

# Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere.

Von

**El. Metschnikoff.**

(Hierzu Taf. XIII.)

## 1. Ueber Tornaria. <sup>1)</sup>

Ausser ihrem Entdecker, JOH. MÜLLER, wurde Tornaria noch von KROHN <sup>2)</sup>, AL. AGASSIZ <sup>3)</sup> und FRITZ MÜLLER <sup>4)</sup> untersucht. Wenn auch diese Forscher die eigentliche Natur der Tornaria nicht bestimmen konnten, da sie bloß einige Stadien untersucht haben, so hielten sie doch die Vermuthung für gerechtfertigt, dass die Tornaria eine Asteridenlarve sei.

Da meine im Mai und Juni angestellten Beobachtungen die Frage über die Natur der Tornaria in mancher Hinsicht näher erleuchteten, als das bisher geschehen konnte, so will ich im Folgenden den wesentlichen Inhalt derselben auseinandersetzen.

Was die jüngsten von mir in Messina beobachteten Tornarien betrifft, so kann ich Nichts zu dem von JOH. MÜLLER darüber Gesagten <sup>5)</sup> hinzufügen. Dieses Stadium, an dem man bereits die longitudinale Wimperschnur, die beiden Augen, den gesammten Darmcanal, so wie den nach Aussen mündenden Wassergefässschlauch unterscheidet, ist jedenfalls viel älter als das jüngste Tornariastadium von AL. AGASSIZ, an welchem er die Bildung des Wassergefässschlauchs aus dem Darmcanale verfolgen konnte.

Das nächste Stadium, welches auf die jüngsten von JOH. MÜLLER

1) Eine vorläufige Mittheilung über meine Untersuchungen s. in Göttinger Nachrichten. 1869. Nr. 15. p. 287.

2) MÜLLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie 4853.

3) Annals Lyceum New-York. VIII. 1866. Diesen Aufsatz kenne ich nur aus dem Jahresberichte von KEFERSTEIN für 1866.

4) Aus einem Briefe F. MÜLLER'S an KEFERSTEIN in dem Jahresberichte über die Fortschritte der Generationslehre für 1867. p. 203.

5) Ueber die Larven und die Metamorphose der Holothurien und Asterien. Berlin 1850. p. 23 ff. u. Taf. VI. Fig. 4—7.

und mir beobachteten Tornarien folgt, zeichnet sich durch die Ausbildung des breiten Wimperkreises aus, welcher den Tornarien eigenthümlich ist. Etwas später kommt ein anderer hinterer und schmalerer Wimperkreis zum Vorschein, welcher bisher, wie es scheint, übersehen wurde. Diese beiden Wimperkreise unterscheiden sich von einander nicht allein durch die Grösse und Lage, sondern namentlich auch durch ihre Wimperhaare. Während die auf dem grossen (vorderen) Kreise (Fig. 1a) in einer Reihe sitzenden Haare lang und stark sind, erscheinen die Wimperhaare des kleinen (hinteren) Kreises (Fig. 1b) in mehreren Reihen sitzend und dabei sehr viel kleiner.

Die Veränderungen im Bereiche der inneren Organe konnte ich erst am folgenden Fig. 2 abgebildeten Stadium wahrnehmen. Wenn man eine solche Larve von der Fläche betrachtet, so merkt man zwei im Zusammenhange mit dem Mastdarme stehende linsenförmige Bläschen (Fig. 2,  $d^1$ ,  $d^2$ ), welche sich zu den lateralen Scheiben oder den »wurstförmigen Körpern« (von JOH. MÜLLER bei Auricularien, Ophiuriden- und Seeigellarven gefundenen paarigen Organen) ausbilden. Vor denselben, auf beiden Seiten des Magens, lassen sich noch zwei andere Organe wahrnehmen (Fig. 2,  $l^1$ ,  $l^2$ ), welche plattenartig erscheinen und keinen Hohlraum in ihrem Innern erkennen lassen. Diese Organe, welche wir als »laterale Platten« bezeichnen werden, haben keine Homologa weder bei Auricularien, noch bei irgend welchen anderen Echinodermlarven. Die Entstehung der Platten habe ich nicht beobachtet und nur vermuthungsweise darf ich aussprechen, dass sie abgelöste Lappen der lateralen Scheiben sein können.

Gleichzeitig mit den paarigen Bläschen und Platten lässt sich eine unpaare, ebenfalls bläschenförmige Bildung beobachten, welche uns die erste Anlage des von FRITZ MÜLLER entdeckten Herzens darstellt. Diese Herzanlage (Fig. 2c u. 2A) erscheint in Form eines runden mit dünnen Wandungen, resp. einer geräumigen abgeschlossenen Höhle versehenen Bläschens, welches neben dem Wassergefässschlauch vor der Ausmündungsstelle desselben liegt.

Bei den, den zuletzt beschriebenen und auf Fig. 2 abgebildeten ganz ähnlichen Tornarien konnte ich nach einem etwa acht-tägigen Aufenthalte in reinem Seewasser (wobei die Larven sich ganz munter und gesund befanden) folgende Veränderungen wahrnehmen. Mit einer allgemeinen Grössenzunahme war die definitive Ausbildung der longitudinalen Wimperschnur<sup>1)</sup> so wie die Anhäufung carminrother

1) Eine nähere Beschreibung derselben findet man bei JOH. MÜLLER in seiner zweiten Abhandlung über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Berlin 1849. p. 29.

und gelber Pigmentflecken derselben verbunden. Im Innern konnte man die früher unbeweglichen lateralen Scheiben (deren Höhlung nunmehr verhältnissmässig geringer geworden ist), so wie den Wassergefässschlauch mit dem Herzen in wechselnder Contraction beobachten. Von dem Gesamtkörper bewegte sich nur der obere Theil mittelst der Zusammenziehungen eines langen verticalen Muskels, welcher sich an das obere Körperpol, zwischen den beiden Augen, und an den Wassergefässschlauch inserirt.<sup>4)</sup>

Die Fig. 3 giebt uns die Abbildung eines der spätesten Stadien, während welchem *Tornaria* noch ihre charakteristische Gesamtkorm behält. Die äussere Form, so wie die Wimperschnüre zeigen dabei nichts Neues. Am Verdauungsapparate und zwar am Oesophagus bemerkt man dagegen eine bemerkenswerthe Veränderung. Diese besteht in dem Auftreten von zwei runden und breiten taschenförmigen Ausstülpungen (Fig. 3 *rb*), welche symmetrisch auf beiden Seiten der Schlundröhre liegen und den gleichen Bau wie dieselbe zeigen.

Die lateralen Scheiben und Platten erscheinen in Gestalt lappenförmiger Organe, welche so zu einander stehen, dass sie beiderseits unter einem stumpfen Winkel zusammenstossen und deshalb wie ein Hausdach aussehen. (Um dieses Verhalten beobachten zu können, muss man die Larve von der Fläche betrachten.)

