

K. Penzance

MÉLANGES BIOLOGIQUES

TIRÉS DU

BULLETIN DE L'ACADÉMIE IMPÉRIALE DES SCIENCES
DE ST.-PETERSBOURG.

TOME VI.



XIX

⁸/₂₀ October 1868.

Entwicklungsgeschichtliche Beiträge, von **EL. Metschnikow.**

I. Metamorphose der Auricularia.

An den früheren Stadien der Synaptalarven löst sich das innere Ende des primitiven Wassergefäßbläschens ab, wonach es in der Länge zunimmt und dabei den Magen in Form eines schmalen Bandes umwächst. Dieser bandförmige Körper theilt sich dann in zwei Abschnitte, welche sich allmählich zu den scheibenförmigen, sogenannten «wurstförmigen Körpern» (Joh. Müller) ausbilden. Bei genauerer Untersuchung nimmt man deutlich wahr, dass diese laterale Scheiben aus zwei, an ihren Rändern in einander übergehenden Schichten zusammengesetzt sind, zwischen denen sich eine spaltenförmige Höhle befindet. Während der Bildung von elf tentakelförmigen Anhängen am Wassergefäßbläschen findet das Zusammenwachsen der beiden scheibenförmigen Körper statt, welche sich nunmehr in zwei in einander eingeschobene und an den Rändern mit einander verwachsene Cylinder verwandeln. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen beobachtete ich das Zerreißen der Wimperschnüre, resp. das Hervorragen des Schlundes nach aussen.

Es ist bemerkenswerth, dass im Laufe der Entwicklung die auf der Bauchseite liegenden, den Mund von oben und unten umgrenzenden Theile der Wimper-schnüre, so wie die lateralen Vorsprünge derselben, alle mit einander verwachsen, um einen Ring um den hervorragenden Schlundkopf darzustellen. Der so entstandene Ring löst sich von den übrigen Theilen der Wimperschnüre vollständig los und stülpt sich dann mit dem Schlunde ins Innere des Körpers ein, wobei sich die Larve in die Puppe verwandelt. Der eingestülpte Ring liefert das Material für den Hautüberzug der fünf Tentakeln. Die Wassergefässschläuche der letzteren entstehen aus den fünf grösseren Auswüchsen des primitiven Wassergefässbläschens, während die sechs kleineren Auswüchse sich zu den fünf Längsgefässstämmen und die Poli'sche Blase umwandeln. Es muss hervorgehoben werden, dass im Laufe der Metamorphose keineswegs eine Neubildung des Mundes und Schlundes stattfindet, wie das von Müller und Baur behauptet wird, sondern dass im Gegentheil der Auricularienmund, eben so wie der Schlund, in dieselben Theile des Echinoderms ohne weiteres übergehen.

Bei weiterer Entwicklung nimmt die früher erwähnte spaltenförmige Höhle zwischen den beiden den Magen umwachsenden Cylindern bedeutend zu, wobei sich der äussere Cylinder in die Ringmuskelschicht verwandelt, während der innere Cylinder, allen Krümmungen des Darmkanals folgend, einen peritonealen Überzug nebst Mesenterien und Blutgefässen darstellt. Die ursprüngliche Leibeshöhle nimmt allmählich an Umfang bedeutend ab, eben weil dabei die

zwischen den beiden Cylindern gelegene, frühere spaltenförmige Höhle geräumiger wird.

Die Kalkrädchen, ebenso wie die definitiven Skelettheile der Synaptalarven (ich untersuchte davon den Kalkring) entstehen in einer und derselben Cutischicht, welche ursprünglich aus runden Zellenhaufen, dann aus verästelten wandelbaren Zellen zusammengesetzt erscheint.

II. Entwicklung von *Ophiolepis squammata*.

Die linsenförmigen, von zwei Hüllen umschlossenen Eier dieser Ophiure laufen einen totalen Zerklüftungsprocess durch, in Folge dessen das einschichtige, eine geräumige centrale Höhle umgebende Blastoderm zu Stande kommt.

Die Zoospermien bilden sich in denselben Individuen, wo sich die Eier befinden, und zwar im Innern von zehn kleinen Bläschen, welche paarig auf der Innenseite von ebenso viel auf der Bauchfläche gelagerten Kalkstäbchen sitzen.

An dem jungen, rein doppelt symmetrischen Embryo unterscheidet man einen aus Schlund und Magen bestehenden Verdauungsapparat und daneben drei Schläuche, wovon einer das Wassergefässbläschen, die beiden anderen die den lateralen Scheiben der Auricularien entsprechenden Körper darstellen. Der ganze Innenraum des Embryo erscheint von einer Menge gefärbter Cutiszellen erfüllt, welche anfangs das provisorische bilaterale Skelet, dann aber die definitiven radialen Kalkgebilde produciren.

Am Übergange des bilateralen Embryo in den Stern nimmt nur der oberste Abschnitt keinen Antheil, in-

dem er sich in einen Faden ausbildet, welcher eine Art Nabelstrang darstellt.

Detailirtere Angaben über die Entwicklung von *Ophiolepis squammata* wird man in meiner demnächst erscheinenden Abhandlung über die Entwicklung der Echinodermen finden.

