

## Zur Entwicklung der Holothurien (*Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*).

Ein Beitrag zur Keimblättertheorie<sup>1)</sup>.

Von  
**Emil Selenka,**  
Professor in Erlangen.

---

Mit Tafel IX — XIII.

---

Die Frage nach der Abstammung der Echinodermen ist gewiss noch der Untersuchung und Discussion werth. Da das paläontologische Material bis jetzt keine nennenswerthen Aufschlüsse gegeben hat und wie es scheint auch nicht verspricht, so muss eine Beantwortung auf dem Wege der embryologischen Forschung gesucht werden.

Während die berühmten Arbeiten JOH. MÜLLER'S<sup>2)</sup> uns zumal einen Einblick in die wunderbaren Vorgänge der Metamorphose gestatten, so finden wir doch in den Aufsätzen jenes grossen Forschers begreiflicher Weise manche Fragen noch nicht erörtert oder beantwortet, deren Lösung erst in jüngster Zeit ein Bedürfniss geworden ist, wie Bildung der Keimblätter, Homologisirung der einzelnen Organe und phylogenetische Verwandtschaft etc.

1) Einen Auszug dieser Mittheilungen habe ich schon in den Sitzungsberichten der physikalisch-medicinischen Societät zu Erlangen, 14. Juni und 13. Dec. 1875 gegeben.

2) Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1846 bis 1854.

METSCHNIKOFF<sup>1)</sup>, KOWALEWSKY<sup>2)</sup>, A. AGASSIZ<sup>3)</sup> und einige Andere<sup>4)</sup> haben seither an der Hand moderner Anschauungen die von JOH. MÜLLER überlieferten Resultate weiter geführt. Aber gleichwohl sind bis heut die Bildung des Mesoderms, die morphologische oder functionelle Bedeutung der embryonalen Gewebe und Organe und die hieraus zu erschliessenden Homologien oder Analogien ungenügend oder gar nicht bekannt und erörtert.

Wenn demnach meine Fragestellungen auch damals als ich an diese Untersuchungen herantrat ziemlich präzise gefasst werden konnten, so musste wegen Mangels an grösserem Vergleichsmaterial doch manche Frage im Laufe der Untersuchung fallen gelassen werden: möge die Vertiefung in das beschränkte Thema einen geringen Ersatz liefern für die vom Zufall versagte Verbreitung über das weitere Gebiet der Vergleichung!

### 1. *Holothuria tubulosa*.

(Taf. IX und X.)

Unter diesem Namen pflegt man eine Reihe von Formen zusammenzufassen, die vielleicht nur Varietäten einer und derselben Art sind, nämlich: *Hol. tubulosa* s. s. Gmel., *H. Polii*, *H. Sanctori* und *H. Cavolini*, die drei letzteren von DELLE CHIAJE benannt und beschrieben. Die erstgenannte Species unterscheidet sich typisch von den übrigen dadurch, dass die schnallenförmigen Kalkkörper der Haut ellipsoidisch und mit Höckerchen besetzt, die Stützstäbe in den Wandungen der Saugfüsschen gedornit und die Steinanäle in zwei Büscheln jederseits neben dem Mesenterium gelagert sind; ausserdem ist der Bauch von bräunlicher Farbe, im Gegensatz zu den durchweg dunkelschwarzbraun

1) E. METSCHNIKOFF. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, 1869, in: Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Pétersbourg, VII. Série. Tome XIV, No. 8.

2) A. KOWALEWSKY. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, 1867, in: Mém. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Pétersbourg, VII. Série. Tome XI, No. 6.

3) A. AGASSIZ. Revision of the Echini. Part IV, pag. 708 u. f. in: Illustrated Catalogue of the Museum of Comp. Zoology, at Harvard College, No. VII. Cambridge, 1874.

A. AGASSIZ. Notes on the Embryology of Starfishes (*Tornaria*). Ann. of the Lyceum of Nat. Hist. New York. Vol. VIII. April 1866.

4) D. C. DANIELSSEN et J. KOREN. Observations sur le développement des Holothuries (*Holothuria tremula*), in: Fauna littoralis Norvegiae. Seconde Livraison, 1856. — A. BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*, in: Nov. Act. Ac. Caes. Leop. Car. XXXI, 1864.

gefärbten anderen Formen. Die nachstehenden Untersuchungen beziehen sich ausschliesslich auf diese eigentliche Röhrenholothurie.

Geschlechtsreife Individuen von *Hol. tubulosa* kann man sich an der italienischen und südfranzösischen Küste wahrscheinlich zu jeder Jahreszeit verschaffen. Ich selbst hatte allerdings nur Gelegenheit, diese Thiere in den Monaten Februar bis October frisch zu untersuchen, fand aber stets die Fortpflanzungsorgane in den verschiedensten Entwicklungsphasen, woraus ich entnehme, dass die Zeit der Geschlechtsreife nicht beschränkt ist. Demnach ist die Angabe J. MÜLLER's, dass im März und April die Genitalien der *Hol. tubulosa* überhaupt »unentwickelt« seien, zu berichtigen. Allerdings traf ich unter je zehn bis dreissig Exemplaren durchschnittlich nur eines mit ganz reifen Geschlechtsproducten an; nur im August und September schien mir die Productivität etwas grösser zu sein. Männliche und weibliche Thiere finden sich ungefähr in gleicher Zahl.

Künstliche Befruchtung, welche bei vielen andern Echinodermen z. B. Echiniden und Asteriden so leicht einzuleiten ist, gelingt nur selten. Man kann wohl die reifen Genitalschläuche beider Geschlechter aufschneiden und in Seewasser abspülen, wobei die Eier zu Boden sinken: jedoch erhält man bei diesem Verfahren im günstigsten Falle doch nur eine geringe Anzahl befruchteter Eier, die obendrein trotz aller Ventilationsvorrichtungen gar bald zerfallen mitsammt den leicht in Fäulniss übergehenden nicht befruchteten. Wenn also auch JOH. MÜLLER's Angabe, dem ebensowenig wie KROHN, STUART u. A. im Sommer eine künstliche Befruchtung gelingen wollte, nicht richtig ist, so erweist sich dieser Kunstgriff doch wenigstens als unzulänglich: die wenigen auf künstlichem Wege befruchteten Eier eignen sich nicht für das Studium, da sie in ihrer Entwicklung allerlei Abnormitäten aufweisen, indem bald das Blastoderm krankhafte Einschnürungen und Aus- und Einstülpungen erhält, bald die Mesodermbildung ausbleibt, bald die Blastula in zwei Tochterblasen oder gar in isolirte Zellen zerfällt (Taf. XIII).

Bessere Resultate erhält man nach folgendem Verfahren. Einige Dutzend grösserer, frisch eingefangener Holothurien bringt man in einen möglichst grossen Kübel mit Seewasser. Befindet sich unter diesen Thieren nun zufällig ein geschlechtsreifes Männchen, so schießt dasselbe seinen Samen in Zwischenräumen von zwei bis zehn Minuten in Gestalt langer weisser, im Wasser wolkenartig sich verbreitender Fäden. Nachdem diese Entleerung, die durch die Gefangenschaft offenbar veranlasst wird, ein oder mehrere Stunden fortgedauert hat, fanden sich jedesmal am Boden des Gefässes auch befruchtete Eier, die

mit einer Pipette herausgehoben wurden. Aber auch hier ging die Embryonalentwicklung selten normal von statten, sei es, weil die Zeugungsstoffe nicht vollkommen gereift waren, sei es, weil das sauerstoffarme und kohlensäurereiche Wasser am Boden des Gefässes einen schädlichen Einfluss ausübte auf die frisch gelegten Eier.

Alle erwähnten Uebelstände werden vermieden durch folgende, nach manchen Fehlversuchen erprobte Operation. Die Deckelöffnung einer sehr grossen Kiste wurde mit einem ziemlich feinmaschigen Netze überspannt, in dessen Mitte ein handgrosses Loch geschnitten ward. Diese Kiste wurde mit einigen grossen Steinen beschwert und an einer seichten, nur anderthalb Meter tiefen Stelle nahe dem Ufer ins Meer versenkt. Im Laufe von acht Tagen konnten bei St. Tropez gegen Ende August an 450 grössere Exemplare von *Hol. tubulosa* eingefangen und durch die erwähnte Oeffnung des Netzes geschoben werden. Vom Kahne aus wurde täglich mehrere Male auf gut Glück mittelst eines langen, acht Millimeter weiten Blechrohres ein Theil des Bodensatzes heraufgeholt, und zwei Mal erhielt ich auf diese Weise eine grössere Zahl frisch gelegter befruchteter Eier, die sich in kleinen, 40 bis 20 Centimeter hohen, zu zwei Dritteln mit Seewasser und mit einigen Algen gefüllten, fest verschliessbaren Gläsern ganz normal entwickelten <sup>1)</sup>.

Oefters war es wünschenswerth, die histologischen und morphologischen Veränderungen eines und desselben Individuums mehrere Tage lang zu beobachten. Zu diesem Zwecke wurden einzelne Eier oder Larven in Miniaturaquarien gebracht von folgender Gestalt. Von einem kleinen dickwandigen Glastrichter von ungefähr 30 Millimeter weiter Oeffnung wird ein konischer, 5—40 Millimeter hoher Ring abgeschnitten und, nachdem dessen freien Ränder plan geschliffen, mit dem weiteren Rande auf einen Objectträger gekittet. Beim Gebrauch bedeckt man den Boden dieser feuchten Kammer mit etwas Seewasser und fügt diesem einige grüne Algen oder Florideen hinzu, bestreicht den freien Trichterrand mit Oel oder flüssigem Paraffin und stellt durch das aufgelegte Deckgläschen, in dessen Mitte sich die Larve in einem hangenden Tropfen befindet, einen hermetischen Verschluss her. Setzt man solche Miniaturaquarien dem Tageslichte aus, so geht die Entwicklung der Larve mehrere Tage lang normal vor sich, da das Wasser nicht verdunsten kann, und die von der Larve erzeugte Kohlensäure immer wieder durch den Sauerstoff verdrängt wird, welchen die Algen am Boden der feuchten Kammer erzeugen. Seit anderthalb Jahren be-

1) Eine Beschreibung dieser Aquarien findet sich in dieser Zeitschrift, Band XXV, pag. 443.

diene ich mich dieser Kammern mit vielem Vortheil: sie sind leicht handtirbar, gestatten einen hermetischen Verschluss, können leicht gereinigt werden, sind billig herzustellen und nicht leicht zerbrechlich; ausserdem gestatten sie allermeist noch die Anwendung der gewöhnlichen Tauchlinsen, vorausgesetzt, dass der hangende Tropfen auf dem gut gereinigten Deckgläschen genügend ausgebreitet wurde, so dass der zu beobachtende Gegenstand sich nicht zu weit von demselben entfernen kann.

