

Zur Entwicklungsgeschichte von *Myzostomum*.

Von

Elias Mecznikow.

Mit Tafel XIII. A.

Die auf den Comateln schmarotzende Gattung *Myzostomum* gehört noch immer, trotz der umfassenden anatomischen Untersuchungen von LOVEN, SEMPER, SCHULTZE und SCHMIDT, zu den räthselhaften, keine fixirte systematische Stellung besitzenden Geschöpfen. — Jetzt noch sind die Ansichten über die Natur von *Myzostomum* so verschieden, dass einige Forscher, wie namentlich MAX SCHULTZE¹⁾, dieses Thier zu den Trematoden stellen, während Andere es in den Kreis der Arthropoden einführen.

Es ist allgemein anerkannt, dass vor Allem die Entwicklungsgeschichte uns wichtige Anhaltspunkte für die systematische Stellung zweifelhafter Organismen zu liefern im Stande ist, und lenkte ich deshalb während meines Aufenthaltes in Neapel (im Herbst dieses Jahres) mein Augenmerk besonders auf die Entwicklung von *Myzostomum* und zwar auf die von *Myz. cirriferum*. — Was die Literatur dieses Gegenstandes betrifft, so ist blos der Aufsatz von SEMPER²⁾ zu erwähnen, in welchem nur ein einziges mit zwei Extremitätenpaaren versehenes Entwicklungsstadium beschrieben ist.

Da die künstliche Befruchtung bei unserem Thiere mir ebenso wenig wie Herrn SEMPER gelungen ist, so habe ich, um die Embryologie von *Myzostomum* untersuchen zu können, die gelegten Eier aus dem erdhaltigen Niederschlage in den die Comateln enthaltenden Gläsern heraussuchen müssen.

1) Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. Verhandlungen der Würzburger phys.-medic. Gesellschaft. Bd. IV. 1853. S. 225 ff.

2) Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Myzostomum*. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. IX. 1857. S. 48 ff.

Die befruchteten abgelegten Eier haben eine kugelige Form und zeigen keine solchen Abplattungen, wie die, welche **SCHMPPER** in seiner Fig. 6 (Taf. IV.) gezeichnet hat, welche nur den unbefruchteten Eiern zukommen. — In den befruchteten Eiern findet man nur eine structurlose Eihaut; eine Dotterhaut fehlt ihnen, ebenso wie das Keimbläschen. — Der Eiinhalt besteht theilweise aus einem feinkörnigen dunkeln Dotter, grösstentheils aber ist er von einer röthlich gefärbten Substanz gebildet (Fig. 4).

Der nächste embryologische Vorgang besteht in einer Zweitheilung des Eiinhaltes. Das Bemerkenswerthe dabei ist der Umstand, dass stets dies eine neuentstandene Segment an Grösse das andere bedeutend übertrifft (Fig. 2). Diese grössere Furchungskugel theilt sich bald in zwei kleinere (Fig. 3). Die beiden eben beschriebenen Momente der Dotterfurchung folgen so schnell aufeinander, dass sie höchstens eine Minute in Anspruch nehmen und deshalb sehr leicht beobachtet werden können.

Nach dem beschriebenen folgt ein Stadium mit vier beinahe gleich grossen Furchungskugeln (Fig. 4). — In nächster Linie theilen sich dann nur drei von diesen weiter (Fig. 5), während die vierte Furchungskugel erst nach einer Pause wieder zu zerfallen beginnt (Fig. 6). — So verwandelt sich nach und nach die ganze Eimasse in eine Menge kleiner, polygonaler, mit hellen Kernen versehener Zellen (Fig. 7). Während der weiteren Vermehrung der letzteren bildet sich der centrale Theil des gefurchten Eies in eine körnige, nicht aus Zellen bestehende Masse um, welche offenbar das Nahrungsmaterial für die äusseren Zellen darbieten.

