

Keimblätter und Organanlage der Echiniden ¹⁾.

Von

Dr. Emil Selenka,
Professor in Erlangen.

Mit Tafel V—VII.

Die nächste Veranlassung zu der vorliegenden Untersuchung gab mir der Wunsch, die Anlage und das Schicksal der Keimblätter sowie die physiologische und morphologische Bedeutung der Larvenorgane bei Echiniden dem Verständnisse näher zu führen. In diesem Sinne reiht sich meine Mittheilung an eine frühere Arbeit über die Entwicklungsgeschichte einiger Holothurien ²⁾, und bezweckt wie jene vorläufig nur eine Darstellung der gewonnenen Resultate.

Vorbemerkung.

Die folgenden Untersuchungen wurden um Ostern 1879 in der zoologischen Station zu Neapel angestellt. Fünf geschlechtsreife Echiniden-species wurden erhalten: *Echinus miliaris*, *Toxopneustes brevispinosus*, *Strongylocentrotus lividus*, *Arbacia pustulosa* und *Echinocardium cordatum*; auf diese beziehen sich die folgenden Mittheilungen.

Wenn die künstliche Befruchtung bei Echinodermen auch schon sehr häufig ausgeführt worden ist, zuerst von K. E. VON BAER ³⁾, später von JOH. MÜLLER, KROHN, A. AGASSIZ, W. BUSCH u. A., so will ich hier doch in Kürze ein Verfahren besprechen, welches fast immer zum Ziele führt und die Züchtung normaler Larven ermöglicht.

Behufs künstlicher Befruchtung ist es rätlich, die Geschlechts-

1) Als vorläufige Mittheilung im Auszuge erschienen in den Sitzungsberichten der physikal.-medicin. Societät zu Erlangen 1879.

2) Diese Zeitschrift. Bd. XXVII.

3) Bei *Toxopneustes brevispinosus*. Auszug aus einem Berichte des Akademikers v. BAER, aus Triest, vom 1. (13.) Nov. 1845 in: Bulletin de la classe phys.-math. St. Pétersbourg. t. V. 1847. p. 234 u. f.

organe, nachdem sie durch Zertrümmern der Schale blossgelegt sind, durch einen Skalpellschnitt einzuschneiden; fliessen die Geschlechtsstoffe sofort reichlich aus, so sind dieselben reif. Zunächst werden die ausgetretenen Eiermassen mit dem Messer abgehoben und in ein Schälchen mit Seewasser abgespült. Die Geschlechtsdrüsen selbst im Wasser abzuspülen ist unzweckmässig, weil auf diese Weise immer zahlreiche unreife Eier sowie Fetzen des Ovariums in das Wasser gerathen und später Fäulniss veranlassen. Nachdem man von einigen Weibchen die Eier entnommen, fügt man denselben einen stecknadelknopfgrossen Tropfen reifen Spermias hinzu und rührt um. Nach einigen Minuten ist die Befruchtung geschehen. Die befruchteten Eier werden auf mehrere, mit reinem oder filtrirtem Seewasser gefüllte, einige Liter fassende Gläser vertheilt.

Um genügende Ventilation und Bewegung des Wassers herzustellen, dienen einige wenige, in Seewasser abgespülte lebenskräftige Fadenalgen (*Ulva* eignet sich weniger), welche am zweckmässigsten durch ein Steinchen am Boden der Gefässe festgehalten werden, damit der unter dem Einflusse der Lichtstrahlen erzeugte Sauerstoff auch den unteren Wasserschichten zu Theil werde.

In den ersten 10—24 Stunden bleiben die Embryonen am Boden liegen; falls das Wasser trübe sein sollte, lässt es sich also noch leicht abheben und erneuern; später aber, wie auch KRONN angiebt, durchbrechen sie die Dotterhaut und durchschwärmen das Wasser in allen Richtungen, halten sich aber bald gern dicht unter dem Wasserspiegel, wo sie mit einem Haarpinsel oder der Pipette leicht herausgehoben werden. Findet sich nach Verlauf von zwei Tagen noch ein grösserer Rest von Eiern am Grunde des Gefässes, so müssen diese sorgfältig entfernt werden. Erst gegen Ende des dritten Tages oder noch später bedürfen die Larven der Nahrung, die sich bis dahin auch immer schon reichlich eingefunden hat.

Unter Beobachtung der erwähnten Cautelen verläuft die Entwicklung in den ersten Tagen fast immer ganz normal. Früher oder später aber zeigen sich Abnormitäten und Monstrositäten, weniger wohl in Folge mangelnder Nahrung, als aus anderen schwer zu bestimmenden Gründen. ALEX. AGASSIZ¹⁾ räth an, die Gläser in grössere Wasserkübel zu setzen und so eine gleichbleibende Temperatur zu erzielen; aber auch diese Vorsichtsmassregel nützt nichts auf die Dauer, die Entwicklung geht schleppend langsam weiter, sistirt endlich und die Larven gehen zu Grunde. Es ist mir nicht gelungen, normale Larven über ein Alter von 8—14 Tagen hinaus zu züchten, doch glückte es bis zu diesem Ter-

1) Embryology of the Starfish, in: Contrib. to the Nat. Hist. of the United States. Vol. V. 1864.

mine vollständig, wie ich aus der Vergleichung vieler Individuen unter einander und mit frisch eingefangenen, in einem sehr feinen Seidennetze im Auftrieb gefischten Larven constatiren konnte. Jedenfalls ist grosse Vorsicht beim Studium der gezüchteten Thiere zu empfehlen; die von DERBÈS¹⁾ abgebildeten Larven sind z. B. sammt und sonders abnorm oder monströs, wie aus der reichlichen Entwicklung der Mesodermzellen und den frei vorstehenden Kalknadeln schon zu ersehen ist.

Zum Zwecke der Beobachtung wurden die Embryonen oder Larven in einen flach ausgebreiteten, am Deckglas hangenden Tropfen gebracht und in der feuchten Kammer eingeschlossen. Ich bediene mich seit einigen Jahren mit grossem Vortheile einfacher, aus circa 3 mm dickem Spiegelglas gefertigter Ringe²⁾ von circa 40 mm Durchmesser und einer inneren Oeffnung von 12—20 mm. Zur Herstellung der feuchten Kammer wird der Ring auf einen grösseren Objectträger gelegt und mittels eines zufließenden Tropfens Seewasser, welcher sich durch Capillarattraction sofort ausbreitet und einen vortrefflichen Verschluss bildet, unverschiebbar fixirt. Um Verdunstung zu verhüten, wird auf den Boden der Kammer noch ein Tropfen Seewasser gebracht. Nachdem dann der obere innere Rand des Ringes mit Seewasser befeuchtet ist, bildet man den Verschluss durch das aufgelegte Deckgläschen. Einen halben oder ganzen Tag erhalten sich die Larven ganz frisch und gesund.

