig. 42 abgebildet.

In den älteren Stadien dieser Entwicklungsperiode (Fig. 5) findet man an der inneren Seite des Bauchstranges einen bindegewebigen verdickten Strang; wie der weitere Verlauf zeigt, ist dies die Anlage des ventralen Blutgefässes.

In den älteren Stadien dieser Periode erreichen die Larvenorgane ihre höchste Ausbildung, um in den nächsten Stadien dann rasch rückgebildet zu werden. Hier sind vor Allem die Kopfniere, die Mesodermmembran, der faltige Bau des weiten Oesophagus, das Flimmerorgan des Darmes, die Flimmerkränze und die der Larve eigenthümliche und vornehmlich auf diese Entwicklungsperiode beschränkte, grüne Pigmentirung zu nennen.

Die Kopfniere, deren Bau wir im Wesentlichen schon an den früheren Stadien kennen lernten, kommt zu immer reicherer Entwicklung; durch Theilung der feinen Canälchen entstehen immer neue Verzweigungen, während die Basis der früheren feinen

Canälchen zu gröberen Aesten auswächst. Auch diese sind sehr umbildungsfähig, so dass durch Spaltung derselben sogar Anastomosen des Canalsystemes entstehen (Fig. 25); die Zahl und Vertheilung der einzelnen Aeste und der Endorgane schwankt bei der grossen Bildungsfähigkeit des Organes innerhalb gewisser Grenzen, doch kann man im Allgemeinen auch hierin gewisse Eigenthümlichkeiten als Norm bezeichnen.

Wir wollen uns hier die in Fig. 25 abgebildete Kopfniere einer Larve, die etwas älter als die in Fig. 4 war, vor Augen halten. Diese Niere ist wohl noch nicht ganz auf dem Höhepunkt der Entwicklung, — die Kopfniere wird meist noch ausgedehnter und reicher verästelt, was übrigens mit der individuellen Grösse der Larven variirt, — sie zeigt aber die typische Vertheilung der Aeste. Der ursprünglich als horizontaler Schenkel bezeichnete Endabschnitt der Kopfniere ist meist frei von Endorganen (feinsten Canälchen). Besonders gilt dies von jenem Theil, der zwischen ventralem Längsmuskel und der Haut verläuft und der nicht mehr in der Leibeshöhle liegt, sondern in jenem abgeschlossenen, zwischen Haut und Mesodermmembran gelegenen Hohlraum (vergl. Fig. 21). Doch fand ich einmal selbst an diesem Abschnitte, also ausserhalb der eigentlichen Leibeshöhle, an einem sehr reich entwickelten Organ, ein Büschel von Endorganen. — Der zweite nach hinten gerichtete Schenkel des Organs trägt hauptsächlich die mit den Endorganen versehenen Verästelungen. Man kann im Allgemeinen nach der Richtung der drei Hauptäste ein vorderes ein hinteres und ein laterales Verästelungsgebiet unterscheiden.

Die Histologie der Kopfniere an dem lebenden Objecte haben wir schon früher kennen gelernt. Wir wollen dieselbe noch an gefärbten Präparaten besonders in Bezug auf die Vertheilung der Kerne prüfen (Fig. 26). Wir sehen da, dass die Endknöpfchen der feinsten Canälchen je einen Zellkern enthalten. In dem Canalwerk sind die Kerne sehr spärlich vertheilt, so dass oft grössere Strecken eines Canales, ja zuweilen selbst eine Verästelung dem Territorium einer einzigen Zelle angehört (durchbohrte Zellen). In den Hauptcanälen entfallen aber meist zwei oder mehr Zellen auf den Querschnitt.

Der Darmcanal zeigt die für die Larve charakteristischen Eigenthümlichkeiten jetzt am meisten ausgebildet. Der sehr weite Mund führt in den Oesophagus, welcher durch seine reichlichen Längsfalten eine grosse Ausdehnbarkeit erhält. Man kann in dem weiten Mitteldarme oft grosse Radiolarien, die nahezu sein

ganzes Lumen ausfüllen, mit ihrem unverletzten, sparrigen Kiesel-skelet beobachten; und dieser gewaltige Bissen hatte den Mund und Oesophagus passirt. Der lebhaft flimmernde kleinzellige Oesophagus setzt sich histologisch scharf gegen den Mitteldarm ab, der aus grossen platten, mit viel zarteren Flimmern versehenen Zellen besteht. Das eigenthümliche, wie schwammige Protoplasma der Entodermzellen färbt sich verhältnissmässig schwer mit Carmin. In den älteren Larven enthalten die meisten Entodermzellen einen grossen Fetttropfen (vergl. Fig. 45). Eine ganz eigenthümliche histologische Beschaffenheit zeigt der Flimmerapparat des Darmes, der aus zahlreichen mäandrischen Windungen besteht und von der rechten Körperseite ventralwärts und nach hinten verlaufend, in das kleinzellige Flimmerepithel des Hinterdarmes sich fortsetzt. Die kräftige Ringmusculatur des Endsegmentes fungirt in der Umgebung des Afters als Sphincter.

Ausser den oralen Flimmer-Apparaten und dem hinteren Flimmerkranz, die in diesen Stadien den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, finden wir noch in der Rumpfregeion segmental sich wiederholende Wimperreifen. Ausserdem flimmert noch die Oberfläche der Scheitelplatte. Auch finden sich einzelne Flimmerbüschel am Körper zerstreut vor.

Wir wollen nun das Verhalten der Pigmentirung besprechen. Die Larven entwickeln nämlich, wie aus Fig. 4, 5, 6 ersichtlich, ein grünes Pigment, wie es bei anderen Echiuriden zeitlebens persistirt. Das Pigment wird von kleinen grünen, stark lichtbrechenden Tröpfchen gebildet, die in den Zellen des äusseren Epithels liegen.

Die Pigmentirung ist wohl der variabelste Charakter der Larve, sowohl in Bezug auf die Zeit des Auftretens, als auch in Bezug auf die Ausbreitung und dichtere oder spärlichere Anordnung der Pigmentkörperchen. Die Pigmentirung tritt oft schon früher auf, als im Stadium der Fig. 4 und ist in diesem Stadium bald so gering, wie dies in dieser Figur dargestellt ist, bald so ausgebreitet, wie dies in dem nachfolgenden Stadium, Fig. 5, Regel ist. Interessant ist es, dass man constatiren kann, dass die Pigmentirung von äusseren Verhältnissen beeinflusst wird. — Ich hatte schon bei den frisch pelagisch gefischten Larven bemerkt, dass die stärker pigmentirten Individuen, die auch an manchen Tagen in weit überwiegender Anzahl auftraten, relativ geringere Grösse besaßen. Es zeigte sich aber auch, dass schwach pigmentirte Individuen, die mehrere Tage in Gläsern gehalten wurden, überaus reichliches Pigment entwickelten. Die reichlichere Pigment-

bildung scheint daher durch schlechtere Lebensverhältnisse, vielleicht auch mangelhafte Nahrung bedingt zu sein. In gleichem Schritt mit der Pigmentirung variirt die Menge von weiterhin zu beschreibenden, dem Epithel eingelagerten einzelligen Drüsen; dieselben sind an schwach pigmentirten Individuen sehr spärlich, während sie an stark pigmentirten die Haut sehr dicht erfüllen.