Ist der Dotter in das zuletzt beschriebene Stadium eingetreten, so bilden sich auf der Oberfläche desselben Flimmerhaare, worauf der so entstandene Embryo bald die Eihaut durchbricht und nach Aussen gelangt (Fig. 8).

Die 0,05 Mm. grosse Myzostomumlarve (Fig. 9), welche eben aus dem Ei ausgeschlüpft ist, hat eine ovale oder birnförmige Gestalt und trägt auf ihrer aus vieleckigen Zellen bestehenden Haut (Fig. 8. A.) eine Anzahl langer, ziemlich weit von einander entfernter Flimmerhaare, durch deren Thätigkeit sie ihre trägen Bewegungen zu vollziehen im Stande ist. Ausserdem bemerkt man an ihr noch eine sehr dünne, an einigen Körperstellen lose anliegende Cuticula, die sich noch im Ei gebildet zu haben scheint.

Die ganze auseinandergesetzte Entwicklungsperiode nimmt etwa 24 Stunden in Anspruch, sodass man nach dieser Frist in den Versuchsgläsern eine Anzahl frei schwimmender Larven antrifft.

Leider hat es mir, trotz einer grossen Anzahl angestellter Versuche, nicht gelingen wollen, die beschriebenen Larven längere Zeit am Leben zu erhalten, resp. ihre weitere Entwicklung Schritt für Schritt zu verfolgen und unterscheidet sich das nächste von mir beobachtete Stadium schon durch eine sehr weit fortgeschrittene Organentwicklung, hauptsächlich durch die Bildung des Darmcanales und der Extremitäten, von den stummernden Larven. Trotzdem glaube ich, dass die unausgefüllte Lücke in der Entwicklungsgeschichte nicht sehr bedeutend ist, weil die nicht beobachteten Stadien offenbar von sehr kurzer Dauer sind, da sie sonst meinen emsigen Nachforschungen nicht hätten entgehen können. An einen bedeutenden Ortswechsel der fraglichen Larvenstadien ist wohl auch kaum zu denken, da die Bewegungsfähigkeit der frei schwimmenden Myzostomularven, wie ich es schon hervorhob, eine sehr geringe ist.

Die jüngsten, mit Borsten versehenen Individuen (Fig. 10) sind schon 0,12 Mm. lang; sie besitzen eine Walzenform und lassen an sich einen deutlich abgegrenzten Kopf (Fig. 10, c) unterscheiden; an der Spitze desselben befindet sich die Mundöffnung, welche in einen ovalen, starken Rüssel führt (Fig. 10, p). Auf den noch papillenlosen Rüssel folgt der gerade verlaufende, durch den Mangel an Verästelungen von dem des entwickelten Thieres sich unterscheidende Darm, welcher am Hinterende des Körpers mit einem After ausmündet. Von Extremitäten findet man an diesen Larven ausser einem ausgebildeten noch ein in der Entwicklung begriffenes Fusspaar; im ersten ist schon eine hakenförmig gekrümmte und eine andere der später sich bildenden Endplatte noch entbehrende feine Borste vorhanden. In dem zweiten Fusspaare bemerkt man blos zwei sehr feine, noch nicht nach Aussen durchgebrochene Borsten. — Aus diesem Verhalten der Extremitäten scheint mir mit Sicherheit zu folgen, dass dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium unmittelbar ein früheres vorangeht, in welchem nur ein Extremitätenpaar vorhanden ist.

Viel häufiger als die beschriebene findet man eine andere Entwicklungsphase, an der schon zwei gleich weit entwickelte Fusspaare vorhanden sind (Fig. 11). Dieses Stadium ist wohl auch das dauerhafteste, da ich von ihm viele Individuen verschiedener Grösse und zwar von 0,12—0,16 Mm. beobachtet habe. Die übrigen Organisationsverhältnisse zeigen jetzt noch keine dem vorigen Stadium fehlende Eigentümlichkeiten; nur die Cuticula hebt sich ein bischen ab, ein Verhalten, das als eine Einleitung zu der später stattfindenden Häutung angesehen werden kann.