Die Furchung³⁾.

Die Eier der Echiniden, wie überhaupt aller Echinodermen, erleiden eine totale Furchung. Während der ersten Furchungsstadien sind meistens alle Zellen von gleicher Grösse. HAECKEL⁴⁾ nennt diese Art der

1) Observations sur le mécanisme et les phénomènes qui accompagnent la formation de l'embryon chez l'oursin comestible in: Ann. des Sc. nat. III Série. Tom. VIII. 1847. p. 80—98. Pl. V. — DERBÈS beobachtete hier schon eine »radiation un peu confuse« des sich furchenden Eies.

2) Solche »Glasinge für feuchte Kammern« fertigt der Glasermeister H. VOGEL in Giessen das Dutzend zu 6 $\frac{1}{2}$ Mark.

3) Ich übergehe hier die bekannten Veränderungen, welche das Ei der Echiniden durch die Befruchtung erleidet und will nur einer in Vergessenheit gerathenen Mittheilung v. BAER'S (a. a. O.) hier gedenken. Schon im Jahre 1845 beobachtete v. BAER die Wanderung des Eikerns in das Centrum des Eies nach erfolgter Befruchtung; er constatirte das Verbleiben des Kerns während der Theilung, sah die Streckung desselben, das »Ausspossen«, die »Anschwellung an beiden Seiten«, die »Verflüssigung«, das »Wachsthum vor der Theilung« und die Art der Trennung der beiden Kernhälften. Auch im Froschei schwinde der Kern nicht während der Theilung, wie BAGGE und KÖLLIKER behaupteten.

4) E. HAECKEL, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere, in: Jenaische Zeitschrift. Bd. IX. 1875.

Furchung die primordiale und vindicirt ihr den Charakter der ursprünglichen Theilung des thierischen Eies überhaupt, eine Annahme, für welche sich Gründe und Gegengründe beibringen lassen. Da wir gegenwärtig noch nicht wissen, auf welchem Wege und durch welche Zwischenformen sich die Keimblätterthiere aus den Protozoen entwickelt haben, da ferner bei den niedrigsten Coelenteraten, den Schwämmen, die »primordiale« Furchung durchaus nicht die Regel ist, so möchte ich die gleichmässige totale Furchung lieber als reguläre bezeichnen.

Wie bei anderen Echinodermen, so werden auch bei den Echiniden sehr bald Grössendifferenzen zwischen den einzelnen Furchungszellen wahrnehmbar, sobald nämlich die Zahl derselben über 16 oder 32 hinausgeht: die am hinteren Blastulapole gelegenen Zellen sind höher und grösser. Aus diesem verdickt erscheinenden Theile des Blastoderms entsteht, wie auch bei allen übrigen Echinodermen, Entoderm plus Mesoderm.

Kann daher die Eifurchung der Echinodermen im Allgemeinen als eine reguläre bezeichnet werden, so kommen daneben immer einzelne Fälle von inäqualer Furchung (HAECKEL) vor, indem schon bei den Furchungszellen dritter, zweiter, ja sogar erster Ordnung Grössendifferenzen auftreten, wie METSCHNIKOFF bei Ophiurideen, ich selbst bei Holothurien und nun auch bei Echiniden fand. Mag man immerhin diese Fälle von inaequaler Furchung als Ausnahmen bezeichnen, so sind sie doch keineswegs pathologisch, wie die ganz normale Weiterentwicklung lehrt.

Fassen wir also allein die äusseren Formverhältnisse der Furchungskugeln ins Auge, so lassen sich reguläre und inäquale Furchung nicht streng scheiden. Aber auch in morphologischer Beziehung erscheinen beide Furchungsmodi nicht wesentlich verschieden und zwar aus folgenden Gründen.

Wir wissen, dass der Ort, an welchem das Spermatozoon in den Dotter eindringt (und der gewöhnlich oder oft mit der Austrittsstelle der Richtungskörper aus dem Dotter zusammenfällt), schon die Lage der ersten Furchungsebene ziemlich genau bestimmt; dass mit dem Eindringen des Spermatozoons, also auch schon die Längsachse des späteren Embryos rechtwinklig zur ersten Furchungsebene fixirt ist. In Eiern mit inäqualer Furchung ist mit der Festlegung der ersten Furchungsebene aber auch schon das Vorn und Hinten des Embryos bestimmt, indem bekanntermassen die grössere Furchungszelle dem hinteren Körperabschnitte entspricht. Wenn sich nun auch für die regulär sich abfurchenden Eier nicht immer eine solche frühzeitige Orientirung des Embryos constatiren lässt, so muss man dieselbe doch zweifellos als

bestehend annehmen. Aber selbst im entgegengesetzten Falle würde sich der morphologische Unterschied zwischen regulärer und inäqualer Furchung reduciren auf die etwas früher oder später eintretende Scheidung der Furchungszellen in ectoderme und entoderme. Es ist aber wahrscheinlich, dass solch ein Unterschied nicht existirt.