III. Metamorphose der Ophiuren.

Noch vor dem Entstehen des Wassergefäßbläschens kommen die lateralen Scheiben zum Vorschein. (Diese Beobachtungen wurden an den Larven von *Ophiotrix fragilis* und am *Pluteus bimaculatus* angestellt). Sie breiten sich allmählich aus und umwachsen schliesslich vollkommen den Magen. Während der Bildung des Wassergefäßbläschens, resp. seiner Verwandlung in die fünfklappige Anlage der Wassergefässe, bildet sich der von Müller sogenannte «Wulst unter dem Magen», welcher nichts Anderes als eine locale Verdickung der Larvenepidermis darstellt. Später, zur Zeit der Bildung der *Palmae*, lässt sich eine starke Anhäufung der unter der Epidermis liegenden Cutiszellen wahrnehmen, welche nunmehr den grösseren Theil der Leibeshöhle ausfüllen. Die verdickte Cutis stellt nun das Lager für die Bildung der Kalknetze dar, welche anfangs auf der Rückenseite, und zwar im Innern des von Müller sogenannten «welligen Wulstes» erscheinen.

Bei weiterer Entwicklung wächst die ganze Masse der fünf Palmen um den Schlund herum, wobei dieser in's Innere des Ophiurenkörpers eingeschlossen wird, keineswegs aber vergeht, wie das Müller angiebt.

Es ist sicher, dass von der ganzen Pluteuslarve der Ophiuren lediglich die Arme und die obere Spitze zu Grunde gehen, ferner, dass die Epidermis ebenso wie die Cutisschicht des Sterns sich direct aus den entsprechenden Geweben der Larve bilden.

IV. Metamorphose der Seeigel.

Die Verwandlung der Echinen und Spatangen ist keineswegs so einfach wie die der Ophiuren.

Bei den Larven von *Echinus lividus* mit nur vier Armen (dieses Stadium findet man bei Müller, IV. Abhandlung, Taf. VI, Fig. 8, 9 abgebildet) unterscheidet man deutlich auf der linken Seite des Körpers einen nach aussen mündenden Canal, welcher keineswegs in eine innere Blase mündet (wie das Al. Agassiz angiebt), sondern mit einem soliden Zellenhaufen im Zusammenhange steht. Später schwillt das innere Ende des röhrenförmigen Canals zu einem kleinen Bläschen an, während sich der Zellenhaufen in die laterale Scheibe verwandelt. Eine andere eben solche Scheibe erscheint zu derselben Zeit auf der rechten Seite des Larvenkörpers. Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, so beginnt die Bildung einer Oberhauteinstülpung auf der linken Seite des Körpers, in der Nähe des angeschwollenen Endes des Wassergefäßröhrchens. Diese Bildung lässt sich bereits bei den Larven mit sechs Armen wahrnehmen; sie wurde zum ersten Male richtig von Al. Agassiz beobachtet.

Bei weiterer Entwicklung umwachsen die lateralen Scheiben den Magen vollständig, zu welcher Zeit das Wassergefäßbläschen in fünf Lappen zerfällt. Diese werden bis zur Hälfte von der Epidermis überzogen,

welche den inneren Grund der nunmehr tiefer gewordenen Einstülpung darstellt. — Auf demselben Larvenstadium beobachtet man noch die Entwicklung der Pedicellarien, welche in Form einfacher Hautverdickungen (in denen man sehr deutlich die Oberhaut und die Lederschicht unterscheidet) hervortreten. In der Cutisschicht dieser Hautwarzen beginnt bald die Kalkablagerung, welcher Process in den übrigen Theilen des wachsenden Echinoderms etwas später wahrgenommen wird.

Auf dem letzten von mir beobachteten Stadium der Echinusmetamorphose konnte ich deutlich eine laterale oberflächliche Öffnung wahrnehmen, welche in eine geräumige Höhle führte, in deren Innerm die mit Epidermis überzogenen Wassergefässcanäle sich befanden. Es versteht sich aus dem Vorhergesagten von selbst, dass die die Wassergefässe überziehende Oberhautschicht sich in einem unmittelbaren Zusammenhange mit der Epidermis des Larvenkörpers befinden muss, was auch in der That sehr leicht zu beobachten ist.

Bei Spatangiden, deren Metamorphose ich viel weiter als bei *Echinus lividus* verfolgen konnte, bilden sich anfangs genau dieselben Verhältnisse, welche ich für *Echinus lividus* angegeben habe. Der Hauptunterschied besteht darin, dass bei Spatangiden die in die eingestülpte laterale Höhle führende Öffnung sehr bald verschwindet, weshalb denn auch der Zusammenhang der Epidermis der Seeigelanlage mit der Larvenoberhaut wegfällt. So kommt es, dass sich hier eine Art Amnion entwickelt, welches aus demjenigen Theile der eingestülpten Oberhaut entsteht, der nicht

zur Überziehung der Stachelanlagen und Wassergefässe verwendet wird.

Es ist klar, dass, wenigstens bei Echiniden, nicht die ganze Oberhaut des Seeigels aus der eingestülpten Larvenepidermis hervorgeht, da ja die Pedicellarien sich auf der Aussenfläche der Larve befinden. Bei Spatangiden mag es freilich anders sein, indem wir hier keine Pedicellarien finden, und da hier überhaupt die Metamorphose tiefer eingreift.

