

Über Regeneration bei Comatuliden nebst Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen.

Von

Wilhelm Minckert.

(Aus der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland.)

Hierzu Tafel VII und 14 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung (Terminologisches). p. 164—166.

- I. Ueber die Auffassung der Syzygieen und syzygial verbundener Glieder. p. 167—178.
- II. Ueber individuelle Färbungskontraste und ihre Zurückführung auf regenerative Prozesse. p. 178—185.
- III. Ueber Umfang und Bedeutung der Regeneration bei Comatuliden überhaupt. p. 185—232.
 - A. Ueber Regeneration der Cirren. p. 187.
 - B. Ueber Regeneration des Discus. p. 193.
 - C. Ueber Regeneration der Pinnulae. p. 198.
 - D. Ueber Regeneration der Radien. p. 200.
 - E. Ueber Regeneration der Arme. p. 202.
 1. Die verschiedenen, an Armen vorkommenden Arten der Regeneration. p. 202.
 - a) Die reproduktive Armregeneration. p. 202.
 - b) Die augmentative Armregeneration. p. 203.
 - α) Die duplikative Armregeneration. p. 203.
 - β) Die multiplikative Armregeneration. p. 203.
 - c) Die reduktive Armregeneration. p. 205.
 2. Die Bedeutung der verschiedenen Arten der Armregeneration für die Systematik und die postlarvale Entwicklung. p. 206.
 - a) Die Bedeutung der reproduktiven Armregeneration. p. 208.

164 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

- b) Die Bedeutung der augmentativen Armregeneration. p. 210.
 - α) Den Charakter der Zehnarmigkeit Betreffendes. p. 211.
 - β) Bemerkungen über die Art der Regeneration bestimmende Faktoren. p. 212.
 - γ) Definition der Arten des β -Typus; Zusammenfassendes. p. 213.
 - δ) Die Bedeutung der multiplikativen Armregeneration und bilaterale Asymmetrie der Radien. p. 215.
 - ε) Ueber die distale Grenze der augmentativen Regeneration im Bereiche der Radien. p. 218.
 - ζ) Bidistichalität und Tetradistichalität und deren Entstehung. p. 219.
 - η) Ueber die Entstehungsweise höherer Teilungsserien. p. 226.

IV. Ueber die Bedeutung der Syzygien für Regeneration und Autotomie. p. 232—240.

- A. Die Syzygien als praedestinierte Durchbruchsstellen; die Hypozygallen als praedestinierte Basen von Regenprozessen. p. 232.
- B. Die Syzygien als mutmaßliche Organe der Autotomie. p. 235.

Literaturverzeichnis. p. 240—242.

Tafelerklärung. p. 242—244.

Einleitung.

Unter einem reichhaltigen, dem Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Mass., U. S. A. gehörigen, zum größten Teil in der Caraibischen See und in benachbarten Meeresteilen vom „Blake“ und anderen Schiffen der Vereinigten Staaten gedredgten Comatulidenmaterial, an dessen systematischer Bearbeitung ich mit beteiligt bin, traf ich zahlreiche, verschiedenen Species angehörige Individuen mit in Regeneration begriffenen Körperteilen an. Anfangs schenkte ich denselben keine größere Beachtung, doch ließ die bei weiter fortschreitender Materialuntersuchung zunehmende Fülle der Regenerationserscheinungen, sowie die in mir aufsteigende, neuartige Erkenntnis von der hohen Bedeutung der im Bereich der Radien bzw. Arme stattfindenden Regenprozesse für die Systematik und die individuelle Formentwicklung der Comatuliden, — meines Wissens ist bisher in keiner Tiergruppe die Regeneration als ein normalerweise bei der individuellen Formentwicklung so ausgiebig wirksamer Faktor erkannt — mich bald zu

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen. 165

Notizblock und Skizzenbuch greifen. Das so gesammelte Tatsachenmaterial wurde späterhin kritisch gesichtet und bildet den hauptsächlichen Inhalt der vorliegenden Arbeit. Durch Hinzuziehung einschlägiger, oft sehr versteckt liegender Literaturangaben durch Beigabe einer Anzahl von Copieen im Text, hat die im Folgenden gegebene Darstellung der Regeneration einen monographischen Anstrich erhalten. Auf stattgehabte Regenerationsprozesse konnte ich auch, wie ich in einem besonderen Kapitel darlegen werde, eigenartige, individuelle Färbungsscheinungen, die mir zuerst ganz unverständlich waren, zurückführen.

Beim Studium der im Bereiche der Radien auftretenden Regenerationsprozesse lenkte sich meine Aufmerksamkeit ferner auf die unter dem Namen Syzygieen bekannten, besonders modifizierten Gliedverbindungen, auf welche in den Ausführungen des letzten Abschnittes dieser Arbeit manches neue Streiflicht geworfen wird.

So kam ich dazu, auch zu der von Bather vor einigen Jahren aufgerollten „Syzygieenfrage“, wenn ich mich so ausdrücken darf, Stellung zu nehmen. Da die von Bather gemachten Reformvorschläge bezüglich der Berechnung syzygial verbundener Glieder, von Seiten deutscher systematischer Spezialforscher keinen Beifall gefunden haben, dieselben vielmehr nach wie vor geneigt sind, dem Brauche der großen Challenger-Monographie P. H. Carpenters zu folgen, so sah ich mich bei der großen Wichtigkeit des Gegenstandes für Einheitlichkeit und Klarheit in systematisch-descriptiver Hinsicht, veranlaßt, eine bisher fehlende, eingehende Begründung der These, daß zwei durch Syzygie verbundene Glieder stets als zwei Einzelglieder aufzufassen und zu berechnen sind, zu geben und so in dieser Angelegenheit ein — hoffentlich — letztes Wort zu sprechen. Diese überaus zeitgemäßen kritischen Betrachtungen gebe ich an erster Stelle.

Zuvor sehe ich mich jedoch angesichts der Gegensätze, welche im Gebrauch der Nomenklatur der Skelettteile von Seiten der verschiedenen Autoren herrschen, genötigt, die von mir angewandte, diesbezügliche Nomenklatur auseinanderzusetzen. Dieselbe ist im wesentlichen diejenige der Comatulidenmonographie P. H. Carpenters im Challenger-Bericht (4); jedoch bezeichne ich die auf das Radialpentagon bzw. Radialdekagon folgenden Glieder bis zum ersten Axillare als erstes und zweites Costale, eine Benennung, welche P. H. Carpenter (5) erst später, zwei Jahre nach Erscheinen der eben genannten Monographie, acceptierte, indem er die für diese Glieder von Johannes Müller (1) gebrauchte und von diesem seinerzeit übernommene Bezeichnung „zweites“ und „drittes radiale“ („radiale axillare“) wieder aufgab. Eine Reihe neuerer Autoren behalten jedoch die Benennung der Comatulidenmonographie P. H. Carpenters bei, indem dieselben weiter von erstem, zweitem und drittem Radiale sprechen, [so z. B. Bell (6), Hartlaub (8), Koehler (9), Döderlein (10)]. Eingreifende und von

der Nomenklatur der Carpenter'schen Monographie erheblich abweichende Nomenklaturänderungen hat 1892 F. A. Bather (11) vorgeschlagen, auf welche ich jedoch hier blos hinweisen möchte.

Im folgenden wird also als Radiale nur das erste Glied eines Radius bezeichnet, welches in der Regel einem geschlossenen Ring¹⁾, dem Radialpentagon (*Eudicrinus*, *Antedon*, *Actinometra*, *Atelecrinus*) bzw. Radialdekagon (*Promachocrinus*) fest eingefügt ist; die auf dieses Glied folgenden werden als Costalia (bei Comatuliden stets zwei), die auf ein Costale axillare folgenden Glieder von Teilungs-serien werden von mir, wie in P. H. Carpenters Comatuliden-monographie, successive als Distichalia, Palmaria und Postpalmaria bezeichnet.

Abweichend von P. H. Carpenters Auffassung (cf. 3, p. 49) wird im folgenden die Bezeichnung „Arm“ nur denjenigen Glieder-serien beigelegt, welche sich distal nicht mehr teilen; und zwar bezeichne ich, ebenfalls abweichend von P. H. Carpenter, in Wahrnehmung des Standpunktes, daß allgemeinere Begriffe nicht mit Rücksicht auf die an Artenzahl praevalierenden Genera, wie *Antedon* oder *Actinometra*, sondern mit Rücksicht auf sämtliche Genera der Gruppe (Comatuliden) gegeben werden sollen, diejenigen ungeteilten Glieder-serien als primäre Arme, welche auf das Radiale folgen, so z. B. die Arme des fünfstrahligen und fünfarmigen Genus *Eudicrinus* oder die Arme der zehnarmigen Species des zehn-strahligen Genus *Promachocrinus*; in diesen Fällen ist im wesent-lichen Radius mit Arm identisch²⁾. Bei den im Minimum zehnarmigen und stets fünfstrahligen Arten des Genus *Antedon*, von denen im folgen-den hauptsächlich die Rede sein wird, gibt es daher primäre Arme meiner Rechnung nicht. Als sekundäre Arme rechne ich diejenigen sich nicht weiter teilenden Glieder-serien, welche von einem axillaren Costale, als tertäre diejenigen, welche von einem axillaren Distichale, als quartäre, die von einem axillaren Palmare, als quintäre die-jenigen, welche von einem axillaren Postpalmare ihren Ursprung nehmen. Es entsprechen also die primären, secundären u. s. w. Arme dieser Rechnung weder den „primary“ und „secondary arms“ P. H. Carpenters (cf. 3, p. 49), noch, wenigstens der Zählung nach, den Armen erster, zweiter u. s. w. Ordnung Hartlaubs (cf. 7, p. 7), dessen Fassung des Begriffes „Arm“ als einer ungeteilten Glieder-serie im übrigen hier acceptiert ist. Diese eben vorgeschlagene, unbedeutende Änderung der Terminologie erschien mir notwendig und ist auch auf die gestielten Crinoideen entsprechend anwendbar.

¹⁾ Die einzige Ausnahme bildet das eigenartige Genus *Thaumatocrinus*, bei welchem die Radialia keinen geschlossenen Ring bilden, sondern durch dazwischengeschaltete Interradialia getrennt sind.

²⁾ Genau genommen ist hier Arm = Radius—Radiale.

I. Ueber die Auffassung der Syzygien und syzygial verbundener Glieder.

Infolge der differenten Auffassung der Syzygien und der verschiedenen Zählung der durch Syzygie verbundenen Glieder herrschen in der auf Comatuliden bezüglichen Literatur Zustände, welche es höchstens dem mit den verschiedenen Auffassungen aufs engste vertrauten Spezialisten ermöglichen, ohne sonst unvermeidliche Irrtümer die auf die Morphologie des Skelettsystems und die Systematik bezüglichen Arbeiten zu lesen und die in ihnen mitgeteilten Resultate vergleichend zu verwerten.

Vor einigen Jahren (1896) hat bereits Bather in einem vorzüglichen Artikel (12, p. 57—61) auf den inkonsequenter und daher unwissenschaftlichen Gebrauch des Terminus „Syzygie“ („Syzygium“) von Seiten Johannes Müllers¹⁾ und P. H. Carpenter's (3), welche unter Syzygie einmal die Gliedverbindung selbst, dann aber auch zwei durch sie verbundene Skelettstücke verstehen, hingedeutet. Da ich den diesbezüglichen, kritischen Ausführungen Bathers im wesentlichen zustimme, so beschränke ich mich hier auf dieselben zu verweisen. Des Interesses halber sei nur noch erwähnt, daß diesen beiden verschiedenen von Bather kritisierten Bedeutungen des Wortes „Syzygie“ („Syzygium“) noch eine dritte in der Literatur zur Seite steht, nämlich die von Pourtalès, welcher einmal unter Syzygie sogar den Zwischenraum zwischen zwei syzygialen Gliedverbindungen²⁾, dann aber wieder die Gliedverbindung selbst darunter versteht.³⁾ Es sind also in der Literatur sehr verschiedene Dinge unter „Syzygie“ („Syzygium“) verstanden worden. Unter diesen Umständen vertrete ich nachdrücklich den von Bather (12) am Schluß seines Artikels gemachten Reformvorschlag: „That the term „Syzygy“ should invariably be used in accordance with its original definition for »an immovable sutural union«“ (12, p. 61). Es ist also unter Syzygie stets nur ein besonderer Modus der Gliedverbindung zu verstehen, wie es auch in der Originaldefinition Johannes Müllers, der er leider selber nicht treu blieb, zum Ausdruck kommt: „Unter Syzygie verstehe ich die unbewegliche Nahtverbindung zweier Glieder“ (1, p. 39).

¹⁾ Außer der eingangs schon zitierten Abhandlung J. Müllers (1) kommt hierbei noch die spätere Arbeit: „Ueber die Gattung *Comatula* Lam. und ihre Arten“ (2, p. 1—29) in Betracht.

²⁾ „Syzygia composed of three or seldom four articulations, with very oblique joints, and very finely denticulated edges etc.“ Beschreibung von „*Comatula (Alecto) Hagenii* Pourt“ (14, p. 111).

³⁾ z. B.: „Syzygium in third joint, afterwards four joints between two syzygia“. Beschreibung von „*Antedon cubensis* Pourt“ (15, p. 215).

Entsprechend dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse an *Antedon rosacea* definiere ich, um eine möglichst scharfe und umfassende, begriffliche Begrenzung der beiden hier in Betracht kommenden Arten von Gliedverbindungen zu geben, für Comatuliden die Syzygie als die unbewegliche, durch Fasermassen, nie durch Muskelmassen vermittelte Verbindung zweier Skelettstücke, deren Verbindungsflächen radiäre Kalkleisten aufweisen, und die Gelenkverbindung, für welche ich den Terminus „Synarthrie“ vorschlage, als die bewegliche, meist unter Beteiligung von Muskelgewebe vermittelte Verbindung zweier Skelettstücke, deren Verbindungsflächen mehr oder weniger scharf umgrenzte Insertionsfelder bzw. „gruben für die verbindenden Gewebe, niemals aber radiäre Kalkleisten aufweisen. Die Müller'schen Ausdrücke „epizygale“ und „hypozygale“ behalte ich bei. Wie bei der eben versuchten Definition der Synarthrie von mir schon angedeutet wurde, sind nicht immer Muskelfasern an der synarthrialen Verbindung zweier Glieder beteiligt. Dies gilt bei *Antedon rosacea* für die Verbindung von Costale I u. II und Brachiale I u. II. Demgemäß ist auch die Skulpturierung der betreffenden Verbindungsflächen eine einfachere, doch tritt auch hier niemals Radiierung auf. Im übrigen sind bei *Antedon rosacea* (cf. Bosshard, 13) in den Synarthreien dreierlei Gewebsarten zu unterscheiden, die in ventro-dorsaler¹⁾ Richtung folgendermaßen angeordnet sind: 1. Muskelfasern, 2. Ligamentfasern, 3. Dorsalfasern.

Bei der Beantwortung der zweiten, in systematisch-descriptiver Hinsicht äußerst wichtigen Frage: repräsentieren zwei durch Syzygie verbundene Skelettstücke eine Einheit oder sind sie in allen Fällen ebenso aufzufassen und zu zählen, wie zwei gelenkig verbundene Glieder, stehe ich gemäß der oben gegebenen Definition der Syzygie ganz entschieden auf Seite Bathers²⁾, so sehr ich mir bewußt bin, daß ich mich damit zur Mehrzahl der einschlägigen Publikationen und besonders zu den großen monographischen Darstellungen P. H. Carpenters (3, 4) in scharfem Gegensatz befindet. Letzteres veranlaßt mich, im Folgenden den wohlgegrundeten Nachweis zu liefern, daß zwei durch Syzygie verbundene Skelettstücke stets als zwei Einzelglieder aufzufassen und zu zählen sind; durch die bisher fehlende, eingehende Begründung dieser Ansicht ergänze ich die kritischen Ausführungen Bathers (12) und hoffe so, ein letztes Wort in dieser Angelegenheit zu sprechen.

Die mir aus der Literatur und aus eigener Beobachtung bekannten Gesichtspunkte, welche für die von mir geteilte Auffassung sprechen, sind etwa folgende:

¹⁾ ventral bedeutet hier: oral, ambulacral; dorsal bedeutet: aboral, abambulacral.

²⁾ ebenso wie Bosshard (13).

1. Die histologische Untersuchung der in den Syzygien befindlichen Fasermasse hat gezeigt, daß dieselbe aus Fasern, die den Dorsalfasern histologisch gleichwertig sind, besteht, d. h., daß die Syzygien sich von den gewöhnlichen Gelenkverbindungen histologisch nur insofern unterscheiden, als ihnen Muskel- und Ligamentfasern fehlen. Leider erwies sich das mir zugängliche, nur zu systematischen Zwecken konservierte Material als nicht geeignet, in dieser Richtung einwandsfreie Untersuchungen anzustellen; daher berufe ich mich hier ausschließlich auf Bosscharts Untersuchungen an *Antedon rosacea* (13, p. 101, 102, Taf. 7), welchem es gelang, prägnante Färbungsdifferenzen zwischen Muskel-, Ligament- und Dorsalfasern zu erzielen, woraus die histologische Gleichwertigkeit von Syzygialfasern und Dorsalfasern der Synarthriren resultiert. Es ist nicht einzusehen, weshalb zwei Skelettstücke, zwischen welchen sich eine, wenn auch geringe, heterogene Gewebemasse, die auch in den Synarthriren vorhanden ist, befindet, als eine Einheit betrachtet werden sollen.

2. Bei Formen, wie *Antedon brevipinna* Pourt., wo die Distalränder der Brachialien erhöht oder durch besondere Ornamentik ausgezeichnet sind, findet sich an hypozygalen Gliedern eine gleiche bezw. ähnliche Betonung des distalen Gliedrandes. So kann man an Armen von *Antedon brevipinna* bei Exemplaren mit erhöhten und lippenförmig geschwungenen Distalrändern, in der Nähe einer Syzygie zwei erhöhte Distalränder, denjenigen des Hypozygale und denjenigen des Epizygale, relativ dicht übereinander finden, bei Exemplaren mit dorniger Ornamentik zwei Kränze von Dornen. Nach P. H. Carpenters Abbildung von *Antedon basicurva* Carp. (4, Pl. XXII, Fig. 3) zu urteilen, ist dort ein gleiches Verhalten zu konstatieren. Es verhalten sich also in diesen Fällen die zwei syzygial verbundenen Skelettstücke zusammen, durchaus nicht wie ein einzelnes, gewöhnliches Brachiale. Man sollte doch, wenn zwei syzygial verbundene Glieder wirklich eine Einheit repräsentieren, erwarten, daß der Distalrand des Hypozygale nicht hervorträte und eine derartige Betonung der Grenze der beiden syzygial verbundenen Glieder nicht stattfände.

3. Der bei Betrachtung der Arme verschiedener Comatuliden gegen die von uns vertretene Berechnung zweier syzygial verbundener Skelettstücke als zwei Einzelglieder unwillkürlich auftauchende Einwand, daß ein einzelnes epi- oder hypozygales Skelettstück an Größe hinter den gewöhnlichen, gelenkig verbundenen Gliedern zurückstehe, erweist sich, falls er überhaupt als solcher gegenüber dem unter 1 vorhin Festgestellten ernstlich in Betracht kommen und ins Gewicht fallen kann, bei näherer Betrachtung als nicht stichhaltig. Zwar läßt sich bei vielen Species in distalen Partien von Armen konstatieren, daß ein hypozygales und epizygales Glied zusammen, nur die Größe und auch die Form eines einzelnen, gewöhnlichen Brachiale besitzt. Jedoch ergiebt die Untersuchung proximaler Armpartien bei den gleichen Species in

der Regel, daß zwei durch Syzygie verbundene Skelettstücke zusammen, in mehr oder weniger hohem Grade größer, als ein einzelnes, gewöhnliches Glied sind; in anderen Fällen kommt es direkt dazu, daß ein einzelnes Hypo- oder Epyzygale, wie ich z. B. bei Exemplaren von *Antedon spinifera* Carp. an den untersten Armgliedern beobachtete, den gewöhnlichen Brachialien an Größe nicht nachsteht. Den von *Antedon*-arten in der Literatur vorliegenden Abbildungen nach zu urteilen, ist an Gliedern von Teilungsserien und unteren Brachialien dieses Verhalten nicht gerade selten; ziemlich häufig scheint es, den Darstellungen P. H. Carpenter's nach, auch bei den gestielten Formen der Neocrinoidea anzutreffen zu sein, z. B. bei *Pentacrinus wyrville-thomsoni* Jeffr., dessen (tertiäre) Arme mit zwei den übrigen an Größe gleichen, syzygial verbundenen Brachialien beginnen (cf. P. H. Carpenter, 3, p. 314, Pl. XVIII, XIX). Anschließend sei noch bemerkt, daß an zehnarmigen Pentacrinusstadien von Comatuliden eine Größendifferenz zwischen syzygial und synarthrial verbundenen, proximalen Brachialien offenbar nicht oder wenigstens nicht bei allen Species vorhanden ist (cf. P. H. Carpenter, 4, Pl. XIV, Fig. 5—7. Pentacrinoide of *Antedon multispinosa*).

4. Scheinbar am nachdrücklichsten für die Auffassung zweier syzygial verbundener Glieder als Einheit spricht die Tatsache, daß bei der Mehrzahl der Syzygien das Epizygale eine Pinnula trägt, während das Hypozygale immer ohne Pinnula ist, sodaß sich z. B. zwei durch Syzygie verbundene Brachialia in dieser Hinsicht wie ein gewöhnliches, mit seinem vorhergehenden und nachfolgenden Glied durch Synarthrie verbundenes Brachiale aus der mittleren oder distalen Armregion verhalten. Ueber das Verhältnis der Pinnulae zu hypo- und epizygalen Gliedern hat schon Bather (12) unter Beigabe von Zitaten aus den einschlägigen Abhandlungen J. Müllers und P. H. Carpenter's kritische Ausführungen gemacht, denen ich im großen und ganzen beistimme. Doch möchte ich, um das wenig kritische und unlogische Verhalten P. H. Carpenter's, das zum großen Teil die gegenwärtige Komplikation und Verwirrung verschuldet hat, vom Grund aus und möglichst erschöpfend kritisiert zu sehen, noch folgendes bemerken.

Wie aus den Darlegungen P. H. Carpenter's hervorgeht, war für ihn offenbar in erster Linie die Reflexion, daß das Hypozygale, weil es keine Pinnula trägt, seine Individualität als Glied einbüßt,¹⁾ bestimmend gewesen, sich dem auf ein nur

¹⁾ Daß P. H. Carpenter diesen Gedanken hegte, dafür führe ich folgende Stellen an:

„But since the hypozygals of all the brachial syzygies of *Endocrinus atlanticus*, *Eudocrinus semperi*, or of *Antedon rosacea* entirely lose their individuality as arm-joints, bearing no pinnules and taking no part in the movements of the arm, I believe that it is more correct for descriptive purposes to follow Müller and to consider the compound or syzygial joint as one arm-segment only.“ (4, p. 80.)

geringes und relativ gleichartiges Formenmaterial gegründeten Vorgehen Johannes Müllers (1, 2), in der Auffassung und Berechnung syzygial verbundener Glieder bei der Beschreibung seines großen und hinsichtlich der Stellung der Pinnulae ziemlich ungleichartigen Formenmaterials anzuschließen.

Daß nun eine Relation zwischen dem Tragen einer Pinnula und der Individualität eines Gliedes allgemein nicht nachweisbar und dieselbe mithin nicht aufrecht zu erhalten ist, geht zunächst aus allen den Fällen hervor, wo ein mit seinem vorhergehenden und nachfolgenden Glied durch Synarthrie verbundenes Skelettstück, ohne sich im übrigen von Pinnula-tragenden, synarthrial verbundenen Gliedern zu unterscheiden, keine Pinnula trägt. In diesen Fällen berechnet auch P. H. Carpenter die betreffenden Glieder einzeln, trotzdem sie doch keine Pinnula tragen und sich in dieser Hinsicht nicht von den hypozygalen Gliedern unterscheiden, denen er wegen des Fehlens der Pinnulae die Individualität abspricht. Als Beispiele seien *Eudiocrinus semperi* und *Eudiocrinus japonicus* genannt, an deren primären Armen die ersten drei Brachialien gelenkig miteinander verbunden sind und keine Pinnulae tragen; das vierte Glied ist hypozygal, das epizygale, fünfte trägt die erste Pinnula. P. H. Carpenter (4, p. 82, 84) verfährt hier so, daß er das vierte Glied, welches sich also hinsichtlich des Fehlens der Pinnula absolut nicht von den drei vorhergehenden, von ihm voll gerechneten Brachialien, unterscheidet, dennoch nicht als Glied berechnet, sodaß in diesem Fall, um mich der Ausdrucksweise P. H. Carpenters zu bedienen, die ersten drei Skelettstücke des Arms, welche keine Pinnula tragen, „ihre Individualität nicht verlieren“, das vierte aber, welches doch ebenfalls keine Pinnula trägt „seine Individualität verliert.“ Ein weiteres lehrreiches Beispiel bietet die mir aus eigner Anschaugung bekannte *Antedon defecta* Carp. M. S. Hier trägt das erste und zweite Brachiale, die miteinander synarthrial verbunden sind, keine Pinnula; das dritte, hypozygale Brachiale ist ebenso, wie das vierte, epizygale, ebenfalls ohne Pinnula; erst das fünfte Brachiale trägt eine Pinnula. Welcher Unterschied besteht nun hier zwischen Hypo- und Epizygale hinsichtlich der Pinnula? Und dennoch wird von P. H. Carpenter unbeirrt dem Hypozygale die Individualität abgesprochen; dem Epizygale aber, welches doch ebenfalls keine Pinnula trägt, bleibt sie erhalten, ebenso wie den pinnulalosen ersten beiden Brachialien; denn P. H. Carpenter schreibt in einer kurzen Charakteristik der Species: „The second and third brachials have

„The syzygial union of two arm-joints is of a somewhat peculiar character. For the hypozygal entirely loses its individuality as a separate segment of the arm, and bears no pinnule as the epizygal and the remaining brachials do.“ (3, p. 50.)

„The double or syzygial joints thus formed resemble the ordinary brachials in bearing but one pinnule, and they are therefore best considered as single joints.“ (3, p. 50.)

172 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

no pinnules" (4, p. 206). In gleicher Weise verfährt P. H. Carpenter (4, p. 71) bei dem mir ebenfalls aus eigner Untersuchung bekannten *Atelecrinus balanoides* Carp., bei welchem, da die erste Pinnula erst am ca. 15. Brachiale auftritt, an einem Arm mehrere Epizygialen ohne Pinnulae sind.

Anstatt nun aus diesen, wie aus anderen gleich zu erwähnenden Fällen, den so naheliegenden Schluß zu ziehen, daß die hypozygalen Glieder den übrigen gleichwertig sind, sieht sich P. H. Carpenter für diejenigen Fälle, in denen die konsequente Aufrechterhaltung des Dogmas vom Verlust der Individualität der Hypozygalien zu ganz absurdem Resultaten geführt hätte, zu Ausnahmebestimmungen gezwungen, bei deren Auseinandersetzung eine erstaunliche Unklarheit der Reflexion zu Tage tritt.

Eine solche Ausnahmemaßregel betrifft folgende Verhältnisse: An den Armen sehr vieler Comatuliden ist zu beobachten, daß das erste Brachiale, mit dem zweiten, Pinnula-tragenden, gelenkig verbunden, keine Pinnula trägt; (das ist also ein weiterer Fall, wo ein unter einer Synarthrie stehendes Glied keine Pinnula trägt). P. H. Carpenter (4) berechnet hier beide Brachialien einzeln. Nun aber gibt es Comatuliden, deren entsprechende Arme mit zwei syzygial verbundenen Gliedern beginnen, wo also das erste Skelettstück hypozygal ist und die erste Pinnula ebenfalls am zweiten Skelettstück sitzt, sodaß in diesem Fall die syzygiale Verbindung der synarthrialen zweier nach Lage übereinstimmender Glieder, was die Pinnula anbetrifft, vollkommen gleich ist. Einem vorurteilslosen Forscher konnte auch dieser Fall nur zeigen, daß die Hypozygalien den übrigen Gliedern gleichwertig sind. Man sollte erwarten, daß auch P. H. Carpenter angesichts dieses drastischen Falles Zweifel an der Richtigkeit seiner oben genannten Feststellung vom Verlieren der Individualität der Hypozygalien überkommen wären. Aber nichts dergleichen! Das Dogma vom Verlust der Individualität der Hypozygalien läßt er im übrigen bestehen und rechnet in unserem speziellen Fall ausnahmsweise das Hypozygale als volles Glied. Die diesbezüglichen Ausführungen P. H. Carpenters lauten: „Most Comatulæ, like *Pentacrinus naresianus* have a syzygy in the third brachial with a bifascial articulation between the two preceding joints, of which only the second bears a pinnule. Hence, when these two are united by syzygy, as in *Actinometra solaris*, *Actinometra typica* etc., the lowest or hypozygal loses no individuality as an arm-joint. They are, therefore, better described as the first and second brachials, and not as a first brachial which is a syzygy“ (3, p. 52). Würde P. H. Carpenter seinem sonstigen Brauche der Nicht-Berechnung der Hypozygalien als Glieder hier treu geblieben sein, so hätte er in gleichen Fällen einmal die erste Pinnula als am zweiten, das andere Mal als am ersten Brachiale befindlich angeben müssen, was ihm selbst zu absurd erschienen sein mag. Das ist sicherlich auch der Grund dafür gewesen, daß

er von seinem sonstigen Brauch abwich. Dies hat nach P. H. Carpenter weiterhin den Vor teil, daß das dritte Brachiale als syzygiales Glied gewahrt bleibt: „This method has the advantage of retaining the third brachial as a syzygial joint as a condition, which is common to by far the larger number of Comatulae“ (3, p. 51). In der Tat ist diese Lokalisation einer Syzygie ein ziemlich durchgehender Charakter; aber bei der von Bather und mir vertretenen Auffassung bedarf es keiner inkonsistenten und verwirrenden Ausnahmen, um die übereinstimmende Lage der Syzygie zu betonen; nach unserer Berechnung liegt bei der großen Mehrzahl der Comatuliden zwischen drittem und viertem Brachiale eine Syzygie, sei es nun, daß die beiden ersten Brachialia syzygial oder synarthrial verbunden sind.

Des weiteren macht P. H. Carpenter eine Ausnahme bei den Radialien, d. h. bei dem Radiale und den beiden Costalien unserer Nomenklatur; sind die beiden Costalien gelenkig verbunden, so werden sie von P. H. Carpenter einzeln gerechnet; nun aber gibt es ebenso Formen, bei welchen die zwei Costalia syzygial verbunden sind, (z. B. die von P. H. Carpenter in der Elegans-Gruppe zusammengefaßten *Antedon*-species). Hier läßt Carpenter dem hypozygalen Costale I ausnahmsweise seine Individualität, obwohl es keine Pinnula trägt.¹⁾ Auch dieser Fall hätte P. H. Carpenter die Irrigkeit seines Standpunktes zeigen müssen.