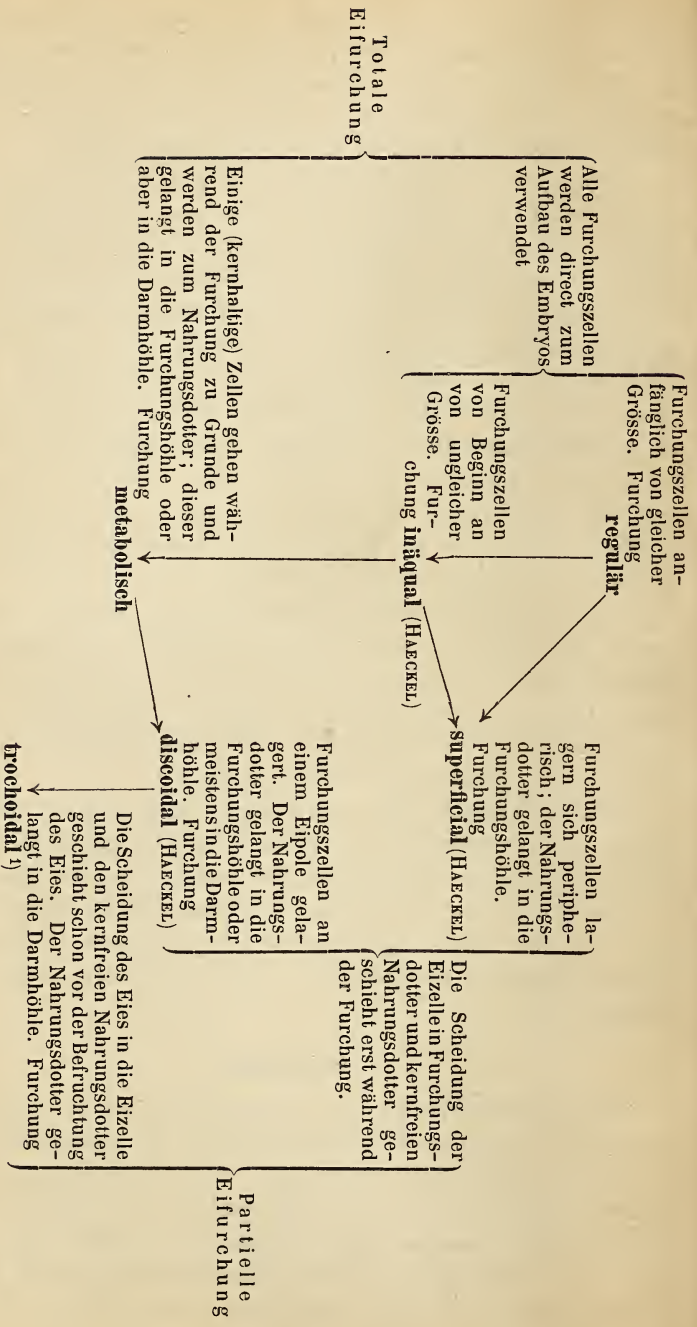
Reguläre und inäquale Furchung sind daher als principiell gleichartige Vorgänge und nur als Modificationen eines und desselben Bildungstypus zu betrachten. Allerdings muss die Verschiedenheit zwischen beiden Furchungsmodi ihre Bedeutung haben, die aber bisher noch nicht verstanden ist, von der sich jedoch dies wenigstens sagen lässt, dass sie auf physiologischem Gebiete zu suchen sei; und damit ist doch Etwas gewonnen. Schlussfolgerungen auf die Phylogenie machen zu wollen auf Grund jener verschiedenen Furchungsarten erscheint aber um so weniger gestattet, als reguläre und inäquale Furchung innerhalb der einzelnen Thiertypen oft regellos neben einander vorkommen, so dass wir nicht sowohl die Organisation als vielmehr die Lebensweise des Mutterthieres wie des Embryos als Veranlassung zu Modificationen der Keimblätteranlage betrachten müssen.

Für kategorisch verschieden kann ich erst jenen Furchungsmodus ansprechen, bei welchem ein oder mehrere Furchungszellen zum Nahrungsdotter werden, indem dieselben, früher oder später, ihre Zellennatur einbüßen. Diese Art der Furchung, welche von HAECKEL unter die inäquale Furchung einregistriert wurde, aus welcher sie offenbar auch herzuleiten ist, nenne ich die *metabolische*.

Eine Uebersicht dieser Verhältnisse lässt sich in umstehendem Schema (p. 44) gewinnen, in welchem die Pfeile zugleich die muthmassliche Ableitung der verschiedenen Furchungsarten von einander andeuten sollen. Auch die complicirteren Furchungsmodi sind mit aufgenommen. Wie die durch »Spaltung« sich vollziehende Keimblätteranlage in dieses Schema einzureihen sei, werde ich an einem andern Orte auszuführen haben.

Gallertkern.

Bekanntlich lagert sich bei allen Echinodermen im Furchungsraume der Blastula ein gerinnbarer Nahrungsstoff, der sogen. Gallertkern ab, der zugleich die Function einer Stütze für die Blastodermzellen erfüllt. Dieser Gallertkern ist in letzter Instanz auf die helle Grenz- oder Rindenschicht des unbefruchteten Eies zurückzuführen, indem diese schon beim Beginn der Furchung sich zwischen den Furchungszellen ansammelt, um nach und nach, durch Aufnahme von Wasser und neuen Nahrungstoffen aus den Blastodermzellen, zu einem grossen Nahrungsdotter her-



1) Es scheint mir geboten, die hier als trochoidale bezeichnete Furchung von der discoidalen morphologisch zu trennen. Denn das der trochoidalen Furchung unterliegende Ei hat nicht mehr, wie jenes, den Formwerth einer Zelle, sondern einer Zelle plus getrenntem angelagerten Nahrungsdotter. Streng genommen wäre die Furchung der Eizelle in diesem Falle eine totale.

anzuwachsen. Auch Fettstoffe werden allmählig in diesen Gallertkern¹⁾ abgelagert, wie die Schwärzung nach Einwirkung von Osmiumsäure lehrt. Erst mit der Vergrößerung der Peritonealsäcke verflüssigt sich dieser Gallertkern, um sich endlich, verdrängt von der Peritoneal- oder Leibeshöhle, auf eine Kammer in der Nähe des Mundes zurückzuziehen.

Ein Morulastadium im Sinne HAECKEL's, bei welchem die Furchungszellen anfangs in einem gemeinsamen Punkte sich berühren, kommt nach dem Gesagten hier ebensowenig, wie bei den übrigen Echinodermen vor, indem schon die ersten beiden Furchungshalbkugeln von einer Zwischenschicht getrennt sind.

Dieser Modus der Furchung und der Bildung eines Nahrungsdotters bildet (in physiologischem Sinne genommen) den Uebergang zu der von HAECKEL als superficiale bezeichneten partiellen Furchung, wie sie für das Insecten-Ei charakteristisch ist. In beiden Fällen wird von Beginn der Furchung an ein Theil der Eizelle in die Blastodermhöhle geschafft; aber während bei den Echinodermen dieser Nahrungsdotter unbedeutend ist und ganz allmählig an Grösse zunimmt, geht dieser Process der Absonderung von Nahrungsstoff bei dem Insecten-Ei sehr rasch von Statten — ob in ganz derselben Weise wie bei den Echinodermen, bleibt freilich noch zu untersuchen. —

Jede Blastodermzelle trägt eine sehr lange und feine Geissel; nur bei *Arbacia pustulosa* sind die Geisseln merklich dicker, wie denn auch die Gastrula dieser Species sich in ihrem Aeusseren von den übrigen Larven unterscheidet.

Mesodermkeim.

Wenn nicht schon im Anfange der Furchung eine Grössendifferenz der Furchungszellen auftritt (wie es zuweilen abnormer Weise geschieht, und in welchem Falle die grössere der beiden Furchungszellen dem hinteren Körperabschnitte entspricht), so macht sich ein solcher Unterschied doch spätestens bei der Blastula von 16 oder 32 Zellen geltend. Der verdickte Theil des Blastoderms entspricht, wie bei den übrigen Echinodermen so auch hier, dem Entoderm plus Mesoderm.