Es folgt also aus dem Gesagten, dass bei Echinoideen nicht nur diejenigen Theile der Pluteuslarve provisorisch sind, welche bei Ophiuren keinen Antheil an der Bildung des Sternes nehmen, sondern dass hier noch der grösste Theil der Larvenoberhaut zu Grunde geht, ein Umstand, welcher mit der Anwesenheit des Amnion bei Echinoideen im innigsten Zusammenhange steht.

Wir haben oben angegeben, wenigstens für das Skelet der Pedicellarien, dass hier, ebenso wie in allen früher erwähnten Fällen, das definitive Kalkskelet sich aus der Cutisschicht bildet, also aus demjenigen Gewebe, welches auch das provisorische Skelet producirt.

V. Metamorphose einiger Nemertinen.

Die vier Saugnäpfe, welche Joh. Müller bei *Pilidium* beschreibt, sind die ersten Anlagen des Nemertinenkörpers, welche in Form von vier Haupteinstülpungen entstehen. Während des Wachstums dieser taschenförmigen Einstülpungen der äusseren *Pilidium*-haut nehmen ihre inneren Theile so bedeutend an Dicke zu, dass schliesslich die ganze Einstülpungs-

höhle davon ausgefüllt wird. Es bildet sich nunmehr ein ganz ähnliches Verhältniss wie in dem Keimhügel der Aphiden (vgl. meine *Embryol. Stud. a. Insecten*, Taf. XXIX, Fig. 19, 20, a, b), was um so mehr hervorgehoben zu werden verdient, als auch die weiteren Schicksale der entsprechenden Theile bei beiden Thieren vollkommen analog sind. Es ergiebt sich nämlich, dass der verdickte Theil der Einstülpungswandung sich in die Anlage des Nemertinenkörpers verwandelt, während ihr dünnerer Theil zu einem echten Amnion wird. Noch bevor diese Verhältnisse klar in's Auge fallen, findet eine Verwachsung von je zwei Paaren der sogenannten Saugnäpfe mit einander statt, was zwei napfförmige Gebilde zur Folge hat, welche auch von Leuckart und Pagenstecher als die Anlagen der Nemertine erkannt wurden. Es ist hier Zeit zu bemerken, dass diese Anlagen deutlich aus zwei Schichten zusammengesetzt erscheinen, von denen die äussere zur zelligen Hautschicht wird, während sich die innere in die Muskel- und Nervensystemgebilde verwandelt.

Ganz unabhängig von den beiden Paaren der Nemertinenanlagen erscheinen zwei laterale rosettenförmige Körper, deren definitive Bedeutung mir unbekannt geblieben ist.

Das erste Organ, welches sich in der vorderen Nemertinenanlage differenzirt, ist der Rüssel, welcher sich in Form einer einfachen, aus zwei Embryonalblättern zusammengesetzten Einstülpung bildet.

Bei weiterer Entwicklung verwachsen die beiden Anlagen mit einander, wobei auch die ihnen anliegenden braun gefärbten Amniontheile sich in eine

zusammenhängende Hülle verwandeln. Zu derselben Zeit erfolgt die Umwachsung des Verdauungsapparates, resp. die Formveränderung des Magens. Die Haut bedeckt sich mit Flimmerhaaren; es differenzirt sich ein kleines Schwänzchen; die Augen treten in Form von zwei pigmentirten runden Körpern hervor, — es bildet sich mit einem Worte der ganze Nemertinenleib aus, welcher noch immer mit dem Amnion an den Rändern im Zusammenhange bleibt.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass sich die Metamorphose der Nemertinen am engsten an die der Spatangiden anschliesst, indem in beiden Fällen die Larvenhaut einen direkten Antheil an der Bildung des definitiven Thierkörpers nimmt, aber keineswegs unmittelbar in die definitive Haut übergeht, wie das für die Synapten, Ophiuren, Asteriden (wie ich bei einer *Bipinaria* beobachtet habe) und theilweise für Echiniden Geltung findet. Auch sind die Nemertinen und Spatangiden unter den genannten Thieren die einzigen, welche ein vollkommen ausgebildetes Amnion besitzen.

VI. Embryonalentwicklung von *Bothriocephalus proboscideus*.

Wenn wir bei Spatangiden und Nemertinen ein Amnion aufzufinden im Stande waren, so können wir jetzt ein Beispiel des Vorhandenseins der serösen Hülle bei niederen Thieren anführen.

Es hat schon Koelliker gewusst, dass bei *Bothriocephalus proboscideus* nur ein Theil des Eiinhaltes zum Embryo wird, und dass sich dabei eine peripherische Zellschicht bildet, deren weitere Schicksale dem genannten Forscher unbekannt geblieben sind.

Gegen diese Schilderung ist neuerdings Knoch aufgetreten, welcher die Verwandlung des ganzen Eiinhaltes in den Embryo bei *Bothrioc. probosc.* annimmt und in keinem Falle eine besondere peripherische Schicht anerkennen will.