Die Pigmentirung tritt zuerst meist dicht vor dem präoralen Wimperkranze auf. Rasch breitet sie sich dann über die ganze Oberfläche aus und lässt nur folgende bestimmte Regionen frei: Vor Allem die Region der oralen Wimperkränze und der adoralen Wimperrinne, ferner im Rumpfe schmale ringförmige Streifen, die den segmentalen Wimperreifen entsprechen, endlich diejenigen Hautstellen, unter welchen das Centralnervensystem verläuft; das Epithel ist also sowohl an der Scheitelplatte, als auch dem ganzen Verlaufe der Schlundcommissur entlang und über dem Bauchstrang pigmentfrei (Fig. 5 und 5 A).

Wir wollen hier noch den Bau des Epithels erwähnen. Im Verlaufe der Entwicklung werden die anfangs spärlichen Kerne immer zahlreicher. Durch das Auftreten von Vacuolen und zahlreichen, dem Epithel eingelagerten einzelligen Drüsen von wurstförmiger oder gewundener Gestalt gewinnt das Epithel jene wabenartige Structur, wie wir sie bei den meisten Anneliden vorfinden (Fig. 43, 44). An gefärbten Präparaten sehen wir den wurstförmigen Secretmassen anlagernde platte Zellkerne — im Gegensatz zu den übrigen rundlichen Zellkernen des Epithels (Fig. 44).

Nach den obenerwähnten Verhältnissen ist zu schliessen, dass sich die gewöhnlichen Epithelzellen unter gewissen Umständen in Drüsenzellen verwandeln können.

Die Körperform der Larve ist von derjenigen der frühesten Stadien nur durch das relative bedeutendere Wachstum des Rumpfes abweichend geworden und erscheint durch dasselbe etwas gestreckter. Nur in den letzten Stadien beginnt sich die Körperform auch im Allgemeinen zu strecken.

IV. Entwicklungsperiode. (Fig. 6).

Rückbildung der Larvencharaktere, Umbildung der Körperform zu der typischen Echiurusform, Umbildung des Darmes, Auftreten der Hautpapillen, Bildung der Längsmuskeln in der Kopfregion, Bildung der „Blutkörperchen“ in der Leibeshöhle, Flüssigkeit, Blutgefässe.

Nachdem die Larvencharaktere in der letzten Entwicklungsperiode den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, gehen sie rasch ihrer Rückbildung entgegen.

Die Kopfniere hört zu functioniren auf, sobald die terminalen Nieren heranwachsend ihre Function beginnen; zunächst hört die Flimmerung in den Canälen auf, dann obliteriren die Lumina und bald kann man nur noch die Hauptäste als bindegewebsähnliche Stränge verfolgen; in späteren Stadien (Fig. 6) kann man auch diese Reste nicht mehr auffinden.

Die „Mesodermmembran“, die ja seinerzeit durch Abhebung von dem inneren Mesodermüberzuge der Leibeswand entstanden ist, legt sich endlich auch in der Kopffregion wieder an die äussere Haut an, während die Larve ihre aufgeblähte, kugelige Gestalt in die wurmförmige verwandelt.

Auch die grüne Pigmentirung, die hier ein Larvencharakter ist, wird rasch rückgebildet; sie ist bald nur auf einen Streifen vor dem präoralen Wimperkranz beschränkt und verschwindet zuletzt gänzlich (Fig. 6).

Die Flimmerkränze werden zunächst bei der Verkleinerung des Körperquerschnittes in ihrer Entfaltung beeinträchtigt und gehen am Ende dieser Entwicklungsperiode, wo die Larve zu Boden sinkt, gänzlich verloren, und die Flimmerbekleidung des Körpers bleibt überhaupt schliesslich nur auf den sogenannten Rüssel (oder besser Kopflappen¹⁾) beschränkt.

Die Umwandlung zur definitiven Körperform wird durch eine bedeutende Streckung des Körpers, die mit einer absoluten Verkleinerung des Querschnittes verbunden ist, eingeleitet. Bei dieser Streckung spielt das immer noch überwiegende Wachsthum des Rumpfes eine bedeutende Rolle (nach der Lage der Borsten kann man sich am besten über die vordere Grenze des Rumpfes orientiren). Dann tritt eine bedeutende Verengerung des präoralen Kopfabschnittes und eine Einbuchtung seiner ventralen Fläche auf, wodurch dieser Abschnitt allmähig zur Form des Echiurusrüssels übergeführt wird. An dem immer mehr sich streckenden Rumpfe treten alsbald peristaltisch vom Hinterende nach dem Vorderende zu verlaufende Contractionen der Ringmusculation ein, wodurch die Leibeshöhlenflüssigkeit hin und her getrieben wird. Durch diese Action tritt die Aehnlichkeit mit dem entwickelten Echiurus immer schärfer hervor.

Der Darmcanal erfährt bedeutende Veränderungen. Der Mund verengert sich in sehr auffallendem Maasse. Der Oesophagus wird aus einem weiten längsfaltigen Sacke zu einem engen, langen,

¹⁾ Spengel. Beiträge zur Kenntn. d. Geph. I. c.

alsbald schlingenförmig gebogenen Rohre; auch rückt er aus der vorderen Kopfreion nach hinten, er verläuft nicht wie früher, nach vorwärts, sondern ist jetzt nach rückwärts gerichtet. Der Mitteldarm ist bedeutend enger geworden, das Flimmerorgan rückgebildet und der Enddarm zu einem langen, schlingenförmigen umgebogenen Rohre verlängert. Die Mesenterien erscheinen bis auf einige Muskelstränge rückgebildet.

Die Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches, die früher mit Ausnahme des ventralen Muskelbandes nur auf den Rumpf beschränkt waren, entwickeln sich nun auch in der Kopfreion, so dass der Hautmuskelschlauch nun vom Vorderende bis zum Hinterende reicht. Es schien mir, dass die Längsmuskeln der Kopfreion aus dem Materiale der früheren „Mesodermmembran“ entstehen, doch bin ich hierüber zu keinem sicheren Resultat gekommen; es ist möglich, dass die Mesodermmembran auch im Kopfe von anderen Zellen (den verästelten Mesodermzellen) überwachsen wird, und dass diese die Längsmuskeln produciren.

Die Leibeshöhle der präoralen Kopfreion wird immer dichter von verästelten Zellen durchsetzt.

Neben dem Enddarm liegen die immer mächtiger heranwachsenden Nieren (Fig. 6 und 32).

Wir müssen hier noch die Bildung der Hautpapillen betrachten, die in diesen Stadien in regelmässigen Kreisen angeordnet sich bemerkbar machen. Dieselben sind solide Hervorragungen der Epithelschichte. Man kann schon in dem Stadium der Fig. 5 an gefärbten Präparaten kleine Ektodermverdickungen, in welchen die Zellkerne sehr dicht gedrängt sind, beobachten, diese erheben sich nun als solide Epithelhöcker über die Oberfläche und stellen so die Papillen dar. Von Wichtigkeit ist die Vertheilung der Papillen, denn es entspricht jedem Rumpfsegmente ein Papillenkranz, so dass hierin die Metamerie äusserlich ihren Ausdruck findet. Ausserdem entfallen aber auch auf die hintere Kopfreion vier Papillenkreise, so dass man, wenn man nach diesem Merkmal allein die Anzahl der Metameren bestimmen wollte, in Irrthum geführt würde.