Bei den sehr durchsichtigen Larven von *Echinus miliaris* und *Toxopneustes brevispinosus* konnte die Entstehung des Mesoderms sehr genau verfolgt werden (Fig. 4—5, 21, 38—39). In der Mitte des verdickten Theiles des Blastoderms entsteht, zusammenfallend mit der Längsachse der späteren Gastrula, von innen her eine trichterartige Vertiefung,

1) V. HENSEN betrachtete schon den »Gallertkern« als »Secretgewebe«. Nachtrag zu dem Aufsätze über die Brachiolaria des Kieler Hafens in: Archiv f. Naturgeschichte. 1863. p. 363.

welche sich nach ungefähr einer Stunde in eine spaltartige Rinne verlängert, die erst nach erfolgter Bildung des Mesodermkeims wieder verstreicht. Durch diese Rinne ist auch die seitliche Symmetrie des Larvenkörpers fixirt; beiderseits nämlich von diesem Spalt entstehen durch Theilung einer geringen Anzahl von Entodermzellen die Mesodermkeime in Form von zwei, je 4—8 Zellen umfassenden Zellhaufen, die sich bald vom Mutterboden abtrennen, um endlich als amöboide, noch mehrfacher Theilung unterworfenen Zellen den Gallertkern zu durchwandern. Zeitweilig können diese Wanderzellen durch die rasche, bald nach rechts bald plötzlich nach links herum in stetem Wechsel um die Längsachse rotirende Bewegung der Larve fortgeschleudert und zu einem äquatorialen Ringe angesammelt werden, bis sie endlich, wenn das Maximum der Rotationsgeschwindigkeit nach Bildung der Gastrula überschritten ist, ihre Eigenbewegungen wieder beginnen und mittels langer, oft verästelter Pseudopodien sich langsam durch den Gallertkern zerstreuen.

Diese Mesodermzellen erfüllen während des Larvenlebens dreierlei Functionen. Ein Theil derselben erzeugt unter Beibehaltung der amöboiden Natur das Kalkskelet als Cuticularbildung (Taf. V—VII). Man kann deutlich wahrnehmen, wie innerhalb zweier lateral-symmetrisch gelagerter Zellen zuerst ein Kalkkörnchen sich ablagert, wie jedes zu einem regelmässigen Dreistrahler auswächst (Fig. 6, 33), und wie die skeletogene Zelle sich dann auf einen Strahl zurückzieht, um unter steter Ablagerung von Kalksalzen (und organischer Achsensubstanz) an der weiterwachsenden Spitze sich fortzuschieben. Neue Mesodermzellen lagern sich an und bewirken das Wachsthum der andern beiden Strahlen, wieder andere erzeugen die Seitenäste. Eine Vermehrung und Theilung der Mesodermzellen findet zur Zeit der Skeletbildung der Larve nicht oder nur in sehr beschränktem Maasse statt. — Ein anderer Theil der Mesodermzellen wird zur Ringmuskulatur des Vorderdarms (Magen- und Hinterdarm bleiben selbst bei der Pluteusform noch ohne Muskelbeleg, zeigen also keine Contractionen); JOH. MÜLLER deutete sie irrthümlich als Ganglienzellen. — Ein dritter Theil wird zu sternförmigen oder spindelförmigen, als Suspensorien fungirenden contractilen Zellen, ausgespannt zwischen Bauch und Rücken oder zwischen Haut und Darm. — Ein Dutzend oder einige Dutzend Mesodermzellen bleiben an der inneren Körperwandung oder im Gallertkern liegen, um vermuthlich erst später während der Umbildung der lateral-symmetrischen Larve in das Radiärthier als Bildungsherde der Körper- und Darmmuskulatur zur Geltung zu kommen.

Die durch den paarigen Mesodermkeim zuerst angedeutete Lateral-symmetrie der Larve verwischt sich freilich wieder, indem die Meso-

dermzellen sich bald regellos durch den Gallertkern zerstreuen; trotzdem muss man annehmen, dass dieselbe erhalten bleibt und mit der später durch das Skelet bezeichneten zusammenfällt. Eines Beleges für diese Annahme bedürfte es wohl kaum, doch lässt sich die Richtigkeit der Vermuthung an monströsen und ungleich entwickelten Larven demonstrieren.

Im Widerspruch mit diesen Beobachtungen und Deutungen stehen die Angaben GREEFF's¹⁾ über die Entwicklung von *Asterias rubens*. GREEFF beobachtete » dass die Mesodermzellen nicht blos an der Stelle des Ectoderms hervorsprossen, an welcher später die Einstülpung erfolgt und die somit zum Entoderm wird, sondern dass dieselben an jeder Stelle des innern Umfangs des Ectoderms entstehen können, schon dann, wenn noch keine Andeutung einer Entodermbildung an der völlig einschichtigen Keimblase sichtbar ist . . . (die Mittelblattzellen) entstehen nun, wie es scheint, von Ectoderm und Entoderm zugleich«. Diese Angaben GREEFF's treffen allerdings auch für Holothurien und Echiniden zu, nur handelt es sich hier lediglich um pathologische Bildungen! Ungenügende Ventilation oder Erwärmung des umgebenden Wassers, Gegenwart faulender Stoffe u. s. w. rufen unvermeidlich allerlei abnorme und pathologische Bildungen hervor, wie mangelhafte Abfurchung, verspätete Einstülpung des Entoderms, sogar Zwillingsanlagen, und zu diesen krankhaften Symptomen gehört sicherlich auch die Losschnürung der Mesodermzellen vom Ectoderm. Bei durchsichtigen normalen Larven der Echiniden und Holothurien lassen sich die Mesodermzellen ganz gut zählen; sie sind bei der Pluteus- und Auricularienform nicht reichlicher als bei der ausgebildeten Gastrula. Und ebensowenig nimmt die Zahl der Ectodermzellen während jener Epoche zu; bei gesunden Thieren kann man sie auch niemals mit den Mesodermzellen verwechseln, welche letztere sich wohl gegen das Ectoderm anlegen, aber nimmermehr als Theilproducte der Ectodermzellen sich documentiren. Nur bei kranken und im Absterben begriffenen Larven tritt ein Zerfall der Ectodermzellen ein. Die Angabe GREEFF's muss ich demnach als ungenau und unrichtig zurückweisen.

Auch der Deutung METSCHNIKOFF's²⁾ muss ich auf das Bestimmteste entgegentreten, dass aus den Mesoderm- oder Wanderzellen lediglich

1) R. GREEFF, Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sechste Mittheilung in: Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwissensch. Marburg 1879. Mai. Nr. 4. p. 51—52.

2) E. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mit 12 Kupfertafeln, in: Mém. de l'Acad. Imp. des Scienc. St. Pétersbourg. VII^e Série. Tom. XIV. Nr. 8. 1869.

die Cutis sich bilde; vielmehr geht aus ihnen auch die Muskulatur hervor.

Gastrula.

Nachdem aus dem verdickten Theile des Blastoderms die paarigen Mesodermkeime ausgetreten sind, flacht sich derselbe ab und stülpt sich in die Furchungshöhle ein ¹⁾, unter unbedeutender Vermehrung der Zellen (Fig. 4—6, 21—25, 35). Im Laufe eines halben Tages ungefähr nimmt dieser »Urdarm« die Gestalt eines schlauchförmigen Rohres an, welches bald eine provisorische Anheftung an das Ectoderm, vermittels einiger weniger Mesodermzellen erfährt. Zuweilen fehlen diese contractilen Suspensorien, in welchem Falle dann der Gallertkern allein die Stütze für den Urdarm abgiebt.