Eine der zuletzt beschriebenen ähnliche Myzostomularve beob-

achtete auch SEMPER. Die von diesem Forscher gegebene Abbildung der Larve scheint mir aber nicht eine ganz richtige zu sein, da er die Fussstummeln als sehr viel längere und viel weiter von einander stehende Organe zeichnet, als sie in der Wirklichkeit sind. Deshalb bekommt seine Larve ein viel mehr tardigraden- oder milbenartiges, als ein myzostomumartiges Aussehen, was doch nicht naturgetreu ist, wie man es aus dem Vergleiche der SEMPER'schen Abbildung (Taf. III., Fig. 9 seines Aufsatzes) mit der meinigen (Fig. 44) wohl deutlich ersehen kann¹⁾.

Nur sehr selten ist es mir gelungen, ein Entwicklungsstadium mit drei Extremitätenpaaren zu beobachten, an welchem sonst keine anderen Eigenthümlichkeiten sich fanden. Ein Stadium mit vier Fusspaaren habe ich gar nicht gesehen, sodass ich auch nicht entscheiden kann, ob ein solches überhaupt vorkommt oder nicht, obgleich seine Existenz mir sehr wahrscheinlich erscheint.

An den jüngsten Myzostomumindividuen mit der vollständigen Extremitätenzahl (5 Paar) (Fig. 42) bemerkt man schon breite Platten an den Enden der nicht nach Aussen ragenden Borsten. Von allen Stummelpaaren ist das letzte am wenigsten ausgebildet. Der noch unverästelte Darm enthält verschiedene braune Nahrungskugeln, welche aus Diatomeen zu bestehen scheinen.

Erst später, an 0,45 Mm. grossen Individuen bemerkt man drei blindsackartige Ausbuchtungen des Darmes (Fig. 43), aber noch keine weiteren Verästelungen desselben. Ebenso fehlen die Rüsselpapillen und die Cirren.

Aus den auseinandergesetzten Beobachtungen geht also sehr deutlich hervor, dass die Bildung der für unser Thier so charakteristischen Extremitäten eine allmähliche ist, indem diese sich paarweise von vorne nach hinten entwickeln. — Dieser Entwicklungsmodus zeigt schon, dass Myzostomum den Articulaten zugerechnet werden muss. Dass dieses Thier aber keineswegs ein Arthropode ist, wie es in der letzten Zeit von Manchen angenommen wird, — davon bin ich fest überzeugt. Es war vor Allem die Beobachtung von SEMPER, welche die erste Veranlassung gegeben hat, Myzostomum in den Kreis der Arthropoden einzureihen. Der eben genannte Forscher sagt Folgendes: »Für eine

1) Ich erlaube mir zu bemerken, dass die von SEMPER abgebildete Larve von Myzostomum cirrifertum erheblich kleiner war ($\frac{1}{100}$ "), als die von MACZNIKOW beobachteten, die 0,4 — 0,46 Mm. massen, uns daher möglicherweise ein früheres Stadium darstellt.

Vereinigung (von Myzostomum) mit Crustaceen scheint namentlich das jugendliche Stadium des *M. cirriferum* zu sprechen, indem dasselbe ziemlich an die jugendlichen Formen aller Schmarotzerkrebse erinnert, und wenn man dabei an die grosse Aehnlichkeit einiger ausgebildeten Thiere, z. B. der *Linguatula* mit den Würmern denkt, so kann man leicht mit v. D. HOEVEN zu einer solchen Vereinigung kommen.« (A. a. O. S. 64). — Auf die SEMPER'sche Beobachtung sich stützend, spricht sich V. CARUS¹⁾ noch schärfer aus: »Nach der Form des Jugendzustandes«, sagt er, »scheinen diese Thiere (*Myzostomum*) eher in die Nähe der Tardigraden oder der *Peltoaster* und *Sacculina* zu gehören.« — Für dieselbe Meinung haben sich auch CARLEER²⁾ und LEYDIG³⁾ ausgesprochen.