V. Entwicklungsperiode (Fig. 7).

Der junge Echiurus, an welchem in der Körperform, Organisation und Bewegungsweise der Typus scharf ausgeprägt ist.

Mit dem Verluste der Wimperkränze wird zugleich die Umwandlung der Körperform vollendet. Die orale und präorale

Region des Kopfes wird zum löffelförmigen Rüssel, die postorale Kopfregion, die nach vorne zu scharf abgesetzt erscheint, verschmilzt mit dem eigentlichen Rumpfe ohne scharfe Abgrenzung, und da der Bauchstrang auch in diesen Körpertheil sich erstreckt, würde man den Gegensatz, der in der Entwicklung dieser Abschnitte besteht, kaum ahnen. In Fig. 7 ist ein solcher junger Echiurus abgebildet, der sich noch im pelagischen Auftrieb fand, demnach seine Wimperkränze eben erst verloren hatte. Man kann an dem Bauchstrang in der Rumpfregeion eine segmentweise Wiederholung von je drei charakteristisch geformten Ganglienanschwellungen beobachten. An dem vorderen, der postoralen Kopfregion angehörenden Theile des Bauchstranges folgt eine Reihe anders gestalteter, gleichförmiger Ganglienanschwellungen. Dicht hinter dem „Rüssel“ gabelt sich der Bauchstrang, um in die Commissuren überzugehen, die ebenfalls dicht aufeinanderfolgende gangliöse Anschwellungen zeigen. Sie übergehen am vorderen Ende in ein nur wenig dickeres queres Verbindungsstück, das von der Scheitelplatte abstammende Gehirn.

Ich habe es leider versäumt, die innere Organisation dieses schönen, noch sehr durchsichtigen Stadiums im Uebrigen genauer zu studiren und einzuzichnen. Ich will nur erwähnen, dass der Darm noch viel reicher gewunden ist, die Nieren bis über die Mitte des Rumpfes nach vorne reichen und die Blutgefäße sowohl das oben erwähnte Bauchgefäß, als auch das am Darm liegende Rückengefäß, schon in Function getreten sind.

Die Bewegungen des Thieres sind jetzt auch ganz charakteristisch echiurusartig; sie werden sowohl durch den sehr contractilen Rüssel und die kräftig arbeitenden Borsten, als auch durch den peristaltisch sich contrahirenden Hautmuskelschlauch, der eine recht kräftige Kriechbewegung vermittelt, erzielt. Die an zelligen Körpern reiche Leibeshöhlenflüssigkeit strömt dabei aus den comprimirten Körpertheilen in die benachbarten anschwellenden hinein.

Theoretische Erörterungen.

A. Die Beziehungen der Echiuriden zu den Anneliden.

Die Gattung Echiurus steht unzweifelhaft in so nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den übrigen „chaetiferen Gephyreen“, den Gattungen *Thalassema* und *Bonellia*,

dass die Schlüsse in Betreff des Verhältnisses von Echiurus zu den Anneliden, die man aus der Entwicklungsgeschichte desselben ziehen kann, auch auf die ganze Ordnung der „chaetiferen Gephyreen“ oder Echiuriden ausgedehnt werden können.

Die Entwicklungsgeschichte von Echiurus beweist uns nun, dass die Echiuriden echte Anneliden sind; wir finden in der Entwicklungsgeschichte sowohl den Gegensatz von Kopf und Rumpf, als auch die typische Metamerie des Rumpfes, ja sogar eine ursprünglich durch Dissepimente in metamerische Abtheilungen geschiedene Leibeshöhle.

Die Echiuriden sind aber jedenfalls in Anpassung an besondere Lebensverhältnisse bedeutend in ihrer Körperform modificirte Anneliden.

Wenn wir uns nun fragen, von welcher Gruppe der Anneliden die Echiuriden sich abzweigen, ob sie den niedrigsten borstenlosen Uranneliden oder höherstehenden Gruppen verwandt sind, so werden wir sowohl in der complicirten Organisation nähere Anschlüsse an die letzteren finden und namentlich durch das Vorhandensein charakteristischer Bildungen, der Borsten, auf einen directen verwandtschaftlichen Zusammenhang mit der Ordnung der Chaetopoden hingewiesen. Es zeigt sich, dass die Borsten der Echiuriden sich vollkommen nach dem Typus der Chaetopodenborsten entwickeln.

So werden die schon durch die anatomischen Verhältnisse mannigfach angedeuteten Beziehungen durch die Entwicklung sichergestellt.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass die Echiuriden, nicht wie bisher vielfach angenommen wurde, einen Uebergang von ungegliederten Formen zu den echten gegliederten Anneliden bilden, dass sie sich auch nicht an die niedrigsten als phylogenetische Ausgangsgruppe der Anneliden erkannten Uranneliden (*Polygordius*) anschliessen, sondern von höherstehenden Formen, von echten Chaetopoden (passender wäre der Name Chaetiferen) abstammen, von welchen sie sich durch mancherlei Umbildung und Rückbildung entfernt haben.

Charakteristisch ist also die Umbildung der Körperform, die rüsselartige Ausbildung des Kopfklappens, die jedenfalls stark rückgebildete Segmentirung (Verlust der Dissepimente), die Reducirung der Borsten und der Segmentalorgane, die nur auf wenige Segmente beschränkt sind; ferner sind noch auffallende Erscheinungen:

die weite Ausdehnung der postoralen Kopfregion und das Verhalten des Endsegmentes, in welchem ein den Segmentalorganen homodynames Organ die terminale Niere sich bildet. Das Auftreten dieser Bildung scheint mir dadurch ermöglicht, dass bei den Echiuriden die Metamerenbildung schon während der Larvenstadien einen scharfen Abschluss erfährt und das Materiale des Endsegmentes daher zur Differenzirung spezifischer Organe verwendet werden kann, — während bei den anderen Anneliden am hinteren Körperende die Metamerenbildung meist sehr lange fort-dauert und keinen scharfen Abschluss zeigt; denn wir können bei den meisten Anneliden zeitlebens am Hinterende eine abgestufte Reihe auf niederer Entwicklungsstufe stehen gebliebener Metameren finden und am Endsegment, von welchem aus die Metameren sich bilden, die Primitivanlagen in undifferenzirtem, gleichsam embryonalem Zustande beobachten:

B. Die Beziehungen der Echiuriden zu den borstenlosen Gephyreen (Sipunculiden Priapuliden, Phoroniden).

Wir müssen nun die Frage aufstellen, ob die borstenlosen Gephyreen mit den Echiuriden vereinigt zu den Anneliden gezogen werden müssen.