Anschließend sei noch auf das paradoxe Verhalten P. H. Carpenters bei einer gestielten Form, dem merkwürdigen *Hyocrinus bethellianus* Wyv. Thoms. hingewiesen (3, p. 217—224), wo er, dem Beispiel Wyville Thomsons²⁾ folgend, die sechs untersten Skelettstücke der primären Arme, Welch' erstere gleich groß und abwechselnd synarthrial und syzygial verbunden sind, als drei Armglieder berechnet; dabei trägt nur das sechste Skelettstück,

¹⁾ Zur Begründung dieses Verhaltens wird von P. H. Carpenter folgendes ausgeführt: „The presence of three radials is such an absolutely constant character in all the five-rayed Neocrinoids excepting *Metacrinus* and *Plicatocrinus*, that the fact of the outer ones being united by syzygy and not articulated seems to me to be of minor importance; and I do not assign to it the same morphological value as the syzygial union of the third and fourth primitive brachials, in which the former loses its pinnule. No Crinoid with three radials ever has a pinnule on the second one; and when this becomes the hypozygal of a syzygy, it does not therefore lose its individuality, as is the case with the hypozygals of the ordinary brachial syzygies.“ Auch diese Ausführungen, welche auf den ersten Blick den Anschein einiger Berechtigung erwecken, zeigen bei näherer Betrachtung nur, daß P. H. Carpenter es wenig verstanden hat, das von ihm zusammengetragene, diesbezügliche Tatsachenmaterial logisch-kritisch zu durchdringen. Bei aller Anerkennung seiner hohen Verdienste um die Crinoidenforschung, kann ich ihm diesen Vorwurf nicht ersparen.

²⁾ Journ. Linn. Soc. Lond. (Zool.), vol. XIII, p. 52.

nach Carpenter's Rechnung das dritte, eine Pinnula; er läßt also dem zweiten und vierten, unter einer Gelenkverbindung stehenden Skelettstück, welche keine Pinnula tragen, die Individualität, ebenso aber dem sechsten Stück (unserer Rechnung), welches eine Pinnula trägt; also wiederum willkürliche Inkonsistenz; das erste, dritte und fünfte Glied verlieren als Hypozygala ihre Individualität. Nach dem sechsten Skelettstück bis zum Armende aber wechseln bei *Hyocrinus* mit einer Synarthrie zwei Syzygien ab, wobei Pinnulae nur an den unter den Synarthrienen stehenden, epizygalen Skelettstücken sich befinden; nur diesen Skelettstücken läßt P. H. Carpenter die Individualität, spricht sie aber den zwei syzygial verbundenen, vorhergehenden ab, sodaß in diesem Fall sogar drei gleich große Skelettstücke von Carpenter als ein Armglied unbeirrt berechnet werden.¹⁾ Hierzu schreibt Carpenter: „In this type [*Hyocrinus*], therefore, two - thirds of the armjoints lose their individuality altogether. They bear no pinnules and take no part in the movements of the arms“ (3, p. 53). Wenn Carpenter hier, wie gelegentlich auch anderwärts, offenbar als zweites Argument für den Verlust der Individualität eines Gliedes die Nichtteilnahme an den Armbewegungen heranzieht, so genügt demgegenüber wohl die bloße Feststellung, daß dieselbe mit der Individualität eines Gliedes absolut nichts zu tun hat.

Durch vorstehende Ausführungen glaube ich zur Genüge bewiesen zu haben, daß eine Relation zwischen dem Tragen einer Pinnula und der Individualität eines Gliedes nicht besteht, daß somit das Fehlen der Pinnulae kein Grund ist, hypozigale Gliedern die Individualität abzusprechen und sie nicht als volle Glieder zu berechnen.

5. Für die Berechnung und Auffassung syzygial verbundener Skelettstücke als Einzelglieder dürfte ferner die von mir ausgiebig beobachtete Tatsache sprechen, daß ein sehr hoher Prozentsatz von Armbruchstellen in Syzygien sich befindet. Allen Anzeichen nach stellt die Syzygie, wenigstens am lebenden Tier, einen locus minoris resistentiae dar. Infolgedessen geben die Hypozygale sehr oft die Basis für regenerative Bildungen ab. Näheres hierüber wird im vierten Teil dieser Arbeit mitgeteilt werden.

6. Phylogenetische Gesichtspunkte ergeben, daß die Syzygie eine allmählich erworbene, spezialisierte Form der (primären) Gelenkverbindung darstellt. Hierbei stütze ich mich auf die Autorität Bathers, eines vorzüglichen Kenners fossiler Crinoideen: „The evidence of palaeontology shows, that a

¹⁾ „But in *Hyocrinus* the third and following joints are triple“ (3, p. 224). Hier liegt, nebenbei bemerkt, noch ein Versehen Carpenter's vor; statt „third“ muß es „fourth“ heißen.

syzygy is a specialised form of joint, gradually acquired, and more common in the later than in the earlier crinoids" (12, p. 60). Auch mit dieser Anschauung dürfte die Berechnung zweier syzygial verbundener Glieder als eine Einheit nicht gut vereinbar sein.

7. Schließlich zeigen Erfahrungen der Ontogenie an *Antedon rosacea*, daß die in Entwicklung begriffenen Armglieder hinsichtlich ihrer Gestalt wie der Art ihrer Verbindung, noch auf vom Stiel losgelösten Stadien keine nennenswerten Unterschiede aufweisen, sodaß offenbar aus einer annähernd gleichen, indifferenten Anlage sowohl Gelenkverbindungen, wie Syzygien sich differenzieren. Auf keinen Fall entstehen die Syzygien infolge unvollständiger Teilung eines ursprünglich einheitlichen Segments. W. B. Carpenter (29), auf welchen ich mich hier stütze, führt hierzu folgendes aus: „For in the early stage of the existence of this animal as a detached *Antedon*, there is still so little specialisation in the rod-like segments of the arms, that they are all nearly similar in form, have no proper articular surfaces, and are held together by nothing else than an imperfectly fibrous sarcodic substance. And whilst the majority of these gradually come to possess true articulations, and to be separated by the intervention of muscles and ligaments, a certain small proportion become more intimately united on a simpler plan, which admits of no motion between them (op. c., p. 721). Wir haben also in zwei syzygial verbundenen Gliedern nicht etwa die Hälften eines vorher einheitlichen larvalen Skelettsegmentes zu erblicken, sondern sowohl Epi- wie Hypozygale entsprechen, wie jedes andere Brachiale, je einem larvalen Skelettsegment. Auch das kann logischerweise nur für die Auffassung zweier syzygial verbundener Glieder als zwei Einzelglieder sprechen. P. H. Carpenter (3), welchem die eben wiedergegebenen Ausführungen W. B. Carpenters ebenfalls bekannt sind, (cf. op. c., p. 51) läßt sich allerdings durch dieselben nicht in seiner Ansicht beirren.

Wenn ich nach Darlegung aller dieser Gesichtspunkte erkläre, daß alle syzygial verbundenen Glieder den gelenkig verbundenen als solche gleichwertig und demgemäß ebenso zu berechnen sind, so glaube ich damit mehr als eine bloße Ansicht auszusprechen. Den auch für Gesichtspunkte der feineren Morphologie empfänglichen Systematiker wird schon die unter 1. erörterte Anwesenheit einer heterogenen Gewebsmasse zwischen zwei syzygial verbundenen Skelettstücken genügend von der Richtigkeit dieser Ansicht überzeugen.

Erfreulicherweise hat in letzter Zeit noch ein anderer systematischer Specialforscher, Frank Springer (16) den von Bather gewiesenen Weg eingeschlagen, indem er bei *Uintacrinus* (fossil) die syzygial verbundenen Brachialien genau so, wie die synarthrial

176 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

verbundenen berechnet; dabei drückt er die Folge der Syzygien durch die Angabe der Nummern der Hypozygien aus.¹⁾

Freilich werden sich bei Durchführung der Reform zunächst Umgestaltungen des bisher Bestehenden nötig machen, welche sich, außer auf gewisse systematisch-zusammenfassende Charaktere, auch bis in die Speciesbeschreibungen hinein erstrecken. Doch handelt es sich nur um leicht zu vollziehende Andersformulierungen der vorliegenden Feststellungen.

So muß beispielsweise die Charakteristik der Carpenter'schen *Antedon*-Series IV, welche die „*Granulifera*-group“ und die „*Savignyi*-group“ umfaßt und folgendermaßen lautet: „Three distichals, the first two articulated, and the third axillary with a syzygy“ (4, p. 238) etwa in „Vier Distichalia, deren erste beide synarthrial, deren letzte beide syzygial verbunden sind“ umgewandelt werden; dementsprechend umfaßt z. B. die *Granulifera*-Gruppe nicht tridistichale, sondern tetradistichale Arten.

In den Speziesbeschreibungen muß die Numerierung der Brachialien und die Lagebezeichnung der Syzygien, deren Folge für die Charakteristik der Species von Bedeutung ist und bei manchen Arten z. B. *Antedon rosacea* eine hohe Konstanz aufweist, im Sinne der von uns vertretenen Auffassung ebenfalls Abänderungen erleiden; doch bieten die hierbei nötigen Umrechnungen der bisherigen Feststellungen durchaus keine Schwierigkeiten, da sie sich ohne Neuuntersuchung der Originalexemplare bzw. anderweitigen Materials der betreffenden Species durchführen lassen. Als Beispiel führe ich die von P. H. Carpenter in seinem monographischen Challengerbericht gegebene Beschreibung von *Antedon eschrichtii* Müll. sp. an; dort heißt es über die Lage der Syzygien: „Syzygies in the third, eighth and twelfth brachials, with others at intervals of two or three joints“ (4, p. 139). Die Lagenangabe der ersten Syzygien läßt sich gemäß unseren Anschauungen ohne weiteres folgendermaßen abändern: Syzygien zwischen drittem und viertem, neuntem und zehntem, vierzehntem und fünfzehntem Brachiale.

¹⁾ „In counting, I reckon the syzygial pair as two brachials; thus in the tables, the numbers given are those of the hypozygals“ (16, p. 17). — Ebenso berechnet Springer später bei Beschreibung von *Actinometra iowensis* (17, p. 218) die syzygialen Glieder zwar als Einzelglieder, scheint sich aber doch dem bestehenden Einfluß des von mir soeben eingehend widerlegten Dogmas, daß die Hypozygien ihre Individualität verlieren, nicht ganz haben entziehen können, da er (17, p. 219) schreibt: „A syzygial pair should be uniformly treated, either as one plate or as two. The latter course is now adopted by Mr. Bather, but I think there is much force in the reasoning of Carpenter that the syzygial pair — at least in the arms — represents only one brachial, since the hypozygial loses its individuality, and bears no pinnule.“ Auch die Hypozygien in den Armen verlieren ihre Individualität nicht, wie aus meinen oben gemachten Ausführungen zur Genüge hervorgeht; alle Hypozygien sind ausnahmslos den übrigen Gliedern gleichwertig!

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 177

Diese Art der Feststellung der Syzygienlage halte ich für vorteilhafter, als die von Springer (16, p. 17) angewandte, welcher sich, wie schon erwähnt, hierzu der Nummer der Hypozygalien bedient. Bather (12, p. 61) schlägt in dieser Sache folgendes vor: „That in formulating or describing the position of syzygies (which are joints between ossicles) the units should be joints: e. g. in *Antedon rosacea* the 3 rd, 9 th, and 14 th joints are syzygies; in other words, there are syzygies between the 3 rd and 4 th, 9 th and 10 th, and 14 th and 15 th brachials respectively.“ Die Feststellung der Syzygien durch Zählung der Gliedverbindungen halte ich nicht für empfehlenswert, da sich darüber, welche als erste Gliedverbindung bei Armen, die von einem Axillare entspringen, zu bezeichnen ist — die zwischen Axillare und Brachiale I oder die zwischen erstem und zweiten Brachiale — immerhin Verschiedenheiten der Auffassung und damit neue Unklarheiten bilden könnten. Die an zweiter Stelle von Bather angegebene Fassung halte ich für die bessere. Des weiteren muß auch der Begriff des syzygialen Zwischenraumes („syzygial interval“ Carpenter) einen anderen Umfang erhalten. Carpenter (4) rechnete die „intervals“ von dem betreffenden Epizygale exclusive bis zum folgenden Hypozygale exclusive. So liegen, um bei dem Beispiel von *Antedon eschrichti* zu bleiben, den „intervals of two or three joints“ Carpenters folgende Verhältnisse zu Grunde: einem „interval of two joints“ die Gliederreihe: hypozygales Brachiale, epizygales Brachiale, Brachiale, Brachiale, hypozygales Brachiale, epizygales Brachiale und einem „interval of three joints“ die Reihe: hyp. Brach., ep. Brach., Brach., Brach., Brach., hyp. Brach., ep. Brach. . . . Wir berechnen entsprechend der von uns vertretenen Auffassung syzygial verbundener Glieder ein syzygiales Intervall oder, besser bezeichnet, einen Interzygalraum nach der Zahl der zwischen zwei Syzygien gelegenen Glieder, d. h. von Epizygale inclusive bis zu Hypozygale inclusive. Einem „interval of two joints“ bei Carpenter entspricht also ein Interzygalraum von vier Gliedern, einem „interval of three joints“ ein Interzygalraum von fünf Gliedern meiner Rechnung.

Sind somit die auf Syzygien, Interzygalräume und Zahl der Glieder der Teilungsserien und Arme bezüglichen Angaben bisheriger Speciesbeschreibungen für systematisches Arbeiten zwar nicht mehr direkt verwertbar, so ist doch die geringe Mühe der nötigen Umrechnungen reichlich aufgewogen durch die gegen früher unvergleichliche Konsequenz und Klarheit der Darstellung, welche nur durch die von Bather und mir verfochtene Reform zu erreichen ist.

II. Ueber individuelle Färbungskontraste und ihre Zurückführung auf regenerative Prozesse.

Die eigenartigen Färbungserscheinungen, zu deren Besprechung ich mich nunmehr wende, bestehen darin, daß an einem Individuum die proximalen, d. h. dem Centrodorsale benachbarten Skelettstücke der Radien, wie das Centrodorsale, dunkel gefärbt sind, während mehr distale Skelettstücke eine hellere Farbe zeigen; dieselbe persistiert entweder direkt bis zum Ende der Arme oder erleidet einen nochmaligen Wechsel. Der Uebergang der verschiedenen Farben ist kein allmählicher, sondern ein plötzlicher, derart, daß auf das dunklere, proximale Skelettstück unmittelbar ein helles folgt. Dieser Kontrast ließ sich sehr oft bei syzygial verbundenen Gliedern feststellen; in drastischen Fällen ist dann das hypozygale Glied schwarz, das epizygale weiß. (cf. die dritten und vierten Brachialia in Fig. 1 auf Tafel VII.)

Zum Wesen dieser Kategorie von Färbungserscheinungen gehört vor allem das Fehlen einer Alternanz zweier Farben. Hierin unterscheiden sie sich scharf von Färbungserscheinungen anderer Art, die nicht auf Regeneration von Skelettstücken zurückführbar sind und darin bestehen, daß einige dunkel und hell gefärbte Skelettstücke mit einander abwechseln. Darauf beruht z. B. die häufig vorkommende Bänderung der Arme von *Antedon carinata* Lamck., die mir aus eigner Anschauung bekannt ist.

Daß die Entstehung der erstgenannten Kategorie von Farbkontrasten auf Regeneration zurückzuführen ist, geht aus der von mir ausgiebig beobachteten Tatsache hervor, daß unzweifelhaft in Regeneration begriffene und so von der Konservierung getroffene, noch nicht die normale Größe aufweisende Skelettstücke an farbigen *Antedon*-Exemplaren fast immer eine bedeutend hellere Farbe aufweisen, als die ursprünglichen Skelettstücke. Dieser Färbungsunterschied bleibt meinen Befunden nach auch dann noch bestehen, wenn die regenerierten bzw. noch in Regeneration begriffenen Skelettstücke vollkommen oder annähernd die normale Größe der ursprünglichen, nicht regenerierten Glieder erreicht haben: Auch wenn die Größenverhältnisse der Glieder eines Exemplares nicht mehr erkennen lassen, daß dieselben einem regenerativen Prozeß ihre Entstehung verdanken, so sind vorhandene Färbungsdifferenzen zwischen distalen und mehr proximalen Skelettstücken ein sicherer Beweis für stattgehabte Regeneration.

In erster Linie waren es Exemplare von *Antedon brevipinna* Pourt., an welchen ich die geschilderten Färbungsdifferenzen antraf. Besonders ein großes, ausgewachsenes Exemplar dieser Species von

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 179

etwa 30 cm Klafterung¹⁾ zeigte dieselben in klassischer Weise. Ich benutze dasselbe, um die in Rede stehenden Erscheinungen wenigstens an einem Beispiel eingehend zu demonstrieren und zu zeigen, wie dieselben auf regenerative Vorgänge zurückführbar sind. Im ganzen sind es drei in Nüancen vertretene Farben, welche an diesem Exemplar sich vorfinden: Schwarz, Braun, Weiß; und zwar ist das Centrodorsale und die nicht regenerierten, an dasselbe sich anschließenden Skelettstücke schwarz bis schwarzgrau, andere Skelettstücke der Radien braun bis hell bräunlich, wieder andere weiß bis weißgrau gefärbt (in Alkohol).

Zur besseren Veranschaulichung des zu Schildernden werde ich mich übersichtlicher Formeln bedienen, welche sich an das Bild eines einzelnen horizontal orientierten Radius anlehnen. Wir denken uns die fünf Radien des Exemplares aus dem Radialpentagon herausgelöst, wobei wir mit einem beliebigen Radius beginnen, und der Reihe nach, einzeln horizontal untereinander gestellt, sodaß der proximale, dem Centrodorsale benachbarte Teil links zu liegen kommt. In den folgenden Formeln bedeutet jede Zahl ein Skelettstück; die vor die Zahlen gesetzten Buchstaben zeigen die Art der Glieder an; z. B. bedeutet ein r, daß ein Radiale vorliegt, ein c, daß die betreffenden Glieder Costalia, ein d, daß sie Distichalia, ein b, daß sie Brachialia vorstellen. Die Glieder, an denen Spuren von regenerativer Entstehung nicht wahrzunehmen sind, sind durch römische Ziffern, die durch Regeneration neu gebildeten durch arabische Ziffern gekennzeichnet. Sind auf der Basis von regenerierten Gliedern nochmals Regenerate gestellt, so sind diese durch Striche bei den Ziffern gekennzeichnet. Die syzygialen Verbindungen zweier Glieder sind durch Bindestriche angedeutet; befindet sich kein Zeichen zwischen zwei Zahlen, so sind die betreffenden Glieder synarthrial verbunden; ein Fragezeichen deutet in beiden Fällen an, daß die betreffende Gliedverbindung nicht ganz sicher ist; denn oft ist es bei äußerlicher Betrachtung nicht möglich, zumal bei ornamentierten Gliedern, zu entscheiden, ob eine syzygiale oder synarthriale Gliedverbindung vorliegt.²⁾ Die eben erörterten Zeichen haben für die ganze Arbeit Giltigkeit.

Ich beginne meine Schilderung mit einem Radius, welcher nur schwarze und weiße Skelettstücke zeigt. Derselbe ist in seiner proximalen Partie in Fig. 1 auf Tafel VII getreu abgebildet, wobei nur die Ornamente auf der Dorsalfläche der Glieder weggelassen sind, um die Färbungserscheinungen besser hervortreten zu lassen; die Radialia sind äußerlich nicht sichtbar und daher nicht mit dargestellt. Die Formel seiner Zusammensetzung ist folgende:

¹⁾ Klafterung hier = Durchmesser des Discus + approximativer, doppelter Armlänge.

²⁾ Die Entscheidung liefert in solchen Fällen die Maceration in heißer Kalilauge, welche jedoch bei wertvollem Expeditionsmaterial nicht immer zulässig ist.

180 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

	d I III	b I II III-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17-18 19 20 . . .
r I c III		b I II III-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 . . .
	d I III	b I II III-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18-19 20 . . .
		b I II III-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18-19 20 . . .

Die Färbung dieses Radius ist nun folgende: Bis zum dritten Brachiale incl. sind die Skelettstücke incl. ihrer Verbindungsmaße schwarz gefärbt, vom vierten Brachiale ab weiß.¹⁾ Die weißen Glieder des ersten und zweiten Armes sind von der gleichen Größe, wie die schwarz gefärbten drei ersten Brachialien, diejenigen des dritten und vierten Armes sind eine Spur kleiner, als die drei ersten Brachialien desselben Armes und um einen Ton heller gefärbt, als die betreffenden Glieder des ersten und zweiten Armes. Da zwischen Brachiale III und IV eine syzygiale Verbindung sich befindet, so würde, wenn wir dem Vorgehen P. H. Carpenters folgten und die beiden syzygial verbundenen Glieder als eins berechneten, hier das „dritte Brachiale“ aus einer schwarzen und einer weißen Hälfte bestehen. Auch dieser Fall zeigt, wie absurd es ist, zwei syzygial verbundene Glieder als eine Einheit aufzufassen.

Die eben geschilderten Verhältnisse lassen sich in folgender Weise durch stattgehabte Regeneration erklären: Sämtliche vier vorher vorhandenen, tertären Arme brachen durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale; durch Regeneration entstanden dann auf der Basis des hypozygalen, dritten Brachiale die Gliedserien b 4 5 6 . . .

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse beim nächstfolgenden Radius; die Formel seiner Zusammensetzung ist folgende:

	d 1 2	b 1 2 3-4' 5' 6' 7' 8' 9' 10' 11' 12' 13' 14' 15' 16' 17' 18' 19' 20' . . .
r I c I 2		b 1 ² 2 3-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17-18 19 20 . . .
	d 1 2	b 1 ² 2 3-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15-16 17 18 19 20 . . .
		b 1 2 3-4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15-16 17 18 19 20 . . .

An diesem Radius sind drei Farben: Schwarz, Braun, Weiß vertreten. Die schwarze Färbung zeigt nur das erste Costale (Radiale äußerlich nicht sichtbar). Das Costale axillare, die beiden zweigliedrigen Distichalserien, die drei untersten Brachialien des ersten Armes, das erste Glied des zweiten, und alle Glieder des dritten sowie des vierten Armes sind braun gefärbt. Der erste Arm ist vom vierten Glied, der zweite vom zweiten ab weiß; die weißen Glieder sind merklich kleiner.

Das Vorhandensein der drei Farben lässt sich in folgender Weise durch stattgefundene Regenerationsvorgänge erklären. Der ursprünglich vorhandene Radius brach durch in der Synarthrie

¹⁾ Die oben erwähnten Nüancierungen der drei vorhandenen Hauptfarben, Schwarz, Braun, Weiß, lasse ich hier und anderwärts als unwesentlich beiseite.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 181

zwischen erstem und zweitem Costale, es entstand als Regenerat erster Ordnung ein neues Axillare mit zwei Distichalserien und vier Armen. Offenbar noch während seines Wachstums wurde dieses Regenerat von neuem verletzt; und zwar brach der erste Arm durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale, der zweite in der jedenfalls syzygialen Verbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale; so entstanden die Regenerate zweiter Ordnung b 4' 5' 6' . . . und b 2' 3'-4' . . . An diesem Radius haben wir also außer ursprünglichen Gliedern regenerierte Glieder verschiedener regenerativer Ordnung.

Bei den folgenden Radien führe ich der Kürze halber die Formeln nicht mehr bis zum zwanzigsten Brachiale durch.

Die Formel der Zusammensetzung des nächstfolgenden Radius ist:

d I II	b I II III-4 5 6 7 8 9 10
r I c I II	b I II III IV-5 6 7 8 9 10
d I II	b I 2 3-4' 5' 6' 7' 8' 9' 10'
b 1 2 3-4' 5' 6' 7' 8' 9' 10'	

Das erste und zweite Costale sowie die beiden Distichalserien dieses Radius sind von schwarzer Farbe. Der erste der vier tertären Arme ist bis zum dritten Brachiale incl., der zweite bis zum vierten Brachiale schwarz, darauf sind beide braun gefärbt. Der dritte und vierte Arm ist bis zum ersten Brachiale schwarz; das zweite und dritte Brachiale ist bei beiden braun gefärbt, während vom vierten ab Glieder von weißer Farbe auftreten, welche kleiner als die der entsprechenden Region der beiden ersten Arme sind.

Diese Erscheinungen finden ihre Erklärung durch Regenerationsvorgänge in folgender Weise: Der erste Arm brach durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem, der zweite in der Syzygie zwischen viertem und fünftem Brachiale; es bildeten sich die Regenerate erster Ordnung b 4 5 6 . . . und b 5 6 7 . . . Der dritte und ebenso der vierte Arm brach durch in der Verbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale, deren Natur ohne hier unzulässige Maceration nicht sicher festzustellen war; darauf bildete sich je ein Regenerat erster Ordnung b 2 3-4 5 6 . . . ; dieses brach von neuem durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale und es bildete sich je ein Regenerat zweiter Ordnung b 4' 5' 6' . . . Wie ungleichwertig in regenerativer Hinsicht, entsprechende Glieder der Arme dieses Radius sind, zeigt sich, wenn wir die vierten Brachialia der einzelnen Arme betrachten: das vierte Brachiale des ersten Armes gehört einem Regenerat erster Ordnung an, das des zweiten lässt keine Spuren einer regenerativen Entstehung mehr erkennen, die vierten Brachialia des dritten und vierten Armes gehören Regeneraten zweiter Ordnung an.

Der nächste Radius hat folgende Zusammensetzung:

d III	b 1 ² -2 3 4-5 6 7 8 9 10
	b 1 ² -2 3-4' 5' 6' 7' 8' 9' 10'
r I c I II	b 1 ² -2' 3' 4' 5' 6' 7' 8'
d III	p 1 ² -2 b 1 ² -2' 3'-4' 5' 6' 7' 8'
	b 1 ² -II III-4 5 6 7 8 9 10

Das erste und zweite (axillare) Costale und die beiden Distichalserien sind schwarz gefärbt; vom ersten (tertiären) Arm ist das erste Skelettstück schwarz, die folgenden braun; vom zweiten Arm ist das erste Glied ebenfalls schwarz, das zweite und dritte braun, vom vierten Brachiale ab sind die Glieder weiß. Von der auf die zweite Distichalserie folgenden Palmarserie ist das erste Glied schwarz, das zweite, axillare Glied braun, ebenso das erste Brachiale der beiden von dem Palmar axillare entspringenden quartären Arme, während die folgenden Brachialien weiß sind. Der fünfte Arm, welcher vom Axillare der zweiten Distichalserie entspringt, ist bis zum dritten Glied schwarz, die folgenden, kleineren Glieder sind von weißer Farbe.

Diese Färbungserscheinungen lassen sich auf folgende Regenerationsvorgänge zurückführen: Von dem Radius, welcher vor Beginn der sogleich festzustellenden Regenerationsprozesse, zwei zweigliedrige Distichalserien und vier tertiäre Arme aufwies, brach der erste Arm durch in der Verbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale; es bildete sich das Regenerat (erster Ordnung) b 2 3 4 Der zweite Arm brach ebenfalls zwischen erstem und zweitem Brachiale¹⁾ durch; es bildete sich ein Regenerat erster Ordnung b 2 3-4 5 6; dieses brach in der Syzygie zwischen seinem dritten und vierten Glied wiederum durch und es bildete sich das Regenerat (zweiter Ordnung) b 4' 5' 6' Der dritte vorher vorhandene, tertiäre Arm brach durch zwischen seinem ersten und zweiten Glied¹⁾; das entstandene Regenerat repräsentiert nun nicht, wie in allen vorher besprochenen Fällen, eine Reproduktion des Amputats, sondern es entstand auf der Basis des ersten Brachiale ein Axillare, von welchem zwei quartäre Arme ihren Ursprung nehmen; das ehemalige erste Brachiale muß nunmehr als erstes Palmar bezeichnet werden; das entstandene Regenerat beginnt also mit dem zweiten, axillaren Palmar:

b 1 ² -2 3 4 5
p 2 b 1 ² -2 3-4 5

¹⁾ Wie überhaupt an dem ganzen Exemplar, so ist auch an diesem Radius ohne Zerstörung nichts Sichereres über die Verbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale zu sagen; ich neige zu der Ansicht, daß sie meist syzygial ist. Bei verschiedenen anderen Exemplaren von *Antedon brevipinna* konnte ich sicher feststellen, daß sowohl zwischen erstem und zweitem, als auch zwischen drittem und viertem Brachiale eine Syzygie sich befand.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 183

Von diesem Regenerat brachen nun beide quartäre Arme in der Verbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale von neuem durch, so entstanden die Regenerate (zweiter Ordnung) b 2' 3' 4' 5' . . . und b 2' 3'-4' 5' . . . Der andere von der zweiten Distichalserie entspringende, tertiäre Arm erlitt durch Verletzung und Regeneration keine so durchgreifende Veränderung; er brach durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Glied; es bildete sich das Regenerat (erster Ordnung) b 4 5 6 7 . . .

Der letzte Radius des Exemplars ist folgendermaßen zusammengesetzt:

d I II	b I-2 3-4' 5' 6' 7' 8' 9' 10'
r I c I II	b I-2 3-4 5 6 7 8 9 10
d I II	b I-II III-4 5 6 7 8 9 10
	b I-II III-4 5 6 7 8 9 10

An diesem Radius ist das erste und zweite Costale, sowie die beiden Distichalserien von schwarzer Farbe. Der erste der vier tertiären Arme hat ein schwarzes erstes Glied, während sein zweites und drittes braun, alle folgenden Glieder weiß sind. Vom zweiten Arm ist das erste Brachiale ebenfalls schwarz, die übrigen Glieder bis zum Armende braun. Die beiden übrigen Arme sind bis zum dritten Brachiale incl. schwarz, von da ab, bis zum Ende, braun.

Die Erklärung dieser Verhältnisse durch stattgehabte, regenerative Prozesse ergiebt folgendes: Der erste Arm des Radius brach durch zwischen erstem und zweitem Brachiale; es entstand das Regenerat erster Ordnung b 2 3-4 5 . . . ; dasselbe brach durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Glied und es bildete sich das Regenerat zweiter Ordnung b 4' 5' 6' 7' Der zweite Arm brach durch zwischen erstem und zweitem Brachiale; es entstand das Regenerat (erster Ordnung) b 2 3-4 5 6, welches unversehrt blieb. Der dritte Arm, ebenso der vierte, brach durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale; es entstanden die Regenerate (erster Ordnung) b 4 5 6 7, welche bis zum Zeitpunkte der Konservierung des Exemplares eine Veränderung nicht erfuhrten.