Der geräumige Wassergefässschlauch (Fig. 3 *w*) mündet wie vorher auf der Mittellinie des Rückens und erscheint mit dicken Wandungen versehen, in denen man, ausser den dicht neben einander stehenden longitudinalen, noch in weiterer Entfernung abstehenden Quer- oder Kreismuskelfasern unterscheidet.

In einer Einstülpung des unteren Theiles des Wassergefässschlauches befindet sich nunmehr das vollkommen ausgebildete pulsirende Herz (*c* Fig. 5). Dasselbe besteht aus einem gewundenen wurstförmigen Schlauche (Fig. 3 *Ac*), welcher von Aussen von einem bei der Pulsirung nicht betheiligten Häutchen, einer Art Pericardium (Fig. 3 *Ap c*) bedeckt ist. Da die Blutkörperchen bei *Tornaria* nicht vorhanden sind, so konnte ich auch (bei dem geringen Materiale, welches

4) Ich muss hier beiläufig bemerken, dass dieser, von JOH. MÜLLER bereits richtig beschriebene Muskel keine Nerventheile enthält, wie es SEMPER in seiner schönen Monographie der Holothuriern vermuthungsweise ausspricht. Im Innern von *Tornaria* sucht man überhaupt nach einem differenzirten Nervensystem vergebens, weshalb mir auch die Vermuthung gerechtfertigt zu sein scheint, dass hier die Epidermisverdickung um die Augen die Rolle eines solchen übernimmt. Dafür spricht besonders der Umstand, dass, nach meinen Beobachtungen, das Nervensystem mancher Wirbellosen (*Synapta*, *Scorpion*, *Aphis*) sich aus dem Hornblatte bildet.

mir zu Gebote stand) Nichts über die Circulation der im Herzen enthaltenen farblosen Flüssigkeit ermitteln. — Die wandernden Zellen, welche bei *Tornaria constant* (auch in jüngsten von mir beobachteten Larven), obwohl nie in grosser Menge vorkommen (Fig. 3 *cc*), habe ich nie in das Herz eintreten sehen.

Die einzigen weiteren Veränderungen, welche ich an den drei bis fünf Wochen lang in meinen Versuchsgläsern vor ihrer eigentlichen Verwandlung herumschwimmenden *Tornarien* bemerken konnte, bestehen 1) in der Grössenzunahme der beiden Oesophagealausstülpungen (Fig. 3 *B r b*) (in deren Innern lange Wimperhaare zum Vorschein kommen), so wie 2) in der bedeutenden Grössenzunahme des muskulösen Wassergefässschlauches.

Die nächstfolgenden Stadien zeichnen sich durch solche Formänderungen aus, dass dabei die charakteristische äussere Gestalt der *Tornaria* fast gänzlich verschwindet.

Die auseinander gesetzten Thatsachen stimmen grösstentheils mit denjenigen überein, welche uns die echten Echinodermlarven darbieten. Die auf dem oberen Körperpole unterbrochene longitudinale Wimperschnur mit ihren seitlichen Ausbuchtungen zeigt eine so grosse Aehnlichkeit mit dem entsprechenden Gebilde von *Bipinnaria* und *Brachiolaria*, dass JOH. MÜLLER, sich darauf stützend, die *Tornaria* schlechthin als eine Asteridenlarve in Anspruch nahm. Die kreisförmige Wimperschnur von *Tornaria* könnte insofern kein Hinderniss sein, als man solche bei den Larven von *Comatula* und den sog. *Auriculariapuppen*, also bei verschiedenen Echinodermen fand.

In Bezug auf die innere Organisation ist die Uebereinstimmung von *Tornaria* mit echten Echinodermlarven leicht nachzuweisen. Die Verdauungsorgane bestehen aus denselben drei Abschnitten: Schlundröhre, Magen und Mastdarm. Der Umstand, dass bei *Tornaria* der After auf dem unteren Körpertheile liegt, während er bei echten erwachsenen Echinodermlarven auf die Bauchfläche angebracht wird, kann insofern als kein Unterschied gelten, als bei allen echten Echinodermlarven die Lage des Afters ursprünglich eine ebenfalls polare ist. AL. AGASSIZ bezeichnet ja mit dem Namen »*Tornariastadium*« solche junge *Brachiolarien*, deren After noch nicht auf die Bauchfläche übergegangen ist.

Der Wassergefässschlauch von *Tornaria* findet auch sein Homologon bei den echten Echinodermlarven. Er ist unpaar, wie bei *Auricularia*, und mündet mit einem Rückenporus, wie bei allen echten Echinodermlarven. Seine Entstehung aus der Darmcanalanlage geschieht, wie AL. AGASSIZ gezeigt hat, auf dieselbe Weise wie bei *Bi-*

pinnaria und Brachiolaria. — Auch bei den zuletzt genannten Larvengattungen findet man einen grossen unpaaren Anhang des Wassergefässsystems<sup>1)</sup>, welcher wohl dem unpaaren Schlauche von Tornaria zu parallelisiren ist. — Einen Unterschied finden wir nur in der Lage des Rückenporus. Während sich derselbe bei Tornaria auf der Mittellinie des Rückens befindet, ist er bei den Echinodermlarven seitwärts angebracht. Aus dieser Thatsache sehen wir, dass die bilaterale Symmetrie bei Tornaria noch tiefer ausgeprägt ist, als bei irgend einer echten Echinodermlarve.

Die lateralen Scheiben von Tornaria, welche denselben Bau und gleiche Bedeutung haben, wie bei Auricularia (und, so viel bisher bekannt, wie bei allen anderen Echinodermlarven) unterscheiden sich lediglich durch ihre Bildung. Während z. B. bei Auricularia die lateralen Scheiben aus dem Wassergefässschlauch entstehen<sup>2)</sup>, bilden sie sich bei Tornaria direct aus dem Darmcanale. Wenn man aber an die Thatsache erinnert wird, dass der Wassergefässschlauch seinerseits auch ein Abkömmling der Verdauungsorgane ist, so wird man sich leicht davon überzeugen, dass der hervorgehobene Unterschied nicht wesentlich ist.

Die Zahl der, der Tornaria eigenthümlichen Organe (Herz, Augen, Oesophagealausstülpungen) ist keineswegs so gross, um die in allem Uebrigen sich zeigende Homologie mit den echten Echinodermlarven zu stören.

---

Aus acht am 27. Mai in ein besonderes Glas gesetzten Tornarien habe ich am 15. Juni zwei in einer solchen Gestalt gefunden, wie sie das von mir früher sporadisch bei Neapel gefischte und dann im Archiv für Anatomie und Physiologie 1866 (p. 592. Taf. XVII. B.) beschriebene Thierchen besass.