Bei genauerer Erwägung der Morphologie zeigt es sich, dass der Zusammenhang der borstenlosen Gephyreen mit den Echiuriden sehr zweifelhaft ist. Es lässt sich für denselben nicht viel mehr geltend machen, als die Aehnlichkeit der äusseren Körperform, die ja in so inniger Beziehung zu der Lebensweise steht und die seiner Zeit selbst zu der irrthümlichen Vergleichung mit den ähnlich gestalteten Holothurien führte. Der Rüssel der Echiuriden ist als modificirter Kopflappen¹⁾ eine Bildung, die morphologisch durchaus nicht mit dem rüsselähnlichen Körperabschnitt der Sipunculiden etc. verglichen werden kann, der einem ausgedehnten postoralen Körperabschnitte entspricht.

Das Kopfende der Sipunculiden etc. mit seinen tentakelähnlichen Anhängen ist in gänzlich verschiedener Weise ausgebildet als jenes der Echiuriden. Auch die sehr abweichende Lage des Afters kommt in Betracht. Die Larvenformen zeigen ebenfalls sehr verschiedene Eigenthümlichkeiten.

Es erscheint wohl noch zweifelhaft und müsste jedenfalls erst durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen werden, ob die borsten-

¹⁾ Vergl. Spengel l. c.

losen Gephyreen überhaupt schon von gegliederten Formen abstammen; wenn aber dieser Nachweis sich führen liesse, so müssten dieselben doch, wie ich vermüthe, von den Echiuriden getrennt werden und beide Gruppen selbstständig im System der Anneliden angeführt werden.

C. Anwendung der Ergebnisse auf das System.

Den obigen Erörterungen gemäss halte ich es für geboten, die Classe der Gephyreen aufzulösen und die Echiuriden als Unterordnung der Chaetopoden einzureihen. Die Stellung der borstenlosen Gephyreen erscheint noch zweifelhaft, da eine Metamerie des Rumpfes bei denselben nicht nachgewiesen ist. Doch möchte ich es der Einfachheit des Systems wegen am passendsten finden, sie vorläufig als Anhangsgruppe den Anneliden, die zu einen Typus (oder Phylum) zu erheben sind, anzureihen.

Auch halte ich es für besser, um Unklarheiten zu vermeiden, den Namen „Gephyrei“ zu beseitigen und den Namen „Sipunculacea“ auf die „borstenlosen Gephyreen“ zu übertragen.

Ich schlage daher, eine kürzlich von mir aufgestellte Einteilung modificirend, folgende Gruppierung vor:

Typus Annelides.

1. Classe. Archiannelides (Polygordius).
2. Classe. Chaetopodes (oder Chaetiferi).
 1. Ordnung. Saccocirridae.
 2. Ordnung. Polychaetae.
 3. Ordnung. Echiuridae.
 4. Ordnung. Oligochaetae.
3. Classe. Hirudinei.

Anhang: (4. Classe) Sipunculacea (Sipunculidae, Priapulidae, Phoronidae).

D) Zur Trochophoratheorie.

Schon aus den Untersuchungen Salensky's geht die grosse Uebereinstimmung der Echiurus-Larve mit den Larven der anderen Anneliden, und der genauer untersuchten Polygordiuslarve hervor. Durch meine neuerliche Untersuchung der Echiuruslarven hat sich die Uebereinstimmung als eine noch weitgehendere ergeben, namentlich bei Berücksichtigung der jüngsten noch ungegliederten Stadien, die ich als Trochophora bezeichne. Man findet hier den präoralen Wimperkranz noch zweireihig und alle Organe

finden sich in sehr grosser Uebereinstimmung vor; Scheitelplatte Wimperapparate, dorsale und ventrale Längsmuskeln des Kopfes, Kopfniere, Mesodermstreifen des Rumpfes, Darmcanal zeigen alle die typischen Eigenthümlichkeiten des Trochophorastadiums. — Aber auch Abweichungen der Larve vom Typus finden ihre Erklärung; so zeigt die Entwicklung und das definitive Schicksal der „Mesodermmembran“, dass diese morphologisch nur von untergeordneter Bedeutung ist. Das Excretionsorgan der Larve erweist sich, obzwar die Trichter durch eigenthümliche geschlossene Endzellen ersetzt sind, doch als der Kopfniere gleichwerthig.

Die allgemeine Bedeutung aller jener Organe, die sich ja selbst bei Molluskenlarven (*Teredo*) bis in Details vergleichen lassen, wird hier auf's Neue bestätigt.

Das Verhältniss der primären Leibeshöhle und der secundären Leibeshöhle des Rumpfes erweist sich ebenfalls übereinstimmend zu meiner früheren Darstellung. Die primäre Leibeshöhle, die sich zuletzt nur auf die Kopfregion beschränkt, ist eine einfache Höhle, die nicht etwa durch Mesenterien in eine rechte und linke Hälfte getrennt wird, wie die des Rumpfes.¹⁾

E) Bemerkungen zur Theorie der Segmentirung.

Die Erscheinungen stimmen hier, wie erwähnt, mit den typischen Verhältnissen der Anneliden überein; zuerst tritt durch die frühere Entwicklung von differenten Organen in der vorderen Körperregion der Gegensatz von Kopf und Rumpf auf; erst später treten die Differenzirungen im Rumpfe auf, und zwar von vorne nach rückwärts vorschreitend, welches Folgeverhältniss sich auch in der Metamerenbildung ausprägt.

Wir haben gesehen, dass dieser Gegensatz von Kopf und Rumpf und selbst das Fortschreiten der Entwicklung vom Vorderende nach dem Hinterende des Rumpfes, auch bei den Mollusken auftritt, deren Rumpf keine metamere Differenzirung erkennen lässt.

Ich habe bei fortgesetzter Beschäftigung mit diesem Gegenstande meine früheren Ansichten in dieser schwierigen Frage in einigen Punkten geklärt und auch neue Gesichtspunkte gewonnen. Ich will diese meine Ansichten über die Gliederung des Körpers hier in Kurzem andeuten.

Schon bei den niederen Bilaterien sind im Allgemeinen die Organe, welche die hervorragend thierischen Functionen versehen,

¹⁾ Von Kleinenberg wird neuerdings angegeben (l. c.), dass die Kopfhöhle von *Lumbricus trapezoides* in zwei getrennten Hälften und durch Spaltung des Mesoderms entstehe.

auf den vorderen Körperabschnitt beschränkt, während der hintere Abschnitt die Anlage der Geschlechtsorgane enthält. Es prägt sich nun allmählig, ohne dass hierin eine scharfe Grenze zwischen niedrigeren und höheren Formen gezogen werden kann, immer deutlicher, sowohl entwicklungsgeschichtlich, als anatomisch, der Gegensatz vom Kopf, der die höheren animalischen Functionen versieht, aber steril ist, und dem die Geschlechtsorgane beherbergenden Rumpf aus.

Der vordere Körpertheil, geht, da seine Functionsfähigkeit zuerst in Anspruch genommen ist, dem hinteren in der Entwicklung voraus (doch ist dieser Entwicklungsgang, wie ich glaube, auch auf phylogenetische Prozesse zu beziehen).