Zu diesen Beschreibungen der Radien sei noch bemerkt, daß, wenn im Vorstehenden die Regenerate als solche erster und zweiter Ordnung bezeichnet wurden, dies vorwiegend im Interesse einer klaren Beschreibung geschah. Vor allem sei betont, daß die angegebenen Ordnungszahlen nur relativ zu Gliederreihen gegeben sind, welche allerdings keine Spuren regenerativer Entstehung zeigen, womit jedoch nicht gesagt ist, daß dieselben nicht regenerativ entstanden sein können. Es erfolgt nämlich, wie ich weiter unten eingehend darlegen werde, bei denjenigen fünfstrahligen Comatuliden-species, welche im erwachsenen Zustand mehr als zehn Arme besitzen, die Armvermehrung, beginnend mit der Bildung von Distichalserien, im Verlauf der postlarvalen Entwicklung durch regenerative

Prozesse, deren Spuren bei ausgewachsenen Exemplaren meist nicht mehr nachweisbar sind. Die angegebenen Ordnungszahlen der Regenerate gelten also nicht für die gesamte Entwicklung des Individuums vom zehnarmigen *Pentacrinus*-stadium aufwärts.

Des weiteren sei bemerkt, daß das Vorhandensein der drei Hauptfarben: Schwarz, Braun, Weiß, an dem geschilderten Individuum von *Antedon brevipinna* offenbar nur ein transitorischer Zustand ist, da anzunehmen ist, daß bei höherem regenerativen Alter die weißen Glieder braun, die braunen schwarz werden. Aus den Größenverhältnissen der Glieder, besonders aus dem Fehlen von Größendifferenzen zwischen braunen und schwarzen Gliedern geht hervor, daß die Haupttendenz der regenerativen Prozesse hier ist, die normalen Größenverhältnisse der übrigen Skelettstücke zu erreichen; in zweiter Linie erst steht die Annäherung in der Färbung.

Nun handelt es sich bei dem beschriebenen Exemplar, wie bei dem gesamten Material, welches diesen Ausführungen zu Grunde liegt, um ein solches, welches in Alkohol konserviert wurde und in diesem lange Zeit gelegen hat. Unter diesen Umständen erscheint es wohl möglich, daß durch die Einwirkung des Alkohols, die Färbungsgegensätze zwischen Regenerat und ursprünglichen, oder, besser gesagt, älteren Skelettstücken künstlich verschärft wurden. Eine weitergehende Wirkung der Konservierung halte ich für ausgeschlossen. Die von mir beobachteten Färbungsgegensätze imponierten mir stets als intravital vorhanden gewesene, wobei die betreffenden Farben durch die Konservierung in höherem oder geringerem Grade eine Modifikation erfahren haben dürften. Jedenfalls bleibt das Vorhandensein von Färbungsdifferenzen der in Rede stehenden Art als sicheres Kennzeichen für stattgehabte Regenerationsprozesse bestehen.

Bei einem anderen, ebenfalls sehr lehrreichen Exemplar von *Antedon brevipinna* liegt die Grenze der basalen, dunkleren Färbung (hier braun) und der mehr distalen, helleren bei der Mehrzahl der tertiären Arme in gleicher Höhe, fast immer in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale; das dritte, hypozygale Brachiale ist dunkel, das vierte, epizygale hell.

Aehnliche individuelle Färbungskontraste, welche ebenfalls auf Regeneration zurückzuführen sind, konnte ich bei *Antedon spinifera* Carp. beobachten; die Grenze der dunkleren (braunen) basalen Färbung und der helleren lag hier in basalen Partien der Arme.

Wir dürfen annehmen, daß derartige Färbungskontraste bei im Grunde monotonfarbigen Comatuliden weit verbreitet sind, wobei meiner Beobachtung nach dieselben nicht immer an der Basis der Radien aufzutreten brauchen, sondern ebenso gut in Höhe der Armmitte oder noch weiter distal vorhanden sein können, je nachdem, wo die den Regenerationsprozeß hervorrufende Verletzung stattfand.

Eine eingehende Würdigung haben die in Rede stehenden Färbungskontraste noch von keiner Seite erfahren. Ueber die intravitale Färbung junger Regenerate sind mir nur von zwei Autoren, Perrier und Przibram, Angaben gegenwärtig. Dieselben betreffen *Antedon rosacea* und stehen mit dem im Vorstehenden von mir Ausgeführten insofern in Einklang, als sie ebenfalls und zwar auf Grund von Beobachtungen an lebendem Material, eine abweichende Färbung von Regeneraten feststellen.

Perriers (18) Angaben nach sind ganz junge Regenerate von Armen und Pinnulae von weißer Farbe: „Les parties disparues se régénèrent bientôt; au bout de quelque jours une digitation blanche se montre à leur place; c'est la pinnule, qui repousse son extrémité, le bras écourté qui se complète“ (op. c., p. 69) und: „Toute pinnule qui repousse se montre d'abord sous la form d'un prolongement digitiforme de couleur blanche, extrêmement grêle“ (op. c., p. 70).

Przibram (20) schreibt bei Besprechung seiner Versuche über den Einfluß einer andersfarbigen, transplantierten Scheibe auf die Farben des Regenerates bei *Antedon rosacea*: „Hierbei ist übrigens große Vorsicht in der Verwendung der Versuchsresultate geboten, da es vorkam, daß die Spitzen gelber Exemplare, an denen gar keine Transplantation vorgenommen worden war, rot regenerierten, was den Aufenthalt in einem bestimmten Bassin zu betreffen schien“ (op. c., p. 339).

III. Ueber Umfang und Bedeutung der Regeneration bei Comatuliden überhaupt.

Daß die Crinoideen ein hohes Regenerationsvermögen besitzen und in dieser Hinsicht den Ophiuroideen und Asteroideen keineswegs nachstehen, geht aus den bisher vorliegenden Literaturangaben, sowohl aus den gelegentlichen Feststellungen derjenigen Autoren, welche an konserviertem Material in Regeneration begriffene Teile beobachteten, als auch aus den ad hoc unternommenen, experimentellen Studien anderer Forscher an lebendem Material zur Genüge hervor.

Der erste, welcher auf experimentellem Wege Aufschluß über das Regenerationsvermögen der Comatuliden zu erhalten suchte, war E. Perrier (18); seine im Jahre 1873 veröffentlichten Untersuchungen beziehen sich auf *Antedon rosacea*; an dieser stellte er fest, daß Pinnulae, Arme und Cirren reproduziert werden. Auf Grund seiner Beobachtungen über Arme-regeneration an Tieren, welche unter ungünstigen Bedingungen in der Gefangenschaft gehalten wurden, muß man, wie Perrier meint, annehmen, „que la régénération des parties perdues s'effectue avec une extrême rapidité chez les comatules vivant en liberté. Huit ou dix

semaines environ doivent suffire à la complète régénération d'un bras“ (op. c., p. 69).

Weiteres über das Regenerationsvermögen von *Antedon rosacea* erfahren wir durch A. Milnes Marshall (21, 1884), welcher auf experimentellem Wege die Regeneration der Visceralmasse (Scheibe) feststellte (p. 525).

Ueber den gleichen Gegenstand und am gleichen Objekt arbeitete ferner, und zwar ebenfalls experimentell, A. Dendy (22, 1886), dessen Publikation mir nur im Referat vorliegt. Bemerkenswert ist auch hier die Schnelligkeit des Regenerationsverlaufes: nach Dendy wird eine neue, vollständige Visceralmasse, etwas kleiner und weniger pigmentiert als die alte, in dem relativ kurzen Zeitraum von 21 Tagen gebildet.

In neuerer Zeit hat Przibram (20), ebenfalls an *Antedon rosacea*, vielseitige, sehr beachtenswerte Experimente über Regeneration angestellt; leider weist die Darstellung derselben in morphologisch-descriptiver Hinsicht auffallende Mängel auf.¹⁾ Als allgemeines Resultat der Przibrampschen Untersuchungen ergibt sich eine außerordentliche Höhe der Regenerationsfähigkeit von *Antedon rosacea*. Der Annahme „einer am Grunde der Armpaaare gelegenen eigentlichen Regenerationszone“, von welcher Przibram (op. c., p. 336) spricht, stehe ich skeptisch gegenüber; zudem ist die Lageangabe derselben eine viel zu unbestimmte.

¹⁾ Przibram kennt augenscheinlich nicht einmal die einfachsten Bezeichnungen und Verhältnisse der äußeren Körperteile desjenigen Tieres, an welchem er experimentell arbeitete. So figurieren die Cirren bei Przibram als „Tentakelchen“ (cf. 20, p. 334) „basale Tentakel“ oder „Basaltentakelchen“ (cf. p. 335), ihre Gesamtheit als „Tentakelkranz“ „basaler Tentakelkranz“ (cf. pp. 335, 336, 337), während der Terminus „Tentakel“ schon seit Johannes Müller (1841) an jene auf der Ambulacralseite der Arme und Pinnulae befindlichen, fingerförmigen Gebilde, die als von Ektodermeipithel überzogene Ausstülpungen des Wassergefäßsystems zu bewerten sind, vergeben ist. Ferner erscheinen bei Przibram die als Pinnulae allgemein bekannten Gebilde fälschlich als „Cirren“ (cf. „Cirren“ p. 339, 344, „Basalcirren der Arme“, p. 338), während bekanntlich die Cirren bei Comatuliden am Centrodorsale sich befinden. Den Terminus „Pinnula“ selbst scheint Przibram mit „Arm“ identifiziert zu haben [cf. p. 334 „Arme oder Fiederchen (pinnulae)“]. Statt „Centrodorsale“ figuriert der kaum gebräuchliche Ausdruck „Centralkapsel“ (z. B. p. 335). Von einer Benennung der Skelettstücke der Radien, welche eine präzisere Bezeichnung der Amputationsstellen ermöglicht hätte, finden wir nichts, da die Bezeichnungen „Radiale“, „Costale“, „Brachiale“, „Axillare“ Przibram offenbar ganz unbekannt sind. Dazu kommt noch, daß die Figuren Przibramps (cf. Taf. XIV) sehr primitiv sind und an Klarheit viel zu wünschen übrig lassen. Alles dies vermindert natürlich den Wert der in experimenteller Hinsicht gut fundierten Arbeit Przibramps beträchtlich.

Schließlich stellt auch Rigganbach (27, p. 588) bei *Antedon rosacea* kurz die Regeneration der entfernten Scheibe fest.

Soviel an dieser Stelle über die experimentellen Studien, welche sich also alle auf *Antedon rosacea* beziehen. Der einzelnen Angaben dieser Arbeiten, soweit dieselben für meine Ausführungen in Betracht kommen, soll im folgenden an geeigneter Stelle gedacht werden, ebenso der einschlägigen Mitteilungen derjenigen Autoren, welchen in Regeneration begriffene Teile gelegentlich zur Beobachtung kamen. Von diesen Autoren hat W. B. Carpenter (29) den regenerativen Erscheinungen ein besonderes Interesse entgegengebracht und ihnen in seiner ausgezeichneten Arbeit über *Antedon rosacea* einen eigenen Abschnitt gewidmet (p. 724, 725).

Der Schwerpunkt meiner eigenen Beobachtungen und Ausführungen liegt in der Feststellung der großen Rolle, welche die Regeneration bei der Armvermehrung vieler Comatuliden spielt. Gerade in dieser Richtung konnten die genannten experimentellen Studien von Perrier und Przibram keine Erkenntnisse liefern, da *Antedon rosacea* eine auch im ausgebildeten Zustande normal nur zehn sekundäre Arme besitzende Form ist und die im Bereiche der Radien bei dieser Spezies auftretenden Regenerationsprozesse in der Regel einfach reproduktiven Charakters sind, d. h. zu einer bloßen Wiederherstellung des Verlorengegangenen führen. Die auf die Armvermehrung bezüglichen Resultate, zu denen wir im folgenden gelangen werden, sind von hoher Bedeutung für die Systematik und die Lehre von der postlarvalen Entwicklung der Comatuliden (d. h. der vom sogenannten Pentacrinusstadium aufwärts erfolgenden) und dürfen auf vollkommene Neuheit Anpruch erheben.

Zuvor werde ich die Regeneration der Cirren, des Discus, der Pinnulae und der Radien an der Hand meiner Beobachtungen und unter Berücksichtigung der einschlägigen Literaturangaben eingehend behandeln.

A. Ueber Regeneration der Cirren.

Unter den von mir beobachteten Cirrenregeneraten befanden sich erstens solche, welche nach gänzlichem, und zweitens solche, welche nach teilweisem Abbruch eines Cirrus entstanden waren. Dementsprechend unterscheide ich im folgenden eine totale Regeneration, d. h. Wiederbildung eines ganzen Cirrus auf der Basis der Cirrusdille und eine partielle Regeneration, d. h. Wiederbildung eines Cirrusteiles auf der Basis stehengebliebener Cirrusglieder.

Die auf Regeneration der Cirren bezüglichen Literaturangaben sind ziemlich dürftig.

Von Autoren, welche experimentell arbeiteten, konstatiert Perrier (18) kurz, daß *Antedon rosacea* ihre Cirren reproduziert (p. 69), ohne nähere Angaben über den Regenerationsverlauf zu bringen.

Przibram (20) berichtet, daß *Antedon rosacea* bei Regeneration eines ausgeschnittenen Körperfünftels auch die Cirren mit regeneriert, hat aber eine Regeneration der in ihrer Gesamtheit abgeschnittenen Cirren „wenigstens in der Zeit der übrigen Regenerationen“ nicht feststellen können (cf. p. 335); einzelne Cirren hat Przibram nicht amputiert.

Dies sind meines Wissens die einzigen Autoren, die von einer Regeneration ganzer Cirren ausdrücklich berichten.

Merkwürdig ist, daß P. H. Carpenter (4), obwohl ihm bei der Untersuchung des großartigen Materials, das seinem Challenger-Bericht zu Grunde liegt, unzweifelhaft zahlreiche in totaler Regeneration begriffene Cirren durch die Hände gegangen sind, doch nicht zu der Erkenntnis, daß eine totale Regeneration abgebrochener Cirren stattfindet, durchgedrungen ist.

Meine die totale Regeneration der Cirren betreffenden Beobachtungen beziehen sich auf mehrere *Antedon*-species, vornehmlich aber auf *Antedon brevipinna* Pourt, bei welcher ich sehr oft junge Stadien der Regeneration zu Gesicht bekam. Das jüngste Stadium, welches ich beobachtete, war in Gestalt eines kleinen Zapfens, welcher schon bei Lupenvergrößerung deutlich zu erkennen war, in der zentralen Oeffnung der Dille des abgebrochenen Cirrus sichtbar (cf. Tafel VII, Fig. 2). Bei zunehmender Größe ist an dieser Anlage bald eine Ringelung bzw. Segmentierung wahrzunehmen. Dieselbe erscheint auf älteren Stadien, wenn die Anlage eine langgestreckte Form angenommen hat, derart angeordnet, daß die Ringfurchen an der Spitze der Anlage enger auf einander folgen, als an der Basis, wo sich schon kurze, zylindrische Cirrusglieder differenziert haben (cf. Taf. VII, Fig. 3).

Diese Tatsache ist noch deshalb besonders erwähnenswert, weil W. B. Carpenter (29) bei *Antedon rosacea* über das Wachstum nicht regenerierter Cirren eine andere Ansicht gewonnen hat, als ich sie vorstehendem Befunde nach für in Regeneration begriffene hegen muß: „The augmentation in the number of segments I believe to be effected by the interposition of new segments at the base, this being the part at which they are of the smallest dimensions and have most the appearance of immaturity“ (op. e., p. 712). In regenerativem Wachstum begriffene Cirren legen nicht basal, sondern terminal neue Segmente an. Es fragt sich, ob sich die zitierte Angabe W. B. Carpenters wird aufrecht er-

halten lassen; denn es ist wenig wahrscheinlich, daß das regenerative Wachstum der Cirren sich nach besonderen, von den allgemeinen abweichenden Normen vollzieht.¹⁾

Die Cirren höheren regenerativen Alters unterscheiden sich, der Form ihrer Glieder (Längenverhältnisse) nach, noch erheblich von den übrigen ausgebildeten desselben Centrodorsale. In dieser Hinsicht hat die totale Regeneration der Cirren eine gewisse Bedeutung für die Systematik: Nach meinen Erfahrungen an verschiedenen *Antedon*-species muss sich eine totale Regeneration der Cirren bei in Freiheit lebenden Individuen ziemlich häufig finden, und so komme ich zu der Anschauung, daß unter normalen Verhältnissen wohl jeder abgebrochene Cirrus total wenigstens einmal regeneriert werden kann.

Es bleibt nun noch die Frage zu beantworten, aus welchen Geweben sich die Bausteine für die oben erwähnte, junge, zapfenförmige Cirrusanlage rekrutieren. Wie die Verhältnisse liegen, kommt hierbei nur der zurückbleibende Teil des Axialstranges des abgebrochenen Cirrus in Betracht, und zwar erweckt es durchaus den Anschein, als ob die ersten, regenerativen Zellproliferationen an der im Centrodorsale gelegenen Partie des Axialstranges und nicht oberflächlich, direkt an der zentralen Oeffnung der Cirrusdille auftreten, sodaß die neue Cirrusanlage aus dem Centrodorsale bezw. dem Cirrenstrangkanal herauswächst.

Ich wende mich jetzt zur Besprechung einiger Angaben P. H. Carpenter's über individuelle Formverschiedenheiten der Cirren. Wie schon erwähnt, ist P. H. Carpenter (4) nicht zu der Ansicht gekommen, daß eine totale Regeneration der Cirren stattfindet. Er vermag daher eine zureichende Erklärung für gewisse Formverschiedenheiten der Cirren einer Species nicht zu geben; dies ist z. B. bei *Eudicocrinus varians* (cf. 4, p. 82), wo lang- und kurzgliedrige Cirren vorkommen, der Fall. Ferner erwähnt P. H. Carpenter (4, p. 143), um noch ein weiteres Beispiel anzuführen, bei *Antedon eschrichti* Formverschiedenheiten der Cirren und unterscheidet folgende drei Typen: erstens den Typus des normalen, jungen Cirrus („normal young cirrus“ op. c., Fig. 6, Pl. XXIV; „immature cirrus of the normal developmental type“ p. 143), zweitens den Typus des „small mature“ Cirrus (cf. op. c., p. 143 und Fig. 5, Pl. XXIV) und drittens den des „mature“ Cirrus (cf. op. c. Fig. 4, Pl. XXIV).

In den Figuren A. B. C. gebe ich Kopien der eben genannten Abbildungen Carpenter's.

Meiner Ansicht nach haben nun P. H. Carpenter hierbei unzweifelhaft in totaler Regeneration begriffene Cirren mit vorgelegen; aus seinen auf *Antedon eschrichti* bezüglichen Abbildungen auf angegebener Tafel geht für mich deutlich genug hervor, daß es die

¹⁾ Vergl. hierzu auch M. Sars (28, p. 58).

„normalen jungen“ Cirren sind, welche in totaler Regeneration begriffene vornehmlich oder ausschließlich repräsentieren, wenigstens so weit sie von älteren Exemplaren stammen.

Meinen Beobachtungen nach sind auf jüngeren Stadien der Regeneration befindliche Cirren außer an ihrer mehr oder weniger abweichenden Form stets daran zu erkennen, daß der Umfang der zugehörigen (alten) Cirrusdille ein unverhältnismäßig großer ist. Daß auch unter dem P. H. Carpenter (4) vorgelegten Material ein gleiches Verhalten festzustellen war, geht aus verschiedenen seiner Abbildungen hervor, besonders typisch aus Figur 1 auf Tafel XVI, welche ein Totalbild von *Antedon acoela* Carp. gibt. Ohne hier noch auf weitere Angaben über Formverschiedenheiten der Cirren¹⁾ einzugehen, fasse ich meine Meinung kurz dahin zusammen, daß bei der Entstehung der Formverschiedenheiten von Cirren einer Species, soweit sie an ausgewachsenen Individuen auftreten, die totale Regeneration der Cirren stets mit in Betracht zu ziehen ist, woraus sich für den Systematiker die wichtige Konsequenz ergibt, daß bei der Umgrenzung von Species nur die Eigenschaften derjenigen Cirren, welche unzweifelhaft ihre Formentwicklung abgeschlossen haben, zu verwerthen sind. Ob immer die Form der nicht

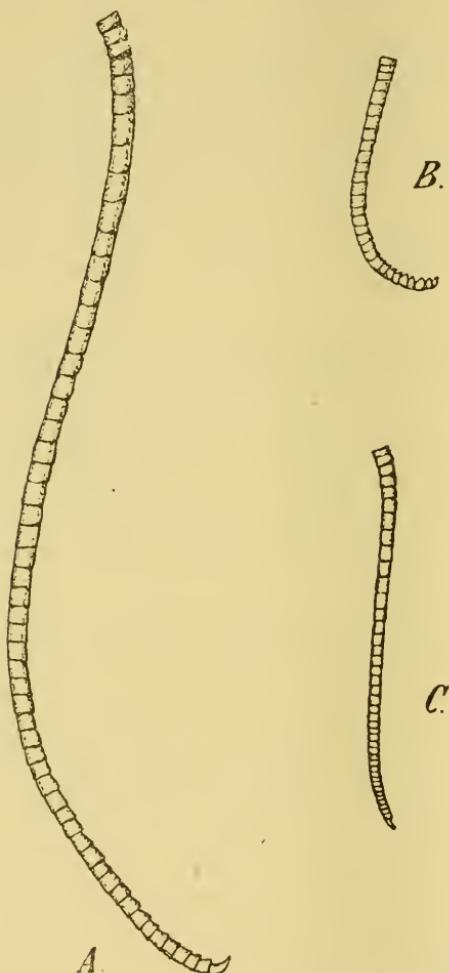


Fig. A—C. Verschiedene Cirrusformen von *Antedon eschrichti* Müll. nach P. H. Carpenter. 2:1.

Fig. A. „Mature cirrus“.

Fig. B. „Small mature cirrus“.

Fig. C. „Normal young cirrus“.

die in Regeneration begriffenen Cirren

¹⁾ Auch W. B. Carpenter macht diesbezügliche Ausführungen bei *Antedon rosacea* (cf. 29, p. 711, p. 712).

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 191

regenerativ entstandenen vollkommen annehmen, lasse ich dahingestellt. Regenerative Bildung ganzer Cirren scheint mir bei erwachsenen Individuen von Comatuliden regelmäßig stattzufinden; Sprossung, d. h. nichtregenerative Bildung ganzer Cirren tritt meines Erachtens auf keinen Fall bei erwachsenen Individuen in größerem Umfang auf.

Es sei hier noch erwähnt, daß Michael Sars (28) jedenfalls in totaler Regeneration begriffene Cirren bei *Antedon Sarsi* Düben et Koren¹⁾ im Auge gehabt hat, wenn er schreibt: „Des cirres parfaitement semblables (d. h. den jungen Cirren an larvalen Individuen) se montrent aussi au même endroit chez l'Antédon adulte, et, à ce qu'il paraît, pendant toute sa vie,²⁾ mais toujours en petit nombre et de grandeur différente. Il est évident que ce sont des cirres encore imparfaitement développés destinés à remplacer les vieux, qui tombent fréquemment²⁾ et dont le point d'attache se trouve indiqué par une petite fossette ronde.“

Für die gesamte Entwicklung der Cirren bei *Antedon*-species dürfte folgendes im allgemeinen zutreffend sein: Die fünf ersten (primären) Cirren entstehen bei der Pentacrinula³⁾ radial, hart an der Basis des Centrodorsale (also am weitesten dorsal); zwischen und über diesen sprossen dann aus dem Centrodorsale der höher entwickelten Pentacrinula und dem schon freigewordenen Individuum weitere Cirren hervor. An ausgewachsenen Individuen findet wahrscheinlich nur noch regenerative Bildung zum Ersatz alter Cirren statt, soweit wenigstens meine bisherigen Erfahrungen ergeben. Da auf regenerativem Wege eine Vermehrung der Cirrenanzahl nicht stattfinden kann, so wäre demnach mit dem letzten sprossenden Cirrus die obere Grenze der individuellen Cirrenanzahl erreicht.

Es müssen also an einem ausgewachsenen Individuum zunächst durch Sprossung entstandene (auf larvalen und iuvenalen Stadien gebildete) Cirren einerseits und regenerativ entstehende und entstandene andererseits auseinander gehalten werden. So wird es gelingen, in das schwierige Kapitel der Formdifferenzen der Cirren bei demselben Individuum einige Klarheit zu bringen.

Mir ist es sehr wahrscheinlich, daß von den oben zitierten Cirrentypen P. H. Carpenters bei *Antedon eschrichti*, soweit es sich um erwachsene Exemplare handelt, der „small mature“-Typus durch Cirren, welche am frühesten (wenn auch nicht ausschließlich primär) bei der Pentacrinula durch Sprossung entstanden und bis in das höhere Alter des Individuums persistierten, repräsentiert wird. Leider liegt mir von *Antedon eschrichti* kein Larvenmaterial vor, aber Beobachtungen an *Pentacrinulae* anderer Species haben

¹⁾ = *Antedon tenella* Retzius.

²⁾ Von mir gesperrt.

³⁾ So bezeichne ich das sessile, sogenannte *Pentacrinus*-Stadium.

es mir sehr wahrscheinlich gemacht, daß die zuerst angelegten, larvalen Cirren im allgemeinen die kleinsten mit geringster Gliederzahl bleiben. Ich komme auf Grund meiner Erfahrungen direkt zu dem Schluß, daß die Länge und Gliederzahl der Cirren desto größer ist, je später sie hervorsprossen. Dies steht auch in Einklang mit dem von Sars (28) auf Tafel VI in Fig. 24 bei einer schon hochentwickelten Pentacrinula von *Antedon tenella* Dargestellten, ferner mit der Erscheinung, welche ich bei verschiedenen *Antedon*-species verfolgt habe, daß die Länge und Gliederzahl bei erwachsenen Exemplaren im allgemeinen desto größer ist, je weiter die Cirren vom Scheitel (d. i. der am weitesten dorsal gelegenen Partie) des Centrodorsale entfernt sind.

Bezüglich des Typus des „normal young cirrus“ von P. H. Carpenter hatte ich schon oben bemerkt, daß es bei erwachsenen Exemplaren in totaler Regeneration begriffene Cirren sind, welche ihn vornehmlich oder ausschließlich repräsentieren.

Den Typus des „mature cirrus“ zeigen an erwachsenen Exemplaren natürlich die später auf dem Stadium der Pentacrinula und bei schon freigewordenen, iuvenalen Individuen¹⁾ hervorgesproßten Cirren, vielleicht auch an deren Stelle regenerativ entstandene und schon am Ende der regenerativen Entwicklung angelangte.

So häufig ich in totaler Regeneration begriffene Cirren beobachten konnte, so sah ich nur bei einer Species solche, welche in partieller Regeneration begriffen waren.

Die betreffende Art war *Antedon carinata* Lamck. Die proximalen Glieder der in partieller Regeneration begriffenen Cirren sind kräftig, die neu sich bildenden, distalen schwächer; bei dem von mir in Figur 4 auf Tafel VII abgebildeten Cirrus erfolgte offensichtlich der Durchbruch zwischen fünftem und sechstem Cirrale. Bei der gleichen Species hat P. H. Carpenter ebenfalls partielle Regeneration der Cirren beobachtet (cf. 4, p. 203); er bemerkt dazu: „This is worth recording, because I have generally found that regeneration after fracture, though common enough in the arms, occurs but rarely in the cirri“ (l. c.).

Woran es liegt, daß eine totale Regeneration der Cirren häufig, eine partielle selten ist, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Vielleicht liegt es einfach daran, daß die Cirren bei in Freiheit lebenden Tieren leichter ganz als teilweise abbrechen. Jedenfalls ist durch P. H. Carpenters und meine Beobachtungen wenigstens für eine Species konstatiert, daß auch auf der Basis stehengebliebener Cirralien eine Wiederbildung von Cirrusgliedern stattfinden kann.

¹⁾ Die Zahl der am Ende des festzitzenden Larvenstadiums vorhandenen Cirren schwankt offenbar bei den einzelnen Species beträchtlich; so fand Sars 28, p. 57) an einer schon hochentwickelten, kurz vor der Ablösung befindlichen Pentacrinula 26 Cirren und setzt deren Zahl auf 20—30 an, während nach W. B. Carpenter (29, p. 736) die eben frei gewordene *Antedon rosacea* nur 11—15 Cirren besitzt, von denen 1—5 rudimentär sind.

B. Ueber Regeneration des Discus.

Nur einmal habe ich unter dem von mir untersuchten Material eine in totaler Regeneration begriffene Scheibe¹⁾ gefunden und zwar bei *Antedon brevipinna*. Die betreffende Scheibe war kleiner als die der übrigen Exemplare der Species und zeigte eine etwas abweichende Form, ließ aber sonst alle Teile gewöhnlicher Scheiben, wie Mund, Analtubus, Ambulacralfurchen deutlich erkennen.

Derartige in Regeneration begriffene Scheiben können unter Umständen, zumal, wenn sie noch nicht ihre definitive Form erreicht haben, zu einer Irrung in systematischer Hinsicht Veranlassung geben.

Die totale Regeneration der Scheibe ist bei *Antedon rosacea* durch die oben schon erwähnten experimentellen Untersuchungen von Marshall (21), Dendy (22), Przibram (20) und Riggengbach (27) zur Genüge festgestellt. Marshall (21, p. 526) erwähnt ferner, daß P. H. Carpenter ihm konservierte Exemplare gezeigt habe, welche ihm unzweifelhaft Fälle von nicht ganz vollzogener Regeneration der Scheibe darzustellen schienen. Bei Chadwick (24) finden wir den Passus: „Though *Antedon rosacea* has never been proved to eviscerate spontaneously, eviscerated specimens frequently occur in dredgings“ (p. 197). Nach alledem dürfen wir wohl annehmen, daß in der Gruppe der Comatuliden der intravitale Verlust der Scheibe und die nachfolgende totale Regeneration nicht allzu selten ist. Hiermit dürfte auch in Zusammenhang stehen, daß der Systematiker bei Bearbeitung von konservierten Dredgefängen ab und zu auf eine einzelne Scheibe trifft. Ausdrücklich erwähnt wird der Fang des isolierten Discus von P. H. Carpenter (4) bei *Actinometra paucicirra*: „The visceral mass of *Actinometra paucicirra*, like that of *Actinometra solaris*, which occurs at the same locality, is somewhat readily detached from the calyx, and it was occasionally dredged in an isolated condition“ (p. 294).

Vielleicht sind auf stattgehabten Verlust der Scheibe und deren nachfolgende Wiederbildung die bei *Actinometra*-arten²⁾ bekannten Lagerungsanomalieen der Mundöffnung zurückzuführen.

Es handelt sich hierbei einmal um die abnorm-zentrale Lage des Mundes bei einer Species, deren Individuen sonst eine exzentrische Lage des Mundes aufweisen, dann aber um die interradiale Lage eines normal-exzentrischen Mundes bei Arten, deren Individuen normaler

¹⁾ Es sei hier besonders darauf hingewiesen, daß bei Crinoideen unter „Scheibe“ im Gegensatz zu den Asteroideen und Ophiuroideen, die aboral gelegenen Skeletteile nicht mit verstanden werden.