4. Die Furchung ist bei den normal sich entwickelnden Eiern eine scheinbar regelmässige; dennoch ist sie eine unregelmässige, wie sogleich näher erwiesen werden soll. Sechzehn Stunden nach der Befruchtung ist die Furchung beendet; die Blastula besteht dann aus etwa 200 Zellen, welche eine ziemlich kleine Furchungshöhle umschliessen (Fig. 1 und 2 f). Der Inhalt der letzteren ist zähflüssig und glashell, er gerinnt durch Zusatz von Chromkalilösung und verhält sich überhaupt wie Eiweiss. Dieser »Gallertkern«, der sich während der Furchung bildet und vergrössert, und der ein aus den Furchungszellen ausgetretenes ungeformtes Eiweiss darstellt, spielt später die Rolle eines in der Furchungshöhle liegenden Nahrungsdotters, denn auf seine Kosten wachsen und vermehren sich die Mesodermzellen.

Dass die Furchung eine unregelmässige ist, d. h. dass schon die ersten Furchungszellen in Grösse differiren, lässt sich nur zuweilen schon beim Anbeginne derselben überblicken; häufig nämlich sind Grössendifferenzen der einzelnen Furchungszellen erst später zu bemerken, nämlich sobald der Furchungsprocess nahezu abgelaufen ist. Sodann aber erscheint eine Stelle der Blastulawandung etwas verdickt, und aus dieser geht das Mesoderm und das Entoderm hervor. Aber wie sich in der Grösse der Eier selbst bedeutende individuelle Verschiedenheiten zeigen, so stimmt auch die Art der Furchung nicht bei allen ganz genau überein, ohne dass deshalb die seltneren Abweichungen abnorm zu nennen wären. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass auch da, wo die ersten 2 Furchungskugeln schon an Grösse merklich differiren, die Entwicklung in gewöhnlicher Weise stattfinden kann, und dass hierdurch das Vorn und Hinten (aber noch nicht das Rechts und Links) der Puppe fixirt ist, und zwar entsteht das Entoderm (und Mesoderm) in den beobachteten Fällen auch dann immer aus einem Theil der grösseren der 2 Furchungskugeln (vergl. p. 168). In den abgefurchten Blastulen ist solch eine verdickte Stelle ihrer Wandung fast immer sehr deutlich. Viel schärfer aber noch als an normal sich abfurchenden Eiern tritt die Unregelmässigkeit der Furchung an solchen Eiern hervor, welche in sauerstoffarmem, nicht ventilirtem Wasser gehalten werden (Taf. XIII). Dass solche patho-

logische Furchungsstadien gelegentlich auch von vorsichtigen Forschern für normale gehalten worden sind, beweist die von METSCHNIKOFF (l. c.) auf Tafel III, B, in Fig. 3 abgebildete Blastula der *Amphiura squamata*, welche, wie ich mich selbst überzeugen konnte, normaler Weise nur kaum merkliche Grössenunterschiede der Furchungszellen aufweist.

Aus diesen Thatsachen ziehe ich den Wahrscheinlichkeitsschluss, dass die Furchung des Holothurieneies stets eine unregelmässige ist, dass gleich beim ersten Zerfall des Eies in zwei Kugeln die Lage des späteren Embryos, bezw. der Ort der Entodermeinstülpung, festgelegt ist — auch wenn optisch diese Verhältnisse, wegen scheinbarer Aehnlichkeit der Furchungskugeln, nicht leicht erkannt werden können. Vielleicht ist dieser Schluss überhaupt auf viele der sog. regulären Furchungsprocesse auszudehnen; nur dass bald schon beim ersten Furchungsact, bald erst nach dem zweiten (z. B. *Aeolis*), bald vielleicht noch etwas später der zukünftige Embryo orientirt ist. Nur unter abnormen Lebensbedingungen, wie etwa bei Uebermass an Kohlensäure, kann beim Embryo, wo ja die Plasticität der Zellen wegen ihrer geringen Differenzirungen noch gross ist, die Function der einzelnen Zellen noch wechseln oder verschoben werden, indem beispielsweise die Zahl der wimpernden Zellen sich vergrössert (*Tergipes claviger*) oder der Embryo in zwei Embryonen zerfällt (*Tergipes*, *Doris*, *Holothuria* etc.). Ausführliches hierüber behalte ich mir vor.

Schon gegen Ende des Furchungsprocesses treten hie und da vereinzelte Geisselfäden auf und zwar von solcher Feinheit, dass sie nur unter starken Tauchlinsen wahrgenommen werden können. Die Blastula fängt an, in ihrer Eikapsel, deren radiär gestreifter Innenbeleg schon bei Beginn der Furchung resorbirt wurde, langsam und unterbrochen zu rotiren (Fig. 2). Nach Verlauf weniger Stunden tragen sämtliche Blastodermzellen eine Geissel, die rotirende Bewegung wird rascher, und bis zur zwanzigsten Stunde nach der Befruchtung ist die Eikapsel zerrissen und der Embryo frei geworden. Die Blastula erscheint nun dünnwandiger als früher, die Furchungshöhle geräumiger; der Gesamtdurchmesser bleibt dabei nahezu derselbe.

2. Der Mesodermkeim. Aus demjenigen Theile des Blastoderms, welcher ein wenig verdickt erscheint (in Fig. 2 der obere Theil der Figur), geht gleichzeitig das Mesoderm und der Urdarm hervor. Zweiundzwanzig Stunden nach der Befruchtung treten nämlich aus jener verdickten Stelle einige (4 bis 10) Zellen heraus und bilden einen Zellenkuchen (Fig. 3 *M*), welcher nunmehr der ausschliessliche Bildungsheerd der Mesodermzellen ist, und als solcher durch die Einstülpung des Entoderms in die mit zähflüssigem Eiweiss erfüllte Furchungs-

höhle vorgeschoben wird. Die Zellen dieses Mesodermkeims sind zum Theil veritable, aus der Reihe ihrer Genossen ins Innere wandernde Blastodermzellen, zum Theil auch nur durch Quertheilung der letzteren entstandene Tochterzellen (Fig. 3 *M*; Fig. 30, 32 *M*); sie nähren sich zweifelsohne von dem Eiweiss in der Furchungshöhle und theilen sich (Fig. 45), um in Gestalt von amoeboiden Wanderzellen mittelst ihrer langen, ziemlich beweglichen Pseudopodien umherzukriechen (Fig. 6) und endlich sowohl die subcutane Ringmuskelschicht, als auch den Muskelbeleg des Entoderms (Urdarms) zu bilden (Fig. 11).

Diese Wanderzellen sind schon von KROHN, J. MÜLLER, METSCHNIKOFF, A. AGASSIZ<sup>1)</sup> u. A. gesehen und abgebildet; doch wurde bisher weder ihre Entstehung noch ihre histologische Bedeutung richtig erkannt. Denn wenn METSCHNIKOFF z. B. diese Zellen »Cutiszellen« nennt, AGASSIZ »yolk-cells«, so kann ich diesen Deutungen nicht beipflichten. Ich komme hierauf zurück bei Besprechung des Mesodermkeims der *Cucumaria doliolum*.

Die Frage, aus welchem Keimblatte hier das Mesoderm seinen Ursprung nehme, ist bestimmt zu beantworten. Denn die Bildung der Mesodermzellen geschieht immer nur aus derjenigen Stelle des Blastoderms, welche sich zum Urdarm einstülpt, also aus dem Entoderm! Ob aber zur Zeit, wo jene Mesodermzellen auftreten, die Einstülpung nur erst durch eine Abplattung der Blastula angedeutet ist, wie meistens der Fall, oder ob die Einbuchtung dann schon napfförmig vertieft erscheint, ist von untergeordneter Bedeutung. Bei *Cucumaria doliolum* geht die Bildung des Mesodermkeims, normaler Weise wenigstens, der Einstülpung voraus; auch hier aber muss das Mesoderm ein Product des Entoderms genannt werden.

Den Zweifel, ob der Hautmuskelschlauch ganz ausschliesslich aus dem Mesodermkeim hervorgehe, vermag ich nicht zu entkräften, da ich die Metamorphose meiner Larven nicht mehr beobachten konnte. Doch machen es die Untersuchungen METSCHNIKOFF's, vor Allem aber die unten besprochenen, bei *Cucumaria* gewonnenen Resultate wahrscheinlich. Mit aller nur wünschenswerthen Bestimmtheit war aber an den ganz durchsichtigen Larven der *Hol. tubulosa* zu verfolgen, dass wenigstens während des Larvenlebens das Ectoderm einschichtig bleibt, dass

1) Illustrated Catalogue of the Mus. of Comp. Zool. Harvard College. No. VII. Revision of the Echini, 1874, pag. 712: ... »What is also peculiar to Echini is the presence of large masses of yolk-cells along the sides of the digestive cavity, indicative of the great changes which take place at the points where yolk-masses of yolk-cells are most numerous. We have observed that the yolk-cells are always present wherever any new organ is developed.«

keine Vermehrung und Theilung seiner Zellen eintritt, dass die spärlichen, zerstreut unter dem Ectoderm liegenden contractilen Zellen allein dem Mesodermkeim entstammen (Fig. 6, 9, 12 *M*).

Sehr beachtenswerth ist auch, dass die Contractionen der Larvenorgane ausschliesslich von den automatischen Mesodermzellen ausgeführt werden. Auch der Darm zeigt erst dann Schluckbewegungen, nachdem die Wanderzellen sich in Gestalt quergelagerter gestreckter Zellen aufgelegt haben (Fig. 11). Anfangs liegen diese automatischen Zellen zerstreut auf dem Darm; es treten jedoch immer neue Wanderzellen hinzu, bis der Darm endlich von einer continuirlichen Lage glatter, kernloser Muskelzellen umgeben ist. Ich habe leider versäumt, meine betreffenden Zeichnungen copiren zu lassen oder in Fig. 14, wo die Wanderzellen schon einen geschlossenen Muskelmantel um den Darm gebildet hatten, einzutragen.

3. Der Urdarm. Kurz vor der Bildung des Mesodermkeims, gegen die ein- oder zweiundzwanzigste Stunde nach der Befruchtung, beginnt die Einstülpung des Blastoderms, und zwar an jener, etwa dreissig Zellen umfassenden Stelle, welche etwas verdickt erscheint; die Blastula wird zur Gastrula.

Der Ort der beginnenden Einsenkung wird zum definitiven After, die nächste Umgebung zum Afterfeld (Fig. 3, 5), der eingestülpte Theil zum Urdarm (Fig. 5 *U*).

