

Die Entwicklung der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen.

Von

Dr. phil. et med. Richard Semon,

Privatdocent an der Universität, Assistent am anatomischen Institut in Jena.

Hierzu Tafel VI—XII.

Einleitung.

Diese Arbeit entstand während eines 10monatlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel (November 1885 bis Oktober 1886). Der Königlich preußischen Regierung, die mir für diese Zeit einen Arbeitstisch an der Station zur Verfügung gestellt hat, sage ich jetzt, wo die letzte der dort von mir unternommenen Arbeiten erscheint, meinen verbindlichsten Dank.

Zunächst war es mir nur darum zu thun, das von METSCHNIKOFF entdeckte Larvennervensystem der Auricularia zu untersuchen, bald aber dehnte ich meine Beobachtungen auch auf die anderen Organsysteme aus, und indem ich mich bemühte, die Entwicklung des Tieres von den frühesten, mir zugänglichen Stadien bis zur völligen Ausbildung zu verfolgen, entstand der erste Teil dieser Arbeit. Fußend auf der vortrefflichen Grundlage, die J. MÜLLER, BAUR, METSCHNIKOFF und SELENKA geschaffen, gelang es mir, einen ziemlich genauen Einblick in Anlage und Ausbildung fast sämtlicher Organe und Gewebe zu erhalten. Ausnahme hiervon macht allein das Genitalsystem.

Um eine gute Anschauung auch von dem Habitus der Larven und Jugendformen zu geben, sind auf Taf. VI Habitusbilder auf schwarzem Grunde hergestellt worden. Sollte der Zweck erreicht sein, so ist dies in erster Linie der Kunst und dem eindringenden Verständnis des Herrn Lithographen A. GILTSCH zu danken, der meine Originalzeichnungen auf schwarzen Grund übertragen und dabei nur zu ihrem Vorteil verändert hat.

Während meines Neapler Aufenthalts war ich für meine Arbeit vom Meere selbst wenig begünstigt. Der pelagische Auftrieb war fortdauernd arm an Echinodermenlarven, und besonders die älteren Stadien der Synapta waren außerordentlich selten¹⁾. Ich

1) Ich will hier einige Bemerkungen über das Vorkommen der pelagischen Larven der Echinodermen und das Verhältnis zur Geschlechtsreife des entwickelten Tiers einflechten. Auricularien fanden sich im Auftrieb während meines Neapler Aufenthalts im November bis Februar; im März wurden sie selten und verschwanden im April; dann fanden sich wieder einige wenige im Juli. Anfang August war das Meer ruhig und der Auftrieb an anderen Tieren nicht gerade arm; dennoch fand ich keine Echinodermenlarve. Endlich tauchten dieselben wieder im Oktober auf. Es ließe sich nun vielleicht annehmen, daß die Synapten jährlich 2 oder 3 Perioden der Eireife besitzen oder aber, daß einige Individuen im Winter, andere im Juli, wieder andere im Herbst geschlechtsreif werden. Man hat indessen, ehe man sich über diese Verhältnisse irgend welchen Schluß erlauben darf, andere für diesen Punkt wichtige Faktoren in Rechnung zu ziehen, nämlich: erstens die Strömungen, die uns die Tiere zuführen, und zwar horizontale und vertikale, und zweitens die Temperatur und die sonstige Beschaffenheit der Meeresoberfläche, die die Tiere zu gewissen Zeiten dazu zu bringen scheint, sich in größere Tiefen zurückzuziehen. Daß letztere Faktoren für das Auftreten der pelagischen Tiere eine höchst wichtige Rolle spielen, dafür spricht der Umstand, daß die Perioden des Auftretens und Verschwindens einer Larvengattung fast immer zusammenfallen mit dem gleichen Verhalten anderer, oft wenig verwandter Larven. Sind viele Auricularien im Auftrieb, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sich viele Pluteus und hin und wieder auch Bipinnarien finden werden. Werden die einen selten und verschwinden ganz, so gilt dies fast stets auch für die anderen Klassen, und tritt nach langem Fehlen aller Echinodermen im Auftrieb — wobei letzterer deshalb durchaus noch nicht überhaupt arm an pelagischen Tieren zu werden braucht — plötzlich wieder beispielsweise Pluteus paradoxus auf, so kann man sicher darauf rechnen, auch andere Plutei oder Auricularien etc. zu finden. Ich glaube fast, daß sich Auricularien das ganze Jahr hindurch vorfinden, daß sie aber im Hochsommer in größerer Tiefe und deshalb weiter entfernt von der Küste leben und nur durch besonderen Zufall einmal während gewisser Perioden in unsere Hände gelangen. Wie gesagt, traten in Neapel im Juli 1886 während einer Woche sporadisch Auricularien auf, zusammen mit Pluteus paradoxus und wenigen Echinidenplutei. Als bald darauf wieder alle Echinodermenlarven aus dem Auftrieb verschwanden, ohne daß dieser Umstand durch stürmisches Meer, nördliche Winde (die die pelagischen Tiere aus dem Golf von Neapel heraustreiben) oder auch durch das Verschwinden der anderen pelagischen Tiere aus dem Auftrieb erklärbar war,

habe das spärliche Material von älteren Stadien, was in meine Hände gelangt ist, möglichst allseitig auszunützen versucht. Natürlich bilde ich mir nicht ein, nun auch in allen Punkten das Richtige getroffen zu haben; hoffentlich ist es mir aber geglückt, alle Hauptpunkte klar und richtig darzustellen.

Echinodermlarven, besonders die späteren Stadien, müssen lebend, auf Totalpräparaten und auf Schnitten untersucht werden. Keine dieser drei Untersuchungsmethoden ist entbehrlich. Um Serienschnitte zu machen, muß man die Tiere in Paraffin einschließen, und dabei gehen viele der kleinen Objekte verloren. Dieser Umstand ist außerordentlich störend in Anbetracht der Seltenheit und Kostbarkeit gewisser Entwicklungsstadien.

Durch Herrn Professor OSCAR HERTWIG lernte ich ein einfaches Mittel kennen, um diesem Übelstande zu begegnen — leider erst nach meiner Abreise von Neapel. Es besteht darin, die Eier oder Larven nach voraufgegangener Fixierung und Färbung auf ein Stück Leber oder Eiweiß aufzukleben (ich bediene mich zum Aufkleben des MAYER'schen Eiweiß-Glyceringemisches) und dann mit diesem Stück zusammen einzubetten und zu schneiden. Man verliert nämlich die meisten Objekte im ätherischen Öl oder im Paraffin, und dieser Verlust unterbleibt, wenn man ein größeres Objekt, das sich direkt mit der Pincette anfassen läßt, in die verschiedenen Flüssigkeiten überzuführen hat. Auch wird die Orientierung vor dem Schneiden erleichtert.

Über die sonstige Methodik habe ich nichts zu sagen. Die Echinodermlarven sind prachtvolle Objekte sowohl für Beobachtung am Lebenden als auch für jede Art von Färbung und Imprägnierung mit Metallsalzen. Auch das Einschließen in Paraffin und Anfertigen von beliebig dünnen Serienschnitten gelingt leicht ohne Schrumpfung der Teile und ohne Veränderung oder Zerreißung der Gewebe, wenn man die allbekannten Vorsichtsmaßregeln (sorgfältige Fixierung, Färbung mit stark alkoholischen

begann ich mit dem MÜLLER'schen Netz in Tiefen von 10, 20—30 und 50 Meter zu fischen. Der Erfolg war ein durchaus negativer. Es wird Sache sorgfältigen Studiums und lange fortgesetzter Beobachtung sein, diese dunkeln, aber interessanten Verhältnisse aufzuklären. Bis wir nicht alle Faktoren kennen, die das Auftreten und Verschwinden pelagischer Tiere beeinflussen, ist es unstatthaft, aus eben jenem Auftreten auf den einzelnen Faktor der Geschlechtsreife Rückschlüsse zu ziehen.

Lösungen, allmähliche Überführung von einem Medium in das andere etc.) anwendet.

In dem zweiten Teile der Arbeit, der von der Phylogenie der Echinodermen handelt, gebe ich diejenigen Ideen und Anschauungen wieder, die mir bei genauer Untersuchung der Holothurienentwicklung aufstiegen, die ich sofort durch Vergleichung mit der Entwicklung der anderen Echinodermenklassen zu erweitern und befestigen suchte und die ich später noch an der Hand der vergleichenden Anatomie nachgeprüft habe.