²⁾ Das Genus *Actinometra* ist in erster Linie durch die exzentrische Lage des Mundes charakterisiert.

Weise einen radial gelegenen Mund besitzen. Infolge der interradialen Lage des Mundes zeigt der Verlauf der Ambulacralfurchen der Scheibe natürlich Abänderungen, ebenso bei der zentralen Lage. Es würde bei Zugrundelegung der regenerativen Entstehung der beiden Mundlagen bei interradialer Lage die regenerativ entstandene Scheibe relativ zur vorher vorhandenen einfach verlagert (gedreht) sein, während bei zentraler Mundlage die regenerativ entstandene Scheibe eine andersartige Bildung vom Typus der *Antedon*-scheibe repräsentiert.

Ferner sei noch darauf hingewiesen, daß auch bei gestielten Crinoideen Regeneration der Scheibe beobachtet wurde.

So beschreibt P. H. Carpenter (3, p. 255) von *Rhizocrinus rawsoni* Pourt einen Fall, wo offenbar die abbrechenden Arme die Visceralmasse mit sich rissen, sodaß dann eine neue Visceralmasse inmitten der in Regeneration begriffenen Arme auftrat. Ferner hat Danielssen (25) bei *Bathycrinus carpenteri* Dan. et Kor. die Regeneration der ganzen Krone, also auch der Scheibe, in mehreren Fällen feststellen können. Im Verlaufe der „Norske Nordhavsexpedition“ wurden von *Bathycrinus carpenteri* auf verschiedenen Stationen Stiele ohne Kronen gefangen und zwar waren an denselben stets noch die Basalia vorhanden (cf. 25, p. 11, 12, 13); es folgt daraus, daß die Verbindung zwischen den Basalien und Radialien eine besonders lose ist, wodurch der Abbruch der Krone an dieser Stelle begünstigt wird.

Nun fanden sich unter Danielssens *Bathycrinus*-material auch Exemplare mit in Regeneration begriffenen Kronen (cf. 25, p. 11, 12, 13 und Taf. III, Fig. 1—6; Fig. 2 kopiert in Figur D), woraus hervorgeht, daß auf der Grundlage der Basalien die Neubildung der gesamten Krone, mithin auch der Scheibe, erfolgt. Hierzu bemerkt Danielssen noch: „Of the many stalks secured on the expedition

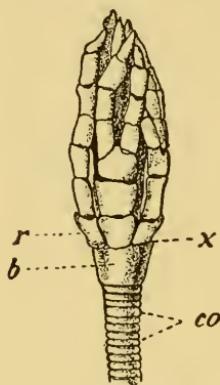


Fig. D. *Bathycrinus carpenteri* Dan et Kor mit in regenerativer Neubildung begriffener Krone auf einem alten Stiel. Nach Danielssen. Vergrößert.

x Verbindung zwischen dem Ring der verwachsenen Basalien (*b*) des alten Stiels und den Radialien (*r*) der regenerativ entstehenden Krone (Durchbruchs- und Regenerationsstelle).
co obere Columnalia des alten Stiels.

there was scarcely one that was without basals, and it becomes therefore a question, whether *Bathycrinus carpenteri* does not voluntarily cast its crown in order, for some reason or other, to form a new one. It may be assumed then that it reproduces itself, besides in the usual sexual manner, also by a kind of budding process. On several of the detached crowns I found that the pinnules had no developed sexual organs, while at the same time the crowns seated on the stalk carried pinnules in which the sexual organs were greatly swollen by the sexual products; now, was

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 195

that an accidental circumstance, or was the crown thrown off because it had become too old to reproduce the genus? (25, p. 13, 14) Von großem Interesse ist weiterhin, daß außer bei *Bathycrinus carpenteri* auch bei *Bathycrinus gracilis*, *Bathycrinus campbellianus* und *Bathycrinus aldrichiianus* (cf. P. H. Carpenter 3, p. 227) ebenfalls Anzeichen dafür vorhanden sind, daß die suturale Verbindung zwischen den Basalien und Radialien eine Praedilectionsstelle des Abbruchs der Krone darstellt. Meines Wissens umfaßt das Genus *Bathycrinus* auch heute nur diese vier Arten, so daß also für das ganze Genus der leichte Durchbruch der Krone an einer praeformierten Stelle und die nachfolgende Regeneration der Krone, also auch der Scheibe, als charakteristisch angenommen werden kann.¹⁾

Aus den im Vorstehenden Angeführten geht die interessante Tatsache hervor, daß Crinoideen, gestielte wie ungestielte, im Stande sind, den Verlust des gesamten Intestinaltractus erfolgreich zu überstehen, daß sie ferner die Fähigkeit besitzen denselben mit der Scheibe zu regenerieren. Wir finden also hier ein Pendant zu der bekannten Fähigkeit von Holothurien, ohne Darmtractus eine zeitlang zu leben und denselben neu zu bilden. Freilich ist bei Holothurien der Verlust des Darmtractus als die Folge eines aktiven Ausstoßens, d. h. eines autotomischen Aktes auf verschiedene Reize hin, bekannt, was für Crinoideen in entsprechender Weise nicht angenommen werden kann. Es liegt bis jetzt über autotomisches Abwerfen der Scheibe und damit des Intestinaltractus unter gewissen Umständen nur eine einzige, auf direkter Beobachtung beruhende Angabe vor; diese röhrt von Przibram (20) her; derselbe stellt für *Antedon rosacea* die interessante Tatsache fest, daß die Scheibe „bereits nach Amputation von zwei Armpaaren abgeworfen wird“ (op. c., p. 335). Diese Feststellung ist geeignet, wenigstens einiges Licht auf die Umstände zu werfen, unter welchen sich in der Freiheit bei Comatuliden der Abwurf der Scheibe möglicherweise vollzieht. Es ist hierbei zu bedenken, daß Verstümmelungen, wie die zweier Radian, bei Comatuliden nicht allzu selten sind. Das Stattfinden eines indirekten, autotomischen Abwerfens der Scheibe ist mir z. B. für *Bathycrinus carpenteri*, wo ja schon Danielssen (cf. oben) das freiwillige Abwerfen der Krone erwog, sehr wahrscheinlich. „Freiwillig“ kann hier, wissenschaftlicher ausgedrückt, nur „autotomisch“ heißen. Ein autotomisches Ab-

¹⁾ Bei *Rhizocrinus lofotensis* beobachtete Michael Sars (28) Individuen mit wohlentwickelten Stielen aber kleinen, in Entwicklung begriffenen Armen. Offenbar bricht auch hier die Krone leicht durch und zwar in der Verbindung zwischen den Radialien und ersten Costalien; die Regeneration vollzieht sich dann auf der Basis der Radialien. Da die Scheibe bis etwa zur Höhe des zweiten Costale reicht und mit den Armen verwachsen ist, wird bei Durchbruch der Krone an genannter Stelle offenbar auch die Scheibe mit entfernt und dann mit regeneriert.

werfen der Krone von der basiradialen Gliedverbindung aus würde, wie die anatomischen Verhältnisse liegen, auch die Scheibe mit den Eingeweiden entfernen. Es würde somit ein indirektes, automisches Abwerfen der Scheibe und damit der Eingeweide in diesem Falle vorliegen.

Wir wenden uns nunmehr der partiellen Regeneration des Discus zu, d. h. der Regeneration eines verloren gegangenen Scheibenteils.

Erscheinungen, welche auf stattgehabte regenerative Prozesse dieser Art zurückzuführen wären, habe ich unter meinem Material bisher nicht beobachtet. Doch hat Przibram (20) nachgewiesen, daß die Scheibe regenerative Fähigkeit besitzt, indem er experimentell feststellte, daß die Scheibe von *Antedon rosacea*, im Zusammenhang mit dem übrigen Körper belassen, den abgeschnittenen Analtubus regeneriert; der neue After funktioniert nach einem Monat (op. c., p. 338); ferner regeneriert der halbierte Discus die andere Hälfte (op. c., p. 339). Losgelöste Scheiben entfalten nach Przibram keine regenerative Tätigkeit (op. c., p. 338).

Im Anschluss hieran seien noch einige Angaben der Literatur besprochen, welche sich auf Mißbildungen der Scheibe beziehen.

Zunächst wende ich mich einer Missbildung zu, welche möglicherweise infolge von Prozessen, die in den Bereich der sogenannten Superregeneration gehören, entstanden ist.

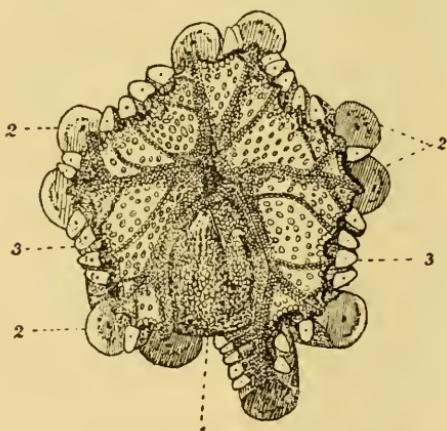


Fig E. Exemplar von *Metacrinus angulatus* Carp. mit zwei Analtubus. Ventralansicht. Nach P. H. Carpenter. 2:1.
1 die beiden Analtubus, der kleinere seitlich am großen, normalen sitzend. 2 Arme.
3 unterste Pinnulae.

1 die beiden Analtubus, der kleinere seitlich am großen, normalen sitzend. 2 Arme.
3 unterste Pinnulae.

Als typisches Beispiel der Superregeneration ist die Verdoppelung des Coleopterenbeins bekannt, welche infolge einer Wunde an Tibia oder Femur auftritt. Die Wunde schließt sich zunächst, giebt aber dann die Basis für eine Neubildung ab, welche die Gestalt der distalen Partie der betreffenden Extremität annimmt.

Aehnlich wie beim Coleopterenbein, können wir uns die in der Verdoppelung des Analtubus bestehende Abnormalität erklären, welche P. H. Carpenter zweimal beobachtete und zwar bei

dem gestielten *Metacrinus angulatus*, wo der eine (neugebildete) Analtubus kleiner als der andere war und dann bei einer *Antedon*-species, wo es sich um zwei gleich große Analtubi handelte (cf. 3, p. 70). Die

von P. H. Carpenter gegebene Abbildung der in Rede stehenden Abnormität von *Metacrinus* (cf. 3, Tafel XXXIX, fig. 2, copirt in Figur E) läßt sehr wohl eine Erklärung in der oben angedeuteten Weise plausibel erscheinen; es macht ganz den Eindruck, als ob infolge einer den formativen Reiz setzenden Verletzung an der Basis des größeren Analtubus der kleinere superregenerativ entstanden wäre.

In ähnlicher Weise, als Folge eines Prozesses hyperbolischer Regeneration haben wir uns vielleicht das Vorhandensein einer überzähligen Scheibe zu erklären, wie sie von Herbert C. Chadwick (24) bei *Antedon rosacea* beobachtet und genauer untersucht wurde. In Textfigur F gebe ich eine Abbildung dieses interessanten Falles nach Chadwicks Figur 1. Das Exemplar, welches die kleine überzählige Scheibe aufweist, ist im übrigen normal; das gleiche gilt für die große Scheibe bis auf die Verlagerung einer der fünf Ambulacralfurchen, was mit der Bildung der überzähligen Scheibe in Zusammenhang steht. Die überzählige Scheibe besitzt einen gut entwickelten Mund mit fünf Ambulacralfurchen, von denen die eine sich an einen Radius (zwei Arme) des Tieres begiebt (cf. Figur F). Die Körperhöhlen beider Scheiben communicieren mit einander, die Darmtractus sind hingegen getrennt. Die überzählige Scheibe besitzt einen wohlentwickelten Darm mit After; die Anwesenheit von Nahrungsstoffen im Darm derselben wurde von Chadwick festgestellt. In Beantwortung der Frage nach der Entstehungsweise der überzähligen Scheibe werden von Chadwick selbst (op. c., p. 197) zwei Hypothesen angeführt: Erstens die überzählige Scheibe entstand

als eine Knospe von der normalen Scheibe, und zweitens, dieselbe ist die Folge einer Verletzung der Scheibe („result of incomplete evisceration“). Der zweiten Hypothese, welche er A. Milnes Marshall verdankt, giebt Chadwick den Vorzug. Wir schließen uns ihr ebenfalls an und kommen so, wie schon oben angedeutet, zu der Auffassung, daß im vorliegenden Fall eine Verletzung der normalen Scheibe im Verlaufe einer Ambulacralfurche — letzteres scheint von Wichtigkeit zu sein — stattfand, daß dann von der Wundstelle aus durch hyperbolische „Regeneration“ ein Abbild des verletzten Körperteiles (Scheibe) entstand.

Ebenfalls einer Verletzung im Verlaufe einer Ambulacralfurche scheint der von P. H. Carpenter (3, p. 70) erwähnte und abge-

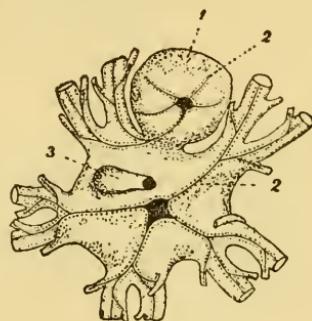


Fig. F. Ventralansicht eines Exemplares von *Antedon rosacea* Linck. mit überzähliger Scheibe. Nach Chadwick. 1: 1.
1 die überzählige Scheibe.
2 Ambulacralfurchen. 3 Analtubus.

bildete Fall (cf. Taf. LVI, fig. 6, copiert in Figur G) einer Scheibenmissbildung von *Antedon rosacea* seine Entstehung zu verdanken. Es handelt sich hier um das Vorhandensein zweier Mundöffnungen; die abnorme liegt hier ebenfalls am Ende einer Ambulacralfurche, während der normale Mund ebenfalls nur mit 4 Ambulacralfurchen in Verbindung steht.

Ein zweiter After fehlt. Die abnorme Bildung liegt, im Gegensatz zu dem Chadwickschen Fall, vollkommen im Bereiche der normalen Scheibe.

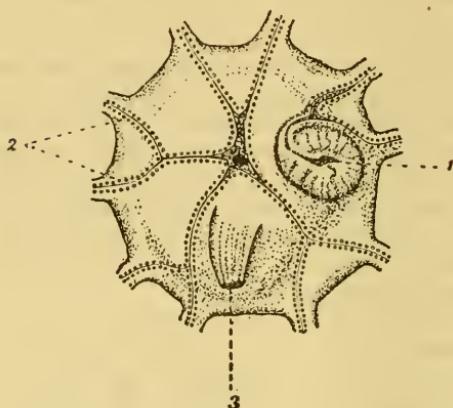
Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß die Exemplare, an denen die genannten Abnormitäten der Scheibe beobachtet wurden, im übrigen normal waren, was mir eben besonders dafür zu sprechen scheint, daß Verletzungen und nachfolgende „regenerative“ Prozesse es waren, welche die Abnormitäten entstehen ließen.

Auf Verletzung ist möglicherweise auch die von

Fig. G. Abnorme Scheibe von *Antedon rosacea* Linck mit zwei Mundöffnungen in ventraler Ansicht. Nach P. H. Carpenter. 4 : 1.

1 die abnorme Mundöffnung. 2 Ambulacralfurchen. 3 Analtubus.

P. H. Carpenter (3, p. 70) erwähnte und abgebildete Scheibenabnormität (cf. 3, Taf. LVI, Fig. 8) von *Actinometra stelligera* zurückzuführen, wobei zwei Mundöffnungen und zwei Analtuben vorhanden sind und die Ambulacralfurchen beider Mundöffnungen zum Teil mit einander kommunizieren.



C. Ueber Regeneration der Pinnulae.

Das mit der Regeneration abgebrochener Arme auch die vollständige Neubildung der zugehörigen Pinnulae erfolgt, ist eine Tatsache, welche fast selbstverständlich ist.

In seiner schon erwähnten Arbeit (18) hat Perrier eingehender die Neubildung der Pinnulae bei gleichzeitiger Neubildung von Brachialserien verfolgt, desgleichen findet nach Perrier eine Neubildung einzelner abgebrochener Pinnulae statt (cf. op. c., p. 70 ff.).

Wir unterscheiden auch hier, indem wir dabei von der Neubildung der Pinnulae bei gleichzeitiger Regeneration der Brachialien abssehen, zwischen einer totalen Regeneration der Pinnulae, d. h. auf der Basis der Insertionsstelle an dem zugehörigen Brachiale, und

einer partiellen Regeneration, d. h. auf der Basis eines Pinnula-restes.

Unter dem mir vorliegenden Material konnte ich nur selten Anhaltspunkte für das Vorkommen einer totalen Regeneration einer Pinnula gewinnen, offenbar weil ein totaler Abbruch der Pinnulae bei Comatuliden in der Freiheit nicht oft stattfindet.

Desto häufiger scheint ein teilweiser Durchbruch von Pinnulae und partielle Regeneration bei Comatuliden, welche unter natürlichen Bedingungen leben, einzutreten. An mehreren *Antedon*-species, besonders bei *Antedon brevipinna*, welche Species ich sehr genau untersuchte, konnte ich zahlreiche, in partieller Regeneration begriffene Pinnulae beobachten, und zwar an annähernd und vollkommen erwachsenen Exemplaren. Oft traf ich Regenerate an, welche auf der Basis des ersten Pinnale standen; andere Pinnulae zeigten bloß regenerierte Spitzen, andere besaßen von ihrer Mitte an in Regeneration begriffene Glieder. Daher komme ich zu der Ansicht, daß, wo immer der Durchbruch einer Pinnula stattfindet, die Regeneration auf der Basis der stehengebliebenen Glieder prompt erfolgt.

Einigemal traf ich bei *Antedon brevipinna*, ähnlich, wie es im zweiten Teil dieser Arbeit für Teilungsserien und Arme geschildert wurde, Färbungskontraste an den Pinnulae an, derart, daß einige proximale Glieder, wie die zugehörigen Brachialien, braun gefärbt waren, die folgenden aber weiß. Diese Färbungskontraste sind natürlich auf erfolgte partielle Regeneration zurückzuführen. Ofters fand ich, ebenso, wie es oben für Brachialien konstatiert wurde, daß die weißen, distalen Pinnulaglieder schon vollkommen die normalen Größenverhältnisse der proximalen, braunen aufwiesen, woraus folgt, daß die Haupttendenz des regenerativen Prozesses auch hier ist, die normalen Größenverhältnisse der ursprünglichen Glieder zu erreichen und daß die Annäherung in der Färbung erst in zweiter Linie steht.

Selbstverständlich sind die Regenerationserscheinungen an den Pinnulae von Wichtigkeit für den Systematiker, da ja die Form, Länge und Gliederzahl der Pinnulae hervorragende, systematische Charaktere repräsentieren und durch stattfindende regenerative Prozesse gerade diese Eigenschaften mehr oder weniger verschleiert werden. So können z. B. Pinnulae mit kleineren, noch in Regeneration begriffenen, distalen Gliedern, wenn in gleicher Höhe an verschiedenen Armen vorhanden, leicht zu erheblichen systematischen Irrtümern Veranlassung geben. P. H. Carpenter (4) erwähnt bei *Antedon marginata* Carp einen hierher gehörigen Fall; bei dem einzigen, Carpenter vorgelegenen Exemplar dieser Species wies das zweite Pinnulapaar kleine terminale Glieder auf, deren Vorhandensein Carpenter richtig auf unvollständige Reparation zurückführt (op. c., p. 231). Der Systematiker hat also, wenn er auffällige Größen oder Formdifferenzen zwischen proximalen

200 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

und distalen Pinnalien konstatiert, sich stets die Frage vorzulegen, ob nicht regenerative Prozesse dabei im Spiel sind.

Noch möge hier ein Fall Erwähnung finden, welchen ich bei *Antedon spinifera* Carp antraf: es fand sich, offenbar an Stelle einer abgebrochenen Pinnula, ein durch Regeneration entstandener Arm; also liegt hier eine Art Heteromorphose vor, welche aber angesichts der weitgehenden, morphologischen Uebereinstimmung von Arm und Pinnula nicht allzu bedeutend erscheint.

Im Ganzen also gewinne ich nach den Erfahrungen an meinem Material den Eindruck, daß bei in Freiheit lebenden Individuen eine partielle Regeneration der Pinnulae häufig, eine totale, abgesehen von derjenigen bei gleichzeitiger Armregeneration, selten stattfindet, daß also die Pinnulae sich in dieser Hinsicht umgekehrt wie die Cirren verhalten. Ob dies verallgemeinert werden darf, müssen weitere Erfahrungen lehren.

Zuletzt sei an dieser Stelle eine interessante Monstrosität erwähnt, welche W. B. Carpenter (29, p. 725) bei *Antedon rosacea* an einer oralen (d. h. untersten und niedriger organisierten) Pinnula antraf. Die betreffende Pinnula war von ihrem zweiten Glied an, wie ein Radius in zwei Arme, in zwei Gliederreihen gespalten. Vielleicht handelt es sich hier um eine ursprünglich normale Pinnula, welche zwischen erstem und zweitem Pinnale durchbrach, worauf statt einer einfachen Gliederreihe, eine axillare-ähnliche Bildung mit zwei Gliederreihen regenerativ entstand, wie wir es weiter unten bei Armen im Falle der duplikativen Armregeneration schildern werden.

D. Ueber Regeneration der Radien.

Dieser Abschnitt soll im wesentlichen von Fällen handeln, in denen das Amputat einen Radius annähernd repräsentiert.

Unter dem mir vorgelegenen Material fand ich bei einem erwachsenen Individuum von *Antedon macronema* Müll neben vier ausgebildeten Radien einen auf der Basis des Radiale in Regeneration begriffenen mit kleinen Gliedern.

Bei *Antedon rosacea* erwähnt und bildet W. B. Carpenter zwei Fälle ab, wo ebenfalls auf der Basis des Radiale Regeneration eines Radius stattfand (29, p. 725, Pl. XXXVIII, Fig. 8 u. 9; kopiert in den Textfiguren J u. H). Ferner erwähnt W. B. Carpenter, daß er die Reparation auch „from the bifurcation of the Arms“, also wohl mit dem Costale axillare, beginnend, vorfand.

Mit diesen Angaben steht in Einklang die experimentelle Feststellung Przibrams, daß bei *Antedon rosacea* Linck nach Amputation von vier „Armpaaren“ (= Radien) „knapp am Grunde“, dieselben gleichzeitig regeneriert werden (20, p. 335).

Hierher gehört auch der im zweiten Teil dieser Arbeit ausführlich beschriebene Fall bei *Antedon brevipinna* Pourt, wo die

Färbungserscheinungen eines Radius auf stattgehabte Regeneration nach Durchbruch zwischen erstem und zweitem Costale schließen lassen; der in Rede stehende Radius ist dort von mir an zweiter Stelle in Formel dargestellt.

Ferner werden, wofür mir verschiedene Anzeichen zu sprechen scheinen, auch größere abgebrochene Teilungskomplexe mit mehreren Armen an Radien, welche sich mehrmals teilen, prompt regeneriert; vergegenwärtige ich mir dazu, die für Regenerate von Armen, in proximalen, mittleren und distalen Abschnitten gewonnenen Erfahrungen, so komme ich für Comatuliden allgemein zu demselben Schluß, zu welchem an den nur einmal geteilten Radien von

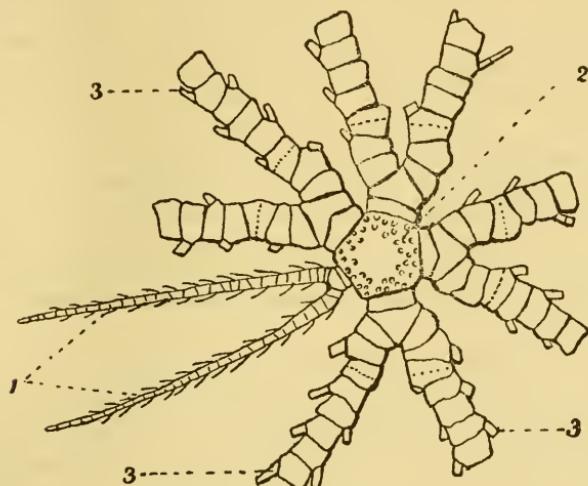


Fig. H Ein Exemplar von *Antedon rosacea* Linck. mit in Regeneration begriffenem Radius. Dorsalausicht. Nach W. B. Carpenter. 3,5:1.

1 Der in Regeneration begriffene Radius. 2 Centrodorsale mit Cirrusdillen.
3 Pinnulastücke an den Armen.

Antedon rosacea speziell schon W. B. Carpenter¹⁾ gelangte, daß nämlich die Fähigkeit der Regeneration nicht auf bestimmte Stellen eines Radius beschränkt ist, sondern daß von jeder beliebig gelegenen Durchbruchsfläche aus Regeneration stattfinden kann, wenn die regenerativen Prozesse auch praktisch, bei in Freiheit lebenden Tieren, vorwiegend in Höhe gewisser Gliedverbindungen (vornehmlich Syzygien) einzutreten pflegen.

¹⁾ „Certain it is that the reproductive power, instead of being limited (as in the Crab and Lobster) to on particular articulation, may be exerted at any point in the Arm, or even in the Ray“ (29, p. 725).

E. Ueber Regeneration der Arme.

I. Die verschiedenen, an Armen vorkommenden Arten der Regeneration.

Im Folgenden sollen zuvörderst die verschiedenen Arten der Regeneration an Armen charakterisiert werden.

Auf Grund der Beobachtung von zahlreichen Regeneraten an Armen verschiedener *Antedon*- u. *Actinometra*-species — in erster Linie stand hierbei wiederum *Antedon brevipinna* Pourt. — unterscheide ich nach Maßgabe ihres Effektes zunächst zwei Arten von Regeneration: erstens die reproduktive und zweitens die augmentative Armregeneration, welche sich, wie wir weiter unten sehen werden, noch in zwei Unterarten scheiden läßt. Diese Begriffe sind natürlich blos für die speziell vorliegenden Verhältnisse von mir gegeben und beanspruchen keine allgemeine Bedeutung. Sie sind auf Grund des Verhältnisses von Amputat¹⁾ zu Regenerat formuliert.

Auf eine ausführliche Darstellung aller meiner auf Armregeneration bezüglichen Einzelbeobachtungen habe ich hier und an anderen Stellen im Interesse übersichtlicher Kürze verzichtet und mich stellenweise einer mehr resultativen Darstellungsweise bedient, wie ich auch aus gleichem Grunde in den schematisch gestalteten Figuren 5—11 auf Tafel VII eine große Zahl von Zeichnungen bzw. Skizzen verschiedener Species zusammengedrängt habe.

a) Die reproduktive Armregeneration.

Im Falle der reproduktiven Armregeneration stellt das Regenerat eine Reproduktion des Amputats dar, d. h. das fertige Regenerat ist vor allem numerisch und auch gestaltlich gleich dem ursprünglich vorhandenen Gebilde, welches im Regenerat gleichsam seine Auferstehung feiert.

Reproduktive Regenerate habe ich bei *Antedon*-species sehr häufig angetroffen; schematisch ist ein solches in Figur 5 auf Tafel VII dargestellt; meist handelt es sich darum, daß ein in seiner mittleren oder distalen Partie durchgebrochener Arm eine Reihe von kleineren, in Regeneration begriffenen Skelettstücken aufweist. An ein und demselben Exemplar können ein oder mehrere Arme derartige Regenerate zeigen; bei einem Exemplar von *Antedon brevipinna* Pourt fand ich sogar an sämtlichen Armen in Bildung begriffene, junge Regenerate vom Typus des in Figur 5 auf Tafel VII dargestellten. Nicht immer braucht sich die reproduktive Regeneration nach diesem Schema zu

¹⁾ Ich bezeichne in der vorliegenden Arbeit das verlorene gegangene Stück als Amputat, ohne Rücksicht darauf, ob die Amputation direkt durch äußere Einflüsse oder infolge der amputierenden Tätigkeit des Tieres selbst (Autotomie) reflektorisch erfolgte. Ausschließlich bei Selbstverstümmelung wird die Bezeichnung „Amputat“ von Rigenbach (26, c. f. p. 873) verwendet.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 203

vollziehen. Es können ebensogut zwei in Regeneration begriffene Arme auf reproduktive Regeneration zurückzuführen sein; dies ist der Fall, wenn ein Durchbruch zwischen dem letzten Glied einer Teilungsserie und einem Axillare erfolgte, was jedoch verhältnismässig selten zu sein scheint. Eine Erhöhung der Armzahl kann durch die reproduktive Regeneration niemals stattfinden.

b) Die augmentative Armregeneration.

Diese Art der Armregeneration hat stets eine Armvermehrung zur Folge. Das Regenerat stellt hier im Verhältnis zum Amputat eine Progressivbildung dar; es ist weder numerisch noch gestaltlich dem Amputat gleich.

Je nachdem zwei oder mehr als zwei Arme entstehen, unterscheide ich als Unterarten der augmentativen Armregeneration noch die duplikative und die multiplikative Armregeneration.

α) Die duplikative Armregeneration.

Dieselbe besteht in der Neubildung eines Axillare mit zwei von diesem ausgehenden Armen an Stelle einer einfachen, ungeteilten Gliederreihe.

Ein duplikatives Regenerat ist in Fig. 6 auf Tafel VII schematisch dargestellt. Duplikative Regenerate traf ich bei mehr als zehn Arme im ausgebildeten Zustande besitzenden *Antedon*-species sehr oft und zwar basal, fast ausschliesslich im Bereiche des zweiten bis vierten Gliedes an vorher ungeteilten sekundären, tertiären u. s. w. Armen, wobei stets das erste Glied des Regenerates axillar war. Im Gegensatz zu meinen Beobachtungen bei reproduktiven Regeneraten konnte ich in keinem Fall an dem mir zur Verfügung stehenden, reichhaltigen Material in mittleren oder distalen Armpartien duplikative Regenerate feststellen, vielmehr waren dieselben stets an der Basis der Arme zu finden. Duplikative Regenerate in mittleren Armpartien würden daher als Abnormalitäten aufzufassen sein.

β) Die multiplikative Armregeneration.

Diese ist durch die gleichzeitige, d. h. im Verlauf eines regenerativen Prozesses erfolgende Neubildung mehrerer, im Minimum zweier, Axillarien an Stelle einer einfachen, ungeteilten Gliederreihe charakterisiert.