Während allmählig die Gastrula von der kugelförmigen in die cylindrische, in die birnförmige und endlich in die bilateral-symmetrische Form übergeht, erfährt der Urdarm folgende Veränderungen. Er streckt sich in die Länge unter gleichzeitig erfolgender Theilung seiner Wandungszellen und wird zu einem blindsackartigen Gebilde, auf dessen frei in die Furchungshöhle ragendem Ende der Mesodermkeim wie eine Kappe aufsitzt. Vierzig Stunden nach der Befruchtung pausirt das Wachstum des Urdarms, und einige Stunden später tritt eine Einschnürung in der Mitte seiner Länge auf (Fig. 5 *U, en*), die endlich, fünfzig Stunden nach der Befruchtung, zu einem vollkommenen Zerfall in einen hinteren, den Körperdarm darstellenden Blinddarm führt, und in eine vordere Blase, die ich Vasoperitonealblase nennen will. (Vergl. Fig. 5, 6 und 7; *U* Urdarm, *B* Körperdarm, *VP* Vasoperitonealblase.) Die Zellen des Körperdarms besitzen alle eine Geissel, die der Vasoperitonealblase nur zum Theil.

Der Körperdarm *B* (oder aboraler Theil des Urdarms), der stets in offener Verbindung mit dem umgebenden Seewasser bleibt, beginnt seinerseits aufs Neue in die Länge zu wachsen unter stetiger Theilung seiner Wandungszellen, und während die Vasoperitonealblase sich

vollends von ihm abschnürt und links an ihm vorbei und nach hinten zu gleitet, wächst der Körperdarm an derselben vorbei, und zwar einer neuen Einstülpung entgegen, die vom Mundfelde aus, hart unter dem hinteren Wimperwulste des Stirnfeldes, begann (Fig. 7 A). Letztere Einstülpung ist der Munddarm oder der »Schlundkopf« der Holothurie. Um die sechzigste Stunde nach der Befruchtung treffen Munddarm und Körperdarm zusammen, um endlich zu verschmelzen und den bleibenden Darm der Holothurie zu bilden; der Ort der Vereinigung bleibt dauernd durch eine Einschnürung erkennbar (Fig. 8, 9, 11, 13, 14).

Die Afteröffnung bleibt ziemlich klein, doch ist sie erweiterungsfähig; die Mundöffnung dagegen erscheint von Beginn an weit und wird endlich dreieckig und »gleich einer Hasenscharte« wie J. MÜLLER sagt (Fig. 9, 10, 12 o). Das Längenwachstum des Munddarms A, sowie des Körperdarms B und deren Gestaltveränderungen sind aus den Figuren der Tafel IX und X ersichtlich und bedürfen daher keiner weiteren Beschreibung.

4. Die Vasoperitonealblase schnürt sich um die vierundfünfzigste Stunde vollkommen vom Körperdarm ab; sie rückt auf die linke Seite des letzteren, indem sie durch zerstreute Mesodermzellen mit ihm äusserlich verbunden bleibt, und wächst zu einer länglichen Blase heran (Fig. 8, 9 VP). Sie bleibt einschichtig; in ihr Lumen ragen vereinzelte Geisseln hervor, welche einige spärliche amöboide Zellen in zitternder Bewegung erhalten.

Gegen Ende des dritten Tages treibt die Vasoperitonealblase, ungefähr in der Mitte ihrer Länge, einen dünnen hohlen Fortsatz gegen den Rücken der Larve zu, der bald an das Ectoderm stösst, mit diesem verschmilzt und eine offene Communication mit der Aussenwelt vermittelt. Die Oeffnung ist der sogenannte Rückenporus, der Canal der sogenannte Stein canal (Fig. 10 x). Wie bei allen übrigen Echinodermenlarven (mit Ausnahme der Crinoiden), liegt also auch bei der Larve der *Holothuria* die Mündung des Stein canals auf dem Rücken, seitwärts der Mittellinie, »ungefähr gegenüber dem ventralen Radius«.

Im Anfang des vierten Tages erscheint im hinteren Drittel der Vasoperitonealblase eine Einschnürung, die gegen die achtzigste Stunde zu einem Zerfall derselben in die mittelst des Stein canals nach Aussen mündende Gefässblase und eine längliche, geschlossene Peritonealblase führt.

Die Gefässblase (V in Fig. 10, 12, 13) gestaltet sich im Verlauf eines Tages zu einem fünfklappigen Gebilde, welches später erst den Munddarm umwächst, um sich zum Wassergefässring oder Ring canal

umzubilden; die fünf Auftreibungen (Fig. 14 V) sind die Anlagen der primären fünf Tentakel.

Die Peritonealblase *P* wächst zu einem längeren Schlauche aus, biegt sich dabei hinter und unter dem Körperdarm herum und zerfällt in zwei Tochterblasen, nämlich eine rechte und eine linke Peritonealblase (*Pr*, *Pl* in Fig. 12, 13, 14), die schliesslich symmetrisch beiderseits auf dem Körperdarm gelagert erscheinen. Diese beiden Gebilde sind bei andern Echinodermenlarven schon von VAN BENEDEN (Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. T. XVII, N. 6) gesehen. J. MÜLLER nennt sie »längliche Körper zu den Seiten des Magens« oder »wurstförmige Körper«, oder auch »die beiden Blinddärme mit innerer Strömung« und hält dieselben für Ablagerungen von Bildungsmasse. METSCHNIKOFF (Studien) schlägt den Namen »laterale Scheiben« vor, ein Ausdruck, den ich gern fallen lassen möchte, da er sich auf eine ganz vorübergehende Gestalt bezieht; ich komme auf diesen Punct am Schlusse dieser Mittheilung zurück.

5. *Metamorphose.* Die laterale Symmetrie findet sich zuerst angedeutet in der jungen Gastrula, indem der sich einstülpende Urdarm nicht genau dem Centrum der Furchungshöhle, sondern der späteren »Bauchfläche« zustrebt (vergl. Fig. 3, Gastrula im Profil gesehen, links Bauchfläche, rechts Rückenfläche). Mit der Streckung der Larve in die Länge tritt auch die bilaterale Symmetrie immer deutlicher hervor; im Verlauf eines Tages wird die Bauchfläche (Fig. 7) concav, die Rückenfläche bucklig; die Ectodermzellen werden platter und verlieren ihre Geisseln bis auf die rücklaufende Wimperschnur (Fig. 5 u. folg.), in welcher eine Anzahl grünlicher, Fettkörner enthaltender Zellen zu erkennen sind. In den folgenden Tagen vollziehen sich weitere Verschiebungen der einzelnen »Felder« und Wülste, wie aus den Zeichnungen ersichtlich. Gegen das vordere Ende hin bilden das Stirnfeld, die Rückenfläche und die »ausgehöhlten Seitenflächen« eine vierseitige Pyramide; »an dem entgegengesetzten breiteren stumpfen Ende geht die Rückseite gebogen in die Bauchseite über, so zwar, dass auch der dorsale und ventrale Hautsaum ineinander umbiegen und bei dieser Umbiegung rechts und links einen ohrartigen Zipfel bilden« — so sagt J. MÜLLER von der *Auricularia*: die Beschreibung passt auch genau auf die Larve unserer *Holothuria tubulosa*.

Die Angabe J. MÜLLER's, dass bei verschiedenen Echinodermenlarven grosse individuelle Abweichungen zu beobachten seien, gilt auch hier. In der Fig. 9 ist beispielsweise das über der Mundöffnung gelegene Stirnfeld ungewöhnlich breit, in Fig. 12 dagegen etwas kleiner als gewöhnlich. Bei der fünf Tage alten Larve pflegt das Afterschild länger

als breit zu sein, zuweilen ist es aber breiter als lang u. s. w. Und doch sind alle diese Variationen nicht abnorm zu nennen, sondern dürfen nur als individuelle, als zufällige und zum Theil wenigstens gleichgültige Abweichungen eines Typus betrachtet werden, wie unter Anderm aus der Vergleichung mit pelagisch gefischten Larven hervorging. Der Variationskreis ist eben sehr gross.

Die Haltung der Larven im Wasser ist in Fig. 9 u. 12 angedeutet; die Pfeile *st* bezeichnen die verticale Achse, um welche dieselben bald rechts, bald links herum rotiren, indem sie zugleich geradlinig oder — was meistens geschieht — in Kreisen oder ebenen Spiralen vorrücken.

Hier schliessen meine Beobachtungen ab. Die miserable Verpflegung und deren Folgen vertrieben meinen Begleiter, Herrn Dr. du PLESSIS, und mich aus St. Tropez, das weder in Bezug auf seine Umgebung noch auf seine marine Fauna einen Vergleich aushält mit dem leichter zu erreichenden Villafranca.

## 2. *Cucumaria doliolum*.

(Tafel XI—XIII.)

In der Neapeler zoologischen Station hatte ich während des Vorjahres die schönste Gelegenheit, die Entwicklung dieser Holothurie zu studiren. Ausser der Bildung des Mesoderms, welche ich anfangs zum Thema gewählt hatte, bespreche ich aber hier die ganze Embryonalanlage, da die Untersuchungen KOWALEWSKY'S<sup>1)</sup> theils fragmentarisch, theils ungenau sind.

**Lebensweise.** Im Gegensatz zu den aspidochiroten Holothurien, welche ihre Nahrung zugleich mit dem Meeresschlamm mittelst ihrer kurzen schildförmigen Tentakeln in das Mundatrium stopfen, sich also gleichsam durch Schlamm und Sand hindurchfressen, nehmen die dendrochiroten Holothurien eine viel reinere Nahrung aus dem Seewasser auf. Die Cucumarien sitzen gern in Gesellschaft auf und neben einander an Felsen fest, die baumförmig verästelten Tentakeln — wie dies SEMPER<sup>2)</sup> so schön abgebildet hat — ausgestreckt. Von den zehn Tentakeln sind acht im expandirten Zustande etwa von Körperlänge und sehr reich verästelt, und diese fungiren vornehmlich als Fangapparate; alle halbe bis zwei Minuten wird bald dieser bald jener derselben, an welchem sich zufällig gerade kleinere Seethiere festgesetzt oder welche mit den feineren Aestchen eine Beute erfasst haben, rasch zu einem

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, in: Mém. de l'Acad. Imp. Soc. de St. Pétersbourg. VII. série. Tome XI. N. 6. 1867.

2) Reisen im Archipel der Philippinen.

kurzen, reisbesen- oder cypressenförmigen Bäumchen zusammengezogen, gegen die Mundöffnung gebogen und bis an die Tentakelwurzel in das Mundatrium hinabgesenkt. Hier verweilt derselbe zehn bis dreissig Secunden, und indem er langsam wieder herausgezogen wird, legt sich einer der beiden kleineren Tentakeln ebenfalls gegen die Mundöffnung, um die Aeste des wieder herausstrebenden grösseren Tentakels wie eine aufgedrückte Bürste abzustreifen und so von den etwa noch hangengebliebenen Nahrungsmitteln zu befreien und endlich selbst für eine kurze Zeit in das Mundatrium hinabgesenkt zu werden. Sobald auch dieser kleinere Tentakel wieder herausgezogen ist, währenddess der grössere seine Fangäste schon wieder langsam ausgebreitet hatte, beginnt das Spiel mit einem andern grossen Tentakel, der nun gewöhnlich von dem andern kleinen Tentakel abgekämmt wird. Zuweilen tritt eine minuten- oder viertelstundenlange Pause ein in diesen Bewegungen; dann und wann betheiligen sich die kleinen Tentakeln auch wohl gar nicht an diesem sonderbaren Geschäft der Nahrungsaufnahme. Ich hatte nicht Zeit, die Drüsen und Nerven, die sich zweifellos in der Wandung der Tentakeln vorfinden, zu untersuchen. Schon KOWALEWSKY hat das periodische Einsenken der Tentakeln in das Mundatrium bei einem den Samen entleerenden Männchen gesehen und als einen Act des Aussäens desselben bezeichnet, eine Deutung, die wohl nicht ganz richtig ist; denn zu wiederholten Malen habe ich beobachtet, dass während der Samenentleerung das Spiel der Tentakeln entweder ganz oder fast ganz sistirt wurde.