Im Körper einer solchen metamorphosirten Tornaria (Fig. 4) kann man zwei scharf abgetrennte Abschnitte unterscheiden: einen rüsselartigen Kopf und einen eigentlichen Rumpf, welcher letztere wiederum aus zwei Theilen zusammengesetzt erscheint, und zwar — aus dem »Mundsegment« oder »Kragen« und aus dem »Körpersegment«. — Der abgerundete rüsselartige Kopf, welcher mehr als die Hälfte der

1) Diesen Anhang hat JOH. MÜLLER in seiner vierten Abhandlung »über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen« von Bipinnaria mit *h* (Taf. IV, V) AGASSIZ in Embryology of the Starfish (1864) von Brachiolaria mit *w w*<sup>1</sup> (Taf. III, Fig. 6—11) bezeichnet.

2) Siehe darüber in meinen »Entwicklungsgeschichtlichen Beiträgen« im Bulletin de l'Acad. de Petersb. 1868. p. 709.

gesamten Körperlänge betrifft, zeigt uns die Form eines keilförmigen Zapfens und stellt die umgewandelte obere (die verticalen Umbiegungen der Wimperschnur enthaltende) Körperhälfte der Tornaria dar. Während die Länge des rüsselförmigen Kopfes mit der Länge des entsprechenden Körpertheiles von Tornaria übereinstimmt, zeigt sich die Breite des ersteren bedeutend geringer als die des letzteren, was auf das Zusammenziehen der Körperwandungen, resp. auf das Schwinden der geräumigen Leibeshöhle von Tornaria zu reduciren ist. Dieser Umstand hat auch für den Rumpf seine Bedeutung, indem der letztere schmäler als der entsprechende Abschnitt von Tornaria erscheint.

Der viel kleinere obere Theil des Rumpfes, den wir als »Mundsegment« bezeichnet haben, trägt auf seinem obersten Theil die breite spaltenförmige Mundöffnung auf derjenigen Fläche des Körpers, welche man deshalb als Bauchfläche bezeichnen kann. Die Form des Mundsegments gleicht einem breiten Ringe.

Der eigentliche Rumpf oder »Körpersegment« ist rundlich am Hinterende etwas verlängert; in seiner Mitte ist er durch einen breiten Wimpergürtel (den vorderen Wimperkreis von Tornaria) ausgezeichnet; auf seinem hinteren Pole befindet sich die Afteröffnung (Fig. 4 an), ausser welcher er noch zwei grosse symmetrische Oeffnungen auf der Rückenfläche dicht unter dem Mundsegmente trägt. Dieselben führen in besondere kiemenartige Organe, welche weiter besprochen werden.

Der ganze Körper des aus Tornaria hervorgegangenen Thierchens ist mit einem dichten Flimmerkleide bedeckt, welches aus gleichartigen (mit Ausnahme der langen Wimpern des mittleren Gürtels) kleinen Wimpern besteht und viel leichter wahrzunehmen ist als der aus feinen, weiter von einander abstehenden Wimperhaaren bestehende Flimmerüberzug von Tornaria. Die Wimperhaare unseres Thierchens erscheinen aber denen des hinteren Flimmerkreises von Tornaria ganz ähnlich, weshalb auch dieser nicht mehr als etwas Besonderes wahrgenommen wird. Hier muss ich noch bemerken, dass ich bei einem Exemplar aus einem späteren Stadium (Fig. 5 u. 6) den hinteren Körpertheil frei von Wimperhaaren gefunden habe.

Bevor ich zur Beschreibung der inneren Organisation übergehe, will ich noch Einiges über die weiteren Formänderungen unseres Thierchens bemerken. — Während der fünf Tage seit der Verwandlung nimmt dasselbe eine mehr wurmförmige Gestalt an, indem sich sein Rumpf merklich verlängert und die Contouren nicht so regelmässig abgerundet wie früher (man vergleiche die Fig. 4 u. Fig. 5, 6) erscheinen. Das Mundsegment nimmt dabei an Länge zu und sondert sich schärfer von dem Körpersegmente ab. In der Mitte der ersteren, auf der Rücken-

fläche, bemerkt man eine die ganze Länge durchziehende Furche (Fig. 6, f).

Die Epidermis unseres Thierchens, welche aus einer Schicht Wimperepithelzellen zusammengesetzt ist, erscheint viel dicker als die der Tornaria, was wohl durch einen Uebergang der früher platten Zellen in cylindrische verursacht wird. — Die Haut bekommt nach der Verwandlung die Fähigkeit, viel glashellen Schleim abzusondern (dieselbe, obwohl in geringerem Grade, kommt auch der unverwandelten Tornaria zu), wobei man in der Haut wasserklare Vacuolen wahrnimmt. Die Epidermis zeigt uns an bestimmten Stellen eine Anhäufung von gelbem und carminrothem Pigment. Auf dem Kopfe bemerkt man lange gelbe Pigmentstreifen, welche nebst dem Pigmentringe auf dem oberen Rande des Mundsegmentes als die einzigen Ueberreste der longitudinalen Wimperschnur aufzufassen sind. Ausserdem sind viel Pigment in dem Wimpergürtel und noch einige zerstreute rothe Pigmenthäufchen am hinteren Körperende zu beobachten.

Die oben erwähnten verästelten Wanderzellen, welche sich bei echten Echinodermlarven zur Cutis ausbilden, konnten von mir nach der Verwandlung von Tornaria nicht mehr aufgefunden werden. Unser Thierchen besitzt ja auch keine Cutis.

Während der Umwandlung der Tornaria in das wurmförmige Thierchen ändert sich die topographische Lage der Verdauungsorgane. Dieselben rücken dabei nach unten, so dass der ganze Kopftheil frei davon bleibt. Der Schlund nimmt seine Stelle im Mundsegmente, wobei er seine früher horizontale Richtung in eine verticale umwechset. Er erscheint jetzt breiter wie früher und, anstatt mit früheren blinden Oesophagealausstülpungen in Verbindung zu sein, steht er nunmehr mit zwei nach aussen mündenden kiemenartigen Organen in Verbindung. — Der Magen, welcher, wie sonst, den grössten Abschnitt des Verdauungsapparates ausmacht, nimmt eine unregelmässig cylindrische Gestalt an; seine verdickten Wandungen erscheinen mannigfach gefaltet; die innere Höhlung verkleinert sich sehr bedeutend. — Der Mastdarm erfährt keine bemerkenswerthen Veränderungen.

Die ganze äussere Oberfläche der Verdauungsorgane (den Mastdarm, wie es scheint, ausgenommen) nebst den Kiemen erscheint bei unserem wurmförmigen Thierchen von einem feinen, aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Peritonealüberzuge (Fig. 6 p) bekleidet, welcher sicherlich aus der inneren Wand der oben beschriebenen lateralen Scheiben von Tornaria sich bildet. Ich war verhindert, wegen des äusserst geringen Untersuchungsmaterials, sowie wegen des Umstandes, dass die Verwandlung allemal in der Nacht vor sich ging, die

Bildung mancher Gebilde direct zu beobachten, glaube aber dennoch, dass meine Ansicht über die Bildung des Peritoneum die richtige ist. Ich stütze mich dabei auf die Analogie der lateralen Scheiben von *Tornaria* mit den entsprechenden Gebilden von *Auricularia*, *Pluteus* und *Bipinnaria*, bei welchen ich die Bildung des ganz ähnlichen Peritoneum sehr deutlich beobachtet habe.