Dass der Gastrulamund, d. h. die ursprüngliche Einstülpungsöffnung zum After der Larve werde, hat KROHN zuerst für einige Echiniden, A. AGASSIZ für *Asteracanthion berylinus* nachgewiesen. Den directen Uebergang des Gastrulamundes in den After des Radiärthieres konnte ich bei *Cucumaria doliolum* verfolgen.

Die Gastrulen haben bei den fünf untersuchten Arten nicht die gleiche Form; bei *Echinus miliaris*, *Toxopneustes brevispinosus* und *Strongylocentrotus lividus* sind sie nahezu kugelig, bei *Arbacia pustulosa* und *Echinocardium cordatum* besitzen sie die Form von Kegeln oder Spitzhüten mit verdicktem Rande. Erstere durchschwimmen anfangs das Wasser nach allen Richtungen, halten sich bald gern nahe der Oberfläche, während die letzteren auch noch am Boden der Gefäße verweilen, die Basis des Kegels nach unten gewendet.

KROHN giebt an, dass der Gastrulamund so lange zur Aufnahme von Nahrungsstoffen diene, bis der eigentliche Mund gebildet sei. Ich kann dieser Ansicht nicht beitreten; die nach aussen schlagenden Geißeln des Urdarms scheinen den Eintritt von fremden Stoffen durchaus zu verhindern.

Urdarm.

Aus dem Urdarm gehen der eigentliche Darm, die Peritonealsäcke und das Wassergefäßsystem hervor.

A. AGASSIZ entdeckte die Entstehung der »wurstförmigen«, »problematischen Körper« JOH. MÜLLER's aus Darmdivertikeln (a. a. O.). P. J. VAN

¹⁾ Dieser Process der Einstülpung wurde zuerst von DERBÈS (1847) beschrieben. — A. KROHN nannte die Gastrulaform die »Apfelform«: Beobachtungen aus der Entwicklungsgesch. der Holothurien und Seeigel, in: *Archiv f. Anat., Physiol.* 1854. p. 344 u. f. und: *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Seeigellarven.* 40.

BENEDEN¹⁾ nannte diese Gebilde »Coecum«, »Cavité circulatoire; METSCHNIKOFF bezeichnete sie als »laterale Scheiben«.

Während diese beiden Darmsäcke sich nun bei den Asteriden als gesonderte Taschen abschnüren, geschieht ihre Bildung bei den Echiniden in einer Art, welche einem weiter fortgeschrittenen Bildungsmodus entspricht. Das blinde Ende des Urdarms treibt nämlich zunächst zwei laterale Aussackungen, diese aber schnüren sich nicht gesondert, sondern vielmehr im Zusammenhange mit einander in Gestalt eines wurstförmigen Schlauches ab, den man mit dem ähnlichen Gebilde der Holothurien vergleichen und als Vasoperitonealblase bezeichnen kann (Fig. 10—14, 26 u. s. w.).

Diese Vasoperitonealblase zerfällt nun durch Einschnürung in den rechten Peritonealsack und einen gleich grossen linken Darmsack, der seinerseits wieder, aber erst einige Tage später, in den rechten Peritonealsack und die Wassergefässblase sich theilt.

Vergleicht man diese Entstehungsweise der Peritonealsäcke und der Wassergefässblase mit derjenigen der übrigen Echinodermen, so ergiebt sich, dass die betreffenden Verschiedenheiten als Modificationen eines und desselben typischen Vorganges betrachtet werden müssen.

1. Bei Crinoiden schnüren sich drei getrennte Darmsäcke vom Urdarme ab, von denen die früher entstehenden paarigen zu Peritonealsäcken, der mittlere zur Wassergefässblase werden²⁾. Die paarigen Aussackungen mögen ursprünglich als Magentaschen oder Athemsäcke functionirt haben, die sich aber später unter dem Einflusse des Functionswechsels vollständig lostrennten, wie es ähnlich bei Nemertinen, Sagitta, einigen Anneliden der Fall ist.

2. Bei den Ophiurideen (und nur vereinzelt bei Asteroideen) trennen sich nur zwei symmetrische Darmsäcke vom Urdarm ab, deren aber jeder in eine vordere Wassergefässblase und hinteren Peritonealsack zerfällt. Nur die linke dieser Wassergefässblasen kommt jedoch zur Entwicklung, während die rechte früher oder später vollkommen schwindet. Die Vermuthung, dass in dieser doppelten Anlage des Wassergefässsystems ein primitives Verhältniss angedeutet sei, verliert wenig an

1) P. J. VAN BENEDEN beschreibt bei einer »Brachina« (Bipinnaria) »l'intestin ... de chaque côté de l'estomac on voit apparaître, dans les jeunes larves, un coecum qui s'étend en avant près de l'oesophage ... les organes n'ont d'abord point de communication entre eux, mais, plus tard, les deux coecums se soudent«. — Sur deux larves d'Echinodermes de la côte d'Ostende in: Bull. de l'Acad. royale d. Sc. des lettres et des beaux-arts de Belgique. Bruxelles. Tome XVII. I Partie. 1850. p. 508 bis 515.

2) A. GOETTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea in: Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XII.

Wahrscheinlichkeit durch die Vergleichung mit den Crinoiden, die ja in anderen Beziehungen einen ursprünglicheren Bauplan aufweisen und bei denen die Anlage eine unpaare ist; denn die Zeitfolge, in welcher sich die erwähnten Gebilde vom Urdarm oder von einander abschnüren, erscheint auch bei den übrigen Echinodermen sehr schwankend, ebenso wie ihre gegenseitige Lagerung zu einander. Indem jedoch bei keinem einzigen Echinoderm zwei Wassergefäßblasen zur Entwicklung gelangten, so darf man wohl mit besserm Rechte annehmen, dass bei den Ophiurideen der Abschnürungsprocess der ursprünglich einfachen Wassergefäßblase von der Bildung der benachbarten lateralen Darmsäcke zeitlich gleichsam überholt, und dass dadurch die Zweitheilung der Wassergefäßblase veranlasst worden sei. Das Auftreten der rechten, rudimentären Wassergefäßblase bei Ophiurideen (und Asteroideen) als pathologischen oder abnormen Bildungsprocess auffassen, heisst aber keine Erklärung geben, und daher mag obige Deutung als Nothbehelf gegeben sein¹⁾.

3. Bei den Asteroideen schnüren sich vom Urdarm zwei Darmsäcke gesondert von einander los. Das rechte Darmbläschen ist der rechte Peritonealsack, das linke zerfällt in die Wassergefäßblase und den linken Peritonealsack.