Meine Auffassung der Entstehung der radiären Gliederung der Echinodermen, der Homologieen zwischen den verschiedenen Klassen und der genealogischen Verknüpfung letzterer weicht in vielen Punkten von den bisher vertretenen Anschauungen diametral ab. Nur GÖTTE hat in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Comatula (4) einige, bisher wenig beachtete Gedanken über die Bedeutung der Primärtentakel bei der Bildung der Arme und über die Orientierung der Larven bei der Vergleichung ausgesprochen, mit denen ich ganz übereinstimme, und auf die ich auf anderem Wege und unabhängig von ihm selbst gekommen bin. Natürlich gehört ihm die volle Priorität. In anderen wichtigen Punkten muß ich auch von ihm durchaus abweichen, so in der vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Würdigung des Wassergefäßsystems, dem er es abspricht, die führende Stellung beim Eintritt der radiären Gliederung einzunehmen. Ganz unverständlich ist es mir, daß er schließlich die Crinoiden im weiteren Sinne als die Stammgruppe oder die der Stammgruppe am nächsten stehende Klasse auffassen will. Die Crinoiden sehe ich als die am stärksten umgebildete, von der Stammform am weitesten entfernte Echinodermenklasse an. Von ihnen die anderen Klassen ableiten zu wollen, heißt in genau denselben Fehler verfallen, den man früher beging, indem man die Asteriden oder die Holothurien an die Wurzel des Stammbaums stellte.

Ich habe mich bemüht, in dem allgemeinen Teile in gleichmäßiger Weise die vergleichende Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie zu berücksichtigen, und habe auch die Paläontologie in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen.

Wenn die vergleichende Entwicklungsgeschichte den Löwenanteil davon getragen hat, so liegt dies nicht daran, daß ich die Bedeutung dieses Zweiges morphologischer Forschung für die Lösung genealogischer Probleme überschätze, sondern allein daran,

daß die Ontogenie in unserem speziellen Falle in vielen Beziehungen die einzige Führerin ist, welche uns wenigstens einige Fingerzeige dafür giebt, wie wir bei der Vergleichung vorzugehen, was wir voranzustellen, was für mehr nebensächlich zu erklären haben. Ich weiß wohl, daß andere Tierklassen und Ordnungen eine andere Behandlungsweise gestatten und erfordern, aber auch in diesen Fragen muss man individualisieren und die Methode dem Gegenstand anpassen. Jedenfalls scheint mir meine Auffassungsweise mit keiner vergleichend-anatomischen Thatsache in Widerspruch zu stehen und eine ganze Anzahl bisher unverständlicher Punkte in befriedigender Weise zu erklären.

ERSTER ABSCHNITT.

Die Ontogenie der *Synapta digitata*.**1. Die ersten Entwicklungsstadien.****Furchung.**

Über die ersten Entwicklungsstadien von der Furchung bis zur Ausbildung der sogenannten Auricularialarve habe ich keine eigenen Beobachtungen anstellen können, da diese Stadien während meines Aufenthalts in Neapel im Auftriebe nicht vorkamen, und sich auch zu künstlicher Befruchtung keine Gelegenheit bot¹⁾.

Glücklicherweise haben wir aber durch die ausgezeichneten Untersuchungen SELENKA's (30) über die ersten Entwicklungsvorgänge, besonders über die Furchung genügende Aufschlüsse erhalten, und nur die Frage nach der Anlage des Mesenchyms ist noch nicht als sicher entschieden anzusehen. Der Vollständigkeit halber will ich auch diese Vorgänge kurz berichten und verweise im übrigen auf die ausführliche Arbeit SELENKA's.

1) Man brachte mir zwar wiederholt Exemplare von *Synapta digitata*, deren Eischläuche strotzend mit großen, der Reife nahen Eiern gefüllt waren. Immer aber war noch das Keimbläschen groß und deutlich sichtbar, und selbst in einem Falle, wo eine *Synapta digitata* reifes, bewegungsfähiges Sperma besaß, fand sich kein einziges befruchtungsfähiges Ei. Diese Erfahrung mußte ich die ganze Zeit über machen, ob sich nun Auricularien im Auftrieb vorfanden oder nicht. Ich nehme an, daß diese Erscheinung, die auch schon SELENKA (30) aufgefallen ist, damit zu erklären ist, daß die Eier der einzelnen Tiere nicht gleichzeitig, sondern successive zur Reife kommen und die jedesmal reifen sofort befruchtet werden und ins Freie gelangen.

Das Ei der *Synapta digitata* gehört wie dasjenige fast aller Echinodermen zu den alecithalen, das heißt den Eiern, in welchen das Dentoplasma gleichmäßig im Protoplasma verteilt ist. Die künstliche Befruchtung ist bisher erst einmal ausgeführt worden; und zwar ebenfalls durch SELENKA, der das Eindringen des Spermatozoons in den Dotter unter dem Mikroskope beobachtet hat.

Nach vollzogener Befruchtung hebt sich die Eihaut vom Ei ab und die Furchung beginnt. Die Furchung ist eine äquale, und zwar zeigen die Eier „eine Regularität der Furchung, wie sie bisher bei keinem tierischen Eie bekannt geworden.“ 9mal hintereinander halbieren sich sämtliche Zellen, so daß nacheinander 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 und 512 Zellen gefunden werden. Dann pausiert die Weiterentwicklung, und die Gastrulation tritt ein. SELENKA definiert diesen Typus der äqualen Furchung, den er „reguläre Furchung“ nennt, und der bisher allein bei *Synapta* beobachtet worden ist, folgendermaßen: „Die (durch den Eipol gehende) Eiaxe wird zur Längsaxe der Gastrula. Die Furchungsebenen schneiden mit Ausnahme der beiden ersten, senkrecht zu einander stehenden vertikalen, abwechselnd in horizontaler und vertikaler Richtung ein. Jede Furchungsphase bewirkt gleichzeitige Halbierung aller Furchungszellen, welche daher bis zum Ablauf der Furchung während jeder Teilungsphase untereinander nahezu gleich groß sind, und deren Zahl ein Multiplum von 2 ist. Die ersten beiden Blastomeren kennzeichnen die rechte und linke Hälfte des zukünftigen Embryos.“

Gastrulation.

Ist die Furchung beendet, was bei *Synapta*, wie erwähnt, nach Ablauf der 9. Teilungsphase der Fall ist, so besteht die Blastula aus einem Kugelmantel von überall gleicher Dicke; 512 genau gleich große Zellen setzen ihn zusammen. Das Innere der Furchungshöhle wird von dem sogen. Gallertkern eingenommen. Beginnt nun die Gastrulation damit, daß an einem der beiden, bisher vollkommen gleich gestalteten Pole eine rasche Zellvermehrung durch Teilung anhebt, und dieser Teil sich in die Furchungshöhle invaginiert, so entwickeln gleichzeitig sämtliche Zellen auf ihrer Außenseite Wimpern, die Gastrula beginnt innerhalb der Eihaut zu rotieren, sprengt bald darauf die Hülle und wird zur freischwärmenden Larve.

Der eingestülpte Urdarm wächst indessen weiter gegen das Innere hinein, wobei er sich frühzeitig nach einer Seite

zu neigen beginnt, die später zur Dorsalseite der Larve wird. Erst wenn der Urdarm etwa die Mitte der Furchungshöhle erreicht hat und eine starke dorsale Neigung zeigt, erfolgt die Anlage des Mesenchyms.

Mesenchymbildung.

Es ist bemerkenswert, daß bei den Echiniden und Ophiuriden, bei welchen diese Verhältnisse untersucht sind, die Mesenchymbildung der Einstülpung des Urdarms vorhergeht, bei den Holothuriern (Synapta) aber derselben folgt. Es ist schwer zu entscheiden, welche Aufeinanderfolge wir als die typische, weniger modifizierte anzusehen haben. Bis dahin verliefen die Vorgänge bei Synapta in hervorragend typischer, regulärer Weise. Ich sehe daher durchaus keinen Grund, nun die bei Synapta beobachtete Reihenfolge für die modifizierte, die der anderen Echinodermen für die palingenetische zu halten. Uns fehlt eben jedes Kriterium, um in dieser Frage ein entscheidendes Urteil fällen zu können.

Die Mesenchymbildung selbst soll nach SELENKA so vor sich gehen, daß an der Spitze des Urdarms zwei Zellen hervortreten, die sich in einigen Stunden vom Urdarme ablösen und sich an beliebige Stellen der Ektodermwand anlegen. SELENKA schließt aus diesen Beobachtungen, daß die betreffenden Zellen die „Urzellen des Mesenchyms“ seien. Dieselben scheinen aber erst mehrere Stunden später durch Weitervermehrung das Mesenchym zu bilden. Allerdings beobachtete SELENKA nicht selten Larven, bei welchen das freie Ende des Urdarms wie mit sternförmigen Zellen besetzt erschien. Er hält solche Bildungen aber für pathologisch, eine, wie mir scheint, etwas willkürliche Annahme.