So wie die innere Wandung der lateralen Scheiben von *Tornaria* mit der äusseren im unmittelbaren Zusammenhange steht, so sehen wir bei dem wurmförmigen Thierchen das Peritoneum mit der innersten Muskelschicht zusammenhängen (Fig. 6 p<sup>1</sup>). Diese bildet einen förmlichen dünnwandigen Cylinder (Fig. 6 m<sup>1</sup>), in dem man (wie früher in den lateralen Scheiben) deutliche Contractionen ausführende Längsmuskelfasern wahrnimmt. Zwischen demselben und der Epidermis sieht man bei günstiger Lage des Thierchens noch eine zweite, äussere Muskelschicht (Fig. 6 m), in welcher ich den Verlauf der Muskelfasern nicht gesehen habe. Wenn wir die innere Muskelschicht aus der äusseren Wandung der mit einander verwachsenen lateralen Scheiben ableiten (wiederum auf der Analogie mit *Auricularia* und anderen uns stützend), so können wir vermuthungsweise aussprechen, dass sich die äussere Muskelschicht aus den früher erwähnten lateralen Platten bildet.

Diejenige Höhle, welche zwischen dem Peritoneum und der inneren Muskelschicht liegt, ist für die Leibeshöhle des definitiven Thieres zu halten. Sie ist also, wie ich es für *Auricularia* früher<sup>1)</sup> nachgewiesen habe, nichts Anderes als die weiter entwickelte ursprüngliche Höhle der lateralen Scheiben. — Die zwischen der Epidermis und der Muskelschicht liegende Höhle ist dagegen ein Ueberrest der früher sehr geräumig gewesenen Leibeshöhle der *Tornaria*. In dieser Hinsicht finden wir also ganz dasselbe, was ich bei der Metamorphose von *Synapta* und *Asterien* beobachtet habe.

Auf dem Peritoneum liegen zwei Blutgefässe, welche man als den Haupttheil der Kreislauforgane ansehen muss. Sie sind beide contractil und liegen längs der Mittellinie des Körpersegmentes einander gegenüber; einen von ihnen kann man deshalb als »Rückengefäss« (Fig. 6 v d), den anderen als »Bauchgefäss« (Fig. 4 v v) bezeichnen. — Sie verschmälern sich an den beiden Enden und zeigen keinen deutlichen Zusammenhang mit irgend einem anderen Theile des Circulationsapparates. Von diesem findet man bei unserem Thierchen das früher von *Tornaria* beschriebene Herz und ein im Mundsegmente liegendes

4) Siehe Entwickl. Beiträge. p. 740.

Ringgefäss (Fig. 5 u. 6, v c). Einige Male habe ich auch im hinteren Theile des Körpers einen durchsichtigen Ring gesehen (Fig. 4, v x im optischen Durchschnitt), welcher vielleicht als ein Blutgefäss zu denken ist.

Die in den Gefässen circulirende Blutflüssigkeit ist farblos und enthält keine Körnchen.

Im unmittelbaren Zusammenhange mit der Schlundröhre stehen die früher schon erwähnten kiemenartigen Organe, die man auch schlechtweg als Kiemen bezeichnen kann. Diese, in der Zahl von zwei auf beiden Seiten des oberen Theiles des Rückengefässes liegenden Gebilde haben die Form eines nach innen etwas gewundenen Sackes (wie man es auf Fig. 6 br sehen kann). Ihre Wandung ist auf der Innenseite mit langen Wimperhaaren bekleidet, welche aus den äusseren Kiemenöffnungen (Fig. 6 b o) hervorragen. Durch die Thätigkeit dieser Wimpern entsteht ein ähnlicher Wirbel, wie die bekannten »Räder« der Rotiferen. Ihrem äusseren Aussehen nach haben die beiden Kiemen eine auffallende Aehnlichkeit mit denen von Appendicularia. Die Kiemenöffnungen werden bisweilen von den vergänglichen Hautspalten gänzlich verdeckt, so dass man sie daun gar nicht zu sehen bekommt.

Man kann nicht bezweifeln, dass die beschriebenen Kiemen nichts Anderes, als die weiter entwickelten oben erwähnten Oesophagealausstülpungen der Tornaria sind. Dafür spricht nicht allein die Beziehung der genannten Gebilde zur Schlundröhre, sondern auch ihre ähnliche Röhrenform und die auffallend langen Flimmerhaare.

Bei dem am weitesten entwickelten (fünf Tage alten) wurmförmigen Thierchen konnte ich ein mit den Kiemen in gewisser Beziehung stehendes inneres Skelett beobachten. Dasselbe befindet sich auf der Rückenfläche in dem Raume zwischen den beiden Kiemen (Fig. 6 s u. Fig. 6 A s b), von wo es ins Innere des Mundsegmentes gelangt, um dort eine ungefähr dreieckige Gestalt (Fig. 6 A s o) anzunehmen. Die zugespitzten basalen Enden dieses Dreieckes erscheinen bogenförmig gekrümmt, während die obere Spitze in ein im Kopfe liegendes rundes Skeletttheil (Fig. 6, 6 A s c) übergeht. — Dieses ganze Skelett erscheint aus breiten scharf contourirten Zellen zusammengesetzt, welche wohl am ehesten eine Art Knorpelgewebe darstellen. Kalkablagerungen findet man in diesem Skelette ebensowenig wie in irgend einem anderen Theile unseres Thierchens.

Alle geschilderten Organe, ausser der Epidermis und des eben erwähnten Skeletttheiles, haben im Rumpfe ihre Lage. Wir wenden uns nun zur Beschreibung des Kopfes.

Unter der den Kopf überziehenden Epidermis befindet sich un-

mittelbar die starke Muskelschicht des früher von Tornaria beschriebenen Wassergefässschlauches. Bei der Ausdehnung des Kopfes werden die einzelnen breiten longitudinalen Muskelbänder besser sichtbar, während sie beim contrahirten Zustande des Kopfes undeutlich erscheinen. Die circulären Muskelfasern sind ebenfalls, obwohl in geringerer Menge vorhanden. Die innere Höhle des Kopfes ist die frühere Höhle des Wassergefässschlauches; sie öffnet sich durch denselben mittleren Rückenporus (Fig. 6 p a), wie es für Tornaria längst bekannt ist.

Im Innern des Kopfes, resp. in der Wassergefässhöhle befindet sich das FR. MÜLLER'sche Herz (Fig. 4 u. 6 c), welches die Form eines runden Klumpens hat und sich nur äusserst selten contrahirt. Eine Verbindung zwischen dem Herzen und den Blutgefässen konnte ich nicht wahrnehmen und scheint es mir, dass das genannte Organ keine Hauptrolle bei der Circulation unseres Thierchens spielen kann.