4. Bei den Echiniden ist die erste Anlage jener Darmbläschen zwar auch paarig, jedoch schnüren sich dieselben im Zusammenhange mit einander in Gestalt eines wurstförmigen Schlauches vom Urdarm ab, um erst später in zwei, den Asteriden homologe Gebilde zu zerfallen. Beachtenswerth ist dabei noch, dass bei den Echiniden die Mundöffnung erst entsteht, nachdem die Darmblasen sich vollständig isolirt haben, während bei *Asteracanthion* (nach A. AGASSIZ) die Mundöffnung zuerst auftritt.

5. Vereinfacht und modificirt ist die Bildung bei den Holothurien, wo sich vom Urdarm eine einfache Vasoperitonealblase losschnürt, deren vorderes Stück zur Wassergefäßblase wird, während das hintere sich schlauchartig verlängert und in einen vorderen linken und einen hinteren, nach rechts hinüberwandernden Peritonealsack theilt.

Darm, Mund und After.

Bei den Holothurien geht der Mund und der After der Larve in die

1) Schon GOETTE gab eine vergleichende Uebersicht der Umwandlungen, welche die Darmsäcke bei den verschiedenen Classen der Echinodermen erleiden. Doch kann ich mich seinen Ausführungen nicht überall anschliessen, und muss ich zumal die Angabe, dass »bei den Seeigeln, Asterien, Holothurien und Comatula ... eine merkliche Asymmetrie der Form und Lage der Darmaussackungen von Anfang an vorhanden« sei, als unrichtig bezeichnen.

gleichnamigen Gebilde des Radiärthiers über, ein Verhalten, welches nach der allgemeinen Annahme für die übrigen (besser gesagt für viele) Echinodermen nicht zutrifft.

Der After schwindet bekanntlich dauernd bei allen Ophiurideen und einigen Asteroideen (*Astropecten*, *Luidia*, *Ctenodiscus*); Neubildung des Afters beobachtete GOETTE bei *Comatula*; bei den übrigen oder den meisten andern Echinodermen — so muss ich nach den vorliegenden Abbildungen und Beschreibungen sowie aus eigenen Beobachtungen an Echiniden annehmen — persistirt der Larvenafter und geht direct in den After des Radiärthiers über. Strikt beweisen kann ich diese Behauptung freilich noch nicht.

Auch Larvenmund und Oesophagus erhalten sich bei den meisten Echinodermen. Eine Ausnahme mögen jene Formen machen, bei denen die Wassergefässblase die Gestalt einer Scheibe annimmt, deren Ringgestalt (wie man vermuthet, aber noch nicht beobachtet hat) unter Neubildung von Mund und Oesophagus zu Stande kommen soll. Hier fehlen Beobachtungen. —

Was die Gliederung des Larvendarms betrifft, so vermag ich die älteren Angaben nur zu bestätigen und zu detailliren. Nachdem die Vasoperitonealblase sich vom Urdarm abgeschnürt hat, gliedert sich der Darm in den kugligen Vorderdarm (Schlund, Speiseröhre) und einen schlauchförmigen hinteren Abschnitt; nur der erstere bekommt während des Larvenlebens einen Belag von ringförmig gelagerten contractilen (automatischen) Mesodermzellen, welche ihn, wie schon KROHN beobachtete, zu immer energischer werdenden Schluckbewegungen befähigen. Der hintere Darmabschnitt zerfällt dann in den geräumigen Mitteldarm (Magendarm) und den kurzen später knieförmig geknickten Hinterdarm (Fig. 15—19, Fig. 27—30). Jede Darmzelle trägt anfangs eine lange Geißel; die den dreieckigen Mundrand bildenden, dem Ectoderm entstammenden Zellen sind bewimpert.

Ueber einige, im Texte nicht weiter ausgeführte Beobachtungen geben die Tafelerklärung und die Figuren nähere Aufschlüsse.

Eine weitere Verwerthung der hier mitgetheilten Resultate muss ich hinausschieben bis ich ein umfassenderes Vergleichsmaterial gewonnen habe.

Erlangen, im Juni 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V—VII.

Bemerkung. Sämmtliche Figuren sind nach lebenden, im hangenden Tropfen beobachteten Objecten gezeichnet. Die Geisselhaare des Ectoderms sind nur da, wo der Raum es gestattete, in ihrer ganzen Länge angegeben. Die Stundenzahlen beziehen sich auf die Zeit nach der künstlichen Befruchtung. Alle Figuren sind ungefähr 300 Mal vergrößert.

Figur 1—19. *Echinus miliaris*.

Fig. 1. Freischwimmende Blastula; die zarte Dotterhaut ist schon abgestreift. Optischer Längsschnitt. *a*, Ort des späteren Afters; *b*, trichterartige Vertiefung; *f*, Furchungs- oder Segmentationshöhle. — 16 Stunden nach der künstlichen Befruchtung.

Fig. 2. Blastula mit den beiden gesonderten Mesodermkeimen *m m'*, welche sich in Gestalt zweier Zellenhaufen vom verdickten Theile des Ectoderms abgeschnürt haben. Optischer Durchschnitt. *a*, Ort des späteren Afters. — 18 Stunden.

Fig. 3. Dieselbe von oben gesehen. Optischer Durchschnitt. *m m'* Mesodermkeime.

Fig. 4. Beginn der Invagination. Optischer Längsschnitt. — 22 Stunden.

Fig. 5. Junge Gastrula. Optischer Längsschnitt. *a*, Gastrulamund (After). — 27 Stunden.

Fig. 6. Gastrula. In den optischen Längsschnitt sind die paarigen Skeletanlagen eingetragen. *u*, Urdarm; *n*, automatische Zellen; *m m'*, skeletogene Zellen; *c*, Vasoperitonealblase. — 43 Stunden.

Fig. 7. Gastrula. *p*, pigmentirte Mesodermzellen; *s*, Kalkskelet, hier zufällig frühzeitig stark entwickelt. — 48 Stunden.

Fig. 8. Skelettheil derselben, mit den wandernden skeletogenen Mesodermzellen.

Fig. 9. 54 Stunden alt. In den optischen Längsschnitt der Larve ist das Skeletsystem vollständig eingetragen. *D*, Darmcanal, gliedert sich schon in Vorder-, Mittel- und Hinterdarm; *vp*, Vasoperitonealblase vollständig abgeschnürt; *a*, Gastrulamund; *m*, Wanderzellen.

Fig. 10—14. Die Abschnürung der Vasoperitonealblase vom Urdarm darstellend, wie sie mehrmal mit Hülfe der Tauchlinse beobachtet wurde. Die Minutenzahlen beziehen sich auf ein und dasselbe Object.

Fig. 10. Das blinde Ende des Urdarms plattet sich ab.

Fig. 11. 5 Minuten später.

Fig. 12. 12 Minuten nach dem Stadium 10.