Abgesehen von der Unvollständigkeit der SEMPER'schen Angaben über die Jugendform von *Myzostomum* (siehe oben) kann ich auch sonst die Richtigkeit der angeführten Meinung nicht anerkennen, da die mit zwei Fusspaaren versehenen *Myzostomum*larven durchaus keine Aehnlichkeit mit den so charakteristischen Naupliusformen verschiedener Crustaceen zur Schau tragen. Bei diesen sind die Extremitäten wesentlich anders gebaut, da sie niemals innere Borsten (wie bei *Myzostomum*), sondern viele, meistens gefiederte, bei *Myzostomum* fehlende Härchen tragen; ferner ist von keiner Crustacee ein Nauplius mit zwei unverästelten Fusspaaren bekannt, wie es bei den *Myzostomum*larven der Fall ist. Endlich besitzen alle Naupliusformen eine grosse Lippe und einen deutlich differenzirten Schwanz — Gebilde, von denen die jungen *Myzostomen* keine Spur zeigen. Diese zeichnen sich dagegen durch eingesetzte Borsten und durch einen stark entwickelten Rüssel aus, Theile, die allen Crustaceenlarven ganz fremd sind.

Ich habe das eben Gesagte nur deshalb angeführt, um die Unhaltbarkeit einer verbreiteten Ansicht nachzuweisen. Meiner Meinung zufolge bedarf es keiner weiteren Discussion, um zu zeigen, dass *Myzostomum* mit seinem flimmernden Larvenstadium und mit allen seinen anatomischen und embryologischen Eigenthümlichkeiten nicht ein Arthropode, sondern ein Glied der mannichfaltigen Gruppe der Würmer darstellt.

Die von MAX SCHULTZE zuerst ausgesprochene Ansicht über die Trematodennatur von *Myzostomum* ist freilich wohl kaum eine richtige. Auf der einen Seite sind die *Myzostomum* und den Trematoden gemeinschaftlichen Charaktere keineswegs solche ersten Ranges. So kommen die bei diesen beiden Thiergruppen sich findenden Saugnäpfe auch

1) Handbuch der Zoologie von CARUS und GERSTAECKER. 1868. S. 480.

2) Examen sur les princ. classific. etc. 1864.

3) Vom Bau des thierischen Körpers. I. 1864. S. 135.

anderen Wurmformen (den Hirudineen, Leucodora und einigen Planarien, den Cestoden u. and.) zu. Ferner erscheint ein verästelter Darm nicht nur bei den Trematoden, sondern auch bei anderen Wurmclassen. — Auf der anderen Seite giebt es sehr viele Momente, welche einer Vereinigung von Myzostomum mit den Trematoden sehr laut widersprechen. So namentlich die beim erstgenannten Thiere vorhandenen charakteristischen Extremitäten, Cirren und After, welche bei den Trematoden kein Analogon haben. Einen noch wichtigeren Unterschied zeigt uns die Entwicklungsgeschichte, nämlich denjenigen, dass Myzostomum als ein gegliedertes Thier sich anlegt (s. oben).

Diesem zufolge scheint es mir als das Naturgemässeste, Myzostomum für eine parasitische Annelide zu halten, welche alle ihre eigenthümlichen Organisationsverhältnisse der dort verwandten Formen fremden, parasitischen Lebensweise verdankt, und will ich nun noch versuchen, diese Aufstellung durch eine nähere Prüfung fester zu begründen.