Wir sehen daher im Allgemeinen bei den Bilaterien, dass in der Entwicklung der Kopf anfangs der an Grösse weitaus überwiegende Körpertheil ist, während der Rumpf später erst heranwächst, so dass sich dann das Grössenverhältniss meist umkehrt.

Es tritt weiter die Erscheinung auf, dass das Wachsthum des Rumpfes kein gleichmässiges, sondern ein terminales ist. Während an seinem Vorderende die Differenzirungsprocesse beginnen, wird am Hinterende durch Wachsthum neues Materiale zur Differenzirung geliefert.

In diesem Vorgange, wie er z. B. bei den Nemertinen vorzuliegen scheint, möchte ich die Grundlage zur Metamerenbildung vermuthen, so dass auch diese nicht unvermittelt und ohne Uebergang aufgetreten wäre. Wenn bei Bilaterien, denen ein terminales Wachsthum und eine von vorne nach hinten fortschreitende Differenzirung des Rumpfes eigenthümlich ist, die continuirlich fortschreitende Differenzirung sich in eine absatzweise fortschreitende verwandelt, so ist der Typus der metamerischen Thiere erreicht. Die weiteren Umwandlungen höher differenzirter Thiere, die Heteronomie der Segmente, das Verschmelzen von Metameren mit dem primären Kopf wollen wir hier nicht weiter ausführen.

In solchen schwierigen Fragen, wie die hier erörterte, kann bei unserem dürftigen Materiale die Theorie nur eine orientirende Bedeutung haben, und wird durch neue Untersuchungen noch viele Modificationen erfahren müssen. Doch erscheint es mir als ein Bedürfniss und für spätere Forschung erspriesslich, die Thatsachen nach Gesichtspunkten zu ordnen.

Tafelerklärung.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

A After.	O Mund.
B s t r Bauchmark.	O e s Oesophagus.
d l m dorsaler Längsmuskel des Kopfes am Trochophocastadium.	S C Schlundcommissur.
D s p Dissepimente.	S P Scheitelplatte.
K N Kopfniere.	U S Ursegmente.
K N ₁ primärer Ast der Kopfniere.	v G seitliche Ganglienanlagen des Bauchmarkes.
m Muskel.	v l m ₁ vorderer präoraler Theil des ventralen Längsmuskels.
m O e s Oesophagus-Muskel.	v l m ₂ hinterer postoraler Theil des ventralen Längsmuskels.
M s t r Mesodermstreifen.	
N terminale Niere („Analblase“).	

Bei jenen Figuren, die nicht nach dem lebenden Objecte gezeichnet sind, ist dies besonders bemerkt.

Taf. I.

Die Figuren 1—7 stellen die beobachteten Stadien dar. Fig. 1—6 sind in gleicher Vergrößerung ($\frac{40}{1}$) gehalten, Fig. 7 ist nur in halb so starker Vergrößerung ($\frac{20}{1}$) gezeichnet.

Fig. 1. Jüngerer Trochophorastadium (vergl. Fig. 8, 9) von der Seite gesehen.

Fig. 2. Aelteres Trochophorastadium mit hinterem Flimmerkranz und Mesodermmembran (vergl. Fig. 12) von der Seite gesehen.

Fig. 3. Larve mit segmentirtem Mesodermstreifen, in den vorderen Segmenten Dissepimente; Anlage der ventralen Borstensäcke, Schlundcommissur, seitliche Ganglienanlagen des Bauchmarkes, accessorische postorale Wimperreihe (vergl. Fig. 24). Die Larve ist von der Bauchseite gesehen; die Scheitelplatte liegt etwas dorsalwärts (zufällig durch die Lagerung der Larve).

Fig. 4. Larve, an welcher die Mesodermstreifen bereits die ganze Peripherie des Rumpfes umwachsen haben. Die Dissepimente sind schon rückgebildet. Das Darmfaserblatt beginnt sich am Darne nach vorne auszubreiten. Gangliöse Verdickungen der Schlundcommissur, Mittelstrang des Bauchmarks, Anlage der terminalen Nieren.

Fig. 5. Weiteres Stadium, welches sich zu strecken beginnt, von der Seite gesehen; dorsales Mesenterium mit eingelagerten Muskeln, ventrales Mesenterium schon in einzelne Muskeln zerfallen. 1, 2, 3, erstes, zweites, drittes Rumpfsegment. Im ersten Rumpfsegment die ventralen Borsten, im 14. und 15. die Anlagen der hinteren Borstenkränze.

Fig. 5 A. Ein Stück der Bauchseite des Rumpfes, um den Bauchstrang und die Vertheilung der Pigmentirung zu zeigen.

Fig. 6. Weiteres Stadium (kleines Individuum) von der Seite gesehen. Die Kopfniere ist rückgebildet. Die „Mesodermmembran“ hat sich überall an die Leibeshöhle angelegt. Die ganze Leibeshöhle von verästelten Zellen durchsetzt.

Der Kopf ist am Vorderende bauchwärts löffelförmig eingedrückt. Die hintere Kopfregion und der Rumpf mit regelmässigen Kreisen von Hautpapillen versehen. Die ventralen Borsten und die zwei hinteren Borstenkränze nach aussen durchgebrochen. Oesophagus und Hinterdarm schlingenförmig gewunden. Terminale Nieren bedeutend vergrössert (die der linken Körperseite ist nicht eingezeichnet). Anlage des Bauchgefässes tritt deutlich hervor.

Fig. 6 A. Einige Zellen aus der Leibeshöhle derselben Larve, stärker vergrössert.

Fig. 7. Junger Echiurus. Die inneren Organe des noch sehr durchsichtigen Thieres sind nicht gezeichnet, mit Ausnahme des Central-Nervensystems und des inneren Theiles der Borsten.

Fig. 8. Jüngeres Trochophorastadium bei stärkerer Vergrösserung ($\frac{150}{1}$) von der Seite gesehen. Es sind alle Gebilde, die im optischen Durchschnitte (Medianebene) liegen, eingezeichnet. Ausserdem sind der ventrale und dorsale Längsmuskel, Mesodermstreifen und Kopfniere (vergl. Fig. 9), die Muskeln des Oesophagus und der oralen Zone, ferner einige der auffallendsten Ringmuskelfasern — von allen diesen Gebilden aber nur die der linken Körperseite — eingezeichnet.

Fig. 9. Hintere Bauchregion derselben Larve stärker vergrössert ($\frac{160}{1}$), um den Mesodermstreifen, die Kopfniere etc. zu zeigen.

Fig. 10. Ein Stück der Leibeshöhle aus der Kopfregion derselben Larve. Man sieht die blassen Zellkerne des Ectoderms; die feinen unter der Haut verlaufenden Muskelfäden und die grossen verästelten Mesodermzellen.

Fig. 11. Eine der grossen verästelten Mesodermzellen von der inneren Seite der Leibeshöhle.

Taf. II.

Fig. 12. Aelteres Trochophorastadium von der Bauchseite gesehen. $\frac{150}{1}$.

Fig. 13. Optischer Querschnitt durch die Bauchregion des Rumpfes von demselben Stadium, um das Verhältniss der Mesodermstreifen zu der Mesodermmembran und dem ventralen Längsmuskel zu zeigen (stärkere Vergr.).