Fig. 13. 16 „ „ „ „ „

Fig. 14. 35 „ „ „ „ „

Fig. 15. Sechzig Stunden alt. Die Geisseln des Ectoderms und Entoderms sind hier wie auch in den beiden folgenden Figuren weggelassen. *a*, After (Gastrulamund); *vp*, Vasoperitonealblase.

Fig. 16. Dieselbe Larve von der Seite projecirt. Das Skelet nicht eingetragen. *α*, Vorderdarm; *β*, Mitteldarm (Magen); *γ*, Hinterdarm. Eine Mundöffnung existirt noch nicht. Nahrungsstoffe sind noch nicht aufgenommen.

Fig. 17. Dieselbe vom vorderen Körperpol aus gesehen. Umrisszeichnung.

Fig. 18. Pluteus. 94 Stunden nach der Befruchtung. *o*, Mund; *a*, After (Gastrulamund); α , Vorder-, β , Mittel-, γ , Hinterdarm; *vp*, rechter Peritonealsack; *vp'*, linke Darmblase, welche später in die Wassergefäßblase und linken Peritonealsack zerfällt. Nur der Vorderdarm α führt peristaltische Schluckbewegungen aus, da er allein mit Muskelzellen belegt ist; *h*, Eingang in den Nahrungsstoffe enthaltenden Mitteldarm β , welcher durch die Oeffnung *i* in den Hinterdarm γ führt.

Fig. 19. Derselbe von der Seite. Die Bewimperung, welche noch den ganzen Körper überzieht, ist nicht gezeichnet.

Fig. 20—30. *Toxopneustes brevispinosus*.

Fig. 20—25 stellen optische Längsschnitte dar.

Fig. 20. Blastula. 18 Stunden nach der künstlichen Befruchtung. *e*, vorderer, *g*, hinterer Körperpol; *f*, Furchungshöhle; *en*, der zum Urdarm sich einstülpende Theil des Blastoderms. Die Dotterhaut ist soeben erst abgestreift.

Fig. 21. Blastula von 24 Stunden. *mm'*, Mesodermkeime.

Fig. 22. Beginn der Invagination. Die amöboiden Mesodermzellen zerstreuen sich durch den Gallertkern *f*. — 25 Stunden.

Fig. 23. Junge Gastrula. Vereinzelte Mesodermzellen spannen sich zwischen Ectoderm und Urdarm *u* aus, und fungiren als Suspensorien. — 50 Stunden.

Fig. 24. Eine andere Gastrula desselben Alters. Vereinzelte Ectodermzellen enthalten Pigmentkörner.

Fig. 25. 60 Stunden. Einzelne Zellen des Ectoderms und Mesoderms enthalten Pigmentkörner.

Fig. 26. Gastrula von 69 Stunden. Der Urdarm wird zweizipflig. *s*, Skelet.

Fig. 27. 71 Stunden. In den optischen Längsschnitt sind Skelet und After *a* eingetragen. *p*, rechter Peritonealsack; *vp*, linker Darmsack; α , Vorder-, β , Mittel-, γ , Hinterdarm.

Fig. 28. 103 Stunden. Larve von der Seite. *n*, napfartige Einbuchtung des Ectoderms, in deren Grunde bald die Mundöffnung durchbricht. Der Vorderdarm α neigt sich gegen die Mundgrube bis zur Berührung.

Fig. 29. 110 Stunden. Larve von vorn gesehen. Der Mund *o* ist durchgebrochen.

Fig. 30. 120 Stunden. Die Mundspalte hat sich erweitert. Die beiden Darmsäcke liegen noch neben dem mit Muskelzellen belegten Vorderdarm. Der Zerfall des linken *vp* in Wassergefäßblase und linken Peritonealsack erfolgte erst viel später, etwa am achten Tage nach der künstlichen Befruchtung.

Fig. 31—33. *Strongylocentrotus lividus*.

Fig. 31. Blastula. Die Dotterhaut *d* durchbrechend. 49 Stunden nach der künstlichen Befruchtung.

Fig. 32. Dieselbe, frei. Optischer Längsschnitt. *en*, die zum Urdarm sich einstülpenden Zellen.

Fig. 33. 43 Stunden alt. Die Vasoperitonealblase hat sich vom Urdarm abgeschnürt. Optischer Längsschnitt mit eingetragem Skelet.

Fig. 34—37. *Arbacia pustulosa*.

Fig. 34. Blastula. Optischer Längsschnitt. *en*, verdickter Theil des Blastoderms, der sich zum Urdarm einstülpt. — 30 Stunden.

Fig. 35. Gastrula. Optischer Längsschnitt. *u*, Urdarm. — 48 Stunden.

Fig. 36. Gastrula von 68 Stunden.

Fig. 37. Larve von 72 Stunden. Die Vasoperitonealblase hat sich schon abgeschnürt.

Fig. 38—42. **Echinocardium cordatum.**

Fig. 38. Blastula. 20 Stunden. *a*, Ort des späteren Afters; *f*, Furchungshöhle; *g*, trichterartige Vertiefung.

Fig. 39. Beginn der Invagination. Der Mesodermkeim ist paarig.

Fig. 40. Gastrula. *a*, Gastrulamund. — 40 Stunden.

Fig. 41. Dieselbe im optischen Längsschnitt.

Fig. 42. Junge Larve von 50 Stunden im optischen Längsschnitt. Die Vasoperitonealblase hat sich abgeschnürt, die Gliederung des Darms ist schon angedeutet.

Fig. 1.



Fig. 2.

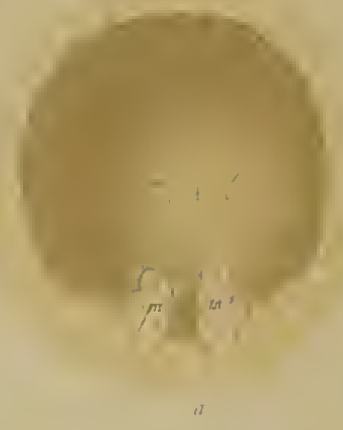


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 18.



Fig. 19.