Entsprechend der concentrirteren Nahrung ist der Darm der Cucumaria kürzer, dünner und ärmer an Blutgefässen als der der aspidochiroten Holothurien.

In gleicher Weise wie die Nahrungsmittel gelangen wahrscheinlich auch die Spermatozoen in das Atrium der weiblichen Cucumarien, wo eben die Befruchtung der Eier stattfindet. Sobald nämlich ein Männchen begonnen hat seinen Samen ruckweise auszustossen, beginnen die in der Nähe befindlichen Weibchen ein lebhaftes Spiel mit ihren Tentakeln, und da ein unter solchen Verhältnissen mit einem raschen Scheerenschnitt abgetrennter Tentakel unter dem Mikroskope zahllose angeheftete Samenfäden erkennen liess, so glaube ich nicht fehlzugreifen, wenn ich diese Art Einfuhr des Samens für den normalen Befruchtungsweg anspreche.

Die Methode der Untersuchung der Embryonen und Larven ist eine ziemlich umständliche, da die Eier vollkommen undurchsichtig sind — im Gegensatz zu den pelluciden Eiern der aspidochiroten Holothurien. Das Quetschen unter dem Deckgläschen oder das Zerreißen

mit Nadeln führt wohl zuweilen zum gewünschten Ziel und darf schon der Controle wegen nicht verabsäumt werden; dagegen giebt das folgende Verfahren weit sicherere Resultate.

Die lebenden Embryonen und Larven werden mit möglichst wenig Wasser in ein Uhrschälchen gebracht und mit Osmiumsäure übergossen, oder weit besser noch mit einem Gemisch, welches aus einigen Cubikcentimetern ein- bis dreiprocentiger Chromsäurelösung und einigen Tropfen einprocentiger Osmiumsäurelösung besteht. Hierin bleiben sie drei bis fünfzehn Minuten, werden dann mit Wasser abgespült und mit schwachem, danach mit absolutem Alkohol behandelt; eine halbe Stunde genügt meist, um sie zu entwässern. Die sodann in Terpentin etc. aufgehellten und in Balsam eingelegten Objecte lassen fast alle innere Details erkennen, besonders wenn sie durch die genannte Mischung schwach braunviolett gefärbt wurden; doch habe ich vorgezogen, nebenbei auch noch die Tinctio n mit Carmin vorzunehmen, und ferner in Paraffin einzuschmelzen und mit dem LEYSER'schen Mikrotom zu schneiden. Letztere Operation, die vom Erhärten bis zum Einlegen in Balsam kaum eine Stunde in Anspruch nimmt, liefert sehr hübsche Präparate, wie die auf Tafel XI wiedergegebenen, mittelst der Camera lucida gezeichneten und in der Färbung genau copirten Bilder beweisen. Goldchlorid färbt, gerade wie auch bei Actinien und deren Embryonen, sehr oft einzig und allein die Musculatur.

4. Die Furchung. Die befruchteten Eier werden von dem Weibchen in Menge ruckweise ausgestossen; da dieselben leichter sind als das Seewasser, steigen sie langsam empor und treiben dicht unter dem Wasserspiegel her. Die frisch ausgeworfenen Eier besitzen keinen Kern mehr, zeigen aber bisweilen ein Tröpfchen Protoplasma unter der Eikapsel — vielleicht der Koth des Eies. Innerhalb einer oder einiger Stunden wird im Innern ein heller Kernhof sichtbar, in dessen Mitte der neue Kern entsteht, der seinerseits aus 8—20 zur Maulbeerenform vereinigten kleinen Körpern (Kernkeime GOETTE) zusammengesetzt wird. Dergleichen Kernkeimhaufen mit umgebendem hellen Kernhof erkennt man noch sehr deutlich auf den Querschnitten des aus 32 Furchungszellen bestehenden Blastoderms, und erst bei der Weiterfurchung nehmen die Zellkerne die Gestalt von glatten Kugeln an, ohne umgebende helle Höfe.

Die Furchung des ganz opaken Dotters stimmt mit der der *Holothuria tubulosa* vollkommen überein, so dass ich auf jene Beschreibung verweisen kann. In mangelhaft ventilirtem Wasser entstehen sogar dieselben pathologischen Formen: Gastrulen ohne Mesodermbildung, Blastulen mit abnorm grossem Mesodermkeim, Zerfall der noch nicht

abgefurchten Blastula in zwei kleinere Blastulen u. s. w. (vergl. Taf. XIII). Wie bei den Holothurieneiern zeigt sich auch bei den pathologischen Formen der *Cuc. doliolum* häufig schon im Anfang der Furchung eine bedeutende Grössendifferenz der einzelnen Zellen, eine Erscheinung, die bei beiden genannten Arten aber auch im normalen Furchungspro-  
 cesse zu constatiren ist, obgleich sie hier erst etwas später evident wird, etwa sobald die Zahl der Furchungskugeln auf 32 gestiegen ist: dann erscheinen einige benachbarte Zellen (4—8?) etwas voluminöser, und diese stellen den Bildungsheerd des Entoderms und des Mesoderms dar. Diese verdickte Stelle des Blastoderms deutet auch hier die Afterregion an. Indem nun schon der erstentstandene Zellkern des Eies etwas ex-  
 centrisch liegt, so ist schon vor Beginn der Furchung die Orientirung des späteren Embryos gegeben!

Im Anfang des zweiten Tages ist die Dottertheilung beendet (Fig. 17). Die Dicke des Blastoderms ist dann etwa gleich dem Radius des die Furchungshöhle erfüllenden sogenannten Gallertkerns, welcher von nun an die Rolle eines ungeformten Nahrungsdotters spielt. An einer Stelle (S) ist der Kugelmantel verdickt, und von hier aus vollzieht sich später die Einstülpung.

Schon gegen Ende des ersten Tages treten hier und da an den einzelnen Blastodermzellen äusserst feine Geisselfäden auf. Nach Beendigung der Furchung tragen alle Zellen Geisseln, und sobald nun die zarte Eikapsel abgestreift ist, schwimmt die Blastula in unregelmässigen Linien umher, meist in der Nähe des Wasserspiegels bleibend. Im Verlauf von zwölf Stunden verkleinert sich die Blastula um ein Fünftel ihres Durchmessers, um sodann am hinteren Pole (S), unter nahezu gleichzeitiger Abplattung desselben, einige (3—40) Zellen ins Innere treten zu lassen.

2. Mesodermkeim. An optischen wie an wirklichen Querschnitten habe ich mich aufs Sicherste überzeugen können, dass nur vom analen Pole aus ein Einrücken der Blastoderm- bzw. deren Tochterzellen in die Furchungshöhle stattfindet (Fig. 18); nie beobachtete ich diesen Vorgang an einer andern Stelle, weder zu dieser Zeit noch später. Indem die Blastula allmählig sich vergrössert und in die Kegelform übergeht (Fig. 19 im Längsschnitt), vermehren sich die Zellen des Mesodermkeims rasch auf Kosten des in der Furchungshöhle befindlichen zähflüssigen Eiweisses, und während der Grundstock dieser Mesodermzellen lange noch an derselben Stelle des Entoderms liegen bleibt, kriechen immer neue abgeschnürte Tochterzellen als amöboide Körper oder Wanderzellen umher, bis endlich die ganze Furchungshöhle wie von einem beweglichen, unterbrochenen Balkennetz sternförmiger Zellen durchsetzt erscheint (Fig. 20). Die nach der Peripherie zu strebenden Wan-

derzellen, bei denen jedoch auch noch eine Vermehrung durch Theilung nachgewiesen werden konnte, erreichen zum Theil das Ectoderm und bilden hier endlich (Fig. 24 *m''*) ein fast continuirliches »Blatt«, das äussere Muskelblatt oder Hautmuskelblatt; die Mutterzellen des Mesoderms nebst andern Tochterzellen aber bleiben auf dem sich einstülpenden Theile des Blastoderms, dem Urdarm, liegen, umkleiden denselben und stellen das innere Muskelblatt oder das Darmfaserblatt dar. Zahlreiche Mesodermzellen bleiben ferner in der Furchungshöhle schweben: sie werden zum Theil später resorbirt (Fig. 24  $\xi$ ), zum Theil aber auch noch zum Aufbau der Musculatur verwandt, indem sie entweder mit den inneren sich ausbreitenden Organen oder, von diesen gegen das Hautmuskelblatt gedrängt, mit dem letzteren sich vereinigen. Viele Tausende in Balsam aufbewahrter Quer- und Längsschnitte lassen über die Richtigkeit dieser Angaben keinen Zweifel aufkommen; wohl aber bedarf die Deutung der peripherisch lagernden Mesodermzellen noch der Besprechung.

METSCHNIKOFF nennt die Wanderzellen »Cutiszellen«. Ich hatte anfangs keine Veranlassung diese Deutung anzuzweifeln, musste aber später die Ansicht jenes Forschers aufgeben und zwar aus folgenden Gründen.

4. Die Kalkplatten der Haut entstehen bei den jungen Cucumarien nicht in jenen »Cutiszellen«, sondern im eigentlichen Ectoderm<sup>1)</sup>! Dasselbe gilt ganz gewiss auch von sehr vielen (vielleicht allen?) Echinodermen. Man vergleiche nur die Figuren von JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF u. A., um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass ein Kalkskelet sich auch an jenen Stellen bilden kann, zu welchen gar keine Wander- oder Mesodermzellen gelangt waren! Damit soll nun durchaus nicht behauptet sein, dass die Wanderzellen überhaupt nicht im Stande wären Kalkgebilde zu erzeugen. Im Gegentheil. Bei vielen Echinodermen, z. B. den meisten Holothurien, findet man in der subcutanen und Darmmusculatur C-förmige oder stäbchen- und x-förmige Gebilde abgelagert. Die Fähigkeit, Kalkkörper abzulagern, ist also für die Mesodermzellen nicht weniger characteristisch als für die Ectodermzellen. Wenn also wirklich ein kleiner Theil jener Wanderzellen ausschliesslich zum Aufbau von Stützapparaten (Kalkring, Madreporenkopf) dient, so berechtigt dieser Umstand noch nicht, alle Wanderzellen schlechtweg als skelet-

1) Ob diese Kalkkörper später wieder resorbirt und dafür andere gebildet werden, konnte ich nicht mehr entscheiden: »D'après nos observations — sagen DANIELSSEN und KORN (Fauna litt. Norv. p. 52) — le squelette chez les petits d'*Holothuria trem.* change au moins deux fois avant que celui qui reste arrive, et que cela bien certainement a lieu parmi la plupart des Larves des Echinodermes semble être prouvé par les observations de Mr. KROHN, de MÜLLER et surtout par celles de SCHULTZE.

bildende Zellen zu bezeichnen, wie METSCHNIKOFF es thut. Die Wanderzellen sind eben im Wesentlichen Muskelemente. — 2. Ferner konnte ich an den durchsichtigen Saugfüßchen und Tentakeln der jungen Cucumarien die Umwandlung der sogenannten »Cutiszellen« in Ringmuskeln direct verfolgen (Fig. 26 *m*)! — 3. Endlich treten Contractionen des Darmes wie der Haut immer erst auf, nachdem die Wanderzellen hinzutreten sind, wie bei den durchsichtigen Larven der *Holothuria tubulosa* leicht zu constatiren war.