Auf der Kopfspitze stehen die beiden Punktaugen, welche ihre frühere Beschaffenheit behalten. Von vier von mir untersuchten Exemplaren des aus Tornaria hervorgehenden Thierchens haben zwei nach einigen Tagen ihre Augen verloren. Diese Thatsache kann zu Gunsten der Meinung über die provisorische Natur der Augen von Tornaria angeführt werden.

Die beschriebenen Thierchen können nach Art einer Tornaria schwimmen; ausserdem kriechen sie auch am Boden der Gefässe, wobei ihr Kopf starke wühlende Bewegungen ausübt. Länger als fünf Tage konnte ich sie in meinen Versuchsgläsern nicht am Leben erhalten.

Wenn man die von mir beschriebenen Entwicklungsstadien von Tornaria mit demjenigen vergleicht, welches KROHN (loc. cit.) bei Messina untersuchte, so wird man sich davon überzeugen, dass dieses nicht zu der gewöhnlichen MÜLLER'schen Tornaria (welche auch der Gegenstand dieser Abhandlung ist) gehört, sondern eine neue Art bilden muss.

Ein von JOH. MÜLLER gesehenes und abgebildetes Exemplar von Tornaria<sup>1)</sup> stellt offenbar ein Zwischenstadium zwischen der echten Tornaria und dem aus ihr hervorgehenden wurmförmigen Thierchen dar. Die äussere Körperform hat sich schon bedeutend geändert, während die inneren Organe noch auf dem früheren Stadium geblieben sind und der Wassergefässschlauch noch nicht seine volle Grösse erlangt hat. Die mit *i* von JOH. MÜLLER bezeichneten Organe sind gewiss die beisammen liegenden lateralen Scheiben und Platten, die er aber nicht genau skizzirt hat.

1) Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Vierte Abhandlung. 1852. Taf. IX. Fig. 7.

Das jüngste von mir aus *Tornaria* gezogene Thierchen ist identisch mit der Larve, welche ich früher bei Neapel mit dem MÜLLER'schen Netze auffischte.<sup>1)</sup> Das Organ, in welchem ich damals ein Nervencentrum vermuthete, ist das eigenthümliche klumpenförmige Herz. Die Kiemen habe ich ebensowenig wie die Blutgefässe gesehen. — Auf dem Vorhandensein eines eigenthümlichen rüsselartigen Kopfes habe ich damals meine Meinung gegründet, dass das von mir gefundene Thierchen eine Larve von *Balanoglossus Delle Chiaje* sei. Die neuen Thatsachen, die ich oben auseinandergesetzt habe, sprechen sehr viel zu Gunsten dieser Meinung und stellen beinahe ausser allen Zweifel, dass *Tornaria* die Larve von *Balanoglossus* ist.

So gross die Verwandtschaft der *Tornaria* mit den echten Echinodermlarven ist, so sind doch ihre weiteren Veränderungen sehr auffallend verschieden. Bei allen nach ihrer Entwicklung bekannten Echinodermen bildet sich die rosettenförmige Wassergefässanlage (die »Blinddärmchen des Tentakelsystems« von JOH. MÜLLER) zu einer Zeit, als die äussere Larvenform noch ganz unverändert bleibt.<sup>2)</sup> Eben so früh bildet sich die Anlage des Hautskelettes, welcher noch die starke Anhäufung von Cutiszellen vorangeht.<sup>3)</sup> Von diesen Hautbestandtheilen bei der Echinodermenentwicklung findet sich keine Spur während der ganzen Verwandlung von *Tornaria*. Wir sehen im Gegentheil, dass, anstatt sich zu vermehren und anzuhäufen, die Cutiszellen der *Tornaria* beinahe gänzlich verschwinden.

Neben den Thatsachen, welche uns die Verschiedenheit zwischen der Metamorphose von *Tornaria* und den von echten Echinodermenlarven demonstrieren, giebt es noch andere, welche die grosse Aehnlichkeit des aus *Tornaria* hervorgehenden Thierchens mit *Balanoglossus* unverkennbar machen.

Alle für *Balanoglossus* so charakteristischen Auszeichnungen finden sich bei unserem Thierchen wieder. Der grosse zapfenförmige Kopf, welcher starke wühlende Bewegungen vorzunehmen im Stande ist, ist beiden genannten Thieren eigenthümlich. Er ist freilich auch dem Kopfplatten mancher Chaetopoden ähnlich, aber diese Aehnlichkeit ist bei Weitem nicht so allseitig. — Der rüsselartige Kopf des aus *Tornaria* hervorgehenden Thierchens ist ebenso wie derjenige von *Balano-*

1) Archiv für Anatomie und Physiologie 1866 p. 592, Taf. XVII B. Eine Mittheilung darüber steht im Berichte der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hannover 1865.

2) Man vergl. die Abhandlungen über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen von JOH. MÜLLER.

3) Siehe meine Entwicklungsgeschichtlichen Beiträge a. a. O. p. 744 ff.

glossus<sup>1)</sup> von Aussen mit einem Wimperepithel bekleidet, unter welchem sich eine starke Schicht longitudinaler Muskelfasern befindet. Die verhältnissmässig schwächere Ausbildung der Ringmuskeln des Kopfes ist ebenfalls beiden gemeinschaftlich. Die Kopfhöhle mündet bei beiden nach Aussen; bei unserem Thierchen existirt freilich bloss eine Oeffnung des Kopfes (Fig. 6 p a), während Balanoglossus deren zwei hat. Von diesen entspricht wahrscheinlich die mit *b* auf seiner Fig. 3 (Taf. I) von KOWALEWSKY bezeichnete Spalte dem Rückenporus unseres Thierchens, da sie sich ebenfalls am Grunde des Kopfes befindet (ich weiss leider nicht, ob diese Spalte auf der Rücken- oder Bauchfläche von Balanoglossus liegt). Es fehlt unserem Thierchen demnach bloss die obere Kopfoffnung von Balanoglossus, was aber sehr leicht durch die Verschiedenheit der Lebensweise einer im Wasser freischwimmenden Larve und der des erwachsenen, im Sande bis zum Kopfe vergrabenen Balanoglossus erklärt werden kann. Die inneren Kopftheile unseres Thierchens, d. h. das Skelett und das knäuelartige Herz finden sich auch im Kopfe von Balanoglossus wieder. Das letztere entspricht offenbar dem »sonderbaren Körper«, der KOWALEWSKY als ein Kopfganglion erschien und den er mit *g* auf seiner Fig. 4 (Taf. I) bezeichnet. — In der Nähe desselben befindet sich das Kopfskelett, welches zwar nicht ganz rund wie bei unserem Thierchen, sondern etwas ausgebreitet und mit zwei kleinen seitlichen Körnchen versehen ist. KOWALEWSKY giebt nicht an, ob das Skelett von Balanoglossus aus Knorpelgewebe besteht (wie es bei unserem Thierchen der Fall ist), was aber sehr wahrscheinlich ist, zumal es durch Karmin roth gefärbt wird.