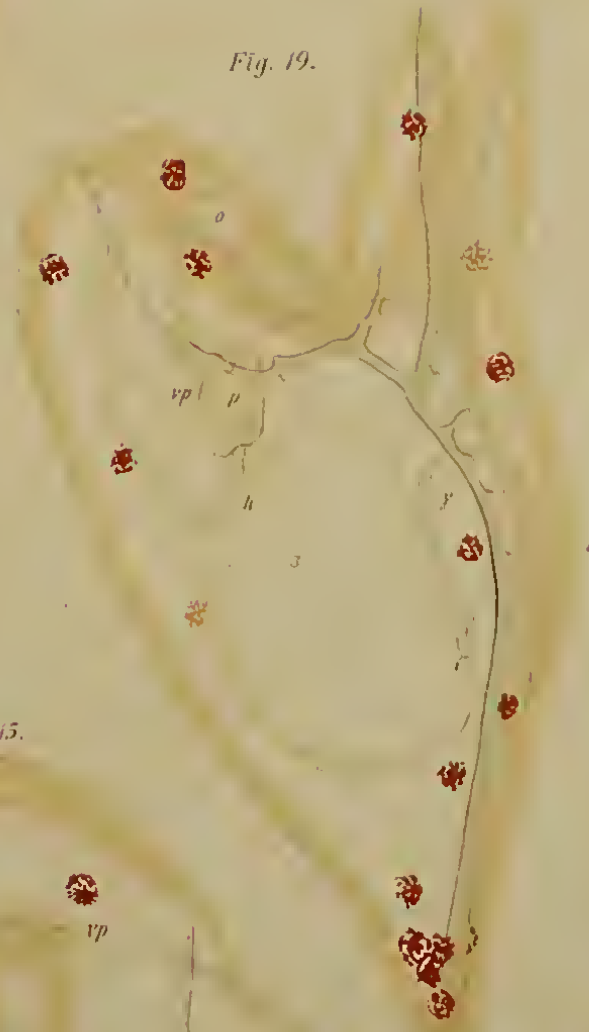


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 8.



Fig. 15.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 7.



Fig. 17.



Fig. 16.



Fig. 9.



Echinus miliaris

John Van Wier, 1858, Fig. 18

Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 28.



Fig. 30.



Fig. 27.



Fig. 29.

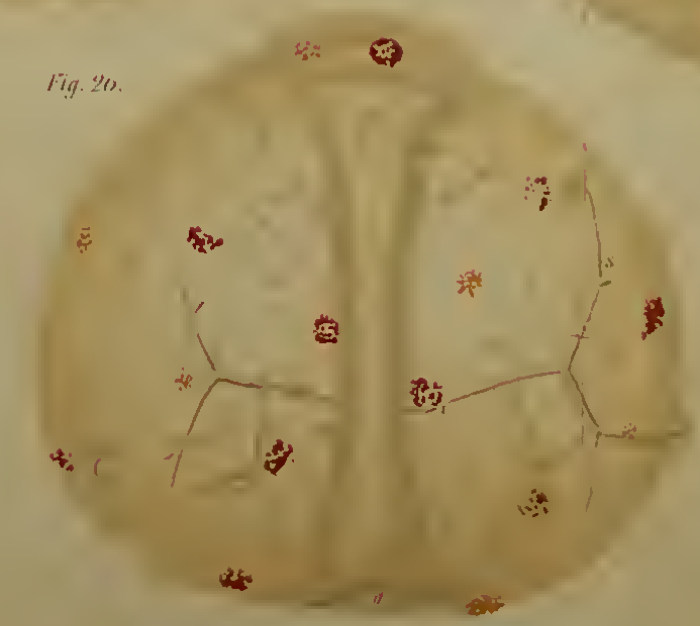


Fig. 25.



Fig. 31.

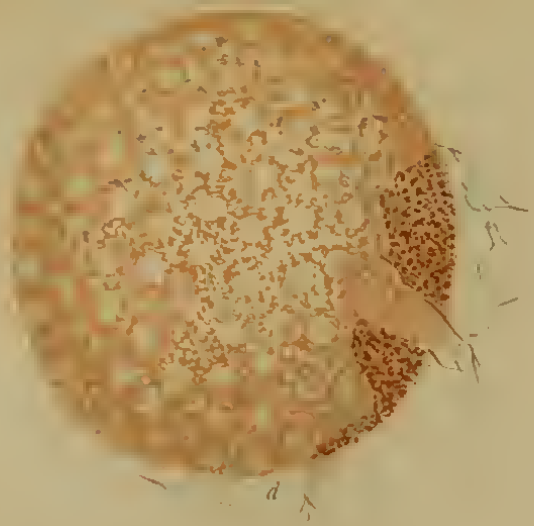


Fig. 34.

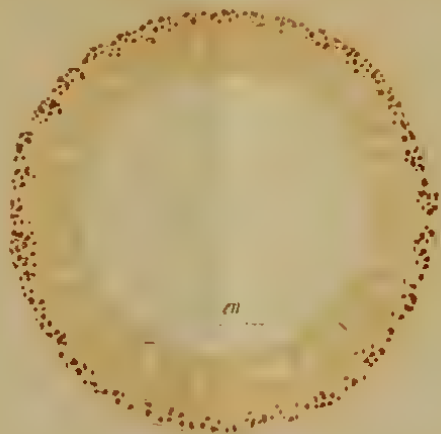


Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 32.



Fig. 35.



Fig. 40.

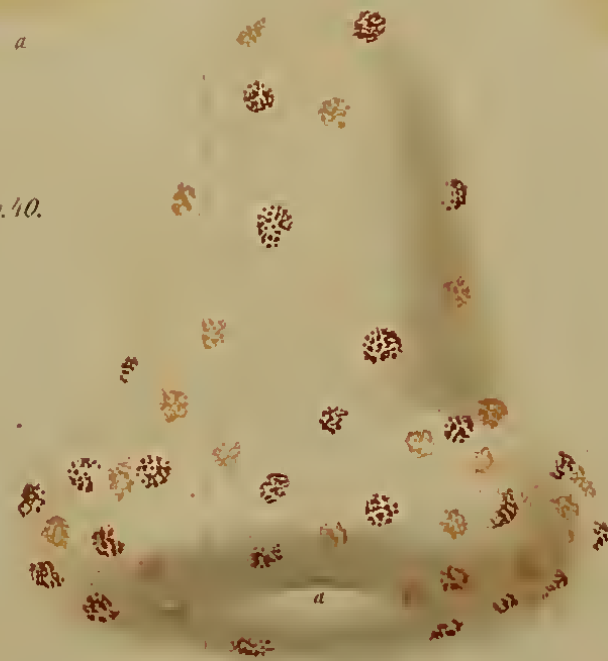


Fig. 42.

Fig. 33.



Fig. 36.

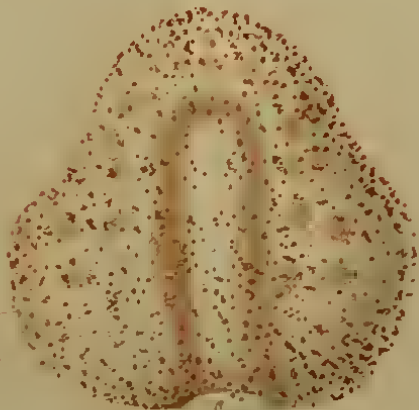


Fig. 41.



Fig. 37.



Strongylocentrotus lividus

Arbacia pustulosa

Echinocardium cordatum

Strongylocentrotus lividus

Echinocardium cordatum

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1879-1880

Band/Volume: [33](#)

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

Artikel/Article: [Keimblätter und Organanlage der Echiniden 39-54](#)