Da es nun nicht wahrscheinlich ist, dass in dieser Beziehung die Entwicklung der Synapten (und anderer Echinodermen) von der hier beschriebenen Formen abweiche, so muss die Deutung METSCHNIKOFF's, welcher die Wanderzellen schlechthin »Cutiszellen« nennt, aufgegeben werden.

Vergleicht man die Mesodermbildung der *Hol. tubulosa* mit der der *Cucum. doliolum*, so zeigt sich der folgende Unterschied. Die Entstehungsweise des Mesodermkeims aus dem Entoderm ist zwar bei beiden Formen die gleiche; während aber die Mesodermzellen der *Holothuria tubulosa* sich nur langsam vermehren und ganz vereinzelt gegen Darm, Peritonealblasen, Wassergefäße und Ectoderm herantreten und nur sehr allmähig diese Organe mit einem Muskelbelege versehen, so geschieht hingegen die Vermehrung der Mesodermzellen bei *Cucumaria doliolum* so rasch, dass schon im Gastrulastadium ein fast geschlossenes Haut- und Darmmuskelblatt ausgebildet ist. Wahrscheinlich steht dieser Unterschied mit der verschiedenen Art der Metamorphose in Zusammenhang.

3. Der Urdarm bildet sich durch eine Einstülpung des Blastoderms, und zwar an jener Stelle, wo der Mesodermkeim auftritt. Der Ort der beginnenden Einsenkung aber wird zum bleibenden After (Fig. 18—20, *en* Urdarm, *a* After), nicht, wie KOWALEWSKY angiebt, zur Mundöffnung.

Die Einstülpung, zuerst durch eine Abplattung und schüsselförmige Vertiefung angedeutet, rückt allmähig bis gegen die Mitte der Furchungshöhle vor, immer den Mesodermkeim vor sich herschiebend. Nunmehr erscheint die Larve, wie KOWALEWSKY richtig beschreibt aber nicht ganz richtig abbildet in Fig. 15, etwas unsymmetrisch, indem die Afteröffnung rückenwärts geschoben wird; jedoch ist diese Asymmetrie nicht sehr auffällig, zumal sie sehr bald sich wieder verliert. Wenn der Urdarm das Centrum der Furchungshöhle erreicht hat, beginnt er sich zu gabeln (Fig. 20, 21, 22 *A*). Der dorsale Ast dieser Gabel *VP* nimmt rasch an Grösse zu, wendet sich schräg nach vorn und bauchwärts und schnürt sich endlich als Vasoperitonealblase ab von dem im

Wachsthum zurückgebliebenen Aste *B*, welcher zum Körperdarm wird (Fig. 22 *B*).

Nachdem der Zerfall des Urdarms in diese beiden Organe stattgefunden hat, senkt sich die Vasoperitonealblase auf die linke Seite des Körperdarms, der seinerseits nun rasch an jener vorbei und nach vorn auswächst, um sich mit einer neuen ventralen Einstülpung des Ectoderms, dem Munddarm (Fig. 24 *A*) zu vereinigen — genau wie bei *Holothuria tubulosa*. Aus der oralen Einstülpung des Ectoderms entsteht der sogenannte Schlundkopf der Holothurie, der übrige Theil des Darmes geht aus dem Körperdarm hervor.

3. Das Wassergefäßssystem entsteht aus dem vorderen Abschnitt der Vasoperitonealblase (Fig. 22 *B*, *V*), aus der Wassergefäßblase *V*. Dieselbe liegt anfangs links neben dem vorbeiwachsenden Darm in Gestalt eines rundlichen Schlauches; bald zeigen sich einige nach vorn gerichtete Auftreibungen (die Anlagen der ersten drei Tentakeln) und eine dorsalwärts gerichtete zapfenartige Ausstülpung, die alsbald mit dem Ectoderm zusammenstößt, um nach erfolgter Verwachsung die offene Communication der Wassergefäßblase mit dem umgebenden Seewasser herzustellen, den sogenannten Wasserporus (Fig. 24 *x*). Während dieser »Steincanal« sich bildet, umwächst die Wassergefäßblase den nunmehr ein offenes Rohr bildenden Darm und wird zum Ringcanal, aus welchem zunächst noch zwei Tentakelblasen und der ventrale mediane Ambulakralcanal sich ausbauchen. Zu diesen Ausstülpungen gesellen sich bald die übrigen vier Ambulakralcanäle, sowie eine POLI'sche Blase (vergl. Fig. 24 nebst Tafelerklärung).

4. Die Peritonealblasen. Nachdem der eine längere Ast des Urdarms sich als Vasoperitonealblase losgeschnürt hat, zerfällt letztere wieder in zwei Tochterblasen: eine vordere Gefäßblase und eine hintere Peritonealblase (Fig. 22 *A*, *B*). Auch diese Peritonealblase schnürt sich bald in der Mitte ein und theilt sich in zwei rechts und links an den Körperdarm sich anlegende ellipsoidische hohle Gebilde (Fig. 22 *C*, *PP*), ganz ähnlich wie bei andern Echinodermen, nur dass diese Peritonealblasen hier stets ein deutliches Lumen erkennen lassen! In einer früheren Notiz hatte ich diesen Zerfall nicht angegeben, ein Irrthum, der wegen der Schwierigkeit der Untersuchung entschuldbar gefunden werden mag, sowie wegen der sehr bald eintretenden Wiederverwachsung. In zahlreichen Quer- und Längsschnitten und an verschiedenen mit Carmin gefärbten und aufgehellten ganzen Larven habe ich das Schicksal dieser beiden Peritonealblasen verfolgen können, und wenn ich hier zu andern Resultaten kam wie METSCHNIKOFF, so geschah dies

gewiss nur nach einigem Zögern; denn Veränderungen, welche bei durchsichtigen Objecten, wie Auricularien, direct zu beobachten sind und eine grosse Sicherheit der Deutung gewinnen lassen, können an undurchsichtigen Objecten nur aus Schnitten oder gehärteten Präparaten mühevoll erschlossen werden und lassen gar zu leicht einen Irrthum unterlaufen. Gleichwohl sehe ich mich genöthigt, an der folgenden Darstellung auf das Entschiedenste festzuhalten.

Die Peritonealblasen sind, wie überhaupt alle aus dem Urdarm hervorgehenden Organe, zweischichtig. Der Urdarm selbst nämlich besteht ja schon aus dem Entoderm und den auflagernden Muskelzellen (Fig. 20 u. 24). Mit der Vergrösserung des Urdarms vermehren sich nun zwar auch die Muskelzellen noch, jedoch nicht in dem Maasse, dass sie alle Derivate des Urdarms wie ein geschlossenes Blatt zu umgeben und zu überspannen vermöchten; vielmehr bilden sie auf der Wassergefäss- und Peritonealblase ein mehrfach durchbrochenes Gewebe, welches jedoch durch die in der Furchungshöhle gelegenen Wanderzellen fortwährend vervollständigt wird, so dass das Wassergefässsystem (in Fig. 24 blau) endlich doch von einem vollständigen Muskelzellenmantel eingehüllt erscheint, wie in Fig. 24 halbschematisch angegeben ist, während die Peritonealblasen allerdings vielerwärts nur einschichtig bleiben. Die von METSCHNIKOFF (l. c.) auf Tafel III in Fig. 20 c abgebildete und als Cutis gedeutete Gewebsschicht ist der Muskelbeleg der Tentakelblasen.

Die beiden Peritonealblasen vergrössern sich bald sehr rasch; ihre Höhlung wird zur definitiven Leibeshöhle, ihre Wandung zum Peritoneum. Indem sie sich vergrössern, verdrängen sie die Furchungshöhle allmählig ganz. Wo sie mit ihren Wandungen zusammenstossen entsteht entweder ein Mesenterium, oder aber es tritt ein Schwund der sich berührenden Platten ein. Dieser Umstand macht es erklärlich, wie bei nahe verwandten Arten der anfangs die Furchungshöhle durchsetzende Steincanal sowie die Retractoren des Schlundkopfes bald von den Mesenterialplatten bleibend festgelegt werden, bald aber auch nicht: im letzteren Falle obliterirten die Peritonealblasenwandungen an ihren Berührungsstellen.

Bei den Cucumarien scheinen sich die beiden Peritonealblasen zuerst an der Bauchseite zu vereinigen, während es auf der Rückenseite zur Bildung eines den Darm in Lage haltenden Mesenteriums kommt. Sodann legen sie sich auf die Musculatur des Körperdarms (Fig. 24 P'), umkleiden ferner die in die Peritonealhöhle sich vorstülpende POLI'sche Blase und tapeziren endlich die Körperwandung aus, wahrscheinlich aber erst, nachdem die Lungen als Ausstülpungen des Darmes hervor-

getreten sind. Die Tentakeln sind dann aber schon lange nach aussen hervorgetreten, die Körperwand vor sich herdrängend und mit derselben innig verwachsend. Der Ringcanal hingegen und die fünf Haupttentakelcanäle bleiben im Innern des Körpers liegen, und sie werden also auch von dem Peritoneum überzogen.

Indem die vereinigten Peritonealblasen sich erweitern auf Kosten der Furchungshöhle, tritt auch eine Resorption der sie erfüllenden Fetttröpfchen (Fig. 24  $\xi$ ) ein; dasselbe Schicksal theilen viele der noch in der Furchungshöhle schwebenden Wanderzellen; andere mögen noch zum Aufbau der Musculatur Verwendung finden, wie das z. B. in den durchsichtigen Saugfüßchen der lebenden Thiere zu constatiren war.