Es entstehen so an Stelle eines Armes mindestens drei neue Arme, ein Fall, der in Fig. 7 auf Tafel VII schematisch dargestellt ist. Das Vorliegen dieser Art der augmentativen Regeneration konnte ich unter meinem *Antedon*-material nur einmal einwandsfrei nachweisen. Der Fall betraf ein kleines, vom larvalen Stiel schon losgelöstes und noch im Wachstum begriffenes Exemplar von *Antedon brevipinna* Pourt, bei welchem sich eben

die ersten, auf die Erhöhung der Armezahl abzielenden, regenerativen Vorgänge an den zehn sekundären Armen bemerkbar machten. Bei diesem Exemplar war an Stelle eines einfachen sekundären Armes die Neubildung einer Distichalserie, einer Palmarserie und dreier Arme erfolgt. Auch innerhalb des Genus *Actinometra* kommt multiplikative Regeneration vor, wenigstens schließe ich dies aus einer vorzüglichen Photographie Döderleins (10) von einem jugendlichen Exemplar von *Actinometra belli* Carp (cf. Taf. XXXVI, Fig. 4); an demselben sind nach Döderleins Beschreibung „zwei Radien in Regeneration begriffen“ (10, p. (123), 479); der erwähnten Abbildung nach zu urteilen, kommt es hier zu gleichzeitiger Neubildung von fünf Armen. Auf dieses interessante Exemplar von *Actinometra belli* komme ich später noch einmal zu sprechen.

In den Bereich der multiplikativen Regeneration gehören, wie schon gesagt, nur diejenigen Fälle, wo zur Vermehrung der Armezahl nur ein regenerativer Prozeß, nur eine regenerative Anlage führt. Eine Neubildung von mehr als zwei Armen durch zwei oder mehrere, eventuell dicht auf einander folgende¹⁾ Regenerationsprozesse gehört nicht hierher. Bedienen wir uns, wie im zweiten Teil dieser Arbeit, der Darstellung durch Formeln²⁾, so ergibt sich im Fall der Neubildung von drei Armen für multiplikative Regeneration einerseits und successive, duplikative Regeneration andererseits folgendes:

Der ursprünglich vorhandene Radius habe die Zusammensetzung:

$$\begin{array}{l} \text{r I c I II} \quad \text{b I II III-IV V VI VII VIII . . .} \\ \qquad\qquad\qquad \text{b I II III-IV V VI VII VIII . . .} \end{array}$$

Es erfolge durch Regeneration an einem der beiden sekundären Arme die Bildung einer viergliedrigen Distichalserie und einer zweigliedrigen Palmarserie mit drei neuen Armen. Bei multiplikativer Regeneration würde dann der Radius die Formel:

¹⁾ Daß ein noch im Wachstum begriffenes Regenerat, wenn es von neuem an einer Stelle durchbricht, schon der Regeneration fähig ist, geht aus einigen meiner Beobachtungen an *Antedon*-species deutlich hervor.

²⁾ Die römischen Ziffern in diesen Formeln beziehen sich hier und im Folgenden jedoch nicht, wie im zweiten Teil dieser Arbeit auch auf Glieder, welche auf dem zur Untersuchung gekommenen Stadium keine Spuren regenerativer Entstehung mehr zeigten, sondern ausschließlich auf Glieder, welche larval, auf dem zehnarmigen Stadium schon vorhanden waren. Die hier gegebenen Formeln beziehen sich also auf die gesamte Entwicklung von der zehnarmigen Grundform aufwärts. Dementsprechend sind auch die arabischen Ziffern zu verstehen. Bezüglich der Zeichen gilt das auf Seite 179 Gesagte.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygeen. 205

	b 1 2 3 4
d I II III-4	b 1 2
r I c I II	p 1 2 b 1 2
	b I II III-IV V VI VII VIII . . .

besitzen, während ihm bei successiver duplicativer Regeneration die Formel:

	b 1 2 3 4
d I II III-4	b 1' 2'
r I c I II	p 1 2' b 1' 2'
	b I II III-IV V VI VII VIII

zukommen würde, d. h. es würde zunächst das Regenerat (erster Ordnung)

	b 1 2 3 4
d 4	b 1 2 3 4

entstanden sein, welches dann zwischen b 1 und b 2 von neuem durchbrach, worauf das Regenerat (zweiter Ordnung)

	b 1' 2'
p 2'	b 1' 2'

entstand.

c) Die reduktive Armregeneration.

Zuletzt will ich noch der reduktiven Armregeneration ausdrücklich als einer Möglichkeit gedenken; sie würde vorliegen, wenn eine zwischen Axillare und vorletztem Glied durchgebrochene Teilungsserie ein einfaches Regenerat ohne Axillare bilden würde. Die Armzahl des Individuums würde hierdurch reduziert werden. Ob diese Art der Regeneration, eventuell unter besonderen Verhältnissen, vorkommt, darüber kann nur experimentelles Arbeiten sicher entscheiden.

Vielleicht ist auf diese Art der Regeneration ein von W. B. Carpenter (29, p. 725, Pl. XXXVIII, Fig. 7) erwähnter und abgebildeter Fall zurückzuführen. Es handelt sich um einen ungeteilten Radius, also einen vom *Eudiocrinus*-Typus, an einem Exemplar von *Antedon rosacea*. Legen wir dieser Erscheinung eine reduktiv-regenerative Entstehungsweise zu Grunde, so würde ein normaler Radius mit zwei sekundären Armen zwischen erstem und axillarem Costale durchgebrochen sein und dann statt eines Axillare mit zwei Armen eine ungeteilte Gliedserie entstanden sein.

2. Die Bedeutung der verschiedenen Arten der Armregeneration für die Systematik und die postlarvale Entwicklung.

Für das rechte Verständnis des Folgenden bildet die Kenntnis der einschlägigen, systematischen Charaktere, besonders derjenigen der Detailsystematik der Genera *Antedon* und *Actinometra* die unerlässliche Voraussetzung. Es sei deshalb für diejenigen Leser, welche über spezielle Kenntnisse nicht verfügen, folgendes vorausgeschickt.

Die bei weitem größte Zahl der jetzt lebenden Comatuliden gehört dem Genus *Antedon* an, von welchem meiner Schätzung nach gegenwärtig über 150 Spezies bekannt sind. Der Artenreichtum dieses Genus gab P. H. Carpenter (4) seinerzeit Veranlassung zu einer kunstvollen Genus-Gliederung, welche für alle späteren Forscher maßgebend wurde; in derselben spielt die Armezahl und die Beschaffenheit gewisser Teilungsserien eine grosse Rolle. Und zwar unterscheidet P. H. Carpenter (4) zunächst vier Hauptabteilungen („series“) und dann noch kleinere Gruppen („groups“), welche er nach je einer repräsentativen Species benennt. Seine Serie I ist charakterisiert durch das Vorhandensein einer Syzygie zwischen erstem und zweitem Costale, seine Serie II durch die Zehnarmigkeit ihrer Spezies, wobei die beiden Costalia, wie auch bei den folgenden Serien, gelenkig verbunden sind; die dritte *Antedon*-Serie ist durch den Besitz zweigliedriger Distichalserien, deren beide Glieder gelenkig verbunden sind, gekennzeichnet, während die vierte Serie durch viergliedrige Distichalserien, deren zwei letzte Glieder durch Syzygie verbunden sind, charakterisiert ist. Die von P. H. Carpenter in diesen Serien zusammengefassten kleineren Gruppen („groups“) zeigen teils ein bestimmtes Ambulacralskelett, teils lassen sie ein solches vermissen. Somit fassen die Carpenter'schen Serien Arten-Gruppen zusammen, welche hinsichtlich eines hervorstechenden morphologischen Merkmals, wie es die ambulacrale Täfelung darstellt, stark differieren. Es empfiehlt sich daher durch eine Umstellung der P. H. Carpenter'schen Gruppen, und eine Vereinigung der Arten-Gruppen mit ambulacraler Täfelung und derjenigen ohne ambulacrale Täfelung zu je einer grossen Abteilung, wie es schon Hartlaub (8, p. 136, 137) vorschlug, der Systematik des Genus *Antedon* einen natürlicheren Anstrich zu geben. Ich unterscheide innerhalb dieser Abteilungen nach der Armezahl zwei Typen: den α -Typus, repräsentiert durch die mit zehn sekundären Armen ausgestatteten Arten und den β -Typus, welchen die mit mehr als 10 Armen im erwachsenen Zustand versehenen Arten repräsentieren.

Lassen wir allen oben erörterten Seriencharakteren P. H. Carpenters ihre Geltung und behalten wir ebenso die kleineren Carpenter'schen Gruppen bei, so gelangen wir zu folgender Gliederung des Genus *Antedon*:

Ausführungen über die Anfassung und Bedeutung der Syzygien. 207

I. Hauptgruppe: Spezies mit ambulacraler Täfelung.

A. Die beiden Costalia durch Syzygie verbunden. (β -Typus)
Elegans-Gruppe Carp.

B. Die beiden Costalia durch Gelenk verbunden.

- 1) Arten mit 10 Armen. (α -Typus)
- | | |
|--|--------------------------------|
| | <i>Basicurva</i> -Gruppe Carp. |
| | <i>Acoela</i> -Gruppe Carp. |
- 2) Arten mit mehr als 10 Armen. (β -Typus)
- | | |
|----|--|
| a) | <i> Zweigliedrige Distichalserien. Spinifera</i> -Gruppe Carp. |
| b) | <i> Viergliedrige Distichalserien. Granulifera</i> -Gruppe Carp. |

II. Hauptgruppe: Spezies ohne ambulacrale Täfelung.

- 1) Arten mit 10 Armen. (α -Typus)
- | | |
|--|---------------------------------|
| | <i>Eschrichti</i> -Gruppe Carp. |
| | <i>Milberti</i> -Gruppe Carp. |
| | <i>Tenella</i> -Gruppe Carp. |
- 2) Arten mit mehr als 10 Armen. (β -Typus)
- | | |
|----|---|
| a) | <i> Zweigliedrige Distichalserien. Palmata</i> -Gruppe Carp. |
| b) | <i> Viergliedrige Distichalserien. Savignyi</i> -Gruppe Carp. |

Auch in der von P. H. Carpenter (4) gegebenen Gliederung des Genus *Actinometra*, das, in erster Linie durch die exzentrische Lage des Mundes charakterisiert, im allgemeinen kein bestimmtes Ambulacralskelett besitzt¹⁾ und über 50 bekannte Arten umfasst, erfährt die Armzahl und die Gliederzahl der Distichalserien eine gleiche Betonung. Die „Series I“ P. H. Carpenters ist hier ebenfalls durch die syzygiale Verbindung der beiden Costalia charakterisiert; dieser Serie stehen die übrigen *Actinometra*-Serien infolge der gelenkigen Verbindung ihrer Costalia gegenüber; untereinander sind dieselben, wie bei *Antedon*, durch die Zehnarmigkeit, durch die Zweigliedrigkeit²⁾ und durch die Viergliedrigkeit ihrer Distichalserien unterschieden. Auch hier hat P. H. Carpenter noch kleinere Gruppen („groups“) nach je einer von ihm als repräsentativ erachteten Species unterschieden.

Uebersichtlich stellt sich die Carpenter'sche Gliederung des Genus *Actinometra* folgendermaßen dar:

¹⁾ Nur eine einzige Art mit distinktem Ambulacralskelett ist bisher dem Genus *Actinometra* zugeteilt worden; es ist dies die von Springer (17) in letzter Zeit beschriebene *Actinometra iowensis* Spring.

²⁾ Die beiden Distichalia sind bei der *Paucicirra*-Gruppe syzygial, sonst, wie bei *Antedon*, gelenkig verbunden.

208 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

A. Die beiden Costalia durch Syzygie verbunden.

- 1) Arten mit 10 Armen. (α -Typus) *Solaris*-Gruppe Carp.
- 2) Arten mit mehr als 10 Armen. (β -Typus)
 - a) Zweigliedrige Distichalserien. *Paucicirra*-Gruppe Carp.
 - b) Viergliedrige Distichalserien. *Typica*-Gruppe Carp.

B. Die beiden Costalia durch Gelenk verbunden.

- 1) Arten mit 10 Armen. (α -Typus) *Echinoptera*-Gruppe Carp.
- 2) Arten mit mehr als 10 Armen. (β -Typus)
 - a) Zweigliedrige Distichalserien. *Selligera*-Gruppe Carp.
Valida-Gruppe Carp.
 - b) Viergliedrige Distichalserien. *Fimbriata*-Gruppe Carp.
Parvicirra-Gruppe Carp.

a) Die Bedeutung der reproduktiven Armregeneration.

Selbstverständlich kann der reproduktiven Armregeneration nur eine konservative Rolle zukommen (cf. Fig. 9 auf Tafel VII). So ist vor allem die Aufrechterhaltung des Gruppencharakters der Zehnarmigkeit im Verlaufe der larvalen und postlarvalen Entwicklung und im späteren Leben nur dann möglich, wenn nach Durchbruch eines Armes die eintretende Regeneration reproduktiven Charakters ist. Die hierbei in Betracht kommenden Arten sind beim Genus *Antedon*, die von P. H. Carpenter in der *Basicurva*-, *Acoela*-, *Eschrichti*-, *Milberti*- und *Tenella*-Gruppe vereinigten, also Arten vom α -Typus.

Es sei hier daran erinnert, daß die Comatuliden bekanntlich im Verlaufe der Ontogenie ein sessiles Zwischenstadium, das sogenannte Pentacrinus-Stadium durchmachen, für welches ich den handlicheren Terminus Pentacrinula anwende. Bekannt sind bisher Pentacrinulae vom Genus *Antedon* und auch *Actinometra* und zwar steht für diese beiden Genera fest, daß schon während des sessilen Zustandes die Larven in den Besitz von zehn sekundären Armen gelangen, mithin schon im Prinzip den Hauptcharakter der Gruppe bezw. der Species aufweisen, wenn sie z. B. zu Arten der eben erwähnten *Antedon*-Gruppen gehören.

Dass Durchbruch und nachfolgende Regeneration der sekundären Arme schon bei der Pentacrinula stattfindet, geht aus der ausgezeichneten Arbeit von Michael Sars (27, 1868) über gestielte Larvenstadien von *Antedon Sarsi* (Düb. et Kor. 1844, synonym mit *Antedon tenella* Retz. 1783) zur Genüge hervor. Die von Sars beobachtete Art der Regeneration (cf. op. c., p. 56, tab. VI, fig. 21) war reproduktiv, wodurch die Armzahl während des sessilen Stadiums konstant bleibt.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 209

Löst sich nun die Larve vom Stiel los, so ist sie natürlich in viel höherem Grade Insulthen ausgesetzt und soll der Charakter der Zehnarmigkeit gewahrt bleiben, so müssen die eintretenden Reparationen der Arme reproduktiven Charakters sein; auch bei erwachsenen oder annähernd erwachsenen Exemplaren von Spezies des α -Typus muß dies der Fall sein und in der Tat steht fest, daß bei vielen zehnarmigen Spezies die so häufigen Regenerate abgebrochener Arme bezw. Armteile einfach reproduktiv sind.

Nun sind von der zur *Tenella*-Gruppe P. H. Carpenter's gehörigen *Antedon rosacea*, welche ja oft genug untersucht wurde,

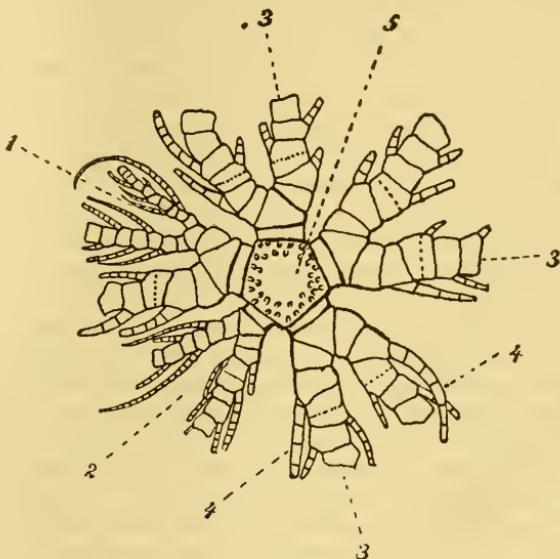


Fig. J. Ein Exemplar von *Antedon rosacea* Linck. mit einem ausnahmsweise vorhandenen Distichale axillare mit zwei tertären Armen und einem regenerierten Radius. Dorsalsicht. Nach W. B. Carpenter. 3,5:1.

1 Die ausnahmsweise vorhandene Distichalserie mit zwei tertären Armen, noch in regenerativem Wachstum begriffen. 2 Der auf der Basis des Radiale regenerierte Radius. 3 Secundäre Arme. 4 Pinnulaeteile. 5 Centrodorsale mit Cirrusdillen.

Fälle bekannt geworden, in denen ein Individuum abweichenderweise mehr als 10 Arme aufwies. Die Erklärung dieser Erscheinung ist darauf zurückzuführen, daß ausnahmsweise statt reproduktiver Regeneration duplikative eintrat; es bildete sich statt einer einfachen Brachialserie ein Axillare mit zwei Armen. Daß diese Erklärung zutreffend ist, geht sehr deutlich aus dem von W. B. Carpenter beschriebenen und abgebildeten Fall hervor, (28, p. 725, Pl. XXXVIII, fig. 8, kopiert in Textfigur J), wo es sich um einen zwischen erstem und zweitem Brachiale durchgebrochenen, sekundären Arm handelt. Das entstehende Regenerat ist ein Axillare mit zwei tertären Armen,

210 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

sodaß, indem wir uns der im zweiten Teil dieser Arbeit angewandten Darstellungsweise bedienen, dem Radius (1 in Fig. J) folgende Formel zukommt:

$$\begin{array}{cccccc} & & & \text{b} & \text{I} & \text{II} & \text{III}-\text{IV} \dots \\ \text{r} & \text{I} & \text{c} & \text{I} & \text{II} & \text{b} & 1 & 2 \dots \\ & & & \text{d} & \text{I} & 2 & \text{b} & 1 & 2 \dots \end{array}$$

Auch von Dendy (23) wird ein sehr grosses Exemplar von *Antedon rosacea* mit mehr als 10 Armen, und zwar 12, beschrieben. Die Publikation liegt mir nur im Referat vor; es handelt sich auch hier um das Vorhandensein eines Axillare an Stelle des zweiten Brachiale an zwei Stellen, also um zwei zweigliedrige Distichalserien. Die Entstehung derselben ist meines Erachtens in derselben Weise, wie in dem von W. B. Carpenter beobachteten Fall, auf ausnahmsweise eingetretene duplikative Regeneration zurückzuführen.

Das im Vorstehenden Ausgeföhrte ist nun geeignet, den systematisch so wichtigen Charakter der Zehnarmigkeit in einem ganz neuen Lichte erscheinen zu lassen. Da es in Anbetracht der zahlreich vorkommenden Fälle von Armdurchbruch und Regeneration so gut wie ausgeschlossen ist, daß die zehn sekundären Arme der Pentacrinula bis zur erlangten Geschlechtsreife des Individuums persistieren, so hängt das Schicksal des Charakters der Zehnarmigkeit von der Art der eintretenden Regeneration ab. Sind die eintretenden Armregenerationen reproduktiv, so bleibt der Charakter ungetrübt, sind sie augmentativ bezw. duplikativ, so erfährt er eine Störung. Entsprechend dieser tieferen Erkenntniß definieren wir beim Genus *Antedon* die von P. H. Carpenter (4) in der *Basicurva*- und *Acoela*-Gruppe einerseits und die in der *Eschrichti*-, *Milberti*- und *Tenella*-Gruppe andererseits vereinigten Formen als Arten, bei denen die von der zehnarmigen Pentacrinula aufwärts im Bereiche der Arme erfolgenden Regenerationsprozesse in der Regel reproduktiven, nur ausnahmsweise augmentativen Charakters sind. Ob allerdings alle von P. H. Carpenter (4) in die genannten Gruppen aufgenommenen Spezies den Anforderungen dieser Definition genügen, ist zweifelhaft, da dieselbe ausdrücklich ein Überwiegen der reproductive Regenerationen verlangt.

Auch bei den zehnarmigen Spezies des Genus *Actinometra* (*Solaris*- und *Echinoptera*-Gruppe) ist natürlich die Aufrechterhaltung des Charakters der Zehnarmigkeit, welcher ebenfalls schon bei der Pentacrinula von *Actinometra* ausgeprägt ist, im Verlaufe des larvalen, postlarvalen und übrigen Lebens nur dadurch möglich, daß die an den Armen eintretenden Reparationen produktiver Art sind.

b) Die Bedeutung der augmentativen Armregeneration.

Im Gegensatz zu der konservativen Rolle der produktiven Armregeneration besteht diejenige der augmentativen Armregene-

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygienen. 211

ration darin, die Weiterentwickelung des Typus von der wohl allen *Antedon*- und *Actinometra*-Arten eigenen, mit zehn secundären Armen ausgestatteten Grundform aufwärts zu bewirken, d. h. in anderen Worten: Alle Distichal-Palmar- und Postpalmarserien entstehen durch augmentative Armregeneration. (cf. Fig. 10 und 11 auf Tafel VII.)

α) Den Charakter der Zehnarmigkeit Betreffendes.

Daß auch diejenigen *Antedon*-species, welche im ausgebildeten Zustand den β -Typus repräsentieren, ursprünglich nur zehn secundäre Arme besitzen, ist, meinen Beobachtungen an jugendlichen, schon freien Stadien von *Antedon brevipinna* Pourt, einer im erwachsenen Zustand ausgesprochenen Repräsentantin des β -Typus, nach zu schliessen, so gut wie sicher.

Wenn daher P. H. Carpenter (4), welchem das gleiche, vom „Blake“ und anderen amerikanischen Schiffen gefischte Material von dieser Species wie mir vorgelegen hat, *Antedon brevipinna* sowohl unter den Arten der durch Zehnarmigkeit charakterisierten *Basicurva*-Gruppe (op. c., p. 375) als auch in der durch zweigliedrige Distichalserien gekennzeichneten *Spinifera*-Gruppe (op. c., p. 378) führt, so erscheint dies angesichts der eben gemachten Feststellung als unstatthaft; denn die Zehnarmigkeit von *Antedon brevipinna* ist lediglich ein juvenaler Charakter, welcher bei zunehmendem Alter früher oder später verschwindet. Das Gleiche gilt, meinen Beobachtungen nach, von *Antedon duplex* Carp. M. S., welche von P. H. Carpenter (4) ebenfalls in der *Basicurva*- und *Spinifera*-Gruppe zugleich geführt wird (op. c., p. 375 und 378). Als erste, für den Systematiker wichtige Konsequenz unserer Anschauung von der Rolle der augmentativen bzw. duplicativen Regeneration bei der Armvermehrung ergibt sich daher, daß die Zehnarmigkeit bei denjenigen Arten, welche im ausgebildeten Zustande den β -Typus vollkommen repräsentieren, ein juvenaler, bei der systematischen Einordnung zu vernachlässigender Charakter ist.

Außerdem führt P. H. Carpenter unter den Arten der *Basicurva*-Gruppe noch drei andere Species auf, von denen er bei zweien, *Antedon lusitanica* Carp. und *Antedon flexilis* Carp. auch zweigliedrige Distichalserien wie sie die Arten der *Spinifera*-Gruppe aufweisen, konstatierte, während er bei der dritten, *Antedon multispina* Carp. auch viergliedrige Distichalserien, wie bei den Arten der *Granulifera*-Gruppe, antraf. Dementsprechend werden diese Arten von P. H. Carpenter noch in der *Spinifera*- bzw. *Granulifera*-Gruppe geführt (cf. op. c., p. 102, 103; p. 212; p. 241). Hinsichtlich der Species *Antedon lusitanica* und *flexilis* enthalte ich mich eines diesbezüglichen, bestimmten Urteils¹⁾. Auf *Antedon multispina*,

¹⁾ Es seien an dieser Stelle einige Bemerkungen P. H. Carpenters (4) bei *Antedon lusitanica* angeführt: „One (Exemplar von *Antedon lusitanica*) is

welche einmal auch eine zweigliedrige Distichalserie aufwies, komme ich weiter unten noch einmal zu sprechen.

Auch bei weiteren Species ist der Charakter des α - und β -Typus zugleich konstatiert worden. Jedoch kann ich mir über dieselben ohne Untersuchung von Originalmaterial kein sicheres Urteil bilden.

$\beta)$ Bemerkungen über die Art der Regeneration bestimmende Faktoren.

Woran es nun liegt, daß bei Species, deren Exemplare sonst den zehnarmigen Typus repräsentieren, statt reproduktiver Armregeneration ausnahmsweise duplikative Regeneration an verletzten Armen auftritt, darüber kann ich nichts Positives mitteilen. Ich vermutete zuerst, daß bei diesen Spezies der Ort des Durchbruchs auf die Art des Regenerates einen bestimmenden Einfluß haben könnte, derart, daß bei proximal, im Bereich der ersten vier Brachialien,

a ten-armed form with the bases of some arms preserved as far as the second syzygy; while the other is peculiar in having two distichal series, each consisting of two articulated joints, so that the number of arms is raised to twelve. No trace of this arrangement appears on any of the other nine specimens, but on the other hand there is no indication whatever of its being due to fracture and subsequent regeneration, as is sometimes the case in other Comatulae. (von mir gesperrt) A similar variation from the ordinary ten-armed type towards the bidistichate group has been described by Dendy in *Antedon rosacea*, and another is presented by *Antedon flexilis*; while *Antedon anceps*, *Antedon dubia* and *Antedon multispira* are ten-armed species, which are occasionally varied by intercalation of tridistichate series" (op. c., p. 109, 110). Ich zitiere diesen Passus vornehmlich deshalb, weil hier, wie auch an anderen Stellen seiner Monographie, P. H. Carpenter den Gedanken an eine regenerative Entstehung von Distichalserien streift, ohne jedoch, wie ausdrücklich betont sei, zu der Erkenntnis einer allgemeinen Wirksamkeit der Regeneration bei der Armvermehrung im Verlaufe der individuellen Entwicklung durchgedrungen zu sein. Wie weit P. H. Carpenter vielmehr von dieser Erkenntnis entfernt war, das beweist z. B. sehr deutlich folgende Bemerkung über *Antedon variipinna* Carp.: „Most individuals of this species are distinctly tridistichate (= tetradistichal unserer Nomenclatur), but the two from the Arrou Islands seem to owe this character to a regeneration after fracture at the syzygy in the third brachial of the primary arm (= secundärer Arm unserer Nomenclatur), and they may therefore (von mir gesperrt) be considered as members of the ten-armed series" (4, p. 198, 199). So führt Carpenter auch diese Species in zwei Gruppen, in der *Milberti*-Gruppe (α -Typus) und in der *Savignyi*-Gruppe (β -Typus) auf (op. c., p. 194; p. 252). Meiner Meinung nach ist das Vorhandensein von regenerativ entstandenen Distichalserien durchaus kein Grund, die betreffenden Exemplare als solche vom α -Typus aufzufassen; vielmehr erscheint mir dies Verfahren P. H. Carpenters geradezu paradox, da ich eben die Carpenter fernliegende Anschauung vertrete, daß alle Distichalserien ausschließlich auf regenerativem Wege entstehen.

Aufführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen. 213

gelegener Durchbruchsstelle augmentative bzw. duplikative Regeneration, und nur bei distal gelegener Durchbruchsstelle reproduktive eintrate, überzeugte mich aber bald, daß diese Vermutung nicht zutreffend war.

Allgemein läßt sich, nach meinen bisherigen Erfahrungen an Species des α - und β -Typus nur sagen, daß duplikative und auch multiplikative Regeneration zwar ausschließlich an der Basis¹⁾ der Arme vorkommt, daß aber dort ebenso gut reproduktive eintreten kann. Bei den einen Species tritt an den zehn secundären Armen der Pentacrinula bzw. der juvenalen freilebenden *Antedon* oder *Actinometra* auf erfolgte Verletzung in der Regel reproduktive, bei den anderen augmentative Regeneration auf. Die Fähigkeit bzw. Neigung zu reproductiver oder augmentativer Regeneration bei proximalen Armverletzungen ist den betreffenden larvalen und postlarvalen Stadien durch Vererbung überkommen. Die Art der Armregeneration ist also von Anbeginn der individuellen Existenz, d. h. mit dem Akt der Befruchtung festgelegt und demgemäß vollzieht sich bei stattfindenden Verletzungen die spätere Formentwicklung in der Richtung des α - oder in der des β -Typus. Die gelegentlichen Aberrationen von Species des α -Typus in der Richtung des β -Typus können wir als larvale und postlarvale Anpassungserscheinungen aus unbekannten, direkten Ursachen auffassen.

Nebenbei ergibt sich hier die für die allgemeine Lehre von der Regeneration bemerkenswerte Tatsache, daß die Regeneration bei der Phylogene se der Comatuliden eine große Rolle gespielt hat, wie sie auch gegenwärtig noch für die individuelle und phyletische Formentwicklung der Comatuliden einen Faktor von eminenter Bedeutung darstellt.

r) Definition der Arten des β -Typus; Zusammenfassendes.

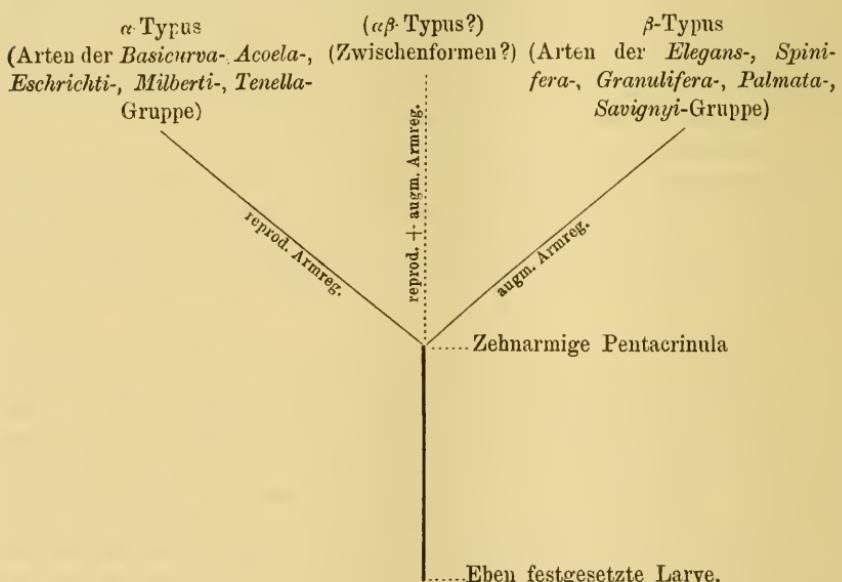
Entsprechend der von der Bedeutung der augmentativen Armmregeneration gewonnenen Erkenntnis definiere ich die beim Genus *Antedon* von P. H. Carpenter in der *Spinifera*- und *Granulifera*-Gruppe einerseits, in der *Palmata*- und *Savignyi*-Gruppe andererseits vereinigten Formen als solche, bei denen mindestens die ersten, von der zehnarmigen *Pentacrinula* aufwärts im Bereich der sekundären Arme erfolgenden Regenerationsprozesse in der Regel augmentativen (vorwiegend duplikativen) Charakters sind.

Diese Definition dürfte entsprechend auch beim Genus *Actinometra* für die Arten der *Paucicirra*-, *Typica*-, *Stelligera*-, *Valida*-, *Fimbriata*- und *Parvicirra*-Gruppe gelten.

¹⁾ d. h. im Bereich des ersten bis vierten Brachiale; sehr selten habe ich fünfgliedrige Teilungsserien angetroffen.