Interessant ist, dass die Function des rüsselartigen Kopfes von Balanoglossus mit dem Organisationstypus auf das deutlichste zusammenhängt. Wenn man sich an die Zusammengehörigkeit der Tornaria mit Balanoglossus hält, so erweist sich, dass die grosse Kopfhöhle des letzteren der Höhle des Wassergefässschlauches von Tornaria, resp. der Höhle der Wassergefässsystemanlage echter Echinodermen entspricht. Da aber bei letzteren der Wassergefässschlauch sich in die Blinddärme der Ambulacra verwandelt, so ist auch der rüsselartige, den unpaaren Wassergefässschlauch enthaltende Kopf von Balanoglossus als ein grosses Ambulacralfüsschen zu betrachten. Nach KOWALEWSKY spielt der rüsselartige Kopf in der That die Rolle eines Bewegungsorganes. Auf pag. 6 seiner citirten Abhandlung sagt er: »Wenn der ausgedehnte und am Glase anklebende Rüssel (Kopf) sich contrahirte, so zog er dabei auch

1) Ueber die Anatomie des Balanoglossus s. die schöne anatomische Monographie von KOWALEWSKY in Mémoires de l'Acad. de St. Petersburg. T. X. N. 3.

den ganzen Körper nach, der gar keine selbstständige Bewegungen nach vorn machen konnte.«

Die bei *Tornaria* vorhandenen Augen fehlen bekanntlich dem *Balanoglossus*. Es ist aber schon hinreichend bekannt, dass diese Sinnesorgane in vielen Fällen die Rolle blos provisorischer Larvenorgane spielen.

Der Rumpf des *Balanoglossus* ist viel grösser und differenzirter als derjenige des aus *Tornaria* hervorgehenden Thierchens, bei welchem wir aber bereits ein abgesondertes Mundsegment, oder Kragen (dem Kragen von *Balanoglossus* entsprechenden Theil) finden. Die Abwesenheit hinterer Rumpfabschnitte bei unserem Thierchen findet, ebenso wie das Vorhandensein eines Wimpergürtels, seine hinreichende Erklärung in der Larvennatur desselben.

Die aus Wimperepithel und Muskelschlauch bestehende und Schlund absondernde Haut ist bei beiden Thieren ganz ähnlich. — Die Lage des Mundes und Afters, so wie die Beschaffenheit der Verdauungsorgane stimmen bei beiden Thieren bis auf den durch die Larvennatur sehr erklärlichen Mangel an Leberausstülpungen bei der verwandelten *Tornaria* überein. — KOWALEWSKY spricht nicht von einem besonderen peritonealen Ueberzug auf dem Darm, dessen Anwesenheit bei *Balanoglossus* durch das Vorhandensein äusserer Flimmerfurchen auf dem Darmcanal (KOWALEWSKY a. a. O. p. 7) bewiesen werden kann.

Die mit dem Schlunde zusammenhängenden Kiemen liefern uns einen der besten Beweise für die Zusammengehörigkeit der *Tornaria* mit dem *Balanoglossus*, da die inneren mit dem Darmcanale zusammenhängenden Kiemen bei nur äusserst wenigen Wirbellosen vorkommen. Ausser *Balanoglossus* kennt man sie nur noch bei Tunicaten, deren Gesamtbau von dem des aus *Tornaria* hervorgehenden Thierchen durchaus verschieden ist und deren Entwicklung bereits hinreichend bekannt ist. — Die geringe Zahl der Kiemen bei unserem Thierchen kann nicht als Einwand gelten, da auch die Kiemen bei Ascidien sich stufenweise ausbilden und Anfangs nur in Vierzahl auftreten.

Die Haupttheile der Circulationsorgane von *Balanoglossus*, die beiden Längsgefässstämme finden sich auch bei unserem Thierchen in derselben Weise wieder. Die anderen Gefässe lassen sich noch keiner Vergleichung, wegen der unvollständigen Ausbildung des Gefässsystemes bei der verwandelten *Tornaria*, unterwerfen. Bei beiden ist aber das Blut farblos.

Das thoracale Kiemenskelett ist bei *Balanoglossus*, so wie gleichfalls bei unserem Thierchen vorhanden. Nur hebt KOWALEWSKY nichts von dem Zusammenhange desselben mit dem Kopf- resp. Kragenskelett

hervor, was wohl von ihm leicht übersehen werden konnte. Die Frage über die Natur des Kiemenskelettes von *Balanoglossus* kann für den Augenblick nicht entschieden werden. KOWALEWSKY nennt es Chitinskelett (a. a. O. p. 44), obwohl die Beschaffenheit sich mit Karmin zu färben dagegen spricht.

Wenn man aus den mitgetheilten Thatsachen, streng genommen, noch nicht den Schluss ziehen darf, dass *Tornaria* die Larve von *Balanoglossus* ist, so steht es jedoch ganz fest, dass das letztgenannte Thier mit der aus *Tornaria* hervorgehenden wurmförmigen Larve die grösste Aehnlichkeit besitzt. Da alle Hauptorgane der letzteren sich bei *Balanoglossus* wiederfinden, so kann man auch behaupten, dass dieses so veränderbare Thier einen nach dem Echinodermentypus gebauten Wurm ersetzen wird. Man muss sich nur den ambulacralartigen Kopf in einzelnen Querschnitten des Wassergefässsystems differenzirt und die Cutiszellen abgezogen denken, um aus unserem Thierchen ein der jungen *Synapta* ganz ähnliches Wesen zu erhalten.

Reichenhall, im Juli 1869.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XIII.

- |  |   |
|--|---|
| a. Vorderer Wimperkreis.                         | b r. Kieme.   |
| b. Hinterer Wimperkreis.                         | c. c. Wanderzellen.   |
| c. Herz.   | p. a. Rückenporus.  |
| d <sup>1</sup> } laterale Scheiben.              | p. c. Pericardium.  |
| d <sup>2</sup> }                                 | r. b. Oesophagealausstülpung.                                     |
| f. Rückenfurche auf dem Mundsegmente.            | s. b. Kiementheil   |
| f <sup>1</sup> } laterale Platten.               | s. o. Kragentheil   |
| f <sup>2</sup> }                                 | s. c. Kopftheil   |
| m. Aeussere } Muskelschicht.                     | v. c. Ringgefäss.   |
| m <sup>1</sup> Innere }                          | v. d. Rückengefäss.   |
| o. Mundöffnung.                                  | v. v. Bauchgefäss.  |
| p. Peritonealer Ueberzug des Darmcanales.        | v. x. Optischer Querschnitt eines muthmaasslichen Gefässringes.   |
| p <sup>1</sup> Peritonealer Ueberzug der Kiemen. | w <sup>1</sup> . Aeussere Contour des Wassergefässschlauches — w. |
| a n. Anus.                                       |   |
| b o. Aeussere Kiemenöffnung.                     |   |

Fig. 1, 2, 3. Verschiedene Stadien der *Tornaria* vor der Verwandlung.