Bekanntlich führen HATSCHKE (8 u. 9) und SELENKA (29, 30, 31) die Mesenchymzellen bei den Echinodermen auf zwei symmetrisch gelegene „Urzellen des Mesenchyms“ zurück, die mit den „Urzellen des Mesoblasts“ bei Würmern, Mollusken, Arthropoden u. s. w. zu vergleichen, denselben sogar vielleicht homolog zu setzen wären. Unzweifelhaft sind die diesbezüglichen Beobachtungen SELENKA's für Ophiuriden und für Echiniden viel beweisender als für Holothuriern (Synapta). Aber auch bei ersteren darf man wohl angesichts des so entschiedenen Widerspruchs von METSCHNIKOFF (17 u. 18) die Frage noch nicht als definitiv entschieden ansehen.

Ich selbst habe eine Anzahl von Echinidengastrulae auf den betreffenden Stadien untersucht und Bilder erhalten, die recht gut

mit den Figuren von SELENKA übereinstimmen. Doch habe ich nur Totalpräparate gemacht, und möchte auf solche hin nicht mit apodiktischer Gewißheit behaupten, daß es regelmäßig nur zwei Zellen sind, von denen die Mesenchymbildung ausgeht. Diese Frage dürfte sich aber sicher entscheiden lassen, wenn man eine Anzahl von Larven in Schnittserien zerlegt.

Rückenporus, Hydroenterocölanlage¹⁾ und Larvenmund.

SELENKA hat ferner beobachtet, wie nach Abschnürung der Mesenchymzellen der Darm, dessen freies Ende sich schon früh gegen die Rückenfläche geneigt hatte, mit dem Ektoderm derselben in Kontakt tritt und sich im Rückenporus nach außen öffnet. „Unter Vermehrung seiner Zellen biegt er sich hierauf knieförmig ein und wendet sich, unter gleichzeitigem Längenwachstum in entgegengesetzter Richtung gegen die Bauchseite hin. Noch ehe er diese erreicht, wird die Kommunikation zwischen beiden Abschnitten des Urdarms nahe der Umbiegungsstelle unterbrochen und damit eine Scheidung des Urdarms in Darm und Vasocölomsack eingeleitet. Gleichzeitig erweitert sich das Vorderende des Darms ein wenig zu einem Kolben, welcher zum Vorderdarm der Larve wird.“

„Nach diesen Vorgängen erst gelangt der Vorderdarm in Kontakt mit dem Ektoderm, welches sich an der Berührungsstelle deutlich napfartig einbuchtet, bald in offene Verbindung mit dem Darms tritt und den Mund der *Auricularia*, den Larvenmund, bildet. Sowohl der Larvenmund wie der Vasocölomsack bilden ein einschichtiges Rohr, dessen Zellen Geißeln tragen.“

„Nachdem der Larvenmund entstanden ist, lockert sich die Verbindung des Vasocölomsacks mit dem Vorderarme mehr und mehr, bis endlich die vollständige Trennung erfolgt. Anfangs scheinen sämtliche Zellen des Vasocölomsacks Geißeln zu besitzen, nach dessen Loslösung vom Larvendarm bemerkte ich feine Wimperhärchen nur in der Nähe des Porus.“

Nach Ablauf dieser Vorgänge, die, wie erwähnt, allein von SELENKA beobachtet und in sehr anschaulicher Weise von ihm auf Taf. IX und Taf. X, Fig. 62—87 der citierten Arbeit (30) abge-

1) Nach dem Vorschlage LUDWIG's werde ich in folgendem die Anlage der Leibeshöhle Enterocöl, des Wassergefäßsystems Hydrocöl, beide vercinigt Hydro-Enterocöl nennen.

bildet sind, beginnt die Bildung der Wimperschnüre, das heißt, während bis dahin die ganze Oberfläche der Larve mit geißeltragenden Zellen bedeckt war, wirft nun ein Teil dieser Zellen die Geißeln ab und plattet sich ab. An anderen Stellen tritt eine Vermehrung der Geißelzellen ein, so daß diese Stellen wulstförmig über das Niveau der Oberfläche vorspringen.

Diese Wimperwulste oder Wimperschnüre haben eine ganz bestimmte Anordnung, die die Larve vor den Larven anderer Echinodermenklassen auszeichnet. Sie wird nun als *Auricularia* bezeichnet. Mit der Ausbildung der Wimperschnüre tritt die bilaterale Symmetrie deutlich hervor.

2. Die *Auricularia*.

Anordnung der Wimperschnüre. Körperform.

Die Wimperschnüre sind, wie schon erwähnt, lokale Ektodermverdickungen. Gleichzeitig verlieren die übrigen Ektodermzellen ihre Geißeln und platten sich ab. Durch die Ausbildung der Wimperschnüre wird die bis dahin nahezu eiförmige Körperform der Larve stark modifiziert.

In Figur 2 a—c, Tafel IX, habe ich mit Benutzung der J. MÜLLER'schen Abbildungen das Schema des Wimperschnurverlaufs dargestellt. Durch Vergleichung mit Taf. VI wird man sich daraus leicht die Entwicklung der Biegungen und Verschlingungen der Wimperschnur bis zur typischen *Auricularia*form klar machen können.

Der Urdarm hat zunächst ein bläschenförmiges Gebilde abgeschnürt, das wir, wie berichtet, nach außen münden sahen; die dadurch bezeichnete Seite wird als Dorsalseite der Larve bezeichnet. Darauf hat der Darm sich in die entgegengesetzte gewandt und sich mit einer entgegenwachsenden Ektodermeinstülpung in Verbindung gesetzt. Hierdurch ist die Ventralseite der Larve gekennzeichnet. In sie wird allmählich der ursprünglich polständige After (Gastrulamund) hineingezogen. Wir sehen nun, wie aus der ursprünglich wenig gewundenen Wimperschnur sich die sogenannte „longitudinale“ Wimperschnur der *Auricularia* herausbildet. Dieselbe verläuft longitudinal auf der Dorsalseite, wendet sich dann an den Polen auf die Ventralseite und hat, über und unter dem Munde herlaufend, an diesen Stellen queren Verlauf. Auf diese Weise entstehen auf der Ventralseite 3 Felder, die wir als vorderes, mittleres (oder Mund-) und hinteres (oder

After-) Feld bezeichnen wollen (Taf. IX, Fig. 2a, *Vf*, *Mf*, *Hf*). Das mittlere Feld ist gegen das vordere und hintere trichterartig eingezogen. Später wölbt sich das Vorderfeld mitsamt seiner Wimperschnur noch über das Mundfeld, so daß die Mundöffnung hierdurch überdacht wird (Taf. IX, Fig. 2c).

Letzterem Umstande ist es wohl zuzuschreiben, daß eine zweite von der longitudinalen unabhängige und mit derselben nicht zusammenhängende Wimperschnur bisher unbeachtet geblieben ist. Dieselbe umgibt zunächst den Mund in engerem Kreis als die longitudinale, später kommt sie mit ihm unter das vordere ventrale Feld zu liegen und läßt dann eine ansehnliche Schlinge in den Vorderdarm hineinhängen (Taf. VIII, Fig. 4, und Taf. IX, Fig. 2a—c). Sie ist es, die dem Mund aller Echinodermenlarven ein so eigen tümliches Aussehen verleiht und MÜLLER zu dem Vergleich desselben mit einer Hasenscharte veranlaßte. Von einem hasenschartenähnlichen Ausschnitt ist aber keine Rede. Die Täuschung wird durch die Wimperschnurschlinge hervorgebracht. Diese zweite, adonale Wimperschnur findet sich bei allen Echinodermenlarven.

Bekanntlich unterscheiden sich die Asteridenlarven von den Larven der anderen Klassen dadurch, daß sie zwei, nicht eine Wimperschnur besitzen. Diese recht befremdliche Thatsache findet eine einfache Erklärung dadurch, daß die zweite Wimperschnur der Asteriden — dieselbe umgibt ein Gebiet, welches dem vorderen Ventralfeld der Auricularia entspricht — von der bisher übersehenen adoralen Wimperschnur ihren Ausgang nimmt und dauernd mit ihr im Zusammenhang bleibt (Taf. VIII, Fig. 5 u. 6). Fig. 4, Taf. VIII zeigt die entsprechenden Verhältnisse bei einer Auricularia, und sieht man, daß bei letzterer die adonale Wimperschlinge ohne jeden Zusammenhang mit der Wimperschnur des vorderen Ventralfeldes ist.