Die Haut von Myzostomum hat eine vollständige Aehnlichkeit mit demselben Organe der Anneliden, und ist für diese beiden Thiergruppen eine ausgebildete Cuticula mit darauf sitzenden büschelförmig gruppirten Flimmerhaaren sehr charakteristisch, während eine solche Bildung allen übrigen Wurmförmigen völlig fremd ist. — In der Organisation der Verdauungsorgane finden wir auch eine sehr lehrreiche Uebereinstimmung. — Der mit endständigen Papillen versehene Rüssel von Myzostomum (besonders bei Myz. cirrif.) ist von demselben Organe vieler Anneliden (wie z. B. einiger Hesioneen, Phyllocoeen) fast gar nicht zu unterscheiden. Der verzweigte Darm von Myzostomum wiederholt nur eine von Aphrodite und Verwandten schon hinreichend bekannte Eigenthümlichkeit.

Die Bildung der Extremitäten bei Myzostomum, welche, wie es schon SEMPER hervorhob (a. a. O. S. 52), von derjenigen der Arthropoden vollkommen abweicht, spricht sehr entschieden für meine Meinung, da sie nur bei den Anneliden ein Analogon findet. Nicht blos die Stummeln, sondern auch die Borsten sind bei beiden Gruppen (Myzostomum und Anneliden) wesentlich gleich gebaut. Sehr wichtig ist auch die Existenz der Cirren bei Myz. cirriferrum¹⁾, welche stets in einer bestimmten Zahl vorkommen und zwar das Doppelte der Extremitäten betragen. Diese Cirren stehen also in einem bestimmten Verhältniss zu den Fussstummeln und können deshalb ganz sicher den ungliederten Cirren so vieler Anneliden an die Seite gestellt werden.

1) Diese Gebilde sind bei Myz. glabrum (Myz. tuberculos. SEMPER.) nur durch zwanzig kleine Höcker repräsentirt.

Dass der Mangel von Blutgefässen bei *Myzostomum* kein Hinderniss für unsere Annahme sein kann, ist klar, seitdem man auch manche Anneliden ohne Blutgefässe (wie z. B. *Aphlebina*, *Capitella*, *Glycera*) kennen gelernt hat.

Um die eigenthümliche Organisation des Nervensystems¹⁾ von *Myzostomum* zu erklären, muss man die parasitische Lebensweise dieses Thieres, resp. seine davon herrührende plumpe Körperform zur Hilfe nehmen, indem man eine ähnliche Bildung des Bauchganglions bei vielen Articulaten mit einer entsprechenden Körpergestalt vorfindet. — Es wollte mir übrigens, ebensowenig wie meinen Vorgängern, gelingen, den Nervenverlauf weiter zu verfolgen, nichts destoweniger erscheint auch mir wie LEYDIG die Existenz eines Schlundringes sehr wahrscheinlich.

Stimmen die bis jetzt betrachteten Organisationsverhältnisse von *Myzostomum* und den Anneliden ziemlich gut überein, so lässt sich dasselbe keineswegs für die Geschlechtsorgane behaupten. — Es ist jedoch nicht der Hermaphroditismus, den ich hier meine, da man jetzt schon manche monöcischen Anneliden (namentlich *Protula*, *Spirorbis*, *Amphicora*) kennen gelernt hat, sondern vielmehr das Vorkommen der von SEMPER beschriebenen Kloake von *Myzostomum*, welche noch bei keiner echten Annelide beobachtet wurde.

Die übrigen Theile des Geschlechtsapparates könnte man vielleicht schon eher mit den Generationsorganen der Anneliden in Uebereinstimmung bringen. So ist die Abwesenheit besonderer samen- und eierbereitenden Organe für beide Gruppen (*Myzostomum* und Anneliden) charakteristisch. Ferner kann man die Samenausführungsgänge von *Myzostomum* mit den Segmentalorganen einiger Chaetopoden, die nur ein Paar davon besitzen (wie z. B. *Parthenope*), vergleichen. Uebrigens muss ich bemerken, dass die äusserst mannichfaltigen Structurverhältnisse der Generationsapparate verschiedener Anneliden noch so wenig untersucht sind, dass die Bedeutung und die Analogieen aller Theile derselben für einmal unmöglich sich nachweisen lassen.