Vergegenwärtigen wir uns an dieser Stelle noch einmal alles bisher Festgestellte, so gelangen wir zu der Auffassung, daß es erstens Spezies gibt, bei welchen im Verlaufe der individuellen Entwicklung die Zehnarmigkeit infolge der in der Regel reproduktiven Armregeneration ganz bzw. annähernd gewahrt bleibt; dieselben repräsentieren den α -Typus. Diesen Spezies stehen zweitens diejenigen gegenüber, bei welchen, infolge der in der Regel eintretenden augmentativen (vorwiegend duplikativen) Armregeneration der larvale Charakter der Zehnarmigkeit im Verlaufe der weiteren, individuellen Entwicklung verschwindet. Diese Spezies repräsentieren den β -Typus. Ob es nun drittens Spezies gibt, welche von der Pentacrinula aufwärts teils reproductive, teils augmentative Armregeneration aufweisen, derart, daß sich beide Arten der Armregeneration annähernd die Wage halten ($\alpha\beta$ -Typus), darüber bin ich noch im Zweifel. Die sichere Entscheidung hierüber kann nur die Originaluntersuchung eines geeigneten, sehr reichhaltigen Materials liefern.

Für das Genus *Antedon* lässt sich das eben Gesagte schematisch etwa folgendermaßen veranschaulichen:



Rein theoretisch gedacht, ist es also möglich, daß jede *Antedon* und auch *Actinometra*-species bis zur Geschlechtsreife mit nur zehn secundären Armen ausgestattet bleibt. Dies würde erstens der Fall sein, wenn Armdurchbruch und Armregeneration überhaupt unterbleibt. Praktisch wird dies jedoch infolge der mannigfachen Einflüsse mechanischer und anderer Art, welchen jugendliche Stadien nach ihrer Loslösung vom Stiel ausgesetzt sind, wohl nur

ganz selten, wenn überhaupt, eintreten. Zweitens würde die Zehnarmigkeit bei allen *Antedon*- und *Actinometra*-Formen gewahrt bleiben, wenn überhaupt nur reproduktive Armregeneration stattfände. Diese Reflexion zeigt deutlich, daß es die augmentative Armregeneration ist, durch deren schöpferisches Wirken die monotone Grundform mannigfaltig sich entwickelt.

d) Die Bedeutung der multiplikativen Armregeneration und bilaterale Asymmetrie der Radien.

Wenn wir im Vorstehenden von augmentativer Regeneration allgemein gesprochen haben, so haben wir in erster Linie die duplikative im Auge gehabt. Ueber die zwei mir bekannten Fälle von multiplikativer Regeneration habe ich schon oben berichtet. Wegen ihrer großen Seltenheit hat die multiplikative Regeneration keine so große praktische Bedeutung für die Weiterentwicklung des Typus von der zehnarmigen, ontogenetischen Grundform aufwärts, wie die duplikative; in ihrer Wirkung gleicht sie derselben im Wesentlichen; sie hat naturgemäß nur eine intensivere Armvermehrung als diese zur Folge; sie ist, wie diese, auf die Basis der Arme beschränkt.

Höchstwahrscheinlich sind auf eingetretene, einseitige, multiplikative Regeneration manche Fälle von starker, bilateraler Asymmetrie der Radien zurückzuführen. Unter starker, bilateraler Asymmetrie der Radien verstehe ich die bei *Antedon*- und *Actinometra*-Arten vereinzelt auftretende Erscheinung, daß auf der einen Seite der durch die Mitte des Costale axillare gehenden Medianebene eines Radius ein sekundärer Arm, auf der anderen Seite ein ganzes System von Teilungsserien mit vielen Armen anzutreffen ist.

Mit ziemlicher Sicherheit auf einseitige multiplikative Regeneration ist meines Erachtens die bilaterale Asymmetrie des von mir in Fig. L nach einer Photographie Döderleins (10, Taf. XXXVI., Fig. 4) wiedergegebenen Radius eines jugendlichen Exemplares von *Actinometra belli* Carp. zurückzuführen; dieser Radius gehört einem Exemplar an, welches auf der von Döderlein gegebenen Photographie auch einen einfachen Radius mit zwei sekundären Armen zeigt; gerade das gleichzeitige Vorhandensein von sekundären Armen an einem juvenalem Individuum ist ein gewichtiges Indicium für die multiplikativ-regenerative Entstehung der bilateralen Asymmetrie des abgebildeten Radius. Ein weiteres Indicium hierfür ist die Tatsache, daß ausgebildete Individuen von *Actinometra belli* die stattliche Zahl von etwa 70 Armen besitzen; es ist einleuchtend, daß diese Armezahl, bei duplikativer Armregeneration allein, erst durch sehr viele Regenerationsprozesse erreicht wird, und es ist somit anzunehmen, daß im Verlaufe der postlarvalen Entwicklung hier multiplikative Regeneration neben duplikativer auftritt. Bei nur duplikativer Regeneration würden z. B. bei dem von mir in Figur M aus einer Abbildung P. H. Carpenters von einem aus-

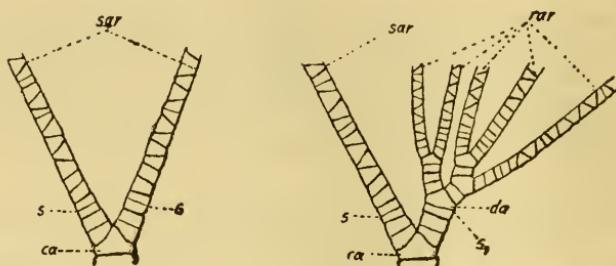
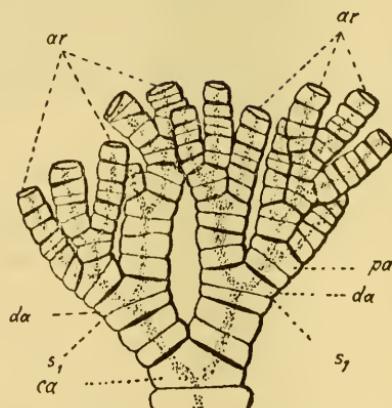
**K.****L.****M.**Fig. K, L, M. *Actinometra belli* Carp.

Fig. K. Einfacher Radius (larval und invenal) mit zwei sekundären Armen, unter Berücksichtigung einer Photographie Döderleins. Dorsalansicht. 2,5:1.

ca Costale axillare. *s* Syzygie zwischen Brachiale III und IV. *sar* Die beiden sekundären Arme; Pinnulae nicht mit dargestellt.

Fig. L. Asymmetrischer Radius eines invenalen (vom Stiel losgelösten) Exemplares mit einem sekundären Arm einerseits und einem Teilungsserienkomplex andererseits nach Döderlein. Dorsalansicht. 2,5:1.

sar Sekundärer, noch nicht durchgebrochener Arm. *da* Distichale axillare. *s₁* Syzygie zwischen drittem und axillarem Distichale (Durchbruchs- und Regenerationsstelle). Von *da* incl. ab durch einen multiplikativen Regenulationsprozeß zugleich neugebildete Teilungsserien und Arme (*rar*); *ca*, *s* wie bei Fig. K.

Fig. M. Radius eines ausgewachsenen Exemplars mit fünfzehn Armen (ein Arm in der Figur verdeckt) nach P. H. Carpenter. Der Radius ist median pigmentiert. Dorsalansicht. 2:1.

pa Palmaraxillare. *ar* Arme des Radius. Sonstige Buchstabenbezeichnungen wie bei Fig. L.

gewachsenen Exemplar dieser Spezies (4, Pl. LXIV, Fig. 1) wiedergegebenen Radius von 15 Armen allein 13 Regenerationsprozesse nötig gewesen sein; es würden also für das ganze Individuum bei etwa 70 Armen, von der zehnarmigen Grundform aufwärts bis zur vollendeten Ausbildung, etwa 60 duplikative Regenerationsprozesse erforderlich sein. Noch eindringlicher für das Stattfinden multiplikativer Regeneration im Verlaufe der postlarvalen Entwicklung spricht die sehr hohe, über 150 betragende Armzahl von *Actinometra multibrachiata* Carp.

Die Textfiguren L und M veranschaulichen also zwei Phasen der individuellen Entwicklung von *Actinometra belli*; der Vollständigkeit halber bilde ich noch unter Berücksichtigung der genannten Photographie Döderleins in Fig. K einen einfachen Radius mit zwei sekundären Armen ab, wie er offenbar bei älteren Pentacrinalae und direkt anschließenden, freilebenden Stadien fünfmal vertreten ist; auf demselben Stadium befand sich vorher der in Fig. L abgebildete Radius.

Wir gewinnen also allgemein den Eindruck, daß bei jugendlichen Exemplaren vorhandene, starke bilaterale Asymmetrie eines Radius sehr wohl durch einseitige, multiplikative Regeneration entstanden sein kann. Dies gilt vornehmlich für Species, welche im ausgebildeten Zustand eine sehr hohe Armzahl besitzen. Die bilaterale Asymmetrie der Radien ist in diesen Fällen in erster Linie als eine transitorische Erscheinung anzusehen. Dieselbe kann, rein theoretisch gedacht, bis in das höhere, individuelle Alter persistieren, wenn erstens der sekundäre Arm überhaupt nicht durchbricht oder zweitens an demselben nur reproduktive Regeneration ausnahmsweise auftritt. Allerdings habe ich bisher keine positiven Anhaltspunkte dafür gewinnen können, daß Fälle starker bilateraler Asymmetrie der Radien bei ausgewachsenen Individuen auf die eine oder andere Art zu erklären wären. Indizien für das ausnahmsweise Auftreten reproduktiver Regeneration im Bereich der ersten vier Brachialien von sekundären Armen bei Arten des β -Typus im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung glaube ich zwar zu besitzen, Beweise aber habe ich bis jetzt nicht in den Händen.

Unbedeutende, bilaterale Asymmetrie der Radien an ausgewachsenen Exemplaren, derart, daß auf der einen Seite eines Radius ein sekundärer Arm, auf der anderen zwei oder drei Arme vorhanden sind, ist durch duplikative bzw. successive duplikative Armregeneration zu erklären. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß starke, bilaterale Asymmetrie eines Radius, besonders, wenn sie an einem ausgewachsenen Exemplar vorhanden ist, durch successive, duplikative Regeneration auf einer Seite des Radius entstanden ist, während auf der anderen Seite der sekundäre Arm entweder unverletzt blieb oder reproduktiv regenerierte.

218 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

Auf alle Fälle dürfen wir von der bilateralen Asymmetrie der Radien sagen, daß sie durch einseitig wirkende, augmentative Regeneration entstanden ist.

Geringfügigere Störungen der bilateralen Symmetrie von Radien derart, daß die durch die Medianebene getrennten Radienhälften zwar beide Teilungssysteme aufweisen, daß die Armzahl beider Hälften aber ungleich ist, sind natürlich durch einseitig stärker aufgetretene augmentative Regeneration entstanden. Solche geringfügigeren Störungen der bilateralen Symmetrie trifft man bei *Antedon*- und *Actinometra*-spezies ziemlich häufig; sie sind jedoch nicht ausschließlich als stabile aufzufassen, da oft schon der nächste Armdurchbruch mit nachfolgender augmentativer Regeneration die bilaterale Symmetrie herstellen kann.

ε) Ueber die distale Grenze der augmentativen Regeneration im Bereiche der Radien.

Es ist nun noch die Frage zu erörtern, bis zu welcher Ausdehnung augmentative Regeneration im Bereiche der Radien bei den verschiedenen Arten vom β -Typus im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung auftritt.

Ich habe oben erwähnt, daß ich zwar keine sicheren Beweise, wohl aber Indizien für das ausnahmsweise Auftreten reproduktiver Regeneration an Stelle augmentativer bei Spezies des β -Typus im Bereich der ersten vier Brachialien an sekundären Armen erlangt habe. Reproduktive Regeneration an eben genannter Stelle muß meines Erachtens als sehr seltene Ausnahme gelten.

Dagegen komme ich auf Grund verschiedener Befunde an *Antedon*- und *Actinometra*-spezies zu der Anschauung, daß bei manchen Spezies schon an tertären Armen im Bereich der ersten vier Brachialien Regenerationsprozesse reproduktiven Charakters in der Regel auftreten; dadurch wird es erklärlich, daß bei manchen Spezies, trotz unzweifelhaft auftretender Durchbrüche im Bereich der ersten vier Brachialien, die Fähigkeit zu augmentativer Regeneration und damit die Armzahl tatsächlich eine annähernd konstante obere Grenze besitzt. So scheint z. B. bei *Actinometra fimbriata*, die Armzahl nicht über etwa zwanzig hinauszugehen.

Im Allgemeinen können wir sagen, daß durch den Umstand, daß bei den Spezies des β -Typus auf Armdurchbrüche, welche im Bereich der ersten vier Brachialien an höheren, als sekundären Armen erfolgen¹⁾), reproduktive Regeneration früher oder später eintritt, die enormen Unterschiede in der Armzahl ausgewachsener Individuen, welche zwischen den einzelnen, den β -Typus repräsenten-

¹⁾ Armdurchbrüche, welche in mittleren und distalen Armpartien eintreten, haben meinen Erfahrungen nach, auch bei Arten des β -Typus stets reproduktive Regeneration zur Folge.

tiernden Arten zu konstatieren sind, ihre natürliche Erklärung finden.

Die hohe Armzahl mancher Spezies, wie z. B. *Antedon microdiscus* Bell (etwa 80), *Actinometra nobilis* Carp. (80—100), *Actinometra regalis* Carp. (70—120) erklärt sich durch den an Armen sehr hoher Ordnung noch augmentativen Charakter der im Bereiche der jeweilig ersten vier Armglieder stattfindenden Regenerationsprozesse. Bei *Actinometra multibrachiata* Carp., welche die enorme Zahl von über 150 Armen erreicht, muß demgemäß augmentative Regeneration noch an septimären und octavären Armen stattfinden, wenn dieselben im Bereich ihrer untersten Brachialien durchbrechen.

§) Bidistichalität und Tetradistichalität und deren Entstehung.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung weiterer systematischer Charaktere, nämlich der Zweigliedrigkeit und Viergliedrigkeit der Distichalserien, welche ebenfalls infolge der gewonnenen Anschauung von der regenerativen Entstehung von Teilungsserien in einem anderen Lichte als bisher erscheinen.

Wie oben auseinandergesetzt wurde, verwandte P. H. Carpenter die in Rede stehenden Eigenschaften zur Charakterisierung seiner *Antedon*-Serien III und IV, erachtete sie also gleichwertig der Eigenschaft der Zehnarmigkeit, welche seine *Antedon*-Serie II kennzeichnet. Nun sind mir, wie ich vorweg bemerken möchte, bei Untersuchung meines Materials ernste Zweifel überkommen, ob auf Grund der Bidistichalität und Tetradistichalität eine reinliche systematische Trennung aller Arten des β -Typus in der Weise P. H. Carpenters möglich ist.

Besonders lehrreich in dieser Hinsicht war das reichhaltige Material von *Antedon brevipinna* Pourt, welches ich daraufhin sehr genau studiert habe. *Antedon brevipinna* ist eine Spezies mit bewaffnetem Ambulacralien; gehört also in die erste Hauptgruppe des Genus *Antedon* und infolge der gelenkigen Verbindung zwischen Costale I und II zur Abteilung B (cf. die oben gegebene Uebersicht). P. H. Carpenter (4), welchem das gleiche Material, wie mir, vorgelegen hat, führt diese Spezies teils in der durch Zehnarmigkeit gekennzeichneten *Basicurva*-Gruppe, was ich schon oben kritisiert habe, teils in der durch zweigliedrige Distichalserien charakterisierten *Spinifera*-Gruppe (op. c., p. 212) auf.

Danach sollte man erwarten, daß *Antedon brevipinna* ausschließlich Distichalserien aufwiese, welche aus zwei gelenkig verbundenen Gliedern beständen, eine Erwartung, welche durch die Untersuchung des Originalmaterials keineswegs erfüllt wurde. Zwar zeigten manche Individuen der Spezies ausschließlich zweigliedrige Distichalserien, jedoch gelangte ich bald zu der Auffassung, daß *Antedon brevipinna* eine Spezies teils mit zweigliedrigen, teils

220 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Conulariden nebst

mit viergliedrigen Distichalserien ist und zwar treten beide Arten von Distichalserien an demselben Individuum, ja ab und zu sogar in demselben Radius auf; ein solcher Radius hat also die Zusammensetzung:

$$\begin{array}{ccccccccc} & & & & b & 1 & 2 & \dots & \dots \\ d & 1 & 2 & 3 & - & 4 & b & 1 & 2 \\ & & & & & & b & 1 & 2 \\ r & 1 & c & 1 & 2 & & & & \dots \\ & & & & & d & 1 & 2 & \dots \\ & & & & & & b & 1 & 2 \\ & & & & & & b & 1 & 2 \end{array}$$

Es treten hier also nicht nur in ein und demselben Individuum, sondern auch in ein und demselben Radius Charaktere zweier verschiedener Gruppen, der *Spinifera*- und *Granulifera*-Gruppe auf, wodurch eine Zuweisung der Spezies zu einer der beiden Gruppen vollkommen illusorisch wird. *Antedon brevipinna* ist eine Spezies, die, wenn wir von gelegentlich an älteren Exemplaren noch erhaltenen sekundären Armen absehen, von $10d_2$ zu $10d_4$ ¹⁾ variiert; sie kommt meist in Formen, welche zwischen diesen beiden Grenzen liegen, vor; die möglichen Formen sind:

$$\begin{array}{c} 10d_2, 9d_2 1d_4, 8d_2 2d_4, 7d_2 3d_4, 6d_2 4d_4, \\ 5d_2 5d_4, 4d_2 6d_4, 3d_2 7d_4, 2d_2 8d_4, 1d_2 9d_4, 10d_4; \end{array}$$

verschiedene Glieder dieser Reihe fanden sich unter meinem Material.

Ich halte es für wahrscheinlich, daß auch bei manchen anderen *Antedon*-Spezies sich im Laufe weiterer Untersuchungen eine gleiche Variationsbreite (von $10d_2$ — $10d_4$) herausstellen wird; dies erscheint um so gewisser, wenn wir den Ursachen der Bidistichalität und Tetradiastichalität nachgehen.

Viergliedrige Distichalserien der in Rede stehenden Art haben die Zusammensetzung d 1 2 3—4. Schon die syzygiale Verbindung zwischen drittem und viertem Brachiale lässt uns die Entstehungsweise dieser Serien erkennen. Ein sekundärer Arm der zehnarmigen Grundform brach in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale durch; es entstand infolge duplikativer Regeneration ein Axillare, sodaß der entstandenen Distichalserie die Formel d I II III—4 zukommt. Das Vorkommen viergliedriger Distichalserien bei *Antedon brevipinna* findet im Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an sekundären Armen, wie ich es oft konstatieren konnte, seine Erklärung.

Wir kommen also zu dem allgemeinen Schluß, daß viergliedrige Distichalserien, deren Axillare mit dem vorhergehenden Glied durch Syzygie verbunden ist, stets auf erfolgten Durchbruch zwischen drittem und viertem Glied eines sekundären Armes im Verlaufe der individuellen Entwicklung und nachfolgende augmentative (vorwiegend duplikative) Regeneration zurückzuführen sind. Dies gilt

¹⁾ d_2 = zweigliedrige Distichalserie, d_4 = viergliedrige Distichalserie.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 221

sowohl für das Genus *Antedon* als auch *Actinometra*. Analog entstehen höhere Teilungsserien gleicher Zusammensetzung bei beiden Genera.

Würde nun bei vorhandener Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an den sekundären Armen der zehnarmigen Grundform stets der Durchbruch in dieser Syzygie erfolgen, so wäre durch das Vorhandensein dieser Syzygie an larvalen bzw. postlarvalen Armen einer Spezies die Beschaffenheit der Distichalserien des ausgebildeten Individuums und somit dessen systematische Stellung von vornherein bestimmt.

Leider sind nun unsere Kenntnisse von Jugendformen von Comatuliden des β -Typus äußerst dürftige. Wir sind daher über die Lage der ersten Syzygie in sekundären larvalen bzw. postlarvalen Armen bei der großen Mehrzahl von Spezies nicht unterrichtet.

Doch sprechen verschiedene Anzeichen an erwachsenen bzw. annähernd erwachsenen Individuen dafür, daß bei manchen Spezies durch das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an sekundären, larvalen bzw. postlarvalen Armen die Viergliedrigkeit der Distichalserien tatsächlich festgelegt ist, daß also stets der Durchbruch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale erfolgt.

Als Beispiel nenne ich, indem ich zunächst das Genus *Antedon* ins Auge fasse, *Antedon multiradiata* Carp., bei welcher nach P. H. Carpenter's Darstellung (4, p. 96. Pl. IX, fig. 1) an ausgewachsenen Individuen stets viergliedrige Distichalserien vorhanden sind, bei welcher, worauf ich weiter unten noch näher eingehen werde, außerdem alle folgenden Teilungsserien nach dem Prinzip der Distichalserien gebaut sind und alle Arme eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale zeigen. Ebenso dürfte bei manchen der von P. H. Carpenter in der *Granulifera-* und *Savignyi*-Gruppe vereinigten Spezies der viergliedrige Typus der Distichalserien durch das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an sekundären, larvalen bzw. postlarvalen Armen definitiv festgelegt sein.

Bei *Antedon brevipinna* ist dies, meinen Erfahrungen an jugendlichen Exemplaren nach zu urteilen, nur bis zu einem gewissen Grade der Fall. Hier ist der Durchbruch zwischen drittem und viertem Brachiale, selbst wenn an dieser Stelle in sekundären Armen der zehnarmigen Grundform eine Syzygie vorhanden ist, keineswegs obligatorisch, sondern es kann ebensogut der Durchbruch in dem Gelenk zwischen erstem und zweitem Brachiale erfolgen und so Bidistichalität entstehen. Hierin liegt der Grund für die Variabilität der Distichalserien dieser Spezies; es ist die Durchbruchsstelle nicht im Voraus festgelegt und so ein unbestimmter Faktor in die postpentacrinuläre Formentwickelung eingestellt.

Um nur ein Beispiel anzuführen, gebe ich von einem kleinen, in postlarvaler Entwicklung begriffenen Exemplar von *Antedon brevipinna* die Formeln zweier Radien:

d I 2 b $\frac{1}{2}$ 2 3-4 . . .
b $\frac{1}{2}$ 2 3 4 . . .

und

r I c I II b I II III-IV V . . .

Der erste Radius zeigt deutlich, daß der Durchbruch zwischen erstem und zweitem Brachiale der sekundären Arme erfolgte, obwohl, wie der zweite dargestellte Radius vom selben Exemplar annehmen läßt, eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale vorhanden war.

Es ergibt sich also aus dem Vorstehenden, daß neben der ersten Syzygie, welche als solche unzweifelhaft eine prädestinierte Durchbruchsstelle darstellt, noch die Gelenkverbindung zwischen Brachiale I und II an einem sekundären Arm der zehnarmigen Grundform als Durchbruchsort in Betracht kommt. Mir scheint hier, wie an vielen anderen *Antedon*-Spezies die Verbindung zwischen Brachiale I und II an sekundären Armen eine modifizierte (bifasciale) Synarthrie zu sein, wie es bei *Antedon rosacea*, wo Muskelfasern in der in Rede stehenden Verbindung fehlen, der Fall ist; die Verbindung zwischen Brachiale I und II ist also hier offenbar, wenigstens intravital, ein locus minoris resistantiae. Hiermit steht im Einklang, daß in den oben besprochenen Fällen, wo bei *Antedon rosacea* abweichenderweise mehr als zehn Arme beobachtet wurden, (W. B. Carpenter, Dendy) es sich um zweigliedrige Distichalserien handelte; dabei ist bei *Antedon rosacea* stets eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale vorhanden.

Es also kann bei *Antedon brevipinna* ein Radius der zehnarmigen Grundform von der Zusammensetzung:

r I c I II b I II III-IV V VI . . .

etwa folgende, nächste Formen annehmen:

$$2) \quad \begin{matrix} & d I II III-4 \\ r I c I II & \end{matrix} \quad \begin{matrix} b 1 2 \\ b 1 2 \end{matrix} \dots$$

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen. 223

		d I 2	b 1-2	3-4
3)	r I c I II	b 1-2	b 1-2	3-4
		b I II III-IV V VI	
		d I 2	b 1 2	3-4
4)	r I c I II	d I 2	b 1? 2	3-4
		d I 2	b 1 2	3-4
		d III III-4	b 1-2
5)	r I c I II	d I 2	b 1? 2	3-4
		d I 2	b 1? 2	3-4

Diese Radienformen, welche nur als infolge der ersten augmentativen Regenerationsprozesse an den sekundären Armen aufgetreten zu bewerten sind und selbstverständlich weiteren Veränderungen zugänglich sind, habe ich an dem mir vorgelegenen Material von *Antedon brevipinna* an kleinen, mittleren und ausgebildeten Individuen vorgefunden.

Angesichts dieser verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten eines einfachen Radius müssen hier die Bidistichalität und Tetradistichalität als systematische Charaktere ziemlich wertlos erscheinen. Inwieweit dies verallgemeinert werden darf, müssen allerdings weitere Untersuchungen an anderen Spezies entscheiden.

Anschließend sei hier noch eine Spezies, *Antedon multispina* Carp., auf Grund der Angaben P. H. Carpenters (4, p. 117, 118; p. 249, 250) besprochen, welche deshalb besonders interessant ist, weil sie zu den wenigen *Antedon*-spezies gehört, von denen die Pentacrinula bekannt ist. Die Radien der in der Entwicklung stärker fortgeschrittenen Pentacrinulae zeigen eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale (op. c., Pl. XIV, fig. 6, 7), ebenso jugendliche, losgelöste Exemplare mit zehn sekundären Armen (cf. op. c., Pl. XIII, fig. 1). Auf Grund dieser Exemplare führt P. H. Carpenter *Antedon multispina* in der durch Zehnarmigkeit charakterisierten *Basicurva*-Gruppe (op. c., p. 102), da er den Gedanken, daß auch die Arten vom β -Typus im Verlaufe der individuellen Entwicklung notwendigerweise ein zehnarmiges, frei bewegliches Stadium durchmachen, nicht klar erfaßt hat, oder wenigstens dessen Konsequenzen nicht gezogen hat. Das Führen dieser Spezies in der *Basicurva*-Gruppe ist ebenso wenig angebracht, wie das schon oben kritisierte von *Antedon brevipinna*. Bei erwachsenen Exemplaren von *Antedon multispina* traf nun P. H. Carpenter viergliedrige Distichalserien an, bei einem Exemplar neben viergliedrigen auch eine zweigliedrige Distichalserie (op. c., p. 117, p. 249, Pl. LXIX, fig. 1, 2, Pl. L, fig. 3). Vielleicht herrscht also auch bei *Antedon multispina* eine ähnliche Variabilität hinsichtlich der Glieder-

224 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

zahl der Distichalserien wie bei *Antedon brevipinna*, was vielleicht eklatanter in Erscheinung getreten wäre, wenn P. H. Carpenter über ein reichhaltigeres Material von dieser Spezies verfügt hätte. Es ist daher nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob *Antedon multi-spinosa* wirklich eine typische Spezies der *Granulifera*-Gruppe ist.

Das Vorkommen zweigliedriger Distichalserien an Stelle viergliedriger wird von P. H. Carpenter (4), auch bei *Antedon angusticalyx* und *inaequalis* (p. 241), Spezies der *Granulifera*-Gruppe erwähnt. Auch bei dem einzigen, vom Challenger erbeuteten Exemplar von *Antedon angustiradiata* Carp. (*Savignyi*-Gruppe) traf er eine zweigliedrige Distichalserie an (4, p. 254).

Mögen diese letztgenannten Fälle nun auch unbedeutende und für den Systematiker vielleicht zu vernachlässigende Ausnahmen sein, so bleibt jedenfalls für *Antedon brevipinna* eine reguläre Variabilität von $10d_2$ zu $10d_4$ bestehen. Demgemäß wird die Aufstellung einer neuen *Antedon*-Gruppe, der *Brevipinna*-Gruppe, eine Notwendigkeit. Näheres hierüber wird sogleich gegeben werden.

Es ist nun selbstverständlich, daß die aus zwei gelenkig verbundenen Gliedern bestehenden Distichalserien infolge Durchbruchs eines sekundären Armes zwischen erstem und zweitem Brachiale und nachfolgender augmentativer (vorwiegend duplikativer) Regeneration entstehen.

Wir gelangen also, entsprechend dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse für die *Antedon*-Arten mit ambulacraler Täfelung, deren Costalia synarthrial verbunden sind, zur Aufstellung folgender natürlicher Artengruppen innerhalb des β -Typus:

Erstens Arten, bei denen der Durchbruch der sekundären Arme im Verlaufe der postlarvalen Entwicklung im (bifascialen) Gelenk zwischen erstem und zweitem Brachiale erfolgt und dann durch augmentative Regeneration Bidistichalität entsteht. Ob alle von P. H. Carpenter in der *Spinifera*-Gruppe vereinigten Arten dieser Definition entsprechen, bleibe dahingestellt.

Die zweite natürliche Gruppe umfaßt Arten, bei denen der Durchbruch der sekundären Arme im Verlaufe der postlarvalen Entwicklung teils im Gelenk zwischen erstem und zweitem Brachiale, teils in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale erfolgt und dann durch Regeneration teils Bidistichalität, teils Tetradistichalität entsteht. Als Beispiel hierfür gilt *Antedon brevipinna* Pourt.

Die dritte natürliche Gruppe umfaßt Arten, bei denen der Durchbruch der sekundären Arme im Verlaufe der postlarvalen Entwicklung in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale erfolgt und dann durch Regeneration Tetradistichalität entsteht. Ob alle von P. H. Carpenter in der *Granulifera*-Gruppe vereinigten Arten dieser Definition entsprechen, bleibe dahingestellt.

Die individuelle Entwicklung der Spezies der ersten Gruppe ist also auf die Bildung von Formen mit zehn zweigliedrigen, die der Spezies der dritten Gruppe auf die Bildung von Formen mit

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen. 225

zehn viergliedrigen Distichalserien gerichtet; die erste Gruppe repräsentiert gemäß dieser Entwickelungsrichtung den $10d_2$ -Typus, wie ich ihn bezeichnen will, die dritte dementsprechend den $10d_4$ -Typus. Die von uns neu formierte zweite Gruppe, die *Brevipinna*-Gruppe, den $10d_2 - 10d_4$ -Typus.

Die Definition der *Brevipinna*-Gruppe im Genre der Carpenter'schen Gruppedefinitionen lautet etwa folgendermaßen:

Bidistichale bis tetradistichale Spezies mit deutlichem Ambulacralskelett und wandartigen Seitenflächen an den unteren Skelettstücken der Radien.

Die Gruppe wird bisher allein von *Antedon brevipinna* repräsentiert.