In den reifen Eiern von *Bothriocephalus proboscideus* besteht der Inhalt aus einer blassen Keimzelle, welche in einer körnigen Dottermasse eingebettet liegt. Die Keimzelle erfährt eine vollständige Zerklüftung, während die körnige Dottermasse keinen unmittelbaren Antheil an der Embryobildung nimmt. Aus dem Haufen der blassen Zerklüftungszellen sondern sich bald zwei, mit grösseren Kernen versehene Zellen ab, welche sich an beiden Eipolen fixiren und erst am Ende des Embryonallebens verschwinden. Eine ganz ähnliche provisorische Embryonalbildung fand ich auch bei den Taeniaden, und zwar bei *Taenia cucumerina*.

Nach der Zerklüftung nimmt die ganze Masse der Embryonalzellen eine runde Form an, und bald darauf theilt sich der Embryo in einen centralen Kern und eine peripherische, sehr deutlich aus Zellen bestehende Schicht. Während der Verwandlung des Kernes in einen konischen zapfenförmigen Embryo mit ausgebildeten Haken bildet sich die oben erwähnte peripherische Zellenschicht in eine dünne Membran um, welche sich dann sehr stark zusammenfaltet und zuletzt den Zellenbau vollständig verliert, indem sie nunmehr in Form einer einfachen structurlosen cuticulaartigen Hülle auftritt.

Obwohl diese den Embryo umgebende Hülle sich niemals mit Flimmerhaaren bedeckt, so ist doch sicher, dass sie derselben peripherischen Schicht der Embryo-

nen von *Bothriocephalus latus* entspricht, welche in Form eines Wimperkleides die Larve umschliesst und erst im Laufe des freien Lebens abgeworfen wird. Wenn wir aber die provisorische Embryonalhülle des *Bothriocephalus proboscideus* mit Recht als eine sogenannte seröse Hülle (derselben Hülle der Arthropodenembryonen¹⁾ entsprechende) betrachten, so dürfen wir auch die in's Freie gelangende und mit Flimmerhaaren überzogene provisorische Haut des *Bothriocephalus latus* für eine Art freier serösen Hülle halten. Dieselbe Betrachtung gilt eben so gut für die flimmernde Haut der Embryonen von *Monostomum* und der Desor'schen Nemertine, da sich ja in diesen beiden Fällen die Embryonalanlage in zwei Theile sondert, von denen die äussere zur freien serösen Hülle, die innere aber zum ganzen Embryo mit seiner Haut wird. Wenn wir mit Hülfe dieser Thatsachen einmal die Überzeugung gewinnen, dass die provisorischen Embryonalhüllen bei niederen Thieren auch in's Freie gelangen können, um hier eine Rolle bei der Metamorphose zu spielen, und wenn wir uns ferner an die eigenthümlichen Verhältnisse der Keimstreifenbildung bei Aphiden erinnern, so können wir uns nicht von dem Gedanken befreien, dass in letzter Instanz auch die Piliidumhaut als eine Art provisorischer Hülle zu betrachten ist, welche freilich einen viel grösseren Grad der Selbstständigkeit erreicht hat.

VII. Ueber die Larven und Knospen von *Botryllus*.

Es giebt bei verschiedenen Arten von *Botryllus* zwei

1) Den Grund für diese Zusammenstellung finde ich in der ganz analogen Bildung der serösen Hülle bei Scorpionen.

Formen der geschwänzten Larven, aber keine von diesen zeigt eine Zusammensetzung aus mehreren Individuen, wie das jetzt allgemein angenommen wird.

Bei einigen Arten, wie z. B. bei *Botryllus auratus*, ist der ovale Körper der Larve mit drei conischen, vom Mantel überzogenen Anhängen versehen, ausser welchen noch acht andere Anhänge existiren. Diese letzteren stehen um den Rumpf der Larve rings herum und sind von keinem Mantelüberzug ausgekleidet. Diese Gebilde sind nun diejenigen Theile, welche von früheren Forschern für besondere Individuen gehalten wurden, was entschieden irrthümlich ist. Die ganze Larve stellt nur ein einziges Individuum dar, da man in ihrem Innern einen einzigen Verdauungsapparat, nur ein Herz und ein Endostyl sehr deutlich unterscheidet. Auf der linken Seite des Larvenkörpers nimmt man noch ein Sinnesbläschen mit einem Pigmentballen wahr.

Ausser den freibeweglichen Botrylluslarven habe ich auch solche beobachtet, welche in verschiedenen Stadien des Festsetzens begriffen waren. Dabei konnte ich wahrnehmen, dass die oben erwähnten acht Fortsätze nichts anderes als die sehr gut bekannten, mit dem Leibesraum communicirenden, in der Zellulosemasse eingebetteten Hautanhänge darstellen. Bald nach seinem Festsetzen beginnt das junge Thier seitliche Knospen zu treiben. Es bildet sich anfangs nur eine laterale Knospe, die sich dann vergrössert und ihrerseits durch Knospung vermehrt. Jede neugebildete laterale Knospe erscheint als ein Radius der späteren sternförmigen Kolonie.

Bei den Larven anderer Botryllusarten fehlen die

acht Hautfortsätze gänzlich, weshalb sie blos mit drei vorderen Zipfeln versehen erscheinen. Ebenso wie die zuerst beschriebenen Larven lassen diese einen Darmkanal, eine Sinnesblase und ein Herz in ihrem Innern unterscheiden. Ein auffallender Unterschied zwischen beiderlei Larven besteht darin, dass, während im Schwanz der letzteren Art ein Zellenstrang die Axe ausbildet, bei den zuerst beschriebenen Larven anstatt dessen sich ein Hohlraum befindet.