Es bleibt uns noch die Besprechung der bei *Myzostomum* vorhandenen ventralen Saugnäpfe, deren Existenz mit dem Parasitismus unserer Thiere in voller Uebereinstimmung steht. Dass aber diese Organe auch den echten Anneliden nicht ganz fremd sind, das beweist uns das saugnäpfartige Schwanzende von *Leucodora*.

Die Entwicklung liefert uns wieder einen wichtigen Stützpunkt für die Zusammenstellung von *Myzostomum* mit den Chaetopoden, in-

¹⁾ Die von LEYDIG vermuthete Duplicität des Bauchnervenknötens konnte ich bei *Myzostomum* nicht finden.

dem die allmähliche Bildung der Fusstummeln, welche in einer bestimmten Reihenfolge stattfindet, so zu der Annahme führt, dass *Myzostomum* ein articulirter Wurm — eine Annelide ist. Die noch unvollständig bekannte Metamorphose unseres Thieres möchte ich am ehesten mit dem Typus der Annelidenmetamorphose vergleichen, welchen JOH. MÜLLER als *Atrocha* bezeichnete. Ich habe selbst diese Art der Metamorphose an einigen in Neapel gefundenen Annelidenlarven beobachtet, welche ich nach der Borstenbildung für Syllislarven halte. Die jüngsten meiner Larven besaßen ein vollständiges Wimperkleid (nur das vordere Ende war frei von Flimmerhaaren), ohne stärkere Wimpergürtel und trugen nur ein Paar Stummeln mit vollständig ausgebildeten zusammengesetzten Borsten. Der auffallendste Unterschied des folgenden Stadiums bestand in der Ausbildung eines zweiten Stummelpaares. Die weiter entwickelten Syllislarven endlich hatten schon drei Paare Extremitäten und entbehrten des Wimperüberzugs.

Die Uebereinstimmung in der Extremitätenbildung bei *Myzostomum*, die Abwesenheit besonderer Wimperschnüre und die Anwesenheit eines ganzen Flimmerkleides scheinen mir hinreichende Gründe abzugeben, die Metamorphose von *Myzostomum* dem Typus der *Atrocha* einzureihen.

Von der Körperform von *Myzostomum* war bisher keine Rede, und will ich daher noch bemerken, dass die plumpe Gestalt dieses Thieres nur ein durch die Lebensweise bedingtes Verhältniss darstellt. Die jungen Stadien haben eine viel gestrecktere Form als die erwachsenen und weichen nicht wesentlich vom Annelidentypus ab.

Das Angeführte scheint mir hinreichend zu sein, um die Annelidennatur des *Myzostomum* zu begründen, und betrachte ich dieses Thier als Repräsentanten einer besonderen Chaetopodengruppe, die *Chaetopoda ectoparasita* heissen können.

Göttingen, den 25. December 1865.

Erklärung der Abbildungen.**Tafel XIII. A.**

Fig. 1. Ein abgelegtes Ei von *Myzostomum cirriferum*.

Fig. 2—7. Furchungsprocess desselben.

Fig. 8. Eine Larve von *Myzost. cirrif.* im Momente des Ausschlüpfens.

Fig. 8. A. Polygonale Hautzellen derselben.

Fig. 9. Eine Larve von *Myzost. cirrif.*

Fig. 10—12. Drei Entwicklungsstadien von *Myzost. cirrif.* c Kopf, p Rüssel.

Fig. 13. Der Darmcanal aus einem weiter entwickelten Stadium.

Die Figg. 1—8 und 12 sind unter 150facher, Fig. 9 unter 320facher, die Figg. 10 und 11 unter 320facher Vergrößerung — alle mit dem Zeichenprisma gezeichnet — und Fig. 13 unter 75facher Vergrößerung.