Fig. 14. Wimperkranzregion einer Larve, die etwas jünger ist als die von Fig. 12; im optischen Durchschnitte, nur das Ringmuskelfasernband des präoralen Wulstes ist auch von der Fläche gesehen. Die hintere Wimperreihe des präoralen Wimperkranzes ist noch erkennbar.

Fig. 15. Scheitelplatte des Trochophorastadiums vom Scheitelpole aus gesehen.

Fig. 16. Optischer Durchschnitte aus der Scheitelplatte.

Fig. 17. Scheitelplatte mit den gegen den Mund verlaufenden, im Ectoderm gelegenen Fasersträngen der Schlundcommissur, von einer Larve, die etwas älter als die in Fig. 12 ist.

Fig. 18. Faserstrang der Schlundcommissur bei stärkerer Vergrößerung; der Tubus ist auf die tiefere Schichte des Epithels eingestellt (lebendes Object).

Fig. 19. Linker Mesodermstreifen und Kopfniere von einer Larve, die etwas jünger ist als die in Fig. 12 abgebildete, von der Bauchfläche gesehen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 20. Linker Mesodermstreifen und Kopfniere der Larve von Fig. 12, von der Bauchseite gesehen. $\frac{450}{1}$.

Fig. 21. Die Region dieses Mesodermstreifens und der Kopfniere im optischen Längsschnitt. $\frac{450}{1}$.

Fig. 22. Linke Bauchregion einer Larve mit 6 Ursegmenten. In der Mittellinie einzellige Längsmuskeln. $\frac{450}{1}$.

Fig. 23. Desgleichen von einer älteren Larve mit Anlagen der segmentalen Leibeshöhle und Dissepimenten, seitlichen Ganglienanlagen des Bauchmarks. $\frac{220}{1}$.

Fig. 24. Bauchregion (vom Mund bis zum After) von einer Larve vom Stadium der Fig. 3. $\frac{150}{1}$.

Taf. III.

Fig. 25. Kopfniere einer Larve vom Stadium der Fig. 4. Vergr. ungefähr $\frac{450}{1}$.

Fig. 26. Ein Stück einer ähnlichen Kopfniere nach einem Osmium-Picrocarmin-Präparate. An den Canälen sind alle Kerne, auch die der hinteren Wand (diese waren etwas blasser eingezeichnet, was in der Lithographie vernachlässigt wurde) dargestellt, um die Gesamtzahl derselben zu überblicken. $\frac{450}{1}$.

Fig. 27. Erste Anlage der terminalen Nieren unter der Ringmuskelschichte. Das Hinterende des Bauchstrangs ist zur Orientirung über die relative Lage mit eingezeichnet. Die Ringmuskelschichte nur im hinteren Abschnitt gezeichnet.

Fig. 28. Weiteres Stadium; Darstellung wie in der vorhergehenden Fig.

Fig. 29. Eine der Terminal-Nieren der vorigen Fig., stärker vergrößert. Man sieht an dem einen Ende, wo die Ringmuskeln auseinanderweichen, die Verbindung mit dem Ectoderm, an dem Theil der Niere, der in die Leibeshöhle gerückt ist, den Endothelüberzug.

Fig. 30. Lumen und Trichteröffnung sind an der Niere aufgetreten.

Fig. 31. Hinterende mit der rechten Terminal-Niere (schiefe Ansicht) von einer Larve, die etwas älter ist, als die von Fig. 5; je eine Borstenanlage der beiden Borstenkränze ist eingezeichnet, um das Verhältniss zu den Metameren zu zeigen.

Fig. 32. } Vordere Abschnitte von Terminal-Nieren von Stadien, die etwas
Fig. 33. } älter sind als das von Fig. 6.

Fig. 34. Terminal-Niere, etwas jünger als die von Fig. 31; Osmium-Picrocarmin-Präparat; optischer Durchschnitt, nurlinks ein Stück der Wandung von der Fläche gesehen.

Fig. 35—41. Entwicklung der ventralen Borsten.

Fig. 35. Borstensäckchen (vom Stad. d. Fig. 3), welches in die Leibeshöhle zu rücken beginnt und schon ein kleines Lumen enthält.

Fig. 36. Weiteres Stadium, am Boden der Höhle ist die Spitze der Borste angelegt.

Fig. 37. Borstensäckchen mit kegelförmiger Borstenanlage.

Fig. 38. Die Borste hat sich verlängert; der Hohlraum umgiebt nur die Spitze der Borste. Bei b die flache Borstenanlage von der Kante gesehen.

Fig. 39. Weiteres Stadium; die Muskeln und die bindengewebigen Fäden, die den Borstensack an die Leibeshöhle heften, sind eingezeichnet.

Fig. 40. Weiteres Stadium (von dem jungen Echiurus auf Fig. 7) schwächer vergrößert als die vorhergehenden Stadien. Der zuerst gebildete, gebogene, vordere Borstentheil (in Fig. 39 ist nur dieser vorhanden) ist schon nach aussen durchgebrochen; der hintere gerade Theil liegt im Innern des stark verlängerten, dicht unter der Haut blasig aufgetriebenen Borstensackes; an letzterem Theile ein querer bindegewebiger Strang.