Aus dem oben Gesagten kann man schon sehen, dass die Knospen bei Botryllus keineswegs aus den verästelten Hautanhängen hervorgehen, wie das Milne-Edwards behauptet, sondern dass sie auf dem Körper selbst sitzen.

Vom ersten Anfange an besteht die Knospe aus zwei Schichten, von denen die äussere einen dünnen zelligen Hautüberzug bildet, während die innere, aus viel dickeren Zellen bestehend, den Sitz aller Hauptvorgänge während der Knospenbildung darstellt. Das aus der innern Schicht bestehende Bläschen wird vermittelst zweier Längsfurchen in drei Abschnitte getheilt, wovon der mittlere sich später zum Kiemen-sack ausbildet, die beiden seitlichen Abschnitte dagegen zu zwei mit der Cloake communicirenden Schläuchen werden. (Auf die Bedeutung dieser Schläuche wurde ich zum ersten Mal von Hrn. Kowalewsky aufmerksam gemacht.) Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass der obere Theil dieser Schläuche, welcher vom Anfang an viel dicker als ihre übrigen Abschnitte erscheint, sich direkt in die innere Knospenschicht der folgenden Generation verwandelt. Ich muss hier die Thatsache besonders hervorheben, dass wäh-

rend der Knospenbildung sich die Genitalien oft sehr früh in Form von Zellenhaufen zwischen beiden Hauptschichten der Knospe differenzieren.

Der Darmkanal bildet sich während der Knospenentwicklung als einfache Fortsetzung des zum Kiemenschlauche werdenden mittleren Abschnittes, während das Endostyl in Form einer longitudinalen Vertiefung auf der Rückenseite desselben Abschnittes zu Stande kommt.

VIII. Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien.

Nachdem sich das Blastoderm aus den Furchungszellen gebildet hat, beginnt die bereits von Kowalewsky beschriebene Einstülpung einer ganzen Keimhälfte. Dabei tritt sehr deutlich die bilateral symmetrische Bildung auf, indem man hinten eine kleine, in der Mitte verlaufende Rinne wahrnimmt. Bald darauf lässt sich in der inneren, eingestülpten Zellschicht eine der äusseren durch Einstülpung entstandenen Öffnung parallel verlaufende Einschnürung erkennen, wodurch sich ein hufeisenförmig aussehender Abschnitt deutlich differenzirt. Dann kommt eine bedeutende Höhenzunahme des Embryo zu Stande, wobei dessen hinteres Ende gegen das vordere zu wachsen anfängt. Dieser Vorgang steht im innigsten Zusammenhange mit der Verkleinerung der durch Einstülpung entstandenen Öffnung, welche nunmehr aus dem unteren Eipole auf die Bauchfläche (d. h. auf die den Mund und die Cloakenöffnungen tragende Fläche) des Embryo übergeht.

Gleichen Schritt mit der Höhenzunahme des Embryo haltend, verlängert sich der hufeisenförmige

Theil der inneren Zellschicht, wobei er eine ovale Gestalt annimmt. Inzwischen ist der übrige Theil der eingestülpten Zellschicht mittelst einer Quersfurche in einen oberen und einen unteren Abschnitt zerfallen. Während der erstere ungefähr die Form einer Kappe trägt, nimmt der untere Abschnitt eher eine Cylinderform an. Ausser den drei angegebenen Theilen lassen sich noch im Bereiche der eingestülpten Zellschicht, und zwar in der Mitte der Bauchfläche, zwei besondere Zellen unterscheiden, welche die erste Anlage der zelligen Schwanzachse der Larve darstellen. Von den drei erwähnten Abschnitten der eingestülpten Zellschicht wird der zuerst entstandene zum Nervensystem, der obere kappenförmige dagegen zur Anlage des Verdauungs- und Respirationsapparates, der dritte Abschnitt zum Muskelsystem.

Wir sehen also, dass der grössere Theil der inneren Organe bei Ascidien sich auf Kosten der eingestülpten Schicht bildet, ferner, dass hier, ebenso wie bei anderen Mollusken, das Nervensystem derselben Anlage wie das Muskelsystem seine Entstehung verdankt.

Erst nach dem Entstehen aller besprochenen Organe lässt sich eine oberflächliche rinnenförmige Vertiefung wahrnehmen, die sich auf derselben Fläche befindet, auf welcher später der Mund, resp. die Cloakenmündungen liegen. Diese Fläche kann also keineswegs für Rückenfläche, die rinnenförmige Vertiefung für eine Rückenrinne gehalten werden. Man hat viel mehr Recht, die die genannten Öffnungen tragende Fläche für eine Bauchfläche anzunehmen und

die erwähnte Vertiefung mit der Bauchrinne der Arthropoden- und Hirudineenembryonen zu vergleichen.

Am unteren Ende der rinnenförmigen Vertiefung lässt sich die sehr klein gewordene Einstülpungsöffnung wahrnehmen, welche nunmehr, dem Schliessen der Rinne parallel gehend, allmählich nach oben geschoben wird.