5. *Habitus und Verwandlung.* Ungefähr zur Zeit, wo der Munddarm sich als Einstülpung des Ectoderms bildet, erscheint die Larve schon cylindrisch. Allmähig schwinden die Geisseln zonenweise, bis die Larve nur noch vier, sehr selten fünf, Wimperreihen, ein wimperndes Aterfeld und eine wimpernde Kopfzone aufweist. Die Mundöffnung liegt, wie schon KOWALEWSKY angiebt, vor dem ersten Wimperreif (Fig. 23). Zunächst werden die zwei ventralen Saugfüßchen, sodann die fünf Tentakeln an der Bauchseite sichtbar; sodann schwindet die Wimperzone an Kopf- und Aterende (Fig. 25), sowie endlich auch die fünf Wimperreifen. Das Letztere geschieht aber erst, nachdem der Kopfkegel in den Nacken gedrängt und sein Inhalt resorbirt worden ist, nachdem ferner die Mundöffnung allmähig an den vorderen Körperpol gerückt war — kurzum, sobald die schwimmende Larve zum kriechenden Thiere wird.

Die Locomotion erfolgt nun in ähnlicher Weise, wie DANIELSEN und KOREN (l. c. p. 49) von *Holothuria tremula* angeben: Les petits, en grim pant le long du pan lateral du vase d'eau étendaient les tentacules et s'accrochaient à l'aide d'eux, puis ils étendaient les 2 long pieds cylindriques, qui par leurs disques de succion les collèrent encore davantage au vase. Die kleinen Cucumarien (Taf. XIII) nehmen hierbei die verschiedensten Stellungen an, bald mit den beweglichen Tentakeln sich festklebend, bald mit den Füßchen der beiden umhertastenden Füßchen sich festsaugend. Das oben erwähnte periodische Einsenken der Tentakeln in das Mundatrium (Tafel XIII) beginnt schon sehr früh.

Bis hierher reichen meine Beobachtungen. Obgleich ich noch wochenlang die jungen Thiere in meinen Miniaturaquarien halten konnte, so zeigte sich doch kein wesentlicher Fortschritt in der Entwicklung, vermuthlich wegen Mangels an Nahrung.

Mehrere im Texte nicht weiter erwähnte Details ergeben sich aus den Figuren, welche fast alle mittelst der Camera lucida skizzirt wurden.

Ueber die Entstehung des Gefäss- und Nervensystems vermochte ich keine Aufschlüsse zu bekommen.

### Schlüsse und Thesen.

NB. Ein Theil dieser Schlussfolgerungen bezieht sich selbstverständlich zunächst nur auf *Hol.\* tubulosa* und *Cuc. doliolum*.

1. Die excentrische Lage des nach der Befruchtung neu gebildeten Kerns orientirt schon über die Lage des künftigen vorderen und hinteren Körperpols; mit anderen Worten, die Localisirung mehrerer wichtiger Organsysteme ist schon mit dem Auftreten des ersten Nucleus gegeben.

2. Das Mesoderm entsteht allein aus dem Entoderm.

3. Der Mesodermkeim löst sich in Wanderzellen auf, welche 1. die subcutane Ringmuskulatur bilden, 2. den Urdarm und dessen Ausstülpungen mit einem Muskelbeleg umhüllen, 3. zum Theil in der Furchungshöhle schweben bleiben, um später einen Theil des inneren Skelets (Kalkring, Madreporenköpfchen etc.), ferner wahrscheinlich die fünf Längsmuskeln und die Geschlechtsdrüse zu bilden.

4. Die Furchungshöhle der abgefurchten Blastula ist mit einer Eiweiss oder auch noch Fett enthaltenden Flüssigkeit erfüllt, welche von den Furchungszellen abgesondert ward und die Rolle eines ungeformten Nahrungsdotters, bei *Cucumaria* auch noch nebenbei die eines hydrostatischen Apparates (im Kopfkegel) spielt.

5. Das Hautskelet der jungen *Cucumaria* entsteht im eigentlichen Ectoderm, nicht in den von METSCHNIKOFF als »Cutiszellen« bezeichneten Mesodermzellen. Die bindegewebige Cutis ist demnach wahrscheinlich ein Product des Ectoderms.

6. Die Blutzellen in der Leibeshöhle wie in den Wassergefässen entstehen, wie schon KOWALEWSKY beschrieben hat, durch Abschnürung von der inneren Zellenlage (Entoderm) der Peritoneal- und Wassergefässblase (vergl. Taf. X, Fig. 8 b).

7. Der sogenannte Schlundkopf der Holothurien bildet sich aus einer oralen Einstülpung des Ectoderms, der übrige Theil des Darmes aus dem hinteren Abschnitt des Urdarms.

8. *Holothuria tubulosa* durchläuft eine vollkommene Metamorphose, *Cucumaria* eine unvollkommene.

9. Aus den Peritonealblasen (Lateralscheiben METSCHNIKOFF's) entsteht allein das Peritoneum.

10. Der Larvendarm ist mit Geisselzellen ausgekleidet. Die Wassergefässe besitzen zerstreute, die Peritonealblasen nur ganz vereinzelte Wimper- oder Geisselzellen.

11. Die Furchungshöhle der Larve wird schliesslich durch die sich

ausdehnenden Peritonealblasen verdrängt. Da die Peritonealblasen aber, sowie auch das Wassergefässsystem, nur (abgeschnürte) Ausstülpungen des Urdarms sind, so erscheint der Gastrovascularraum der Coelenteraten homolog jener Urdarmhöhle der Echinodermen nebst deren hohlen Anhängen (Körperdarm plus Wassergefässsystem plus Peritonealblasen)<sup>1)</sup>. Durch diese Homologisirung scheint die Verbindungsbrücke zwischen Coelenteraten und Echinodermen geschlagen!

12. Die Verwandlung der Echinodermenlarven kann nur als Metamorphose, nicht als Generationswechsel aufgefasst werden. Selbst die von JOH. MÜLLER (Zweite Abhandl. 1848, p. 29—34) aufgestellte Ansicht von der »Coexistenz des Principis des Generationswechsels und der Metamorphose bei der Entwicklung der Echinodermen« muss, angesichts der neueren Untersuchungen über Persistenz des Larvendarms etc. aufgegeben werden.

13. Mangelhafte Ventilation während der Eifurchung kann Veranlassung geben zu abnormen Bildungen, welche schliesslich zu einer Oberflächenvergrösserung und einem dadurch ermöglichten ergiebigeren Gasaustausch führen (vorzeitige Einstülpung, warzenartige oder wulstförmige Ausstülpungen, Zerfall des Embryos in mehrere, theilweise oder sogar gänzliche Auflösung des Embryos in Wimperzellen). Wahrscheinlich wird es gelingen, solche pathologische Missbildungen wenigstens zum Theil auf ein einfaches, rein mechanisches Moment zurückzuführen, nämlich auf die durch angesammelte Kohlensäure bewirkten Contractionen der einzelnen Embryonalzellen.

14. Demnach kann die Annahme, dass äussere mechanische Reize Veranlassung geben können zur Bildung neuer Organsysteme (wie etwa Einstülpungen, Ausstülpungen, Wimperorgane), nicht ohne Weiteres von der Hand gewiesen werden, — so wenig solch eine Hypothese auch mit den complicirten Anpassungs- und Vererbungsgesetzen der DARWIN'schen Lehre zu harmoniren scheint<sup>2)</sup>.

1) E. METSCHNIKOFF'S Ausspruch bedarf obiger Berichtigung. Jener Forscher sagt: ». . . So sehen wir, dass sich bei den Echinodermenlarven eine geräumige Leibeshöhle bildet, welche mit der definitiven Körperhöhle durchaus in keinem genetischen Zusammenhang steht; die letztere entsteht im Innern der sogenannten Lateralscheiben, welche in letzter Instanz aus dem primitiven Darm ihren Ursprung nehmen. Der coelenterische Apparat ist eben mit der Peritonealhöhle des definitiven Echinodermenkörpers, nicht mit der Leibeshöhle der Echinodermenlarven in Parallele zu stellen«. (Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme, in dieser Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.)

2) Eine ausführliche auf Experimente gestützte Discussion über das in 13 und 14 erwähnte Thema werde ich im Laufe des Sommers veröffentlichen.

## Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnung:

- a*, Afteröffnung,
- bl*, Blastoderm,
- ek*, Ectoderm,
- en*, Entoderm,
- f*, Furchungshöhle,
- g*, »Gallertkern«,
- m*, Mesoderm,
- m'*, äussere Mesodermplatte (Hautmuskelschlauch),
- m''*, innere Mesodermplatte (Musculatur des Darms und der Wassergefässe),
- o*, Mundöffnung,
- w*, Wimperwulst,
- x*, Wassergefässporus,
- A*, Munddarm, d. h. derjenige Theil des Darmcanals, welcher sich zuletzt und zwar durch die orale Einstülpung des Ectoderms in der vorderen Körperhälfte bildet. Aus ihr entsteht der Schlundkopf.
- B*, Körperdarm, d. h. der von der ursprünglichen aboralen Einstülpung abgeschnürte Theil des Urdarms,
- H*, Steincanal,
- K*, Kopfkegel,
- N*, Nucleus,
- P*, Peritonealblasen:
- Pr*, rechte,
- Pl*, linke,
- U*, Urdarm (aborale Einstülpung des Blastoderms),
- V*, Wassergefässblase,
- VP*, Vasoperitonealblase.

### Taf. IX u. X.

#### Holothuria tubulosa.

Alle Zeichnungen sind nach frischen Präparaten angefertigt. Vergr. 200—300.

Fig. 1. Sechs Stunden nach der Befruchtung. Optischer Querschnitt. *n*, Kernhof, *α*, Follikelhaut, *z*, Kern in derselben. Die bei dem reifen Ei zwischen Dotter und Follikelhaut sich vorfindende, radiär gestreifte Gallertzone ist schon verschwunden.

Fig. 2. Blastula, 15 Stunden nach der Befruchtung. Die Furchung ist fast vollendet. *S*, Spermatozoon, *μ*, Mikropyle. Manche Blastodermzellen tragen schon eine Geissel. Die Blastula rotirt in der Follikelhaut langsam und unsicher.

Fig. 3. Gastrula, 23 Stunden nach der Befruchtung, an einem hangenden Tropfen in der feuchten Kammer beobachtet. Optischer Längsschnitt. Von dem sich später einstülpenden Theile des Blastoderms (d. h. dem Entoderm) *en* schnüren sich einige wenige Zellen, der Mesodermkeim, *ab*, welche auf Kosten des Gallertkerns sich nähren und vermehren. Die Follikelhaut ist schon lange zerrissen und abgeworfen.

Fig. 4. Eine Ectodermzelle desselben Individuums, 800mal vergrössert.

Fig. 5. Die durchsichtige Larve, von der Bauchseite aus gesehen, 44 Stunden nach der Befruchtung. Der Urdarm *U* zeigt in der Mitte schon eine Einschnürung, welche die spätere Trennungsstelle der Vasoperitonealblase vom Hinterdarm andeutet. *R*, grüne Körner enthaltende Zellen des Wimperwulstes *w*.

Fig. 6. Optischer Längsschnitt einer Larve 51 Stunden nach der Befruchtung. Vom Urdarm *U* hat sich die Vasoperitonealblase *VP* abgeschnürt.