Hieraus ergeben sich folgende, allgemein wichtige Sätze: Alle bilateralen Echinodermenlarven besitzen zwei getrennte Wimperschnüre, eine adonale und eine postorale. Die adonale Wimperschnur läßt bei sämtlichen Larven eine Schlinge in den Vorderarm hineinhängen. Bei den Asteridenlarven (Bipinnarien, Brachiolarien) liefert sie auch den Wimper saum, der das vordere Ventralfeld (Taf. IX, Fig. 3 *Vf*) umzieht. Bei den übrigen Larven (Ophiuriden- und Echinidenpluteus, Auricularia) wird der Saum für das vordere Ventralfeld (Taf. IX, Fig. 2 *Vf*) von der postoralen, nicht der adoralen Wimperschnur gebildet. Da aber bei allen Larvenformen zwei Wimperschnüre

vorhanden sind, besteht kein prinzipieller Unterschied in der Anordnung der Wimperschnüre zwischen den Asteridenlarven und den Larven der anderen Klassen. Die Differenz bezüglich der Umsäumung des vorderen Ventralfeldes bei *Auricularia* und *Bipinnaria* ist eine untergeordnete, keine prinzipielle.

Auf Tafel IX habe ich eine nach diesen Befunden veränderte Darstellung des J. MÜLLER'schen Schemas gegeben. Ich habe, um Raum zu sparen, nur eine Korrektur des *Auricularia*- und des *Bipinnariatypus* gegeben. Die Pluteuslarven schließen sich im Punkte der dorsalen Wimperschlinge unmittelbar an *Auricularia* an, und kann der Leser danach leicht selbst das MÜLLER'sche Schema ergänzen. Ich will hier gleich darauf hinweisen, daß durch die eben besprochenen Thatsachen die Übereinstimmung im Bau der bilateralen Larven der Echinodermen auch bezüglich der Anordnung ihrer Wimperschnüre von neuem klar zu Tage tritt. Ohne Zweifel sind ja manche Ähnlichkeiten, zum Beispiel die äußere Formähnlichkeit der *Bipinnarien* und *Auricularien* einerseits, der *Echiniden* und *Ophiuridenpluteus* andererseits, rein äußerliche, sozusagen zufällige. Die Pluteusarme in den beiden Klassen entsprechen einander keineswegs, sondern bilden sich aus topographisch ganz verschiedenen Teilen, worauf schon MÜLLER hingewiesen hat. Ebenso hat das ventrale Vorderfeld bei *Bipinnaria* einen ganz anderen Ursprung als die äußerlich so ähnliche Bildung bei *Auricularia*. Der Umstand aber, daß viele Ähnlichkeiten der bilateralen Echinodermenlarven nur scheinbar sind, giebt uns noch keineswegs die Berechtigung, nun alle Übereinstimmungen für rein äußerliche, durch analoge Lebensweise erworbene zu erklären und die durchgreifende Konformität des Gesamtbaues, welche in allen Hauptpunkten zu Tage tritt, gering anzuschlagen.

Während der Ausbildung und Entwicklung der Wimperschnüre hat sich die früher ovale Larve in ihrem dorsoventralen Durchmesser verkürzt; sie hat nunmehr die Form einer flachen, rechteckigen Schachtel. Dorsal- und Ventralfläche würden dem Boden und der Decke der Schachtel entsprechen. Die langen, lateralen Wände der Schachtel sind ausgehöhlt, die vordere Wand dagegen ist in eine pyramidenähnliche Spitze ausgezogen. Die Kanten der Schachtel werden im großen und ganzen von den Wimperschnüren gebildet, die gegen das Niveau des Körpers wulstförmig vorspringen. Über die eben beschriebenen Verhältnisse geben Fig. 1—4 auf Taf. VI und der Querschnitt einer Larve (Fig 1, Taf. X) Auskunft.

In den lateralen Seitenflächen bemerkt man nun noch rechts und links eigentümliche wimperschnurähnliche Gebilde (Taf. VII Fig. 1—4 *nst*). Dieselben bilden einen gestreckten, gegen die Ventralfläche offenen Winkel. Von der Spitze des Winkels strahlen faserähnliche Gebilde gegen den Teil der dorsalen Wimperschnur, die J. MÜLLER als „Aurikel“ bezeichnet. Von den beiden Enden des ganzen Gebildes strahlen ebenfalls faserähnliche Bildungen gegen die ventral gelegenen Teile der Wimperschnur aus, und zwar auf die Genden zu, wo die Wimperschnur vor und hinter dem Mund quer umbiegt. Da die lateralen Seitenflächen, in welchen diese Gebilde liegen, stark nach innen gewölbt und ausgehöhlt sind, kann es auf Totalansichten der Larve zu dem Anschein kommen, als ob die erwähnten Gebilde bogenförmig verliefen oder sich an ihren Enden einkrümmten (Taf. VI, Fig. 2, 3). Das ist aber Täuschung; ihr Verlauf ist ein nahezu gerader. Auf die Bedeutung der oben beschriebenen nach Lage und Aussehen offenbar den Wimperschnüren beizuzählenden Bildungen — nur sind sie erheblich dünner als jene — gehe ich unten ausführlicher ein. Hervorzuheben ist nur, daß sie jedenfalls keine Teile der longitudinalen Wimperschnur sind, welche bekanntlich in sich selbst zurückläuft, sondern daß sie nur durch feine Fäden mit jenen im Zusammenhang zu stehen scheinen. Ihre Entwicklung erfolgt gleichzeitig mit der der Wimperschnur, und findet man sie bei den jüngsten Larven des Auriculariastadiums schon voll entwickelt (Taf. VI, Fig. 1).

J. MÜLLER hat diese beiden Streifen der Lateralseiten gesehen (20 p. 8, Taf. I, Fig. 1 und 8). Er deutete sie aber fälschlicherweise als „Linien oder Leisten, welche das Feld der Quersfurche, wo der Mund liegt, bestimmter begrenzen.“ Bei SELENKA (30) sind (Taf. X, Fig. 89) die beiden Streifen richtig in ihrer Lage gezeichnet, und zwar als Abschnitte der Wimperschnur; im Text finden sie sich aber nicht erwähnt. Erst METSCHNIKOFF (18) hat ihnen, wie wir gleich sehen werden, eingehendere Aufmerksamkeit geschenkt.

Histologie der Wimperschnüre und der Haut. Nervensystem.

Wie wir sahen, hatten sich die geißeltragenden Ektodermzellen an gewissen Stellen vermehrt und damit zur Bildung der Wimperschnüre Veranlassung gegeben. An anderen Stellen hatten sie dagegen die Wimpern verloren und sich abgeplattet. Damit

ist der histologische Grundtypus sowohl der Wimperschnüre als auch des übrigen Epidermisüberzugs gegeben. Ein Querschnitt durch eine Wimperschnur (Taf. XI, Fig. 2) zeigt uns die runden, kurze Wimpern tragenden Ektodermzellen. Auf Fig. 2a ist eine dieser Zellen isoliert dargestellt. Fig. 7, Taf. XI zeigt die hochgradig abgeplatteten Zellen der Haut, von welcher die Larve an den von Wimperschnüren freien Teilen bekleidet wird. Am schönsten werden die Zellgrenzen durch Goldbehandlung sichtbar gemacht. Kerne sind nicht mehr wahrnehmbar. Dagegen sieht man unter diesen platten Zellen deutliche, stark abgeplattete Kerne, die aber in ganz evidenter Weise nicht zu den durch sie Goldlinien bezeichneten Zellgrenzen passen. Jene platten Kerne nimmt man auch auf Schnitten wahr. Dort sieht man, daß die platten Zellen angehören, welche die Wimperschnüre scheidenartig umhüllen (Taf. X, Fig. 1 *Mhw*) und welche in der That auch um den ganzen Körper eine einschichtige Hülle bilden (Taf. X, Fig. 1 *Mhk*). Anfangs bereitete mir die Erklärung dieser Verhältnisse große Schwierigkeiten, denn ich sah immer jene platten Zellen für die abgeplatteten Ektodermzellen an. Endlich aber erkannte ich, daß letztere auf Schnitten überhaupt nur als eine lineare Kontur zur Anschauung kommen und keine Kerne mehr wahrnehmen lassen. Jene Zellen sind abgeplattete Mesenchymzellen die unter dem Epidermisüberzug eine einfache, nicht vollkommen kontinuierliche Schicht bilden, Wimperschnüre und die Wimperstreifen der Lateralflächen als halbrinnenartige Scheiden umgeben und auch um Magen und Enddarm eine Hülle bilden. Am Vorderdarm fehlen sie in dieser Form.

Diese Zellen sind selbst stark abgeplattet und unterscheiden sich deshalb bedeutend von den übrigen Mesenchymzellen, die man in der Gallerte und an den Körperwandungen ansitzen sieht (Taf. X, Fig. 1 *msnch*). Ihr Kern ist zu einer runden, flachen Scheibe geworden; deshalb hat er auf Schnitten meist ein langgestrecktes, spindelförmiges Aussehen.