Somit zerfallen die *Antedon*-Arten mit ambulacraler Täfelung, mit gelenkig verbundenen Costalien und mit mehr als 10 Armen (vgl. die oben gegebene systematische Uebersicht) in drei Gruppen:

- 1) die *Spinifera*-Gruppe Carp.: Arten vom $10d_2$ -Typus.
- 2) die *Brevipinna*-Gruppe: Arten vom $10d_2 - 10d_4$ -Typus.
- 3) die *Granulifera*-Gruppe Carp.: Arten vom $10d_4$ -Typus.

Dabei ist es, wie schon oben erwähnt, nun nicht ausgeschlossen, daß sich im Verlaufe weiterer Untersuchungen bei anderen Arten der *Spinifera*- und *Granulifera*-Gruppe eine gleich große Variabilität der Distichalserien wie bei *Antedon brevipinna* herausstellt. Vorläufig entspricht jedoch die eben gegebene Einteilung dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse.

Für die gemäß dieser Einteilung notwendigerweise annehmende Festlegung der ersten Armdurchbruchsstellen bei den zehnarmigen Grundformen der ersten und dritten Gruppe, ergeben sich, rein theoretisch gedacht, zwei Möglichkeiten.

Entweder fehlt den Pentacrinulae der bidistichalen *Antedon*-Arten eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale, sodaß keine Tetradistichalität entstehen kann, während bei den tetradistichalen Arten dieselbe vorhanden ist, oder es ist sowohl bei bidistichalen als auch tetradistichalen Arten eine Syzygy zwischen drittem und viertem Brachiale an sekundären larvalen Armen vorhanden und die spätere Scheidung in bidistichale und tetradistichale Formen vollzieht sich dadurch, daß die Bruchfestigkeit der speziell modifizierten Synarthrie zwischen erstem und zweitem Brachiale einmal größer (tetradistichale Arten), das andere Mal kleiner (bidistichale Arten), als diejenige der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale ist. Bei der zweiten Gruppe, repräsentiert durch *Antedon brevipinna*, würde die Bruchfestigkeit der beiden Gliedverbindungen annähernd gleich sein, sodaß bald Bi- bald Tetradistichalität im Verlaufe der individuellen Formentwicklung entsteht, wie die oben gemachten Feststellungen ergeben haben. Für das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an den Pentacrinulae auch von bidistichalen *Antedon*-Arten spricht die Tatsache, daß bei erwachsenen

226 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

bezw. annähernd erwachsenen Exemplaren dieser Arten noch erhaltene sekundäre Arme eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale aufweisen. So besitzt die von uns an zweiter Stelle eben erörterte Möglichkeit die größere Wahrscheinlichkeit.

Von Arten des Genus *Actinometra* sei hier *Actinometra paucirra* Bell — erwähnt, bei welcher die Distichalserien stets aus zwei syzygial verbundenen Gliedern bestehen, ein beim Genus *Antedon* nicht vorkommender Distichalserientypus; hier ist offenbar durch die Lage der ersten Armsyzygie zwischen Brachiale I und II an larvalen sekundären Armen die Qualität der Distichalserien bestimmt festgelegt, wie ja auch eine Syzygie zwischen erstem und zweitem Brachiale an tertiären Armen dieser Art stets vorhanden ist, mithin gelegentlich auftretende Palmarserien stets aus zwei syzygial verbundenen Gliedern bestehen. Leider besitze ich von dieser interessanten Form kein Material; ich stütze mich hier auf die Darstellung P. H. Carpenters (cf. 4, p. 291, Pl. LIV.).

Innerhalb des Genus *Actinometra* gibt es ferner zahlreiche Spezies mit stets viergliedrigen Distichalserien, für welche eine Festlegung der Tetradistichalität durch das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an sekundären larvalen bzw. postlarvalen Armen offenbar gegeben ist. Als Beispiel nenne ich nur *Actinometra quadrata*, bei welcher in sekundären Armen eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale vorhanden ist, während die zweite Syzygie erst um das zehnte Brachiale herum sich befindet (cf. 4, p. 331, Pl. LXII, fig. 1).

η) Ueber die Entstehungsweise höherer Teilungsserien.

Die hier in Betracht kommenden Teilungsserien, deren Entstehungsweise durch regenerative Prozesse wir verfolgen wollen, sind die Palmarserien und Postpalmarserien erster, zweiter usw. Ordnung.

Schon oben habe ich erwähnt, daß höhere viergliedrige Teilungsserien, deren Axillare mit dem dritten Serienglied durch Syzygie verbunden ist, den viergliedrigen Distichalserien analog entstehen. Es bilden sich also viergliedrige Palmarserien nach erfolgtem Durchbruch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale eines tertiären Armes, viergliedrige Postpalmarserien erster Ordnung nach Durchbruch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Glied eines quartären Armes und so fort.

Dementsprechend bilden sich zweigliedrige Palmarserien, deren beide Glieder gelenkig verbunden sind, nach erfolgtem Durchbruch in der Gelenkverbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale eines tertiären Armes, zweigliedrige Postpalmarserien erster Ordnung nach Durchbruch in der Gelenkverbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale eines quartären Armes und so fort.

Ebenso vollzieht sich die Entstehung der aus zwei syzygial verbundenen Gliedern bestehenden Palmarserien durch Durchbruch

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 227

eines tertiären Armes in der Syzygie zwischen erstem und zweitem Brachiale und nachfolgende duplikative Regeneration.

In den höheren Teilungsserien verschiedener *Actinometra*-Arten (*Fimbriata*-Gruppe) treffen wir einen in den Distichalserien von *Antedon*- und *Actinometra*-Arten nicht vertretenen Serientypus konstant an, den der dreigliedrigen Teilungsserie, deren Axillare mit dem zweiten Serienglied durch Syzygie verbunden ist. Palmarserien von diesem Typus entstehen nach Durchbruch eines tertiären Armes in der Syzygie zwischen zweitem und drittem Brachiale, dementsprechend die höheren Teilungsserien gleicher Zusammensetzung.

Vergleichen wir nun die Distichalserien mit den höheren Teilungsserien bei bidistichalen und tetradistichalen *Antedon*- und *Actinometra*-Arten, so stellt sich heraus, daß es erstens Spezies gibt, bei denen der in den Distichalserien vertretene Serientypus in allen höheren Teilungsserien fast gesetzmäßig repetiert wird, daß es zweitens Spezies gibt, bei welchen in den höheren Teilungsserien neben dem durch die Distichalserien angegebenen Serientypus in geringerem oder größerem Umfang noch ein anderer, in den Distichalserien der betreffenden Spezies nicht vertretener Serientypus auftritt, daß es drittens Spezies gibt, bei welchen von den Palmarserien an ein anderer Typus auftritt, welcher aber im Gegensatz zu den soeben besprochenen Arten, konstant in allen höheren Teilungsserien beibehalten wird.

Hierzu kommt noch *Antedon brevipinna*, bei welcher wir entsprechend der großen Variabilität der Distichalserien sowohl zweit- als auch viergliedrige Palmarserien antreffen. Hier stehen also ebenfalls die Distichalserien in Uebereinstimmung mit den Palmarserien.

Wir wenden uns zunächst zu dem an zweiter Stelle genannten Verhalten. Hier muß ich gestehen, daß, mangels genügenden, hier unentbehrlichen Originalmaterials, sich meine Anschauungen über die Ursachen der Variabilität höherer Teilungsserien bei Spezies mit gleicher Gliederzahl der Distichalserien noch nicht ganz geklärt haben. Deshalb sehe ich von eingehenden diesbezüglichen Erörterungen ab. Wahrscheinlich beruht, ähnlich wie wir es oben für die Distichalserien von *Antedon brevipinna* feststellen, die Variabilität der höheren Teilungsserien auf dem Vorhandensein zweier als Durchbruchsstellen konkurrierender Gliedverbindungen innerhalb der ersten vier Brachialien eines tertiären, quartären usw. Armes. Verschiedene Indizien machen mir es außerdem wahrscheinlich, daß bei manchen Spezies multiplikative Regeneration für die Variabilität höherer Teilungsserien verantwortlich zu machen ist, da in einem multiplikativen Regenerat Teilungsserien verschiedener Gliederzahl vorkommen können (z. B. in dem oben in Textfigur L abgebildeten Radius von *Actinometra belli iuv.*).

Wir besprechen nunmehr diejenigen Spezies, bei welchen der in den Distichalserien vertretene Serientypus in allen höheren

Teilungsserien fast gesetzmäßig repetiert wird. Die Ursachen dieses Verhaltens lassen sich, wie wir sehen werden, sehr klar erkennen.

Von bidistichalen *Antedon*-Arten (*Palmata*-Gruppe) zeigen verschiedene dieses Verhalten. Die Repetition des Serientypus der Distichalserien ist hier nur dadurch möglich, daß die modifizierte (bifasciale) Synarthrie, welche zwischen erstem und zweitem Brachiale an sekundären Armen vorhanden ist, in allen höheren Armen regenerativ wieder gebildet wird. Sehr interessant ist die Tatsache, daß an tertiären und quartären Armen eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale vorhanden ist und dennoch der Durchbruch offenbar zwischen erstem und zweitem Brachiale erfolgt, sodaß die durch duplikative Regeneration entstehenden Palmar- und Postpalmarserien aus zwei gelenkig verbundenen Gliedern bestehen (vgl. hierzu die auf Arten der *Palmata*-Gruppe bezüglichen Beschreibungen und Abbildungen P. H. Carpenters 4.). Hier ist also durch das Vorhandensein einer modifizierten Synarthrie zwischen erstem und zweitem Brachiale an tertiären usw. Armen der Typus der höheren Teilungsserien festgelegt. Die ebenfalls vorhandene Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale an tertiären usw. Armen scheint bei den in Rede stehenden Spezies grösse Bruchfestigkeit als die Synarthrie zwischen Brachiale I und II zu besitzen und mit dieser als Durchbruchsstelle überhaupt nicht zu konkurrieren.

Von den tetradistichalen *Antedon*-Spezies, welche von P. H. Carpenter (4) in der *Granulifera*-Gruppe und in der *Savignyi*-Gruppe aufgeführt werden, zeigen bei weitem die meisten höhere Teilungsserien, die von den Distichalserien ihrem Typus nach abweichen. Tetradistichalität der Palmarserien zeigen allem Anschein nach nur *Antedon philiberti* Müll und *Antedon bipartipinna* Carp.

Als geradezu klassische Beispiele für die gesetzmäßige Wiederholung des in den Distichalserien vertretenen Serientypus in allen höheren Teilungsserien können die zu P. H. Carpenters *Elegans*-Gruppe gehörigen tetradistichalen *Antedon multiradiata* Carp. und *Antedon microdiscus* Bell angeführt werden. Beide Spezies sind mir nicht durch Autopsie bekannt, daher stütze ich mich bei den folgenden Ausführungen auf die Beschreibungen und Abbildungen P. H. Carpenters (4).

Besonders instruktiv ist das über *Antedon multiradiata* aus diesen zu Entnehmende. Die Distichalserien dieser Spezies sind, wie schon gesagt, viergliedrig (das Axillare mit dem dritten Distichale durch Syzygie verbunden). In Fig. N gebe ich die Copie eines äußerst lehrreichen Radius aus P. H. Carpenters Abbildung eines ganzen Individuums (4, Pl. IX, fig. 1), dieser Radius zeigt zwei tertiäre, zwei quartäre und vier quintäre Arme; alle Arme haben die erste Syzygie zwischen drittem und viertem Glied, während die zweite Armsyzygie überall erst sehr spät folgt, nach Carpenters Angabe (4, p. 96) zwischen sechszehnten (17ten) und fünfundvierzigsten (46sten) Brachiale, auf alle Fälle also jenseits

des zehnten Brachiale. Bei Zugrundelegung duplikativer Armregeneration dürfte der abgebildete Radius von der zehnarmigen Pentacerinula aufwärts folgende Durchbrüche erfahren haben. Beide vorhanden gewesenen larvalen, sekundären Arme, für welche wir das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale und einer zweiten erst jenseits des zehnten Brachiale annehmen dürfen, brachen durch zwischen drittem und viertem Brachiale, es bildeten sich die beiden Distichalserien mit je zwei tertiären Armen, von denen noch je einer, wie Figur N zeigt, erhalten ist. Von den beiden anderen tertiären Armen brach der in der rechten Hälfte des Radius gelegene, noch einmal in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale durch; es bildeten sich durch duplikative Regeneration eine viergliedrige Palmarserie und die beiden in Fig. N dargestellten quartären Arme. Der in der linken Hälfte des Radius, außen, vorhanden gewesene tertiäre Arm brach durch in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale; es bildeten sich zwei quartäre Arme auf der Basis einer viergliedrigen Palmarserie. Diese beiden quartären Arme brachen wiederum in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale durch, worauf sich durch duplikative Regeneration die in Figur N dargestellten zwei viergliedrigen Postpalmarserien (erster Ordnung) und vier quintären Arme bildeten, welche immer noch eine regenerativ repetitive Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale zeigen. Dem Radius kommt also folgende Formel zu:

		pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"	pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"	pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"	pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"	pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"	pp 1' 2' 3'-4"	b 1" 2" 3"-4"
		p 1 2 3-4'		p 1 2 3-4'		p 1 2 3-4'		p 1 2 3-4'		p 1 2 3-4'		p 1 2 3-4'	
d I II III-4													
	b 1 2 3-4 5 6 7 8 9 10 11 12												
r I c I-II													
d I II III-4	p 1 2 3-4'	b 1' 2' 3'-4' 5' 6' 7' 8'	p 1 2 3-4'	b 1' 2' 3'-4' 5' 6' 7' 8'	p 1 2 3-4'	b 1' 2' 3'-4' 5' 6' 7' 8'	p 1 2 3-4'	b 1' 2' 3'-4' 5' 6' 7' 8'	
	b 1 2 3-4 5 6 7 8 9 10 11 12												

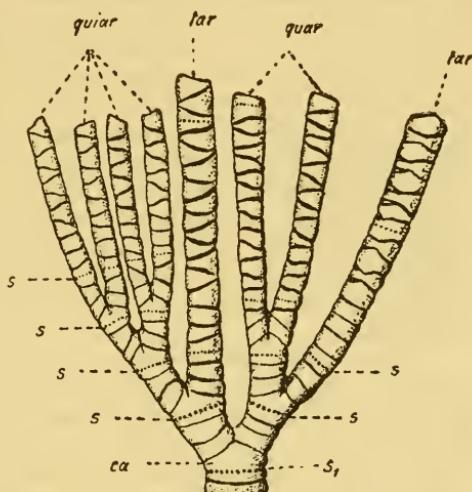


Fig. N. Radius von *Antedon multiradiata* Carp. Nach P. H. Carpenter. Dorsalsicht. 3 : 1.

ca Costale axillare. s_1 Syzygie zwischen diesem und dem zweiten Costale. s Syzygien in den Distibal-Palmar- u. Postpalmarserien und am Anfang der Arme. tar Tertiäre Arme. quar Quartäre Arme. quiar Quintäre Arme. Pinnulae sind nicht mit dargestellt.

In gleicher Weise zeigt *Antedon microdiscus* nach P. H. Carpenter (cf. 4, p. 97, Pl. XXXVII, fig. 4) alle Teilungsserien vom Typus der viergliedrigen Distichalserien und in den Armen stets die erste Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale, während die zweite nach Carpenter sich erst ungefähr beim dreißigsten Brachiale befindet, mithin der erste Interzygalraum ein sehr großer ist. Die Verästelung der Radien von *Antedon microdiscus* vollzieht sich bei Annahme duplikativer Armregeneration offenbar nach dem eben geschilderten Modus von *Antedon multiradiata*.

Von Spezies des Genus *Actinometra*, welche eine Repetition des Distichalserientypus in allen höheren Teilungsserien zeigen, nenne ich hier, mich auf die Beschreibungen und Abbildungen P. H. Carpenters (4 p. 338, Pl. LXI, Pl. LXVII) stützend, *Actinometra parvicirva* Müll., deren Teilungsserien sämtlich viergliedrig sind, das Axillare mit dem dritten Glied syzygial verbunden. Bei dieser Spezies läßt sich konstatieren, daß durch das Vorhandensein einer Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale, welche schon an sekundären Armen existiert und im Verlauf der augmentativen Regenerationsprozesse an tertiären usw. Armen stets repetiert wird, die Qualität aller neu entstehenden Teilungsserien von vornherein festgelegt ist. Die zweite Armsyzygie folgt bei allen Armen in einem großen Zwischenraum, sie liegt zwischen neuntem und dreizehntem Brachiale.

Hier, wie bei *Antedon multiradiata* und *microdiscus* ergibt sich also die interessante Tatsache, daß die erste Armsyzygie zwischen drittem und viertem Brachiale in allen Regeneraten wiederholt wird; man könnte hier geradezu von einem regenerativen Gedächtnis sprechen, kraft dessen die für den Typus aller Teilungsserien ausschlaggebende Verbindungsweise der ersten vier Brachialien, wie sie an sekundären Armen vorhanden ist, an allen höheren Armen repetiert wird.

Auf Tafel VII habe ich in den Figuren 12, 13, 14 unter Zugrundelegung duplikativer Regeneration die Formentwicklung eines Radius mit konstanten, viergliedrigen Teilungsserien schematisch dargestellt; die regenerativ repetierten, durch ihre Verbindungsweise für den Charakter der Teilungsserien ausschlaggebenden Brachialien sind durch Schraffierung hervorgehoben.

In der gleichen Weise ist bei den oben an dritter Stelle genannten Spezies — denjenigen, bei welchen von den Palmarserien incl. an ein von dem Typus der Distichalserien abweichender, aber konstant beibehaltener Serientypus auftritt — durch regenerative Repetition der Verbindungsweise der jeweilig ersten Brachialien der Serientypus der höheren Teilungsserien von vornherein festgelegt. Natürlich tritt hier die betreffende, ausschlaggebende Verbindungsweise zuerst an tertiären Armen auf.

Als typisches Beispiel nenne ich hier *Actinometra sentosa* Carp. (cf. 4, p. 235). Die Distichalserien dieser Spezies sind viergliedrig,

das Axillare mit dem dritten Distichale durch Syzygie verbunden. Alle höheren Arme zeigen eine Syzygie zwischen zweitem und drittem Brachiale, alle Palmar- und Postpalmarserien bestehen aus drei Gliedern, deren erstes mit dem zweiten synarthrial, deren zweites mit dem dritten, axillaren, syzygial verbunden ist. Die zweite Armsyzygie liegt weit von der ersten entfernt, gewöhnlich um das zwanzigste Brachiale herum.

Actinometra sentosa gehört zu P. H. Carpenters, *Fimbriata*-Gruppe, deren tetradistichale Arten infolge der regelmäßigen Lokalisation einer Syzygie zwischen zweitem und drittem Brachiale an tertiären und höheren Armen eine Ausnahmestellung innerhalb der Gruppe der Comatuliden einnimmt; denn bei weitaus den meisten Comatuliden befindet sich eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale. Nun zeigen Befunde an noch erhaltenen sekundären Armen von Spezies der *Fimbriata*-Gruppe, daß an diesen die erste Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale liegt, was uns die Tetradiistichalität der Arten der Gruppe verständlich macht. Die Lage der Syzygien in sekundären und tertiären Armen bei Spezies der *Fimbriata*-Gruppe wird sehr schön durch eine Abbildung P. H. Carpenters von *Actinometra multiradiata* Linn. (4, Pl. LXVI, fig. 1) demonstriert, aus welcher ich einen Radius in Figur O wiedergebe. Der rechts gelegene sekundäre Arm dieses Radius zeigt eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale, in der linken Hälfte des Radius ist dementsprechend eine viergliedrige Distichalserie nach erfolgtem Durchbruch zwischen drittem und viertem Brachiale und eingetreterer augmentativer Regeneration entstanden; von dieser entsprangen offenbar zwei tertiäre Arme mit einer Syzygie zwischen zweitem und drittem Brachiale; der eine ist noch erhalten, der andere brach in der Syzygie von neuem durch und es entstand durch duplikative Regeneration eine dreigliedrige Palmarserie mit zwei quartären Armen, welche wiederum zwischen zweitem und drittem Brachiale eine Syzygie zeigen, sodaß bei eventuellem erneutem Armdurchbruch dreigliedrige Postpalmarserien, welche allerdings bei dieser Spezies selten vorkommen, entstehen würden. Die Formel des abgebildeten Radius ist also folgende:

	b	1	2-3	4	5	6	7	8
d	I	II	III-4	b	1' 2'-3'	4' 5' 6' 7'		
c	I	II		p	1 2-3'	b 1' 2'-3' 4' 5' 6' 7'		
	b	I	II	III-IV	V	VI	VII	VIII	IX

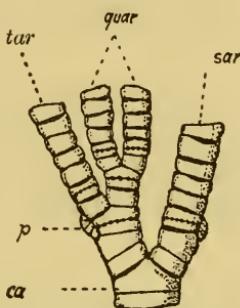


Fig. O. Radius von *Actinometra multiradiata* Linn. Nach P. H. Carpenter. Dorsalansicht. 2:1.

ca Costale axillare.
p Pinnula. sar Sekundärer Arm.
tar Tertiärer Arm.
quar Quartäre Arme. Die Syzygien sind durch Punktierung hervorgehoben.

232 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

Es muß Wunder nehmen, daß P. H. Carpenter, angesichts der besonderen, von ihm selbst hervorgehobenen (4, p. 316) Lageverhältnisse der Syzygien bei den Arten der *Fimbriata*-Gruppe, ferner der diesen entsprechenden Qualität der Teilungsserien nicht zu der hier beinahe handgreiflichen Erkenntnis gekommen ist, daß die Entstehung der Teilungsserien von den Distichalserien inklusive an infolge Armdurchbruchs und nachfolgender augmentativer Regeneration normalerweise sich vollzieht.

IV. Ueber die Bedeutung der Syzygien für Regeneration und Autotomie.

Im Folgenden soll versucht werden, den Zweck der so eigenartig differenzierten Gliedverbindungen, wie sie die Syzygien repräsentieren, festzustellen, in anderen Worten: den Wert der Syzygien für den Organismus der Comatuliden zu bestimmen und damit die Syzygie biologisch zu erklären.

A. Die Syzygien als praedestinierte Durchbruchsstellen; die Hypozygalien als praedestinierte Basen von Regenprozessen.

Von den Durchbruchs- und Regenerationstellen, welche ich an dem mir vorliegenden konservierten Material antraf, befanden sich insgesamt etwa 75—90% in Syzygien. Von den Durchbrüchen war der bei weiten grösste Teil intravital, vor der Konservierung entstanden, daneben einige vielleicht auch intramortal, während der Konservierung, nur ein geringer Teil offenbar postmortal, infolge von Läsion des konservierten Materials.

Die Tatsache, daß ein so hoher Prozentsatz von Durchbruchsstellen sich in Syzygien befindet, wird uns sofort verständlich, wenn wir den Mechanismus einer Syzygie näher ins Auge fassen. Schon aus der im ersten Teil dieser Arbeit gegebenen Definition der Syzygie einerseits und der Gelenkverbindung andererseits, auf welche hier nochmals hingewiesen sei, geht hervor, daß ein ziemlich erheblicher Unterschied zwischen beiden Arten der Gliedverbindung besteht. Vor allem ist hier zu betonen, daß die verbindende Masse der Syzygien eine äußerst geringe ist, so gering, daß von ihr bei Betrachtung syzygialer Flächen an konserviertem Material mit bloßem Auge oder der Lupe kaum etwas wahrzunehmen ist; ferner ist hier hervorzuheben, daß die distale Fläche des Hypozygale und die proximale Fläche des Epizygale im natürlichen Gefüge der Syzygie derart aufeinanderruhen, daß von den auf beiden Flächen vorhandenen Leisten und Furchen, Leiste auf Leiste und Furche

über Furche zu stehen kommt. Daher erscheint eine intakte Syzygie bei äußerlicher Betrachtung dorsal und seitlich punktiert bzw. gestrichelt. In den Figuren 15 u. 16 auf Tafel VII ist von mir schematisch die Aufeinanderlagerung der Skelettteile in einer Syzygie dargestellt, während in Fig. 17 ein Schema von der Skulptur einer syzygialen Fläche gegeben ist. Es können also die syzygialen Flächen, so weit sie wirklich Berührungsfläche darstellen, als approximativ ebene Flächen gelten. Dieser Umstand, sowie die eben erwähnte verschwindend geringe Masse der verbindenden Substanz, welche intravital einer Trennung wenig Widerstand leisten dürfte, ferner die Tatsache, daß die Syzygien im Gegensatz zu den Gelenkverbindungen bei Comatuliden stets gerade verlaufen und senkrecht zur Längsachse des Armes gestellt sind, mithin bei Kontraktion der ventalen Armmuskulatur (Einrollen der Arme) und dorsal und seitlich einsetzenden mechanischen Insulten ungünstiger, als die Synarthrien gestellt sind, läßt uns in den Syzygien *praeformierte* und *praedestinierte* intravitale Durchbruchsstellen erkennen.¹⁾ Wahrscheinlich haben die Syzygien an der Basis der Radien in dieser Beziehung Konkurrenten in den modifizierten (bifascialen) Synarthrien zwischen den beiden Costalien und besonders denjenigen zwischen den beiden ersten Brachialien.

Die eben erwähnte Stellung der Syzygien, senkrecht zur Längsachse des Armes d. h. die bei geschlossener Armstellung horizontale Orientierung annähernd parallel zur Ventralfläche des Centrodorsale, ist eine bei allen Comatuliden nachzuweisende gesetzmäßige Erscheinung. Sehr schön tritt dieselbe bei den uns hier vorwiegend interessierenden Genera *Antedon* und *Actinometra* hervor, wenn wir mittlere und distale Armregionen betrachten, wo die Synarthrien mehr oder weniger schräg zur Längsachse der Arme stehen. In Fig. 18 auf Tafel VII sind schematisch die Stellungsverhältnisse der Syzygien und Synarthrien in mittleren und distalen Arm-Partien von *Antedon*- und *Actinometra*-Arten wiedergegeben.

Hieraus folgt, daß die distale Fläche hypozygaler Glieder bei geschlossener Armstellung horizontal orientiert ist, während die distale Fläche der unter einer Gelenkverbindung stehenden Glieder abgesehen von der proximalen Partie der Radien mehr oder weniger schräg steht. Diese Erscheinung gewinnt eine besondere Bedeutung, wenn wir uns die Tatsache vergegenwärtigen, daß die regenerative Anlage immer senkrecht zur Wundfläche zu entstehen pflegt. Diesem gesetzmäßigen Verhalten liegt das allgemeinere Prinzip zu Grunde, daß von jeder Gewebspartie an der Wundfläche die regenerative Zellproliferation gleichmäßig vor sich geht. Erfolgt also ein Bruch in einer Syzygie, so ist von vornherein zu erwarten — und diese

¹⁾ Vgl. hierzu die im letzten Kapitel (η) des dritten Teiles dieser Arbeit gemachten Ausführungen über die Vorherbestimmung des Typus von Teilungsserien durch die Lage von Armsyzygienen.

234 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

Erwartung konnte ich an meinem Material verschiedentlich erfüllt sehen —, daß in der Verlängerung der geraden Distalfläche des Hypozygale auch der Durchbruch der ventral gelegenen Armweichteile (Dorsalkanal, Ventralkanäle, Genitalkanal, radiäres Wassergefäß, subepithelialer Radiärnerv, Tentakelrinne) gerade erfolgt, mithin eine gerade und bei geschlossener Armstellung horizontal gestellte Wundfläche vorliegt, während bei Durchbruch in einer Gelenkverbindung von vornherein eine gerade Bruchfläche meist nicht zu erwarten ist und ferner in der unebenen oder schräg gestellten Distalfläche eines gelenkig verbundenen Brachiale, die wachsende regenerative Anlage keine günstige Unterlage findet. Die Distalfläche eines Hypozygale, annähernd eben und horizontal gestellt, ist hingegen zur Basis eines senkrecht wachsenden Regenerates wie geschaffen; sie ist das gegebene Fundament, auf dem sich die regenerativ entstehenden Kalkglieder senkrecht aufbauen. Und so können wir die Hypozyalien wohl als praeformierte und praedestinierte Basen von Regenprozessen bezeichnen.

Gleichwohl habe ich, abgesehen von der Gelenkverbindung zwischen Brachiale I und II, auf der Basis gelenkig verbundener Glieder Armregenerate ab und zu angetroffen, was nicht gerade für die interessante Ansicht Lovéns spricht, daß an einem durchgebrochenen Arm das vor dem nächsten Hypozygale noch stehende Stück sich ablöst und die neuen Glieder sich erst auf der Basis des Hypozygale bilden.¹⁾ Ich bin, wie schon genugsam betont, der Ansicht, daß, da die Syzygien beim lebenden Tier unzweifelhaft praeformierte Durchbruchsstellen repräsentieren, intravital erfolgende Armdurchbrüche ohnehin schon vorwiegend in Syzygien stattfinden.

Indem ich soeben das Wort: „intravital“ hervorhob, habe ich schon angedeutet, daß Erfahrungen an konserviertem Material eine andere anschauung zu stützen — wenigstens scheinbar — geeignet sind.

Von den älteren Autoren, welche überhaupt der Frage der Syzygien viel Interesse entgegengebracht zu haben scheinen, hat

¹⁾ Ich zitiere diese Ansicht Lovéns übrigens nach Sars (28, p. 56), da mir aus sprachlichen Gründen von Lovéns Originalabhandlung (30) nur ein Teil verständlich ist. Sars (l. c.) schreibt: »Ce phénomène semble confirmer l'opinion nouvellement émise par M. Lovén (Om Crinoideaegten Phanogenia Oefversigt af Vetensk. Akad. Förh. 1866, p. 227), que „les syzygies ont de l'importance pour la reproduction d'un bras rompu, c'est à dire que le morceau du bras qui reste devant l'article hypozygale le plus proche, se détache, et de nouveaux articles se développent sur ce dernier“«. In der von Lovén in lateinischer Sprache abgefaßten Beschreibung von *Phanogenia typica* (= *Actinometra typica*) finde ich noch den Passus: „Syzygia, immobilia, artissima, reproductoria; proveniunt enim ex hypozygaliibus partes post fracturam restituta“ (30, p. 233).

sich noch W. B. Carpenter (29, p. 725) geäußert, und zwar dahin, daß der verhältnismäßig häufige Durchbruch in Syzygien auf die größere Sprödigkeit der Arme an diesen Punkten zurückzuführen ist; damit spricht W. B. Carpenter eine der meinigen eng verwandte Anschauung aus. Gleichwohl betont er auf Seite 721 derselben Arbeit, daß die durch Syzygie verbundenen dritten und vierten Brachialien bei *Antedon rosacea* nur durch Kochen in Kalium causticum getrennt werden können. Diese Angabe wird bei demselben Tier in letzter Zeit (1900) von Bosshard (13, p. 81) bestätigt. Michael Sars (1868) äußert sich in dieser Frage folgendermaßen: „D'après mon expérience, il me semble cependant que c'est aux syzygies que les bras sont le plus solidement réunis ou moins fragiles que sur d'autres points“ (28, p. 56). Diese Ansicht steht der von W. B. Carpenter und mir vertretenen diametral gegenüber.