Fig. 7. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. *A*, Vorderdarm (Atrium), durch Einstülpung des Blastoderms sich bildend. Wimpern und Mesodermzellen sind weggelassen.

Fig. 8. Optischer Längsschnitt einer Larve, 69 Stunden nach der Befruchtung, vom Rücken aus gesehen. *b*, Blutzellen in der Vasoperitonealblase. *R*, grüne Körner enthaltende Zellen des Wimperwulstes, *p*, Darminhalt. Vorderdarm und Hinterdarm haben sich schon zu einem Rohre vereinigt. Die Vasoperitonealblase ist auf die linke Seite gerückt. Die Figur ist nur insofern ungenau, als die verschiedenen optischen Querschnitte nicht genau in derselben Ebene liegen.

Fig. 9. Die durchsichtige Larve in schwimmender Stellung, 71 Stunden nach der Befruchtung. *st*, verticale Achse, um welche die Larve langsam rotirt, indem sie sich zugleich geradlinig oder in weiten Kreisen, oder Spiralen fortbewegt.

Fig. 10. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. Mesoderm und Wimpern sind weggelassen.

Fig. 11. Darmcanal einer fast vier Tage alten Larve. Die aus dem Mesodermkeim hervorgegangenen Wanderzellen *M* legen sich auf die Darmwandung und bilden, unter endlichem Verlust ihres Kerns, den Ringmuskelbeleg. Mit Hülfe der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 12. Larve, hundert Stunden nach der Befruchtung. *st*, Rotationsachse. Die Vasoperitonealblase ist in drei gesonderte Blasen zerfallen: die Gefässblase und die beiden Peritonealblasen.

Fig. 13. Profilsansicht derselben Larve, schematisch. Wimpern und Mesoderm sind weggelassen, nur die dem Stein canal *x* auflagernden Mesodermzellen sind gezeichnet.

Fig. 14. Skizze der Eingeweide derselben Larve, 7 Stunden später.

Fig. 15. Zwei Wander-(Mesoderm-) Zellen; die eine in Theilung begriffen. Ausser dem Kern bemerkt man noch eine wechselnde Zahl von grösseren und kleineren Vacuolen. Die Bewegung der Pseudopodien ist eine mässig lebhaft.

#### Taf. XI—XIII.

##### *Cucumaria doliolum*.

Auf Zeitangaben habe ich hier verzichten müssen, da mir die betreffenden Notizen abhanden gekommen sind.

Fig. 16. Ein am Wasserspiegel schwimmendes Ei, in der Furchung begriffen. *n*, Kernhof.

Fig. 17. Vollkommen abgefurchte Blastula. *S*, der Theil des Blastoderms, welcher später durch Einstülpung zum Urdarm wird. Sämmtliche Zellen sind Geisselzellen.

Fig. 18. Die Blastula vergrössert sich, während das Blastoderm dünner wird. *m*, Mesodermkeim, *a*, Ort, wo später der After liegt, *g*, Gallertkern (Furchungshöhle), *g'*, Gerinnsel.

Fig. 19. Gastrula vom Ende des zweiten Tages, im Längsschnitt. Genau nach einem in Balsam aufbewahrten Carminpräparat. Die Wanderzellen haben sich theils gegen das Ectoderm (z. B. bei *d*) gelegt, um später zur Ringmusculatur zu werden; grösstentheils liegen sie noch frei in der Furchungshöhle. *S*, der zum Urdarm sich einstülpende Theil des Blastoderms. 392/1.

Fig. 20. Längsschnitt einer älteren Gastrula 400/1.

Fig. 21. Sagittaler Längsschnitt einer Larve vom Ende des vierten Tages. 400/1.

178 E. Selenka, Zur Entwicklung der Holothurien (*Holoth. tubulosa* u. *Cucum. doliolum*).

Fig. 22. *A, B, C*, Entstehung der Gefäßblase und der beiden Peritonealblasen aus dem Urdarm. *h*, der Ort, wo später der Munddarm mit dem Körperdarm zusammentrifft.

Fig. 23. Eine schwimmende Larve.  $\Theta$ , Wasserspiegel,  $\xi$ , Kopflappen, mit kleinen Oeltröpfchen gefüllt. 200/4.

Fig. 24. Das Wassergefäßssystem ist durch einen blauen Ton hervorgehoben; zugleich ist es plastisch gezeichnet, während die übrigen Larventheile nur in optischen Längsschnitten angegeben sind. Zur besseren Uebersicht sind ferner alle Zellkerne des Mesoderms roth gedruckt. Die beiden Peritonealblasen *PP* sind durchaus roth, deren Kerne schwarz angegeben. 420/4.

*E*, Ringcanal mit den fünf Tentakelblasen,

*F*, die fünf Ambulacralcanäle, von denen der bauchständige

*G*, zwei Saugfüßchen trägt.

*X*, Steincanal,

*F*, Nahrungsballen im Darmlumen,

*M*, Wanderzellen (Mesoderm),

*P'*, Wandung der Peritonealblase,

*m'*, innere Mesodermplatte (Musculatur des Darms und Wassergefäßsystems),

*m''*, äussere Mesodermplatte (subcutane Ringmusculatur).

$\delta$ , aus den Wimperreifen stammende Geisselzellen.

† Pol'sche Blase, abgeschnitten.

Die Umkleidung des Wassergefäßsystems mit Muskelzellen ist in der Lithographie etwas zu glatt und regelmässig wiedergegeben!

Fig. 25. Aeltere Larve in schwimmender Haltung.  $\Theta$ , Wasserspiegel. 200/1.

*T*, die fünf Tentakel, welche fast ganz eingezogen werden können, sowie auch *G*, die beiden Saugfüßchen.

Der Kopfkegel *K* hatte schon früher (Fig. 24) das Wimperkleid abgeworfen.  $\xi$ , Oeltropfen.

Fig. 26. Optischer Querschnitt durch einen Tentakel desselben Individuums. 500/4.

$\delta$ , eine aus dem Wimperreif stammende, zufällig mitgenommene Geisselzelle.

*b*, Blutkörperchen im Wassergefäßsraum des Tentakels,

*c*, Cuticula,

*en*, Entoderm. Vereinzelte Zellen tragen Wimpern oder Geisseln.

Fig. 27. Kalkkörper im Ectoderm derselben Larve Fig. 25.

Fig. 28. Eine Larve in kriechender Stellung. Die Wimperreife sind verschwunden. Der Kopfkegel ist rückgebildet und sein Inhalt, der Oeltropfen, resorbiert. — Nach dem Leben gezeichnet.

*D*, Saugfüßchen mit stützender Kalkplatte.

*S*, Kalkplatten des Ectoderms.

Der Kalkring ist schon vorhanden, konnte jedoch nicht eingezeichnet werden.

#### Pathologische Embryonen.

Fig. 29. *Hol. tubulosa*. — Blastula.

Fig. 30. » »

Fig. 31. » »

Fig. 32. » »

Fig. 33. *Cucumaria doliolum*. *M*, Mesodermkeim.

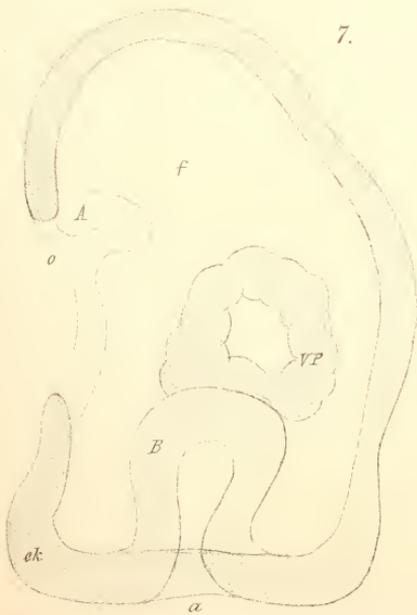
Fig. 34. » »

5

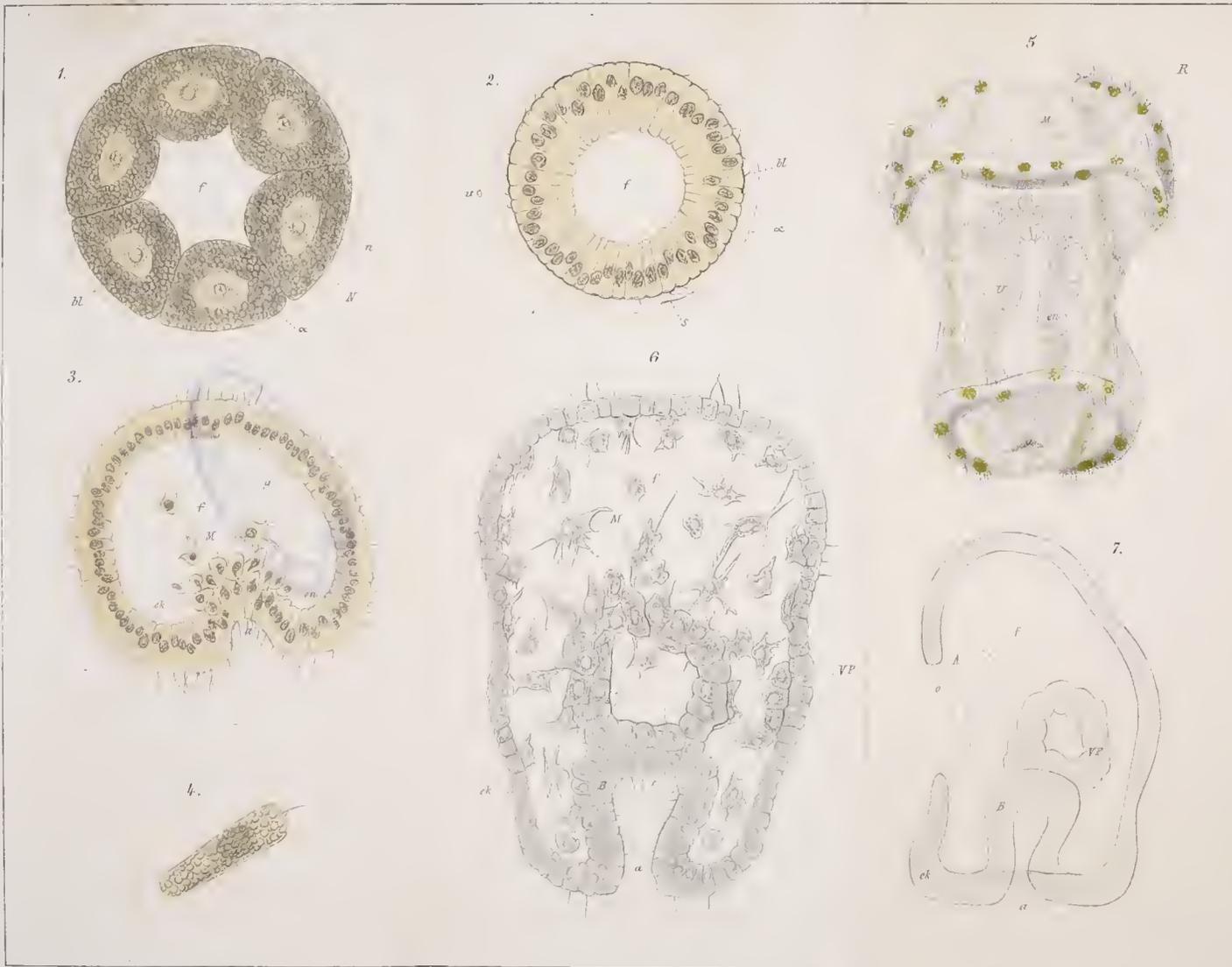
R

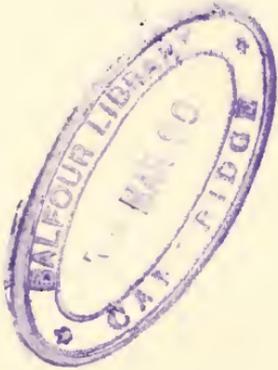


7.