Man kann sich vorstellen, daß schon die Larve eine äußerst dünne Epidermis und eine einschichtige Cutis besitzt. Die erstere leitet sich von den ehemals Wimpern tragenden Ektodermzellen, die Cutis dagegen von Mesenchymzellen ab.

Wie schon erwähnt, formen die abgeplatteten Mesenchymzellen um die Wimperschnüre und die „Lateralstreifen“ halbrinnenförmige Hüllen. Halbrinne ist kein ganz korrekter Ausdruck, denn wie man sieht, bleibt wenig mehr als ein Viertel des Umfangs der

Wimperschnur in offener Kommunikation mit dem äußeren Medium (vergl. Fig. 2, Taf. XI). Dies ist sehr auffallend, denn da die Zellen der Wimperschnüre (bei Auricularien vor der Metamorphose wenigstens) äußerst feine und kurze Wimpern tragen, ist es klar, daß nur ein beschränkter Teil der Zellen der Wimperschnur (von den 20—30 Zellen des Querschnitts durchschnittlich 6—9) als lokomotorische Wimperzellen funktionieren können.

Ehe wir aber auf diese Frage näher eingehen, müssen wir zunächst noch die Zusammensetzung der beiden Streifen, die wir in den Lateralflächen liegen sahen, ins Auge fassen. Auf Taf. XI, Fig. 1 ist ein Teil eines solchen Streifen auf dem (optischen) Längsschnitt dargestellt, in Fig. 3 und 4 auf dem Querschnitt. Auf Taf. X, Fig. 1 *nstr* sehen wir, daß die Streifen ihrer Lage nach sich wie Wimperschnüre verhalten, nur sind sie mehr in Einsenkungen der Oberfläche hineingezogen, während die echten Wimperschnüre im Gegenteil auf Hervorwulstungen zu liegen kommen. Das Gebilde ist auch hier wieder von der rinnenförmigen Scheide der Mesenchymzellen umgeben, darauf folgen Zellen, die sich in nichts von den Zellen der Wimperschnüre unterscheiden. Meist sind sie dem Längsverlauf des Streifens entsprechend in zwei parallelen Zügen angeordnet, doch ist dies nicht ganz konstant, manchmal besitzt der Querschnitt nicht zwei, sondern 3 und mehr Zellen (Taf. XI, Fig. 4). Sämtliche Zellen sind einander vollkommen gleich, sie sind nahezu kugelförmig, tragen auf der nach außen gewandten Fläche Wimpern, auf der entgegengesetzten Fläche, die ich ihre Basis nennen will, besitzen sie keine scharfe Kontur, und dort befindet sich ein dünnes Lager äußerst feiner Fäserchen. Die Fasern folgen der Längsrichtung der Streifen, sind also auf Querschnitten als feine Pünktchen sichtbar. Trotzdem ich optische Längsschnitte und wirkliche Querschnitte wiederholt mit den stärksten Systemen untersucht habe, bin ich nicht imstande gewesen, etwas über den Zusammenhang der Fasern und der auf ihnen liegenden Zellen zu ermitteln. Ein solcher ist ohne Zweifel vorhanden, doch müssen die Ausläufer der Wimperzellen, durch die sie mit den Fasern in Zusammenhang stehen, zu fein oder zu hinfällig sein, um mit unseren jetzigen Methoden zur Wahrnehmung gebracht werden zu können.

An den drei Stellen, wo, wie oben (S. 187) erwähnt, die Streifen faserähnliche Bildungen zu den betreffenden Abschnitten der Wimperschnur senden, nimmt man bei stärkeren Vergrößerungen wahr, daß sich in der That die mesenchymatöse Hülle und die Längs-

fasern bis zur Wimperschnur hin fortsetzen, die wimpernden Deckzellen aber verschwunden sind (Taf. XI, Fig. 1). Dann macht bei schwacher Vergrößerung das Gebilde den Eindruck einer Faser; die wirklichen Längsfasern im Inneren nimmt man aber erst bei den stärksten Vergrößerungen wahr.

METSCHNIKOFF war der erste, welcher auf die eben beschriebenen Gebilde aufmerksam wurde und sie eingehend untersucht hat (18). Er fand die wimpernden Deckzellen und die Längsfasern; die halbrinnenförmigen Mesenchymhüllen sind ihm entgangen. Dafür spricht er aber außer von den Wimperzellen auch noch von besonderen „Ganglienzellen“, die den Längsfasern an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs anliegen sollen. Er deutet nämlich die beiden Streifen als zwei symmetrische Nervenstreifen, die das Zentralnervensystem der Larve ausmachen sollen. Obwohl ich mich letzterer Deutung durchaus anschließe, muß ich ebenso entschieden das Vorkommen besonderer, von den deckenden Wimperzellen differenter Ganglienzellen bestreiten. Ich habe speziell auf diesen Punkt viel Mühe verwandt und kann nur sagen, daß, wenn einmal auf einem Querschnitt nicht zwei, sondern drei und mehr Zellen zu sehen sind, alle einander vollkommen gleichen, mit der Ausnahme, daß einmal eine mehr in der Tiefe liegt und keine Wimpern mehr trägt. Daraufhin ist man aber meiner Ansicht nach nicht berechtigt, diese Zelle ohne weiteres als Ganglienzelle zu deuten, die anderen aber nicht, um so weniger als bei ihr die Verbindungen mit den Fasern durchaus nicht deutlicher sind als diejenigen der wimpertragenden Zellen. Da nun ferner das Nervenband häufig auf weite Strecken hin nur Wimperzellen führt, halte ich es für das einzig Richtige, in ihnen selbst die Nerven- oder Ganglienzellen zu sehen.

Daß wir die beiden Streifen mit METSCHNIKOFF als ein Nervensystem der Larve deuten müssen, unterliegt wohl keinem Zweifel. Das wird nicht allein durch den ganzen Bau des Organs wahrscheinlich gemacht, sondern auch ganz sicher dadurch bewiesen, daß es später in das bleibende Nervensystem der Synapta, den sogenannten Nervenring, übergeht.

Wie wir sahen, entsendet jeder der beiden Streifen an drei Stellen Fasern zu Abschnitten der Wimperschnur. Über das weitere Schicksal dieser Fasern habe ich nichts ermitteln können. Nur fand ich auf Macerationspräparaten der Wimperschnüre von Auricularien und Echinidenpluteus äußerst dünne Fasern, denen Zellen der Wimperschnüre anlagen, und die mit letzteren in einem

gewissen Zusammenhang zu stehen schienen. Doch bin ich über die Natur dieses Zusammenhangs nicht zu völliger Klarheit gekommen. Es scheint mir aber ganz unzweifelhaft, daß die Nervenfasern der Streifen in die Wimperschnüre eintreten und dort Verbindungen mit den Zellen eingehen.

Ich betone dies, weil ich in den Wimperschnüren den Ausgangspunkt des gesamten Larvennervensystems erblicke. Die beiden Nervenstreifen finden sich nur bei den Auricularien und den Pluteuslarven der Ophiuriden. Bei Echinidenpluteus und den Seesternlarven (Bipinnarien, Brachiolarien) kommen homologe Bildungen nicht vor. Hier befindet sich nun meiner Ansicht nach der gesamte Zentralnervenapparat in den Wimperschnüren, und die Nervenstreifen der Synapten- und Ophiuridenlarve bezeichnen nur ein Stadium höherer Differenzierung, ein Stadium, wo gewisse Abschnitte des Ektoderms vorwiegend nervöse und keine oder doch kaum nennenswerte lokomotorische Funktion ausüben. Eine Bestätigung findet diese Anschauung auch dadurch, daß ich in den Wimperschnüren von Echinidenpluteus äußerst feine Fasern gefunden habe, die mit den Fasern in den Nervenbändern der Auricularien die größte Übereinstimmung zeigen.

Der Verdauungskanal.

Der Urdarm hatte sich, wie wir gesehen haben, zunächst gegen die Rückenseite gekrümmt, war dann aber nach Abschnürung der Hydroenterocölanlage in winkelter Knickung auf die Dorsalseite zugewachsen, wo er mit einer entgegenwachsenden schüsselförmigen Ektodermeinstülpung in Verbindung trat. An dieser Stelle erfolgte der Durchbruch des Larvenmundes, während der Gastrulamund zum After wurde. Die Lage der Afteröffnung hat sich bei der Auricularia von der Unterseite auf das untere Viertel der Ventralseite verlegt. Wir können jetzt an der Larve drei Darmabschnitte unterscheiden: Vorderdarm, der in schräger Richtung dorsalwärts nach unten läuft, Mitteldarm oder Magen, dessen Axe annähernd mit der Axe der Larve zusammenfällt, Enddarm mit schräger, dorso-ventraler Richtung.