Fig. 3 A. 1 als Herz von *Tornaria* (im Profil).

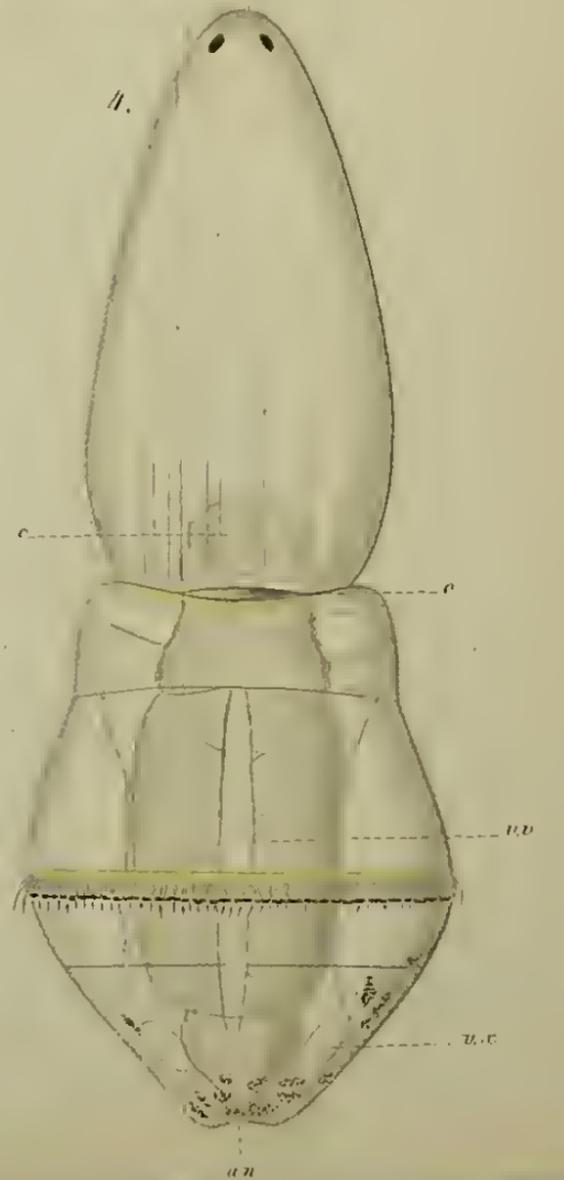
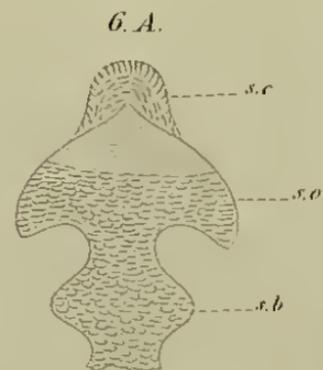
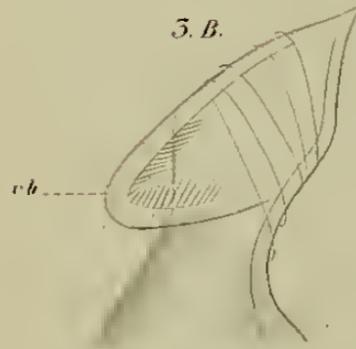
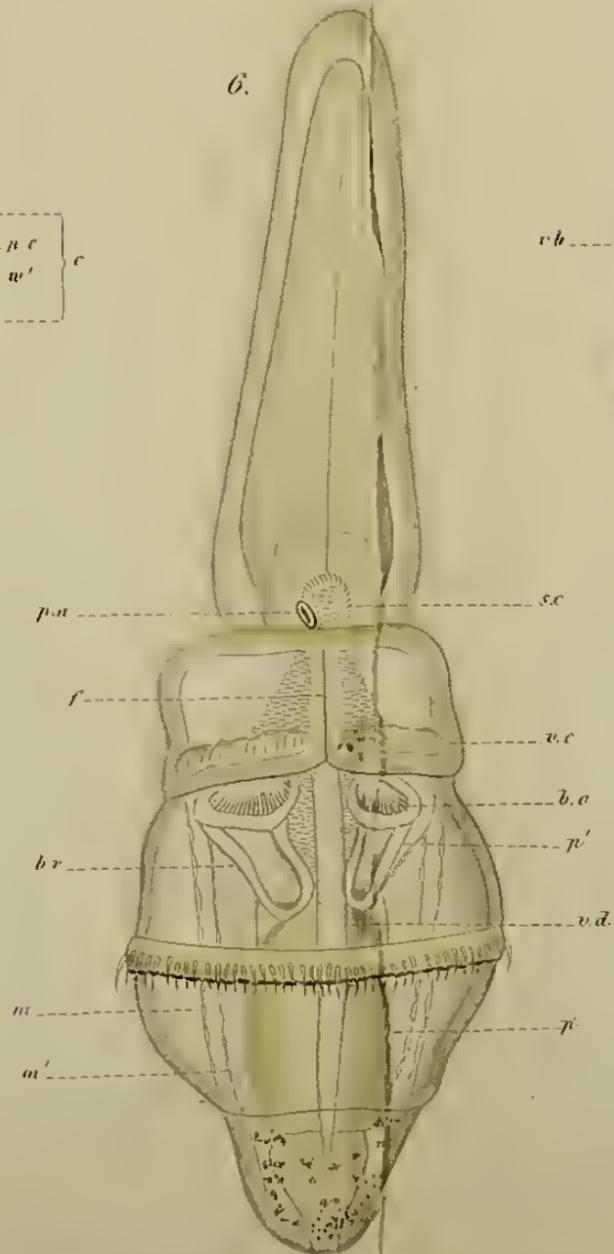
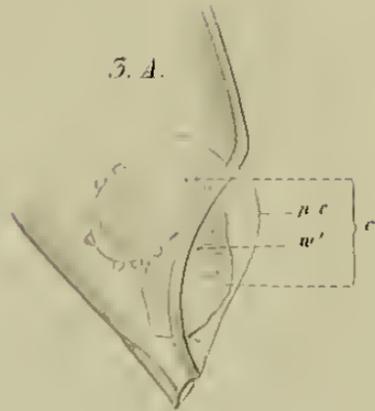
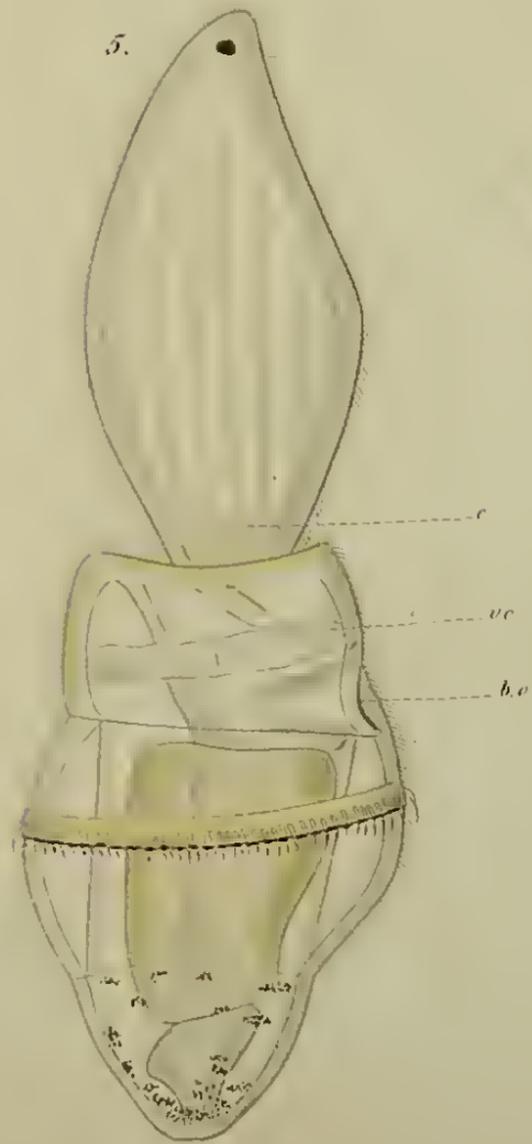
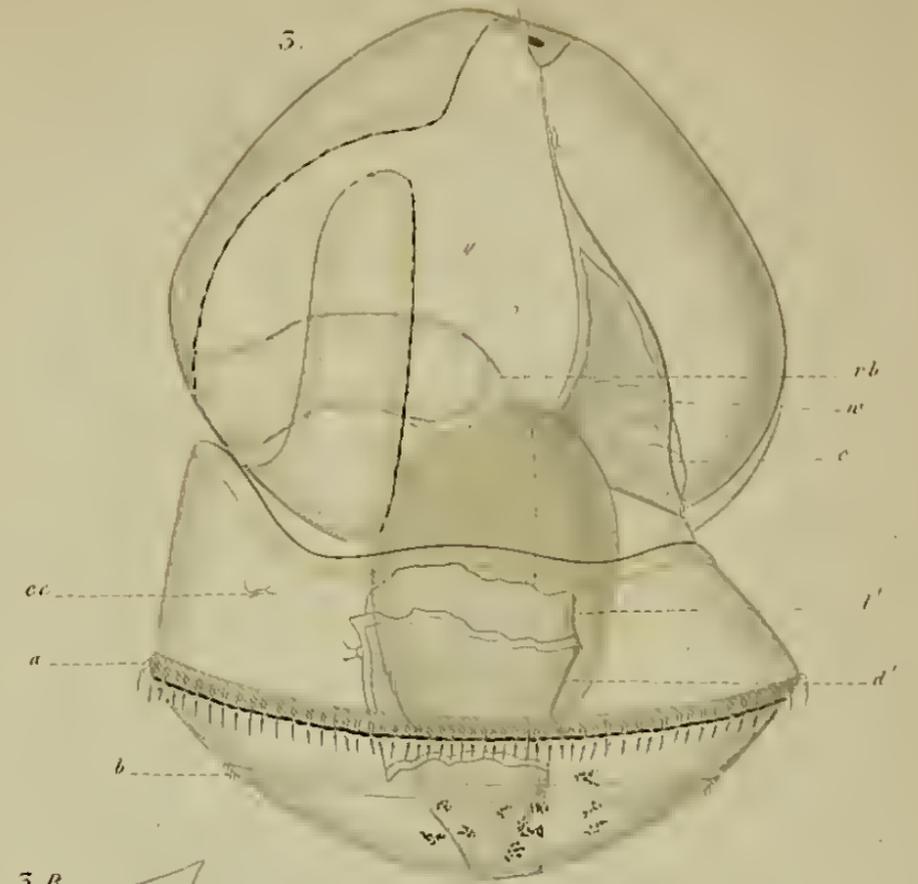
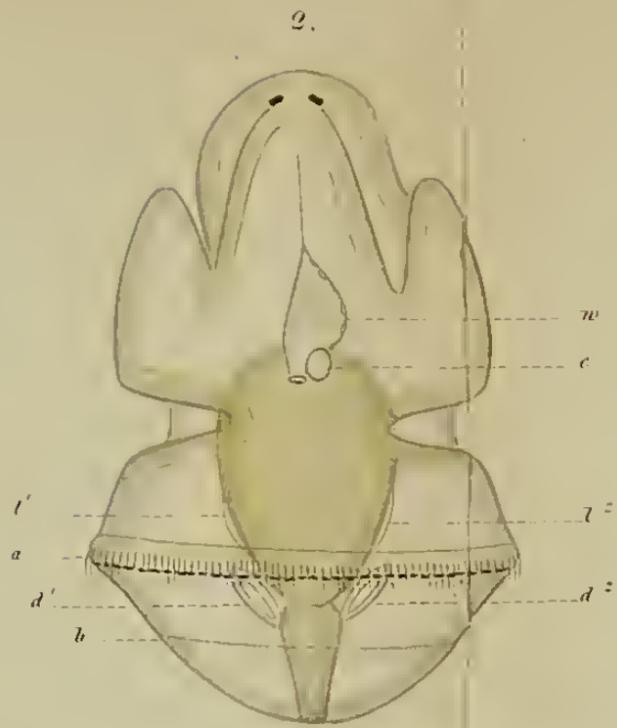
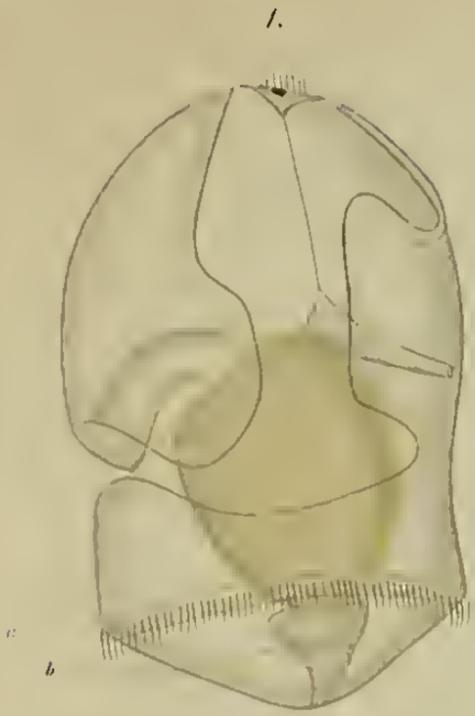
Fig. 3 B. L. e Schlundröhre nebst einer blinden Ausstülpung (im Profil).

Fig. 4. Das aus *Tornaria* hervorgegangene Thierchen von der Bauchfläche.

Fig. 5. Ein anderes, fünf Tage altes Exemplar im Profil 0,440.

Fig. 6. Dasselbe von der Rückenfläche 1,440.

Fig. 6 A. Das Skelett desselben vom Rücken aus gesehen.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1869-1870

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Mecznikow Elias

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. 131-144](#)