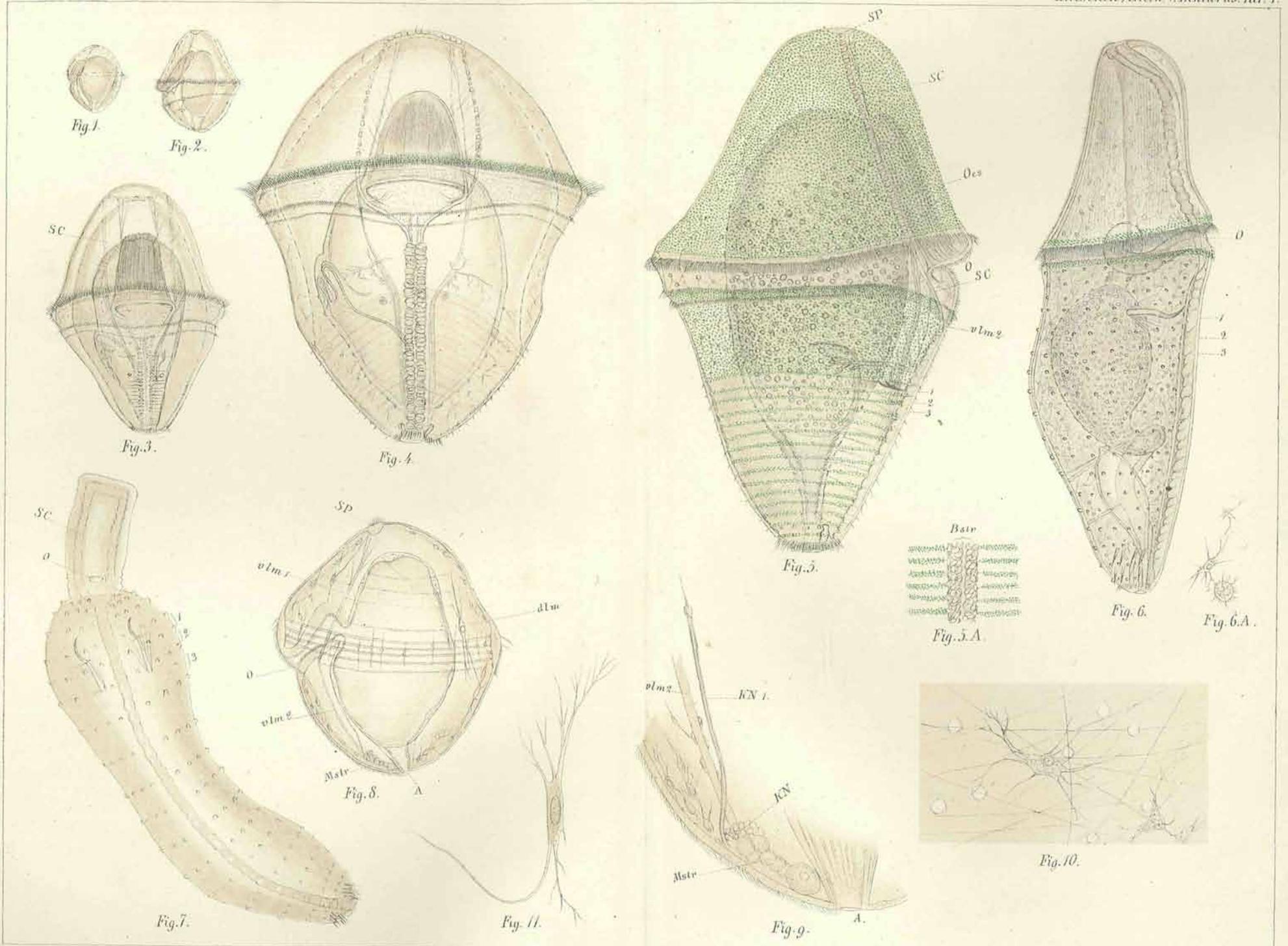
Fig. 41. Hinterende des Borstensackes mit Borstenanlage, ungefähr dasselbe Stadium wie in Fig. 39. Osmium-Picrocarmin-Präparat, Vergr. $\frac{450}{1}$.

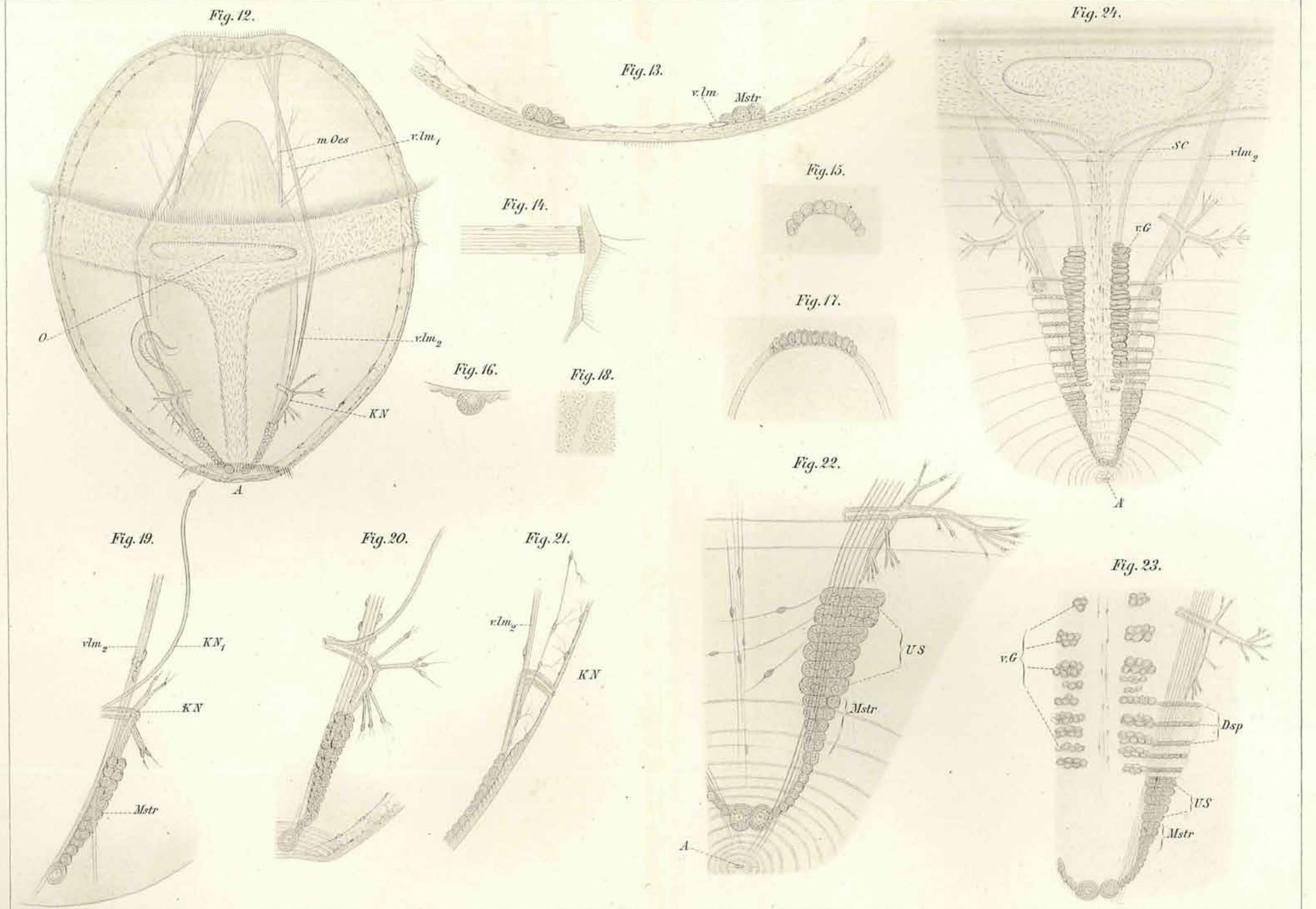
Fig. 42. Mesodermzellenhaufen aus der Leibeshöhle vom Hinterende einer Larve vom Stadium der Fig. 5. Osmium-Picrocarmin. $\frac{450}{1}$.