Die drei Teile setzen sich nun in der Folge noch schärfer dadurch voneinander ab, daß sowohl Vorder- als Enddarm sich — der erstere schwach, der letztere stärker — in den Mitteldarm invaginieren. Histologisch gehen in Mittel- und Enddarm keine großen Veränderungen vor sich; die Entodermzellen behalten ihre Wimpern. Von oben gesehen erscheint die Kontur der Zellen po-

lygonal und nicht rund. Der Körper der Zelle ist also eigentlich eine abgestumpfte Pyramide, kein Kegel. Um die Afteröffnung steht ein Kranz etwas größerer Wimpern.

Die Mesenchymzellen, die wir an die Körperhaut herantreten, sich abplattten und eine einschichtige Hülle unter derselben bilden sahen, legen sich auch an alle drei Darmabschnitte an und gehen am Mittel- und Enddarm dieselben Umwandlungen ein, wie unter der Epidermis. Bemerkenswert ist, daß durch den Körper der Larve sich an verschiedenen Stellen vom Darm zur Haut und den Wimpernschnüren dünne Membrane hinüberspannen, die aus abgeplatteten Mesenchymzellen gebildet sind. Ihr Vorhandensein, das sich nach Totalpräparaten vermuten läßt, wird besonders schön durch Schnittpräparate demonstriert (Taf. X, Fig. 1).

An der Bildung des Vorderdarms ist auch das Ektoderm beteiligt, das wir dem ventralwärts wachsenden Urdarm entgegenwachsen sahen. An der Berührungsstelle bricht der Mund nach außen durch, und hier verdickt sich das Ektoderm und bildet um den Mund einen Wimpersaum. Wir haben ihn schon bei Besprechung der Wimpernschnüre kennen gelernt. Vor der großen postoralen Wimpernschnur, die den ganzen Körper umzieht, zeichnet diese adorale Wimpernschnur sich nur dadurch aus, daß ihr Querschnitt ein weit platterer ist. Ursprünglich hat der adorale Wimpersaum nahezu Kreisform; er umgiebt die ebenfalls kreisförmige Mundöffnung in einigem Abstand. Nur der ventral gelegene Abschnitt behält aber seine ursprüngliche Form. Der nach innen (dorsalwärts) gelegene Abschnitt zieht sich in eine Schlinge aus, die sich allmählich in das Innere des Vorderdarms einsenkt (Taf. XIII, Fig. 4). Die Mundöffnung selbst bleibt kreisförmig, und der hasenschartenähnliche Ausschnitt wird durch die Form der Wimpernschlinge vorgetäuscht¹).

Die Entodermzellen des Urdarms, die die Wandung des Vorderdarms bilden, haben sich indessen beträchtlich abgeflacht und ihre Wimpern verloren. Die Einführung der Nahrung mittelst Wimperbewegung wird allein durch die hineinhängende Wimpernschlinge besorgt.

Auch an den Vorderdarm haben sich mittlerweile Mesenchymzellen angelagert, wie an Mittel- und Enddarm, aber sie er-

1) Betreffs der Lage der Mundöffnung unter dem vorderen Bauchfeld vgl. den vorhergehenden Abschnitt über Körperform und Wimpernschnüre.

leiden hier keine Abplattung, sondern sie liefern, wie SELENKA (28) entdeckt hat, die Muskulatur, die diesen Darmabschnitt vor den beiden anderen auszeichnet.

SELENKA hat beschrieben und abgebildet, wie eine Anzahl von Mesenchymzellen sich an die Wandung des Vorderdarms anlegt, wie jede Zelle sich streckt und allmählich in eine Ringmuskelfaser übergeht. Er glaubte anfangs (28), daß dies der Entstehungsmodus für die Muskulatur des gesamten Darms — die anderen Darmabschnitte erhalten erst später eine Muskulatur — sowie auch des Wassergefäßsystems sei. Später (30) hat er seinen Irrtum erkannt und zugegeben, daß METSCHNIKOFF Recht hat, die Muskulatur der letzteren Abschnitte aus dem Hydroenterocöl herzuleiten.

METSCHNIKOFF aber irrte seinerseits, wenn er auch für den Vorderdarm die von SELENKA aufgestellte Bildungsart anzweifelte. Hat man das Glück, eine einzige Larve in dem betreffenden Stadium zu finden, so kann man sich mit aller wünschenswerten Klarheit von der Richtigkeit der SELENKA'schen Angaben überzeugen.

SELENKA neigt zu der Annahme, daß je eine Mesenchymzelle sich in eine Ringfaser verwandele. Doch ist der Modus ein etwas anderer, und will ich auf diesen Punkt näher eingehen, weil der Vorgang ziemlich fremdartig erscheint. Jede Ringfaser wird nämlich nicht von je einer Mesenchymzelle, auch nicht von Konglomeraten derselben gebildet, die verschmelzen; sondern die Zellen strecken sich im Sinne der zu bildenden Ringfasern und senden Ausläufer, die verschmelzen und die Ringfasern bilden, aber dergestalt, daß eine Faser zwar das Produkt mehrerer Zellen ist, die einzelne Zelle aber sich ihrerseits an der Bildung mehrerer Fasern beteiligt (Taf. XI, Fig. 8). Die Muskulatur aller Echinodermenlarven¹⁾ in Stadien, in welchen das Hydroenterocöl noch nicht in Funktion getreten ist, sondern erst in mehr oder weniger weit entwickelter „Anlage“ vorhanden ist, entsteht aus dem Mesenchym. Von dem Augenblick an, wo das Hydroenterocöl in Funktion tritt, wird der größte Teil der noch zu bildenden Muskulatur von letzterem gebildet.

1) Hier kommen in Betracht: der Vorderdarm sämtlicher Echinodermenlarven und die beweglichen Fortsätze der Brachiolarien Bipinnarien und einiger Echinidenpluteus. Es giebt nämlich unter letzteren auch Arten, welche imstande sind, ein Armpaar im Winkel zu heben und zu senken. Ich weiß nicht, ob diese Thatsache schon bekannt ist.

Auffallend ist es, daß die Autoren immer nur eine Ringmuscularis des Vorderdarms erwähnen, während dieser Darmabschnitt doch auch im Larvenleben eine wohl entwickelte Längsmuskulatur besitzt. Sie liegt nach innen von der Ringmuskulatur und hat dieselbe Entstehungsart und denselben histologischen Bau wie jene. Es ist nicht besonders schwer, sie auf Präparaten deutlich sichtbar zu machen; auch wird ihr Vorhandensein schon durch die Art der Vorderdarmkontraktionen postuliert. Derselbe verengert und erweitert nämlich nicht allein sein Lumen, sondern er kann sich auch in der Längsaxe um ein beträchtliches verlängern oder verkürzen, beträchtlicher, als dies durch alleinige Kontraktion von Ringfasern erzielt werden könnte.

Die Bewegungen des Vorderdarms erfolgen während des ganzen Larvenlebens kontinuierlich und beinahe rhythmisch. Augenscheinlich dienen sie mehr dem Wasserwechsel behufs einer Darmrespiration als behufs Nahrungsaufnahme. Letztere wird, wie man sich durch direkte Beobachtung überzeugen kann, durch den Wimpersaum, der die Mundöffnung im Halbkreis umgiebt, der Weitertransport der Nahrung aber durch die in den Vorderdarm hineinhängende Wimperschlinge besorgt.

Die Bewegungen des Vorderdarms hören auf, wenn das Tier in den sogenannten Puppenzustand eintritt und die Kommunikation des Vorderdarms mit der Außenwelt so gut wie aufgelöst ist. Dann wirbelt sich die Larve vermittelst der Wimperreifen mit großer Geschwindigkeit durch das Wasser, und dieser konstante Wasserwechsel erleichtert der äußeren Hautoberfläche die nunmehr ihr allein zufallende Funktion der Respiration. In einem noch späteren Stadium übernimmt endlich das Wassergefäßsystem durch den Tentakelapparat die respiratorische Funktion.

Mutatis mutandis gelten die hier aufgestellten Grundsätze über Bildung und Funktion des Vorderdarms für alle Echinodermenlarven.

Die eben geschilderten Zustände der drei Darmabschnitte erleiden während des Auriculariastadiums keinerlei nennenswerte Veränderungen. Das Epithel des Mitteldarms scheint bei älteren Auricularien höher zu sein als bei jüngeren. Kurz vor der Verpuppung legen sich die beiden Cölomtaschen von rechts und links dicht an den Mitteldarm und platten seinen bis dahin nahezu kreisförmigen Querschnitt ab. Diese Zusammenpressung scheint es auch mit sich zu bringen, daß sich nunmehr am Übergang von Mitteldarm in Enddarm eine Schlinge zu bilden beginnt (Taf. VI, Fig. 4).