Ich sah mich angesichts dieser verschiedenen Meinungen veranlaßt, noch nach Abschluß meiner Untersuchungen, an konserviertem Material von *Antedon rosacea* systematische Versuche über die relative Bruch- und Zugfestigkeit der Gliedverbindungen der Arme anzustellen. Das allgemeine Resultat war, daß eine Kontinuitäts trennung in Syzygien sehr selten eintrat, sehr häufig und leicht aber in den Gelenkverbindungen; eine Kontinuitätstrennung syzygial verbundener Glieder konnte ich nur ab und zu, bei Anwendung eines leichten, seitlichen (einseitig wirkenden) Druckes in distalen Armparteien erfolgen sehen.

Demnach wäre also die von Sars geäußerte Ansicht die richtige?

Der springende Punkt in dieser ganzen Frage ist der, daß von den Erfahrungen an konserviertem Material nicht direkt auf das Verhalten am lebenden Tier geschlossen werden darf; denn es ist klar, daß durch den Aufenthalt in Alkohol Faktoren, welche bei einer Kontinuitätstrennung zweier Glieder ausschlaggebend sind, mehr oder weniger stark beeinflußt werden. Ich halte daher meine oben geäußerte Ansicht vollkommen aufrecht, umso mehr als im Tierreich Fälle genugsam bekannt sind, wo präformierte Bruchstellen, in denen intravital eine Kontinuitätstrennung leicht vor sich geht, postmortal sich als äußerst fest erwiesen haben. Es scheint in manchen Fällen schon das bloße Absterben die Bruchfähigkeit stark zu beeinflussen.

B. Die Syzygien als mutmaßliche Organe der Autotomie.

Als Ursachen, welche unter natürlichen Bedingungen den so häufigen Durchbruch der Arme bezw. Radien veranlassen, kommen verschiedene in Betracht. Perrier (18) welcher *Antedon rosacea* lebend beobachtete, bemerkte über dieselben folgendes: „Cependant les mouvements des vagues, l'habitude qu'ont les comatules de s'enchevêtrer souvent soit les unes dans les autres, soit dans les ramifications des sargasses, enfin les animaux de toutes sortes qui

236 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

cherchent leur vie dans ces mêmes sargasses sont autant de causes de mutilation pour ces êtres délicats et charmants.“ (op. c., p. 68, 69).

Zu dieser durch rein äußerliche Faktoren direkt bewirkten Verstümmelung gesellt sich nach den Erfahrungen verschiedener Forscher an *Antedon rosacea* noch die Selbstverstümmelung, welche hier wohl unzweifelhaft ein reflektorischer Akt (in weiterem Sinne) ist. Und zwar besitzt *Antedon rosacea* eine hochgradige Empfindlichkeit für Autotomie auslösende Reize.

Perrier (18) beobachtete, daß *Antedon rosacea*, dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, zunächst seine Arme einrollt; wird die Beleuchtung zu lange ausgedehnt oder zu oft wiederholt, so löst sich ein Arm nach dem andern ab. Im ganzen führt Perrier folgendes aus: „Les comatules, tout en s'accommodant parfaitement de la lumière du jour, n'aiment pas les rayons directs du soleil. Elles enroulent leurs bras dès que celui-ci devient un peu vif, et, si l'insolation est trop prolongée ou se répète trop souvent, les bras se détachent un à un, tombent au fond de la cuvette et l'animal ne tarde pas à mourir. L'enroulement des bras est d'ailleurs chez la comatule un signe de maladie. Quand elle est bien portante, elle est généralement étalée et ne s'enroule que momentanément, quand on la tracasse; encore aime-t-elle mieux quelquefois quitter la tige sur laquelle elle est accrochée et fuir avec une assez grande agilité en se servant de ses bras comme d'autant de rames élégantes frappant alternativement le liquide.“

Quand une comatule est demeurée ainsi enroulé quelques jours, on peut être sûr que ses bras ne tarderont pas à se détacher; il m'est arrivé fréquemment de voir des comatules encore vivantes, demeurant fixées aux morceaux de sargasse, et à qui il ne restait plus un seul bras. Néansmoins un animal aussi gravement mutilé ne peut vivre longtemps; le rôle des bras est trop important relativement à la nutrition de l'animal pour que celui-ci ne soit, après les avoir tous perdus, voué à une mort certaine“. (18, p. 31).

Aus diesen Angaben Perriers geht hervor, daß *Antedon rosacea* aus verschiedenen Ursachen die Arme einzurollen pflegt, vor allem auf Reize hin zunächst mit dem Einrollen der Arme antwortet. Diese Tatsache gewinnt eine besondere Bedeutung, wenn wir uns den Bau eines Armes vergegenwärtigen und die Bruchausichten der Gliedverbindungen bei eingerollten Armen prüfen; und da unterliegt es keinem Zweifel, daß bei Kontraktion der ventral gelegenen, gut entwickelten Muskulatur die Syzygien, mit ihren annähernd geraden Flächen, mit der geringen Menge verbindender Substanz, gegenüber den Gelenkverbindungen mit ihrer ansehnlichen Substanz von Dorsalfasern, welche einem dorsalen Auseinanderklaffen ziemlichen Widerstand leisten dürften, als Durchbruchsstellen viel eher in Betracht kommen.

So glaube ich, daß die Syzygien und offenbar auch die eigenartig modifizierte (bifasciale) Gelenkverbindung zwischen erstem und zweitem Brachiale Vorrichtungen darstellen, welche den Akt der

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 237

Autotomie, dem fast immer das Einrollen der Arme vorhergeht (cf. auch Preyer), erleichtern, vielleicht erst ermöglichen. Leider haben weder Perrier noch Preyer und Riggensbach, auf deren Untersuchungen ich gleich zu sprechen komme, Angaben über die Natur der Durchbruchsstellen gemacht.

Die von Perrier (l. c.) festgestellte Empfindlichkeit von *Antedon rosacea* gegen das direkte Sonnenlicht, also ein Compositum photischer und thermischer Reize, scheint mir einen Fingerzeig zu geben, unter welchen Umständen in der Freiheit Autotomie bei Comatuliden auftreten kann. Supponieren wir die bei der repräsentativen *Antedon rosacea* festgestellte Empfindlichkeit auch anderen Comatuliden, so können wir uns sehr wohl vorstellen, daß Comatuliden, aktiv oder passiv in den Bereich der Sonnenstrahlen gelangt, autotomieren, dann wieder abwärts sinken und in tieferen Regionen die Reparation der autotomierten Teile in reproduktiver oder augmentativer Richtung vollziehen. Vielleicht kommt denjenigen Spezies, welche in tieferen Regionen leben, eine Empfindlichkeit gegen das Licht allein zu (die Sonnenwärme macht sich bekanntlich im Meer nur bis zu einer relativ geringen Tiefe geltend), so daß schon im mittleren Bereich der Vierhundertmeterzone — unterhalb von 400 m beginnt bekanntlich die lichtlose (abyssale) Region — die Reize zur Auslösung der Autotomie für manche Spezies gegeben wären. Doch ist das lediglich eine Vermutung.

Uebrigens gewinne ich den Eindruck, daß die Aussichten von Individuen mit stark verstümmelten Armen bzw. Radien quoad vitam durchaus keine schlechten sind; denn unter den bisher von mir gesehenen, konservierten Comatuliden habe ich ab und zu Exemplare gefunden, deren sämtliche Arme bzw. Radien Regenerate approximativ gleichen Alters aufwiesen. Es kann daher meines Erachtens ein Tier, welches durch Autotomie aller Arme bis auf einen verlustig gegangen ist, wenn dasselbe wieder unter natürliche Existenzbedingungen gelangt, sehr wohl am Leben bleiben, was ich Perrier (cf. das oben zitierte) gegenüber hervorheben möchte. Bewiesen ist ferner nicht, daß ein Individuum, welches alle Arme verloren hat, „einem sicheren Tode geweiht ist“, wie Perrier (l. c.) sich äußert. Gerade die für *Antedon rosacea* festgestellte große Lebensfähigkeit bei Verletzungen eingreifender Art läßt es nicht unmöglich erscheinen, daß auch solche hochgradig verstümmelten Individuen, wieder unter günstige Bedingungen gelangt, doch am Leben bleiben und auf regenerativem Wege sich wieder vervollkommen. Die Stelle, wo der Durchbruch der Arme bzw. Radien erfolgt und somit die Größe der zurückbleibenden Stümpfe, sowie die Länge der Zeit, während welcher das Tier unter abnormalen Begingungen verweilte, spielen hierbei natürlich eine gewisse Rolle. Zu der ebenen besprochenen Ansicht, ist Perrier in Würdigung der relativ großen Wichtigkeit, welche die Arme für die Ernährung besitzen, gelangt. Riggensbachs (26) diesbezügliche

238 Wilhelm Minekert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

Reflexionen sind ähnlicher Art: „Wenn aber die Zerklüftung so weit geht, daß sie sich aller Arme bemächtigt, so ist natürlich von einem Vorteil nicht mehr die Rede. Die Radien können auf die Dauer nicht entbehrlich werden, da sie den Erwerb der Nahrung vermitteln. Es ist daher die armlose *Antedon* dem Hungertode preisgegeben.“ (op. c., p. 810, 811). Hierzu ist zu bemerken, daß vor allem bei der großen Regenerationsfähigkeit von *Antedon rosacea* ein dauernder Verlust der Radien oder Arme schwerlich in Betracht kommen kann, wenn die Bedingungen für die Regeneration nicht abnormerweise unterbunden sind. Nur wenn letzteres eintritt, ist aller Wahrscheinlichkeit nach auch „die armlose *Antedon* dem Hungertode preisgegeben.“ In der oben zitierten Form ist Riggensbachs Behauptung entschieden anfechtbar; sie steht vor allem nicht in Einklang mit der übrigens Riggensbach (cf. 27, p. 588) bekannten Tatsache, daß *Antedon rosacea* den Verlust der Scheibe und damit des gesamten Darmtractus (cf. oben) überwindet, wobei sie geraume Zeit bis zur regenerativen Neubildung desselben ohne Nahrung bleibt; während dieser Hungerperiode erfolgt prompt Regeneration bei Verletzungen der Radien (cf. Przibram 20, p. 335).

Sehr empfindlich ist *Antedon rosacea* auch gegen Steigerung der Temperatur ihres umgebenden Mediums, wie aus den Experimenten Preyers (31) hervorgeht; es erfolgt „thermische Autotomie“ in einem Medium höherer Temperatur. Die diesbezüglichen Ausführungen Preyers führe ich wegen ihres hohen Interesses zum größten Teil wörtlich an: „Läßt man eine frische *Comatula* in warmes Seewasser von 37 bis 38 ° fallen, so bewegt sie sich zwar noch einige Sekunden lang lebhaft, zerfällt aber dann in viele einzelne Stücke, nachdem sie sich vorher oft erst noch (wie in einer Wärmestarre) zusammengeballt hat. Welche Temperatur für die möglichst schnelle Zerklüftung der zehn Radien, die dabei oft viele Pinnulae verlieren, die geeignetste ist, läßt sich auf 1—2 ° C. genau nicht angeben. Sicher aber ist nach meinen Bestimmungen die von Joh. Frenzel (Pflügers Archiv für Physiologie, 1885: „Temperaturmaxima für Seethiere.“) angewendete von 30° zu niedrig, wenn auch die individuellen Resistenzunterschiede groß sind. Eine frische rothe *Comatula* gab beim Hineinwerfen in Seewasser von 35,9 ° nur zwei Strahlenspitzen ab, in solchem von 29,1 ° eine andere keine; in solchem von 37 ° brachen fast alle Spitzen augenblicklich ab (bei einem scheckigen, braun und weiß gestreiften Exemplar). Schon bei 36,5 ° tritt die Autotomie oft schnell ein, und bei 37,4 ° zerfällt das Thier sofort in viele kleine Stücke. Eine große gelbe *Comatula* zog hingegen beim Eintauchen der Radien in Seewasser von 38 ° die Spitzen nicht jedesmal schnell zurück, aber sie zerfiel doch auch sogleich in viele Stücke, als ich sie ganz in Seewasser von 37,1 ° fallen ließ. Nur der Rumpf mit den fünf Paar Ansätzen der zehn Radien blieb ungetheilt. Findet diese thermische Autotomie nicht sofort nach dem Hineinwerfen des Thieres in das 37 ° warme Seewasser statt, so geschieht das Auseinanderfallen bei der Berührung. Faßt

man nämlich das symmetrisch zusammengeballte Thier mit der Pinzette an, so behält man regelmäßig das erfaßte Stück in derselben. Ebenso bei 36,5 und 37,5°. In diesem Intervall scheint die Brüchigkeit — auch die Farbstoffabgabe — ihr Maximum zu erreichen. Wenigstens geht in demselben die Beweglichkeit am schnellsten verloren. Bei 38—39° ziehen sich zwar die Crinoiden auffallend schnell und symmetrisch melonenförmig zusammen, zerfallen aber nicht immer von selbst; bei 35—36° ist zwar die Brüchigkeit enorm, aber das Zusammenballen weniger ausgesprochen, doch sind wahrscheinlich diese Angaben nicht allgemein gültig.⁴ (30, p. 210, 211.) Soviel von Preyers Untersuchungen.

Dabei darf für *Antedon rosacea* als gewöhnliche Temperatur etwa 13—15° C. gelten. Nehmen wir an, daß auch andere Comatuliden auf thermische Reize hin autotomieren, so dürften für in Freiheit lebende Individuen in den gegebenen vertikalen und horizontalen Temperaturdifferenzen des Meeres (man denke vor allem an die stellenweise sehr erheblichen Temperaturdifferenzen von warmen Meereströmungen und des umgebenden und unterlagernden Wassers, an das Zusammentreffen warmer und kalter Strömungen, Überlagerung und partieller Vermischung derselben) genugsam thermische Reize für autotomische Ablösung von Arm- bzw. Radienteilen vorhanden sein, um so mehr, als wir für eine Reihe von Spezies, und zwar nicht nur für arktische oder antarktische Formen, den festgestellten Bodentemperaturen nach, eine ziemlich niedrige Temperatur ihres gewöhnlichen Mediums annehmen dürfen, wobei der zweifellos berechtigten Reflexion, daß Spezies, welche gewöhnlich bei niederen Temperaturen leben, auch bei geringeren Temperatursteigerungen autotomieren, besondere Beachtung zu schenken ist.

Durch den Akt der Autotomie wird die Oberfläche und damit der Reibungswiderstand des Tieres verringert, was ihm die Rückkehr in tiefere Schichten und in normale Temperaturverhältnisse erleichtern dürfte. Hierin wird wohl der Nutzen der thermischen Autotomie für das Individuum zu erblicken sein. Bei den in gewöhnliche Temperaturverhältnisse zurückgelangten Tieren vollzieht sich sodann die Reparation der autotomierten Teile.

Auch bei Anwendung elektrischer Reize erfolgt Autotomie bei *Antedon rosacea*. Preyer (op. c., p. 210) stellte bei elektrischer Reizung sowohl Autotomie des ganzen Tieres als auch Zerfall der isolierten Radien fest. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei zentraler elektrischer Tetanisierung eines Tieres unter Wasser alle Radien nacheinander bis auf einen abfallen; erst wenn dieser für sich elektrisch gereizt wird, fällt auch er ab.¹⁾

¹⁾ An dieser Stelle sei bemerkt, daß vielleicht auch manche Comatuliden, welche Würte von Cysten bildenden Myzostomiden sind, autotomisch die Arme abwerfen, um sich der lästigen Parasiten zu entledigen (das würde unter den Begriff der „Autotomie parasitaire“ von Giard fallen). Dies wird noch wahrscheinlicher, wenn wir in Betracht ziehen, dass von *Asterias richardi* und *Solasterias neglecta* Autotomie eines mit *Myzostomum asteriae* infizierten Radius bekannt ist (vgl. hierüber Rigggenbach 26, p. 805).

Außer bei *Antedon rosacea* ist Autotomie bei *Antedon phalangium* direkt beobachtet. Rüggenbach (26, p. 811) hat festgestellt, „daß auch diese Art hohes Selbstverstümmelungsvermögen besitzt“. Nebenbei bemerkt fand derselbe Autor bei *Antedon rosacea*, daß durch den Verlust des weichen Kelchinhaltens die Fähigkeit zur Autotomie nicht eingebüßt wird (27, p. 588).

Nach alledem sind wir wohl zu der Annahme berechtigt, daß die Autotomie bei in Freiheit lebenden Comatuliden eine nicht seltene Erscheinung ist. Wenigstens kann ich mir nicht gut vorstellen, daß Tiere, welche bei künstlicher Reizung sich als Virtuosen der Autotomie erweisen, diese Fähigkeit unter natürlichen Bedingungen vermissen lassen, um so mehr, als durch ihre bedeutende, bei so vielen Spezies festgestellte Regenerationskraft reichlich Garantie für den Ersatz der Amputate gegeben ist. Die geringe intravitale Bruchfestigkeit der Syzygien, die Aussicht einer geraden Bruchfläche der Armweichteile bei Durchbruch in einer Syzygie, sowie die besonders günstigen Bedingungen, welche die Hypozygien wachsenden Regeneraten darbieten, machen es wahrscheinlich, daß die Syzygien, wohl neben den modifizierten Synarthrienen zwischen den beiden Costalien und besonders dem ersten und zweiten Brachiale, im Dienste der Autotomie stehen, daß sie quasi Werkzeuge, Organe derselben repräsentieren.

Da also allem Anschein nach ein Teil der bei Comatuliden so häufigen Regenerationsprozesse infolge autotomischer Amputation auftritt, füglich hier die Autotomie als eine Veranlassung der Regeneration zu betrachten ist, so erscheint bei der grossen Rolle, welche die Armregeneration für die Formentwicklung bei Comatuliden besitzt, auch die Autotomie, als eine primäre Veranlassung dieser Formentwicklung, hier in einem sehr bedeutungsvollen Lichte.

J. J. H.

Literaturverzeichnis.

1. Müller, J. Über den Bau des Pentacrinus caput Medusae. Berlin 1843. (Abh. d. K. Akad. d. Wiss. a. d. J. 1841).
2. — Über die Gattung Comatula Lam. und ihre Arten. Berlin 1849 (Abh. d. K. Akad. d. Wiss. 1847).
3. Carpenter, P. H. Report upon the Crinoidea collected during the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Part I. — General Morphology with descriptions of the stalked Crinoids. Chall. Rep. Zool. vol. XI. 1884.
4. — Report on the Crinoidea coll. d. the Voyage of H. M. S. Challenger d. the years 1873—1876. Part. II. — The Comatulæ. Chall. Rep. Zool. Vol. XXVI. 1888.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 241

5. — On certain points in the Anatomical Nomenclature of Echinoderms. The Ann. and Mag. of Nat. Hist. ser 6. Vol. VI. 1890.
6. Bell, F. J. On the Echinoderms coll. d. the voyage of H. M. S. „Penguin“ and by H. M. S. „Egeria“ when surveying Macclesfield Bank. Proc. Zool. Soc. London, May 1, 1894.
7. Hartlaub, C. Beitrag zur Kenntnis der Comatulidenfauna des Indischen Archipels. Nova Acta d. Kgl. Leop. - Carol. Deutsch. Ak. d. Naturf. Bd. LVIII, No. 1 1891.
8. — „Albatross“ Reports XVIII. Die Comatuliden. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXVII, No. 4. 1895.
9. Koehler, R. Résultats scientifiques de la Camp. du „Caudan“ dans le Golfe de Gascogne. Echinoderms. Ann. Univ. Lyon. XXVI. 1896.
10. Döderlein, L. Bericht über die von Herrn Prof. Semon bei Amboina und Thursday Island gesammelten Crinoidea. Jen. Denkschriften Bd. VIII, Semon Forschungsber. Bd. V.
11. Bather, F. A. Suggested Terms in Crinoid Morphology. Ann. Mag. Nat. Hist. ser 6. Vol. IX, 1892.
12. — The Term „Syzygy“ in the Description of Crinoids. Zool. Anz. Bd. XIX, 1896.
13. Bosshard, H. Zur Kenntnis der Verbindungsweise der Skelettstücke der Arme und Ranken von *Antedon rosacea* Linck (*Comatula mediterranea* Lam.) Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 34, 1900.
14. Poutalès, L. F. de. Contributions to the Fauna of the Gulf Stream at great depths. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. I, No. 6. 1867.
15. — Reports on the Dredging Operations of the U. S. Coast Survey Str. „Blake“. Crinoids. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. V, No. 9, 1878.
16. Springer, Fr. *Uintocrinus*: Its Structure and Relations. Memoirs of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXV, No. 1, 1901.
17. — *Actinometra iowensis*. A new unstalked Crinoid from the Florida Reefs. Bull. from the Laboratories of Natural History, St. Univ. of Iowa. Vol. V, No. 3, 1903.
18. Perrier, E. Recherches sur l'anatomie et la régénération des bras de la *Comatula rosacea*. (*Antedon rosaceus*, Linck) Arch. de Zool. exp. et gén. Tome II, 1873.
19. Przibram, H. Experimentelle Studien über Regeneration. Vorl. Mitteilung. Biol. Centralblatt. Bd. 20, 1900.
20. — Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv für Entwickelungsmechanik d. Organismen. Bd. 11, 1901.
21. Marshall, A. Milnes. On the Nervous System of *Antedon rosaceus*. The Quart. Journ. Microscop. Science. Vol. XXIV. New Series. 1884.

242 Wilhelm Minckert: Über Regeneration bei Comatuliden nebst

22. Dendy, A. On the Regeneration of the Visceral Mass in *Antedon rosaceus*. Stud. Biol. Lab. Owens College Vol. I, 1886. Nach Referat im Zool. Jahresbericht für 1886. 1888.
 23. — Description of a Twelve-armed Comatula from the Firth of Clyde. Proc. Physic. Soc. Edinburgh Vol. IX, 1886. Nach Referat im Zool. Jahresbericht für 1886. 1888.
 24. Chadwick, Herbert C. On an Abnormal Specimen of *Antedon rosacea*. The Ann. a. Mag. of Nat. Hist. ser. 7. Vol. XII, 1893.
 25. Danielssen, D. C. Den Norske Nordhavs - Expedition 1876 —78. XXI. Zool. Crinoida. Christiania. 1892.
 26. Riggensbach, E. Die Selbstverstümmelung der Tiere. Erg. d. Anat. u. Entwickelg. Bd. XII, 1902.
 27. — Beobachtungen über Selbstverstümmelung. — Zool. Anz. Bd. XXVI, 1901.
 28. Sars, Michael. Mémoires pour servir à la connaissance des Crinoïdes vivants. Christiania. 1868.
 29. Carpenter, W. B. Researches on the Structure, Physiologie and Development of *Antedon* (Comatula, Lamk) *rosaceus*. Part. I. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 156, 1866.
 30. Lovén, S. Phanogenia, ett hittills okändt släkte af fria Crinoideer. Öfersigt. af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. XXIII, 1866.
 31. Preyer, W. Ueber die Bewegungen der Seesterne. Eine vergleichend physiologisch - psychologische Untersuchung. Zweite Hälfte., Mitteilungen a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VI. 1886—87.
-

Tafelerklärung.

In allen Figuren bedeutet:

<i>a</i> Axillare	<i>ca</i> Costale axillare	<i>p</i> Palmare
<i>ar</i> Arm	<i>d</i> Distichale	<i>pa</i> Palmare axillare
<i>b</i> Brachiale	<i>da</i> Distichale axillare	<i>r</i> Radiale
<i>c</i> , Costale I	<i>g</i> Gelenk	<i>s</i> Syzygie

Die übrigen Bezeichnungen werden bei den einzelnen Figuren erklärt.

Die schematischen Figuren beziehen sich auf Arten der Genera *Antedon* und *Actinometra*.

T a f e l VII.

- Fig. 1. Proximale Partie eines Radius von *Antedon brevipinna* Pourt. Dorsalsicht. Die Ornamente auf der Dorsalfläche der Skelettstücke sind weggelassen. Pinnulae (ventral gelegen) sind nicht sichtbar. Grenze zwischen schwarzer und weißer Färbung ist die Syzygie (*s*) zwischen drittem (*b*₃) und viertem Brachiale (*b*₄). Von *b*₄ incl. ab in allen Armen regenerierte Glieder. 4:1.

Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygien. 243

- Fig. 2 Dille eines abgebrochenen Cirrus mit regenerativer Anlage eines neuen von *Antedon brevipinna* Pourt. Halbschematisch. *z* Die zapfenförmige, aufwärts gerichtete regenerative Anlage des neuen Cirrus in der centralen Öffnung der Dille (Axialkanal des alten Cirrus). *u* Untere, dem Scheitel der Centrodorsale zugekehrte Seite; *o* obere, dem Radialpentagon zugekehrte Seite. 9:1.
- Fig. 3. Alte Cirrusdille mit in Regeneration begriffenem Cirrus vom selben Exemplar. Halbschematisch. Der Cirrus zeigt distal eng aufeinanderfolgende Ringfurchen, proximal kurz-cylindrische, schon differenzierte Cirralien. *u*, *o* wie bei Fig. 2. 6:1.
- Fig. 4. Cirrus von *Antedon carinata* Lamck, in partieller Regeneration begriffen. *c₅* Fünftes Glied des ursprünglich vorhandenen Cirrus. *rc* In Regeneration begriffene Cirralien. *x* Grenze zwischen diesen und den nicht regenerierten Cirralien. 4:1.
- Fig. 5. Reproduktives Armregenerat. Schematisch. Dorsalansicht. *bs* Die in Regeneration begriffene Brachialserie. Hier, wie in den folgenden Figuren, sind die Pinnulae nicht mit dargestellt.
- Fig. 6 u. 7 veranschaulichen augmentative Armregenerate in dorsaler Ansicht.
- Fig. 6. Duplikatives Armregenerat. Schematisch. In regenerativer Neubildung begriffen: ein Axillare mit zwei Armen.
- Fig. 7. Multiplikatives Armregenerat. Schematisch. Gleichzeitig in regenerativer Neubildung begriffen: zwei Axillarien und drei Arme.
- Fig. 8. Radius mit zwei sekundären Armen. Schematisch Dorsalansicht. In jedem Arm befindet sich eine Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale.
- Fig. 9, 10 u. 11 veranschaulichen diesen Radius nach erfolgtem Durchbruch des rechten Armes in der Syzygie zwischen drittem und viertem Glied und eingetretener reproduktiver Regeneration einerseits (Fig. 9) und augmentativer Regeneration andererseits (Fig. 10 u. 11).
- Fig. 9. Reproduktives Regenerat auf der Basis des hypozygalen, dritten Brachiale des rechten Armes. Das Amputat ist gleich dem Regenerat (*bs*). Eine Gestaltveränderung erleidet der Radius nicht.
- Fig. 10 u. 11. Augmentative Regenerate auf der Basis des hypozygalen dritten Brachiale des rechten Armes.
- Fig. 10. Duplikatives Regenerat (*da, ar*). Entstehung einer viergliedrigen Distichalserie (*d₁,da*), deren Axillare mit dem dritten Distichale syzygial verbunden ist, ferner zweier tertiärer Arme. Dadurch findet eine Erhöhung der Armzahl des Radius statt.
- Fig. 11. Multiplikatives Regenerat. (*da, ar*) Entstehung einer viergliedrigen Distichalserie, deren Axillare mit dem dritten Distichale syzygial verbunden ist, ferner einer zweigliedrigen Palmarserie, eines tertiären und zweier quartären Arme. Die Armzahl des Radius wird hierdurch verdoppelt.
- Fig. 12, 13 u. 14 veranschaulichen schematisch einige Stadien der Formentwicklung eines Radius vom Typus von *Antedon multiradiata*

Carp. u Actinometra paucicirru Müll. bei Zugrundelegung duplikativer Regeneration. Die regenerativ repitierten, durch ihre Verbindungsweise den Charakter der Teilungsserien bestimmenden, untersten Brachialien sind durch Schraffierung hervorgehoben.

- Fig. 12. Ein Radius der zehnarmigen Grundform mit zwei sekundären Armen, in Dorsalansicht. Das erste mit dem zweiten Brachiale, sowie das zweite mit dem dritten gelenkig, das dritte mit dem vierten syzygial verbunden.
- Fig. 13. Derselbe Radius nach erfolgtem Durchbruch beider sekundären Arme in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale und eingetretener duplikativer Regeneration. Es sind zwei viergliedrige Distichalserien entstanden, deren Glieder in der gleichen Weise verbunden sind, wie die ersten vier Brachialien der sekundären Arme des ursprünglichen Radius. Von *da* incl. an in Regeneration begriffene Glieder. Die neugebildeten vier tertiären Arme zeigen dieselbe Verbindungsweise ihrer ersten vier Brachialien (schraffiert), wie die sekundären Arme des ursprünglichen Radius. Damit ist der Charakter der folgenden Teilungsserien festgelegt.
- Fig. 14. Derselbe Radius nach erfolgtem Durchbruch der vier tertiären Arme in der Syzygie zwischen drittem und viertem Brachiale und eingetretener duplikativer Regeneration an allen vier Armen. Es sind vier viergliedrige Palmarserien entstanden, deren Glieder ebenso verbunden sind, wie die ersten vier Brachialien der vier tertiären Arme des in Fig. 13 abgebildeten Stadiums. Von *pa* incl. an in Regeneration begriffene Glieder. Die neu gebildeten acht quartären Arme zeigen dieselbe Verbindungsweise ihrer ersten vier Brachialien (schraffiert), wie die vier tertiären Arme des vorhergehenden Entwicklungsstadiums und die sekundären Arme des ursprünglichen Radius. Damit ist der Charakter weiterer Teilungsserien (Postpalmarserien) festgelegt.
- Fig. 15 veranschaulicht schematisch die Aufeinanderlagerung eines hypo- und epizygalen Brachiale (*ep, hyp*) bei etwa 20facher Vergrößerung in Dorsalansicht. *l* Kalkleisten, *f* Furchen der syzygialen Flächen.
- Fig. 16 zeigt schematisch eine Strecke einer Syzygie bei stärkerer Vergrößerung *l* Kalkleisten. *f* Furchen.
- Fig. 17. Skulptur einer syzygialen Fläche, schematisch, bei etwa 30facher Vergrößerung. *v* Ventrals (ambulacrale) Seite. *d* Dorsalseite, *l* Radiale Kalkleisten, einfach und geteilt. *f* Furchen zwischen den Leisten. *ax* Axialkanal des Armes.
- Fig. 18 veranschaulicht schematisch die Stellung der Syzygien und Gelenke zur Längsachse des Armes in mittleren und distalen Armpartien. Die Syzygien (*s*) stehen alle senkrecht zu dieser, sind mithin einander parallel. Die Gelenkverbindungen (*g*) stehen mehr oder weniger schräg zu derselben.