Nach dem beschriebenen Stadium tritt der Unterschied zwischen Körper und Schwanz deutlich hervor. Der gerade verlaufende Schwanz ist anfangs sehr dick; erst nachdem er sich gekrümmt hat, bekommt er eine Ähnlichkeit mit seiner definitiven Form. Gleichzeitig mit diesen äusserlichen Veränderungen lassen sich auch manche, das Innere des Embryo betreffenden Vorgänge beobachten. Es bilden sich nunmehr zwei seitliche runde Körper, welche die erste Anlage zu den beiden Cloaken darstellen, obwohl sie anfangs noch völlig geschlossen sind. Um dieselbe Zeit wechselt der Zellenstrang des Schwanzes seine ursprüngliche Lage, indem er jetzt die definitive Achsenstellung annimmt und von nun an vom caudalen Muskel Schlauch umgeben wird. Dieser letztere besteht anfangs aus mehreren Reihen regelmässig sechseckiger Zellen, welche sich bei weiterem Wachsthum sehr bedeutend verlängern und schliesslich zu langen, beinahe spindelförmigen, sich nie mit einander verschmelzenden Zellen werden. — Um die Beschreibung der Veränderungen im Schwanze zu schliessen, muss ich nun noch des zelligen Achsenstranges Erwähnung thun, welcher sehr lange seine ursprüngliche Form behält. Erst gegen das Ende des Embryonallebens werden die den Zellenstrang zusammensetzenden Zel-

len stärker lichtbrechend, wobei ihr früher sehr deutlich hervortretender Kern nunmehr bloss mit Hülfe der Reagentien wahrgenommen wird. Bald darauf kommen zwischen den einzelnen Zellen kleine bläschenartige Zwischenräume zu Stande, welche ein wasserhelles Aussehen haben und dabei viel schwächer als die Zellensubstanz selbst das Licht brechen. Während der Grössenzunahme dieser Zwischenräume schmilzt die Zellensubstanz mehr zusammen, wobei sie noch stärker lichtbrechend als früher erscheint. Schliesslich vereinigen sich alle Zwischenräume in einen grossen Innenraum zusammen, während die Zellensubstanz sich in eine stark lichtbrechende cylinderförmige Scheide (in welcher man keine Kerne mehr findet) verwandelt. Bei der Behandlung mit Essigsäure behalten die Zwischenräume zwischen den Strangzellen, ebenso wie der aus ihnen entstandene Innenraum, ihre vollkommene Durchsichtigkeit bei, was ausserdem noch für den Innenraum der Sinnesblase derselben Ascidiembryonen von mir beobachtet worden ist. Die stark lichtbrechende röhrenförmige Scheide im Schwanze wird dagegen durch die Einwirkung von Essigsäure schwarz (bei durchfallendem Lichte) gefärbt. Wenn man damit das Verhalten der *Chorda dorsalis* zur Essigsäure bei *Amphioxus* und bei verschiedenen sich im Seewasser befindenden Fischembryonen vergleicht, so wird man sehen, dass die Hauptmasse der Chorda, ebenso wie die stark lichtbrechende Scheide im Ascidienschwanz, dabei schwarz gefärbt werden, während die spaltenförmigen Lacunen in der Chordasubstanz ebenso durchsichtig bleiben, wie der Innenraum des Ascidienschwanzes.

Während bei allen einfachen Ascidien die beschriebenen Entwicklungsvorgänge im Schwanze genau auf eine und dieselbe Weise stattfinden, so sehen wir, dass bei manchen zusammengesetzten Ascidien, namentlich bei den Botrylluslarven zweiter Art, der zellige Achsenstrang der Schwanzes stets seine ursprüngliche Bildung beibehält. Dabei zeigt er eine grosse Analogie mit dem knorpeligen Achsenstrange der Kiemenfäden verschiedener Aneliden, was darauf hindeutet, dass beide Gebilde in eine und dieselbe Kategorie gehören mögen.

Wenn wir nunmehr zu den Vorgängen im Innern des Embryonenkörpers zurückkehren, so müssen wir vor Allem die Veränderungen im Bereiche des Nervensystems besprechen. Wir haben bereits gesehen, dass die ursprünglich hufeisenförmige Anlage dieses Systems während des Längenwachstums des Embryo eine ovale Form angenommen hat. Zur Zeit der ersten Differenzirung des Schwanzabschnittes lässt sich auch an der verhältnissmässig sehr grossen Nervensystemanlage ein Rumpf- und ein Schwanztheil unterscheiden. Während der letztgenannte Theil die Form eines am Hinterende abgerundeten Bandes annimmt, erscheint der Rumpftheil des Nervensystems als eine rundliche Erweiterung, deren oberes Ende beinahe die höchste Spitze des Embryonalkörpers erreicht. Im Bereiche dieser Erweiterung liegt auch die ursprünglich durch Einstülpung entstandene Öffnung, welche nunmehr ihre höchste Lage angenommen hat. Indem ich diese Öffnung niemals verschwinden sah und da genau an derselben Stelle später die Mundöffnung auftritt, so ist es mir sehr wahrscheinlich, dass die letzt-

genannte Öffnung aus der ursprünglich durch Einstülpung entstandenen Öffnung direct hervorgegangen ist.