Hydroenterocöl.

Wenn die Larve in das Auriculariastadium eintritt, hat sich die Hydroenterocölanlage erst vor kurzem vom Darm abgeschnürt (vgl. oben S. 183) und bildet ein einfaches, längliches Bläschen, das durch den Rückenporus nach außen mündet. Anfangs liegt das Bläschen ziemlich genau in der Mittelebene der Larve. Später aber rückt es auf die linke Seite und liegt nun links vom Vorderdarm (Taf. VI, Fig. 1). Die nächsten Stadien der Weiterentwicklung des Bläschens sind zuerst von METSCHNIKOFF für unsere Auricularia beschrieben worden. SELENKA (28) hat dann denselben Entwicklungsmodus bei der Larve von Cucumaria Planci gefunden. Ganz identisch ist er auch bei der anderen Auricularia, die im Mittelmeer vorkommt, der Pigment (einzellige Algen) führenden „Auricularia mit Kugeln“. Bei letzterer habe ich ihn in Neapel ebenso häufig beobachten können als bei der „Auricularia mit Kalkrädchen“. Wir können also wohl annehmen, daß diese Art der Entwicklung für die Holothurien überhaupt charakteristisch ist ¹⁾).

Das Bläschen zerfällt nämlich zunächst wieder in zwei, auf der linken Seite der Larve übereinander liegende Blasen. Das obere Bläschen, das durch den Rückenporus nach außen mündet, ist die Anlage des Wassergefäßsystems oder das Hydrocöl, das

1) Derselbe Effekt, die Bildung eines paarigen Enterocöls und eines unpaaren Hydrocöls, wird in den verschiedenen Echinodermenklassen auf die allerverschiedenste Weise erzielt. Bei denjenigen Echiniden, bei welchen diese Verhältnisse bisher studiert sind und bei einigen Asteriden schnürt sich eine unpaare Blase ab, die zunächst in die zwei Cölomsäcke zerfällt. Der linke schnürt dann das Hydrocöl ab. Bei anderen Asteriden werden die Cölomsäcke sofort paarig angelegt. Bei Ophiuriden ist der Entstehungsmodus noch nicht vollkommen aufgeklärt. Bei Comatula soll sich nach GÖTTE (4) Enterocöl und Hydrocöl jedes für sich und ersteres paarig, das Ganze also in Gestalt dreier Blasen vom Urdarm abschnüren. Eine übersichtliche und ausführliche Zusammenstellung dieser Verhältnisse findet man bei LUDWIG (15, S. 27—36). Auch hier wieder besitzen wir keine Richtschnur, um zu entscheiden, ob die einfache oder paarige oder dreifach getrennte Anlage des Hydro-Enterocoels als das Ursprüngliche, „Palingenetische“ aufzufassen sei. Ich möchte mich in dieser Frage am meisten den von LUDWIG vorgetragenen Ansichten anschließen.

darunter liegende Bläschen die Anlage der Leibeshöhle oder das Enterocöl. Das letztere wächst darauf zu einem bandförmigen Körper aus, der den Mitteldarm von hinten her im Bogen von links nach rechts umwächst und dann in eine paarige Bildung, die links und rechts vom Mitteldarm gelegenen Cölomsäcke („wurstförmige Körper“, „laterale Scheiben“) zerfällt.

Ich habe von diesen verschiedenen Stadien keine Abbildungen gegeben, da sich vortreffliche Zeichnungen derselben bei METSCHNIKOFF (16, Taf. I, Fig. 2—7) finden. Auf meiner Fig. 2, Taf. VI liegen die beiden Säcke schon getrennt zu den Seiten des Darms. Sie haben sich abgeplattet, so daß der Hohlraum des ursprünglich bläschenförmigen Gebildes so gut wie verschwunden ist und die beiden Platten der Wandung einander fast direkt berühren. Doch lehren Schnitte (Taf. X, Fig. 1) noch das Vorhandensein eines minimalen Hohlraums. Die Gestalt der Scheiben auf diesem Stadium nennt METSCHNIKOFF treffend uhrglasförmig. Später (Taf. VI, Fig. 3) legen sich die Scheiben dicht an den Mitteldarm und bewirken bald durch ihren Druck, daß seine bisher eiförmige Gestalt in eine cylindrische übergeht (Fig. 4).

Das Hydrocölbläschen behält seine Lage zur Linken des Vorderdarms. Es nimmt zunächst Bohnenform an und läßt bald darauf an seiner Konvexität fünf leichte Hervorbuchtungen erkennen, die zu den bekannten fünf Tentakelblindsäcken werden (Taf. VI, Fig. 2). Der feine Kanal, der das Innere des Bläschens durch den Rückenporus mit der Außenwelt in Verbindung setzt, ist der primäre Steinkanal der Holothurien. Aus dem gebogenen Basalstück, aus dem die fünf Aussackungen entspringen, wird später der Wassergefäßring.

Es ist nun von ungemeiner Wichtigkeit, zu konstatieren, welche Lage der Steinkanal zu den zuerst auftretenden, blindsackähnlichen Ausstülpungen, die ich Primärtentakel nennen will, einnimmt. In jenen fünf Ausstülpungen erblicken wir nämlich die erste Andeutung der fünfstrahligen Gliederung des Echinoderms, und wenn wir durch sie die Perradien festgelegt erachten — eine Auffassung, die später ausführlich gerechtfertigt werden soll — so ist die Regel, daß der Steinkanal stets zwischen dem 3. und 4. Primärtentakel (wenn wir den obersten Primärtentakel als ersten bezeichnen) und ihrer Anheftungsstelle gegenüber den jetzt noch halbringförmigen Wassergefäßkanal verläßt. Er liegt also interradianal zu den fünf Primärtentakeln. Besonders deutlich tritt dies hervor, wenn später zwischen den Primärtentakeln sekundäre Ausstülpungen die

Anlagen der Körperwassergefäße und der POLI'schen Blase auftreten. Die Einmündungsstelle des Steinkanals liegt dem Ansatz des 4. dieser sekundären Ausstülpungen genau gegenüber, also genau in demselben Radius beziehentlich Interradius wie diese Sekundärausstülpung (Taf. VIII, Fig. 3).

Auch bei den übrigen Echinodermen bildet die Wassergefäßanlage zunächst eine fünfstrahlige Rosette, und soweit man auf diese Punkte geachtet hat, mündet auch bei ihnen stets der Steinkanal zwischen zwei Primärtentakeln, also interrarial. Die vergleichende Anatomie ergänzt die entwicklungsgeschichtliche Beobachtung; denn im ausgebildeten Tiere (Echiniden, Asteriden) sehen wir stets Rückenporus (Madreporenplatte) und Steinkanal interrarial gelagert. Die Perradien werden dabei durch Bildungen bestimmt, die unmittelbar aus den Primärtentakeln hervorgehen oder in die Verlängerung dieser Gebilde zu liegen kommen.

Ich komme auf die ganze Frage in dem zweiten Teile dieser Arbeit im Kapitel „Vergleichende Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie“ noch einmal ausführlich zurück. Ich will aber schon jetzt nachdrücklich betonen, daß wir aus einer ganzen Reihe von Gründen berechtigt und gezwungen sind, die Primärtentakel der Holothurien mit den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen zu homologisieren. Die Sekundärausstülpungen sind nicht allein durch ihr weit späteres Auftreten als besondere Bildungen gekennzeichnet, sondern vor allem durch ihre Lage zum Steinkanal. Bestimmen wir die Interradien durch die Lage des Steinkanals und Rückenporus, so liegen die Primärtentakel sämtlicher Echinodermen perrarial, die Sekundärausstülpungen der Holothurien aber in denselben Radien wie der Steinkanal also interrarial.

Weitere Gründe für die Auffassung, daß die Primärtentakel, nicht die Sekundärausstülpungen der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen homolog sind, will ich weiter unten beibringen. Die ganze Frage ist eine Grundfrage für das Verständnis der vergleichenden Anatomie der Echinodermen, sie ist aber bisher allein von GÖTTE (4) berührt und auch von diesem nur flüchtig gestreift worden.

Durch Primärtentakel und Steinkanal sind die Radien des fünfstrahligen Echinoderms bestimmt; die ersteren liegen perrarial, der letztere interrarial. In denselben Radien wie der Steinkanal legen sich die Sekundärausstülpungen an. Auch sie liegen also zunächst

interradial. Später erleiden letztere Gebilde im Anschluß an die Kalkringstücke, denen sie sich aufgelagert haben, eine adradiale Verschiebung (cf. p. 216).