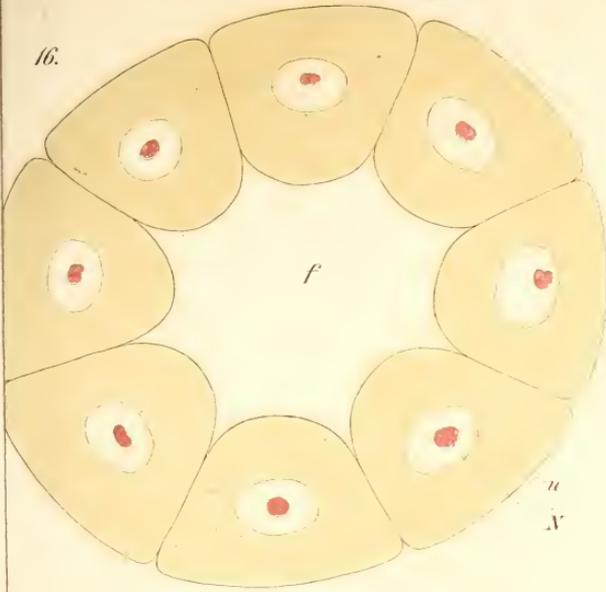




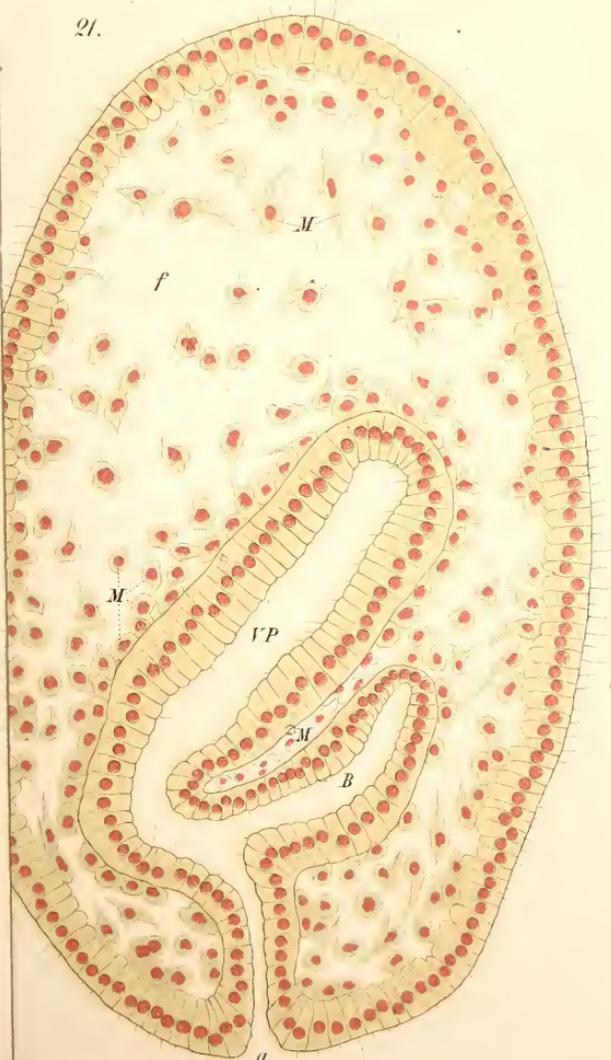




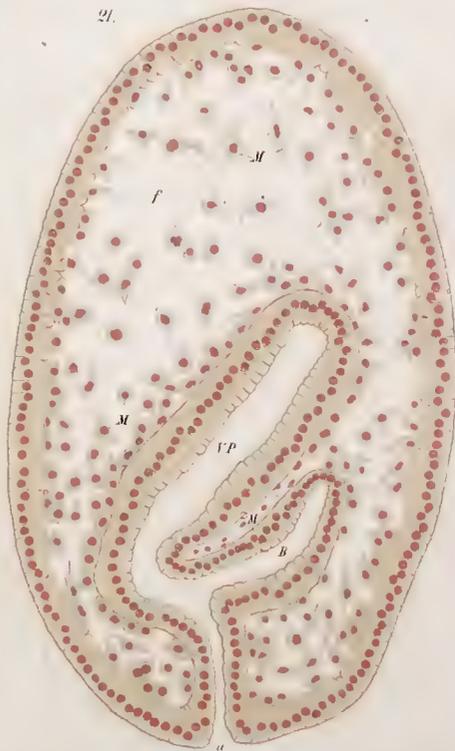
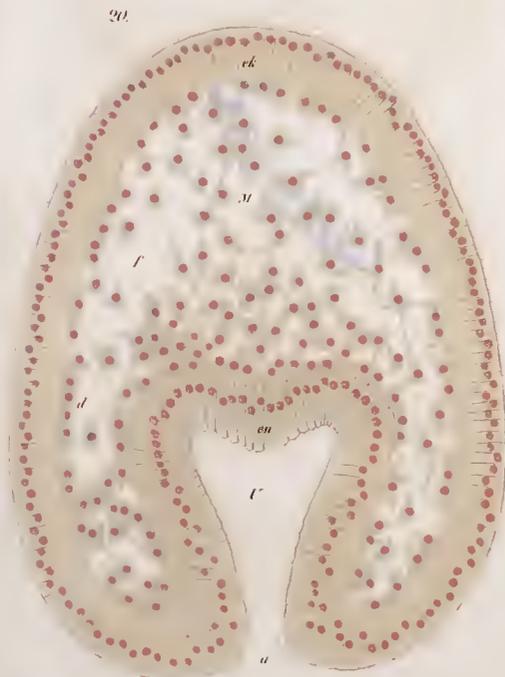
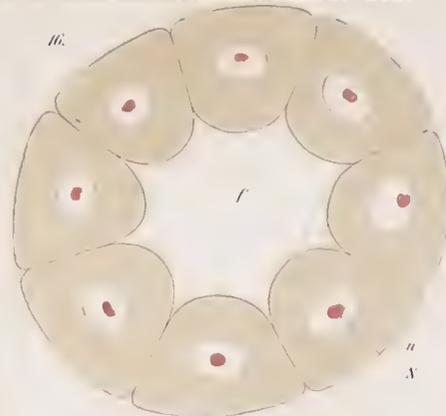
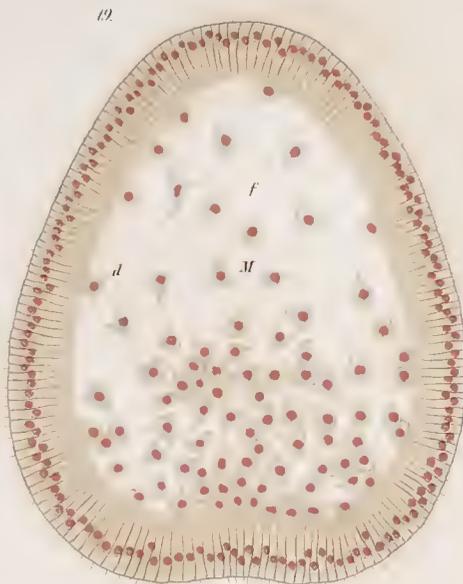
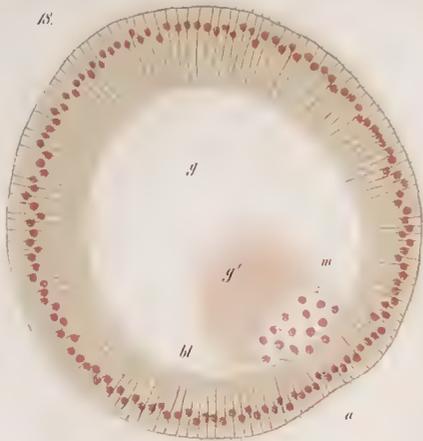
16.



21.





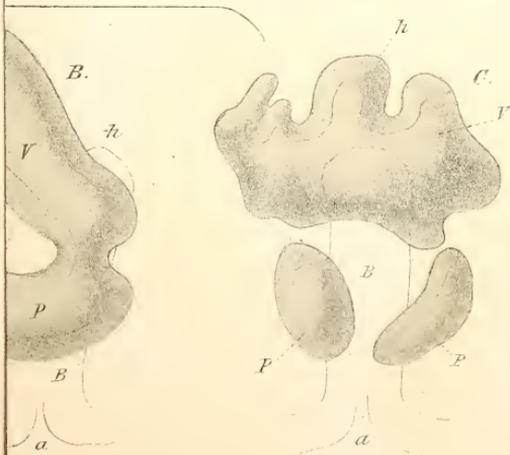
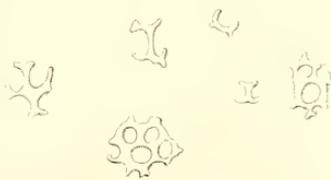




(b)



27.



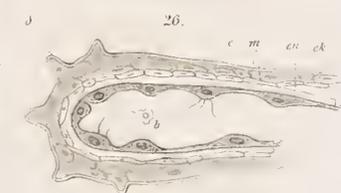


24

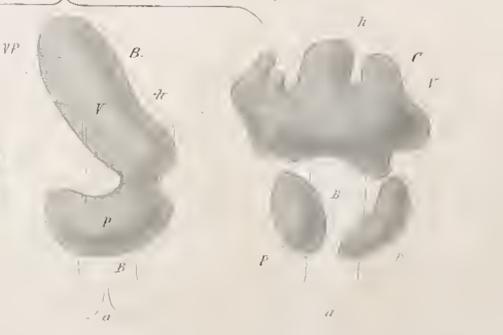


Selenka del.

(c)



(c)



Tafel Anst. v. G. Selenka





# 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: 1876

Band/Volume: [27](#)

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

Artikel/Article: [Zur Entwicklung der Holothurien \(\*Holothuria tubulosa\* und \*Gucumaria doliolum\*\). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie 155-178](#)