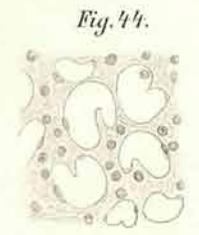
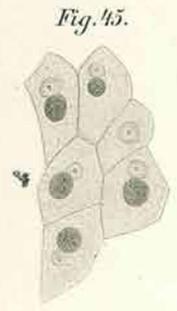
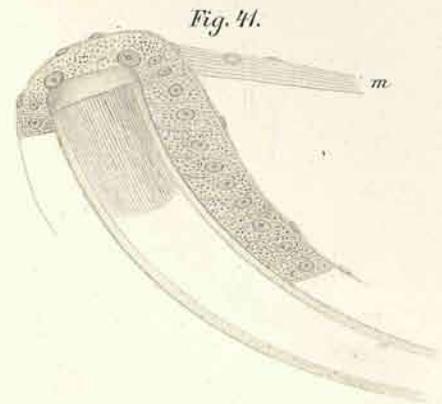
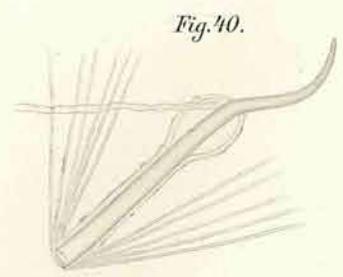
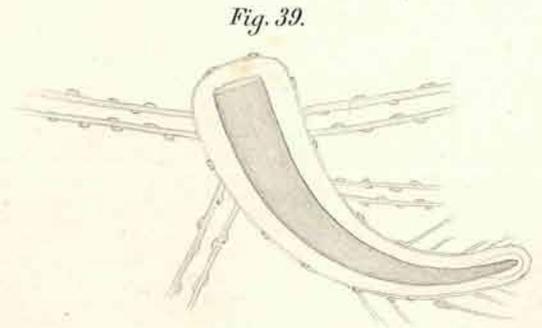
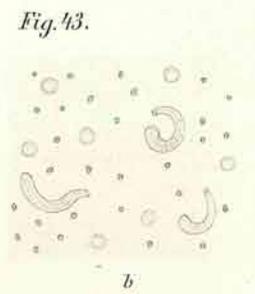
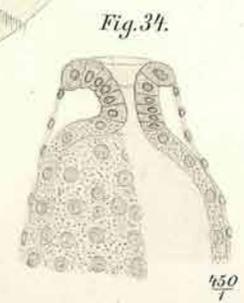
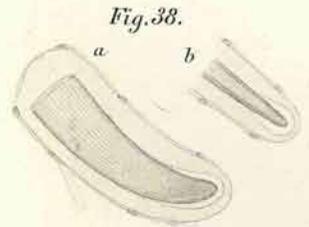
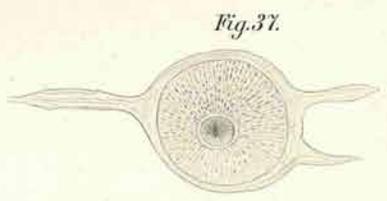
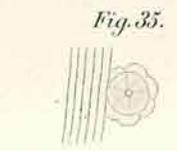
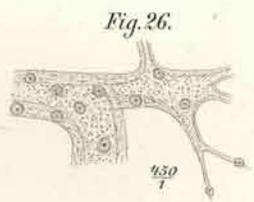
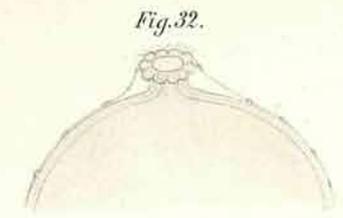
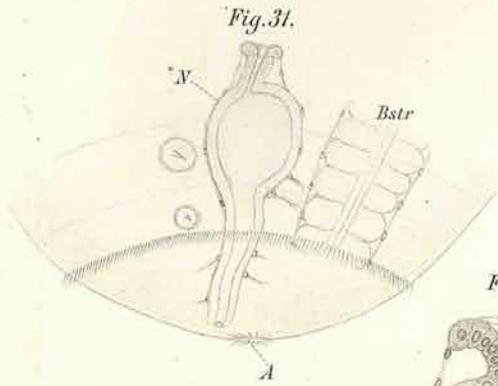
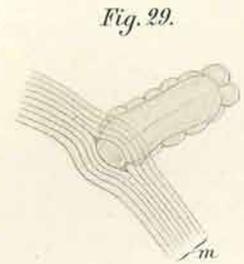
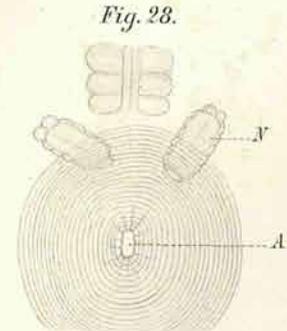
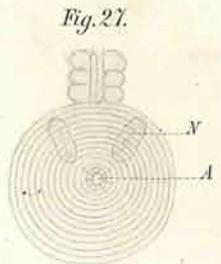
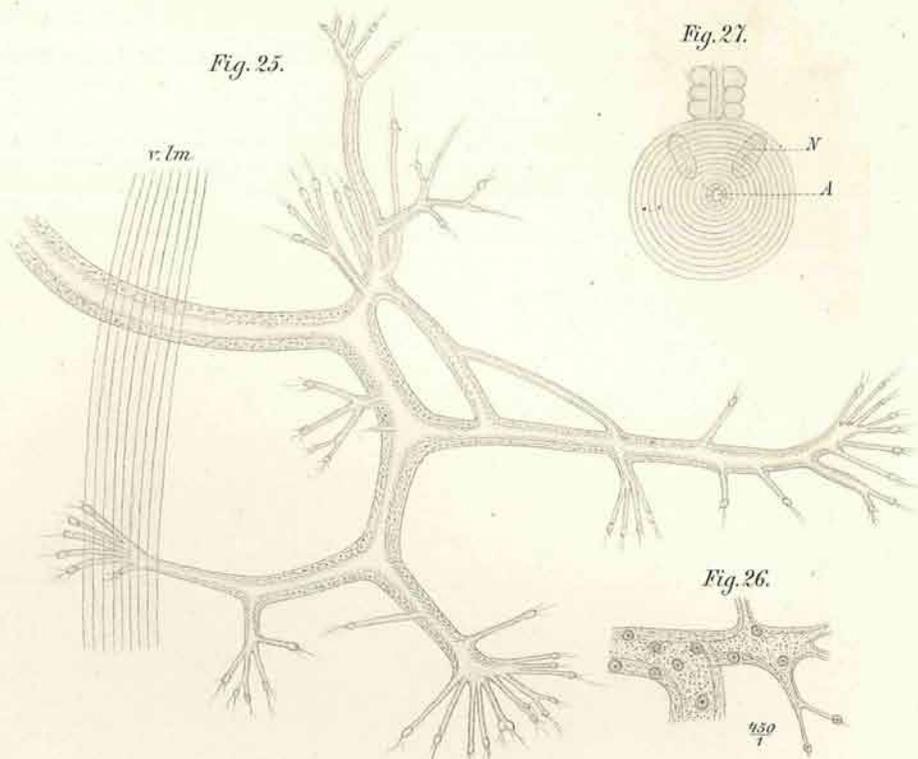
Fig. 43. Ectoderm einer Larve vom Stadium der Fig. 4, a im optischen Durchschnitt, mit den eingelagerten gewundenen Drüsen, b von der Fläche mit Drüsen, blassen Zellkernen und Pigmentkörperchen.

Fig. 44. Ectoderm mit sehr zahlreichen Drüsen (Stadium der Fig. 5). Osmium-Picrocarmin. $\frac{450}{1}$.

Fig. 45. Einige Entodermzellen derselben Larven, mit osmiumgeschwärzten Fetttropfen. $\frac{450}{1}$.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: [3_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: [Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae \(Gephyrei chaetifera\). \(Mit 3 Tafeln\) 45-78](#)