Auf den späteren Stadien, als der Schwanz sich bereits gekrümmt hat, lässt sich die Bildung einer geräumigen, im obersten Theile der Nervensystemanlage liegenden Höhle beobachten, in welcher dann die Sinnesorgane erscheinen. Das eigentliche, sehr grosse Hirnganglion liegt unterhalb der Sinnesorgane in Form eines trichterartigen Körpers, welcher mit dem schmäleren, in's Innere des Schwanzes eindringenden Bauchganglion zusammenhängt. Jederseits neben der, die beiden genannten (von Kowalewsky weder beschriebenen noch abgebildeten) Ganglien verbindenden Commissur befinden sich die beiden runden, nunmehr sich nach Aussen öffnenden Cloacken.

Die Veränderungen, welche das beschriebene Nervensystem während der nachembryonalen Entwicklung erleidet, bestehen hauptsächlich in seiner relativen Grössenabnahme, resp. in der Verschmälerung seines Bauchtheiles, welcher nunmehr in Form eines schmalen und langen Bandes bis in's Ende des, aus dem Schwanze entstandenen Fettkörpers reicht. In Folge der Grössenzunahme des ganzen Körpers entfernen sich die beiden Cloacken vom Nervensystem, wobei dieses zwei laterale Nerven zu den Cloackensäcken absendet. (Das Nervensystem einer jungen Ascidie mit zwei Paar Kiemenspalten hat bereits Krohn im Jahre 1852 beobachtet.)

Ich habe bereits erwähnt, dass die Anlage des Respirations- und Verdauungsapparates sich sehr früh aus dem oberen Theile der eingestülpten Zellschicht differenzirt. Es entsteht dabei ein halbkugeliges kap-

penförmiges Gebilde, welches bei weiterer Entwicklung sich zu einem geschlossenen Sack gestaltet. Dieser sackartige Körper, welcher eine Zeitlang unverändert bleibt, ändert später seine Gestalt, indem er im Querschnitt eine Halbmondform bekommt; er sendet dann einen Ausläufer, welcher das rechte Cloackenbläschen erreicht und in dasselbe mündet. Während der Ausläufer sich zum Darmapparate (incl. der Magen) ausbildet, wird der Haupttheil des früheren Sackes zum Kiemenschlauch. (Da die Kiemenspalten, ebenso wie der Circulationsapparat, erst während des nachembryonalen Lebens erscheinen, so kann ich sie hier mit Stillschweigen übergehen.)

Indem ich in kurzen Zügen die Bildung verschiedener Organe aus ihren ersten Anlagen auseinandergesetzt habe, kann ich jetzt einen Überblick über einige beschriebene Entwicklungsvorgänge machen. — Wir haben gesehen, dass die eingestülpte Zellschicht, welche eine geräumige Einstülpungshöhle begränzte, sich in verschiedene Abschnitte zerfallen hat, aus denen das Nervensystem, die Muskeln, die Anlage zum Respirations- und Verdauungsapparate ihren Ursprung genommen haben. Dieser Umstand zeigt uns erstens, dass die allererste Bildung der Organe bei Ascidien keineswegs eine typische Ähnlichkeit mit der Wirbelthierentwicklung zeigt, wie das von Kowalewsky angenommen ist. Zweitens aber zeigt uns das Zerfallen der eingestülpten Schicht, dass daneben auch die Einstülpungshöhle in verschiedene Abschnitte getheilt werden muss, dass sie also keineswegs schlechthin in die Höhle des Respirations- und Verdauungsapparates übergeht, wie das wegen der Analogie mit anderen

Thieren von Kowalewsky angenommen worden ist. Wenn also aus der eingestülpten Schicht, ausser der Anlage zum Respirations- und Verdauungssystem, noch die Cloacken, Muskeln, das Nervensystem und der zellige Achsenstrang des Schwanzes hervorgehen, so sind natürlicherweise auch die Cloackenhöhlen, resp. die, alle genannten Organe umgrenzenden Höhlen, ebenso aus der Einstülpungshöhle abzuleiten, wie die Höhle des Kiemendarmapparates.

Dieses complicirte Verhalten der Körperhöhlen bei Ascidienembryonen (es existirt bei ihnen ausserdem noch die von Kowalewsky zuerst erkannte und verfolgte, sogenannte Furchungshöhle) steht nicht so isolirt in der Thierwelt da, wie es vielleicht im ersten Augenblick scheinen wird. Ich erinnere nur an die oben erwähnten Entwicklungserscheinungen bei Auricularia, wo sich eine geräumige, aus der Wassergefässsystemanlage hervorgehende, früher sogar für eine gewöhnliche Leibeshöhle angesehene Höhle bildet, welche indessen aber der eigentlichen, bei Auricularia anfangs sehr ausgebildeten Leibeshöhle etwas ganz Fremdes darstellt. Wenn wir noch die Thatsache in's Auge fassen, dass bei Bipinnaria die entsprechende Höhle (ich habe oft Gelegenheit gehabt, die von Al. Agassiz zuerst beschriebene Bildung der Wassergefässsystemanlage bei Bipinnarien zu beobachten) sich direct aus der Einstülpungshöhle bildet, so können wir die Analogie zwischen den secundären, aus der Einstülpungshöhle entstandenen Höhlenräumen bei Echinopodermen und Ascidien nicht verkennen, besonders wenn wir dabei noch die Entwicklung der Botrylliden aus ihren Knospen zu Rathe zie-

hen. — Bei genannten Thieren sehen wir also eine provisorische Communication zwischen Verdauungshöhle und anderen, aus der Einstülpungshöhle entstandenen Hohlräumen auftreten, ein Umstand, welcher bei Coelenteraten zeitlebens existirt. Diese Deutung der Höhlen bei Coelenteraten stimmt vollkommen mit den neuesten Untersuchungen von Kowalewsky über die Entwicklung dieser Thiere überein, nach welchen bei ihnen, ausser der der eigentlichen Leibeshöhle anderer Thiere entsprechenden Furchungshöhle, noch eine (wenigstens bei Actinien, Medusen und Ctenophoren) primitive Einstülpung sich bildet, welche die Anlage zur Verdauungs- und Gefässhöhle darstellt.

IX. Embryologie des Scorpions²⁾.

Der auf dem dünnen Eipole liegende — offenbar durch eine partielle Furchung entstandene — Zellhaufen zerfällt zunächst in zwei Schichten, wovon die äussere zur serösen Hülle, die innere — dickere — zum Keimstreifen wird. Das zuletzt genannte Gebilde wird vermittelt einer longitudinalen Rinne in zwei Hälften getheilt, welche die sogenannten Keimwülste darstellen. Zu gleicher Zeit theilt sich die ganze Masse des Keimstreifens in zwei Keimblätter, zu denen sich später noch ein drittes Blatt gesellt. Diese drei Keim-

2) Die erste Gelegenheit, die Entwicklung dieses interessanten Thieres zu studiren, verdanke ich der Güte des Hrn. Prof. v. Siebold, dem ich hier öffentlich meinen Dank ausspreche. Dies war im Sommer 1866, als ich durch seine Vermittlung lebendige Scorpione in München aus Meran bekam. Im nächstfolgenden Sommer konnte ich einige Entwicklungsstadien in der Krim verfolgen, während die grösste Anzahl meiner Beobachtungen im Sommer dieses Jahres in Meran und Triest angestellt worden ist.

blätter sind auf dem ganzen Verlauf des inzwischen sich in Segmente getheilten Keimstreifens zu beobachten; besonders deutlich treten sie aber in dem soliden Zapfen hervor, welcher die erste Anlage des Postabdomens darstellt. Auf späteren Stadien kommen die Extremitätenanlagen zum Vorschein, in welchen nur die zwei oberen Keimblätter unterschieden werden können. Zu gleicher Zeit nimmt man die Spaltung des mittleren Blattes in zwei Nebenblätter wahr, wobei im Bereiche des genannten Blattes in jedem Segmente eine Höhle entsteht. In der Schwanzanlage, noch vor ihrer eigentlichen Segmentirung, zerfällt das mittlere Blatt in fünf Abschnitte, wovon die unteren (d. h. dem Abdomen näher liegenden) bereits eine Höhle zeigen, während die oberen noch ganz solid erscheinen. Diese durch Spaltung entstandene Höhlen bilden die einzelnen Abschnitte der Leibeshöhle, während die gespaltene Substanz des mittleren Blattes zu sogenannten Faserplatten und zum Nervenmuskelblatt wird. Das mittlere Blatt bleibt in den Extremitätenanlagen ungespalten und verwandelt sich in die Muskeln und Nerven derselben. Das Nervenmuskelblatt dient überhaupt zur Bildung der Muskel- und Nervenfasern, während die Nervenzellen (wenigstens im Hirnganglion und in der Bauchkette) unmittelbar aus dem oberen Blatte entstehen. Während dieser eigenthümlichen Bildungsweise des centralen Nervensystems bleiben die Nervenfasern der Bauchganglienkette auf ihrer Dorsalfläche sehr lange offen und erst in späteren Zeiten werden sie von auf der Bauchfläche liegenden Nervenzellenmassen umwachsen. Das obere Blatt dient ausserdem noch zur Bildung der Oberhaut; es bildet sich

auf seine Kosten noch eine Kopffalte, welche allmählich von oben nach unten wächst und unter anderem die Augenanlagen trägt.

Aus dem untersten Blatte bildet sich die sogenannte Darmdrüschicht, d. h. das Darmepithel mit seinen Anhängen. Es ist mir äusserst wahrscheinlich, dass dieses Blatt auch eine Rolle bei der Herzbildung spielt und zwar zur Bildung der inneren Epithelschicht verwendet wird.

Der Vorder- und Hinterdarm bilden sich in Form einfacher Einstülpungen des oberen Blattes, ebenso wie die Lungen, welche nicht unmittelbar aus den Abdominalfussanlagen hervorgehen, wie das Ganin will, sondern vom Anfang an als kleine offene Taschen dicht unter den Anlagen der Abdominalfüsse auftreten.

St. Petersburg, Anfang October 1868.



546740.

(Aus dem Bulletin, T. XIII, pag. 284 — 300.)

Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.
(Wass.-Ostr., 9. Lin., № 12.)

131