Sobald sich die oben beschriebenen Vorgänge vollzogen haben, zunächst 5, dann 11 Ausstülpungen des Hydrocöls gebildet sind, rückt die ganze Anlage, die immer noch durch den Rückenporus nach außen mündet, auf den Vorderdarm zu und umgreift ihn bogenförmig an der Dorsalseite. Damit verläßt die Larve das Auriculariastadium (Taf. VI, Fig. 4).

Mesenchym und Kalkbildungen.

Wir haben die Mesenchymzellen schon an verschiedenen Stellen eine Rolle spielen sehen. Sie platten sich ab und bilden unter der Haut, um den Darm und um Wimper schnüre und Nervenstreifen einschichtige Hüllen, man findet sie als sternförmige, vielgestaltete Wanderzellen in der Gallerte oder den verschiedenen Wandungen ansitzend, endlich liefern sie die muskulösen Elemente für die Larve, nämlich die Ring- und Längsmuskulatur des Vorderdarms bei allen Echinodermenlarven und die Muskeln der beweglichen Fortsätze bei Bipinnarien, Brachiolarien und einigen Echinidenpluteus.

Endlich sind sie bekanntlich auch die Bildner der Kalkkörper der Echinodermen. Auf die feineren Verhältnisse der Skeletogenese brauche ich hier nicht näher einzugehen, weil ich diese Fragen schon in einer früheren Arbeit (32, p. 288) ausführlich erörtert habe. Auch habe ich dort die Bildung der Kalkrädchen der *Auricularia* geschildert und im Anschluß an LUDWIG auf gewisse Beziehungen dieser Bildungen zu den Rädchen der Chirodoten und den Stachelanlagen sämtlicher stachelbesitzenden Echinodermen (Asteriden, Ophiuriden, Echiniden) hingewiesen. In Taf. XI, Fig. 5 a—c der vorliegenden Arbeit ist die Entwicklung eines Rädchens abgebildet. Außer den Rädchen finden sich bei unserer *Auricularia* noch Kalkkugeln. Beide Bildungen treten allein in den beiden unteren Zipfeln der Larve aus, und zwar scheint ausnahmslos — wenigstens bei allen Larven, die ich daraufhin beobachten konnte — die erste Kalkbildung im linken unteren Zipfel zu erfolgen. Die Rädchen werden erst etwas später gebildet als die Kugeln. Die Menge der gebildeten Kalkrädchen und Kalkkugeln ist durchaus inkonstant. Oft besitzen jüngere Larven deren mehr als ältere.

Physiologisch scheinen die Kalkkonkretionen für die Larve die Bedeutung zu haben, den unteren Körperabschnitt schwerer

zu machen als den oberen, so daß wir das Tier stets mit dem hinteren Körperteil mehr oder weniger nach unten gerichtet im Wasser treiben finden.

Noch während die rosettenförmige Wassergefäßanlage frei in der Gallerte links vom Vorderdarm liegt, ohne diesen zu berühren, und keinerlei Beziehungen zu irgend einem anderen Organ aufweist, lagern sich Mesenchymzellen an den zur Zeit halbkreisförmigen Ringkanal und produzieren die Anlage des Kalkrings (Taf. VI, Fig. 3). Es besteht dieselbe zunächst nur aus fünf schmalen Stäbchen, die in den Zwischenräumen der fünf Primärentakel, also interradial da liegen, wo eben die sekundären Ausstülpungen als kleine Spitzen sichtbar zu werden anfangen. Die fünf Kalkstäbchen lagern der Wassergefäßanlage von ihrer ventralen Seite her an.

Die hohe Bedeutung, die diese Art der Anlage des Kalkrings für die morphologische Beurteilung dieser Bildung und für die Vergleichung derselben mit scheinbar homologen Skelettbildungen der Echiniden hat, habe ich schon in der citierten Arbeit (32, p. 402) erörtert. Im allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit komme ich noch des weiteren darauf zurück.

3. Der Übergang der *Auricularia* in die Tonnenform.

(Taf. VI, Fig. 4, 5, 6.)

Wenn die Cölomtaschen den Darm umwachsen haben und ventralwärts zusammengestoßen sind, und andererseits die rosettenförmige Hydrocölanlage ihre sechs sekundären Ausstülpungen entwickelt hat, erfolgt der Übergang von dem *Auricularia*- in das Tonnenstadium. Drei Vorgänge sind für die Verwandlung ausschlaggebend: der Lagewechsel des Hydrocöls, das Zerreißen der Wimperschnüre und endlich die bedeutende Umänderung der Körperform.

Der Lagewechsel des Hydrocöls.

Bisher war das Hydrocöl vertikal in der linken Körperhälfte aufgehängt und stand mit dem auf der Dorsalseite der Larve befindlichen Rückenporus durch einen in einer horizontalen Ebene gelegenen Kanal in Verbindung, den Steinkanal. Jetzt vertauscht es seine vertikale Lage mit einer mehr horizontalen, indem sich der untere Teil des Hufeisens nach oben und vorn, der obere Teil dementsprechend nach unten und hinten bewegt.

Die Drehung findet um einen Pol statt, der durch die Einmündungsstelle des Steinkanals in das Hydrocöl gekennzeichnet ist. Zu gleicher Zeit rückt aber das gesamte Hydrocöl mehr gegen die Mittellinie auf den Vorderdarm zu, ein Vorgang, der nur unter gleichzeitiger Verlängerung des Steinkanals erfolgen kann, da der Rückenporus in seiner ursprünglichen Lage verbleibt (Taf. VI, Fig. 4).

Das Zerreißen der Wimperschnüre.

Der Lagewechsel des Hydrocöls ist sozusagen das Signal für einen anderen Vorgang, der in besonderem Maße für die Verwandlung der Larve bestimmend ist: das Zerreißen der langen Körperwimperschnur. Die Erscheinung tritt so unvermittelt ein, daß ich anfangs an eine durch kontraktile Kräfte hervorgerufene, wirkliche Zerreißung dachte. In der Wimperschnur selbst können diese Kräfte nicht wirksam sein, denn dieselbe enthält außer den Zellen und Nervenfasern keine anderen, vor allem keine kontraktilen Elemente. Es ist aber denkbar, daß von den amöboiden Mesenchymzellen durch eine in gegebenem Augenblick erfolgende gleichzeitige Aktion die Wimperschnurabschnitte centripetal angezogen und dadurch zerrissen werden. Dieser, allerdings etwas fremdartige Vorgang könnte auch für die nachher zu schildernde Gestaltveränderung des Tiers und seine kolossale Verkleinerung, sozusagen seine „Verdichtung“, eine Erklärung abgeben. Doch können es natürlich auch bloß innerlich wirkende Wachstumsursachen sein, die es bewirken, daß die Wimperschnurzellen sich an verschiedenen Stellen in ihrer Kontinuität trennen. Letztere Auffassung hat das meiste für sich, denn in der That handelt es sich bei der Zerreißung um eine Kontinuitätstrennung der dicht bei einander liegenden Wimperzellen. Die aus Mesenchymzellen bestehenden halbrinnenförmigen Scheiden bleiben dabei noch eine Zeitlang erhalten und sind oft noch nachweisbar, wenn die Wimperzellen der alten Schnur sich schon wieder zu neuen Verbänden, den Wimperreifen, vereinigt haben. Besonders deutlich treten sie hervor, wenn man die Larven etwas unter dem Deckglas komprimiert. Der Umstand, daß man die beiden Wimperschnursysteme, die longitudinale Schnur und die Wimperreifen, auf gewissen Stadien nebeneinander erblicken kann, ist demnach kein Beweis dafür, daß die Systeme unabhängig voneinander entstehen. Die longitudinale Schnur besteht in diesem Falle eben aus der leeren Mesenchymscheide; ihre Wimperzellen sind jedoch zur Bildung der Reifen verwendet worden.

Die eben beschriebene Kontinuitätstrennung der Wimperzellen findet an 14 Punkten statt, von denen immer zwei an symmetrischen Stellen der rechten und linken Seite der Larve liegen.

Da es etwas umständlich wäre, diese Punkte durch Worte zu kennzeichnen, sehr leicht dagegen, sich den Vorgang auf den Zeichnungen zu veranschaulichen, so verweise ich hierfür, ebenso wie für den Bildungsprozeß der neuen Wimperreifen, auf die Figuren (Taf. VII, Fig. 5, 6, 7). Auf Taf. VII, Fig. 4—6 habe ich die 14 Abschnitte der longitudinalen Wimperschnur mit arabischen, die fünf Wimperreifen mit römischen Ziffern bezeichnet. Die Abschnitte 1 und 13 werden zum I. und II., 2 und 12 zum III., 4, 6, 8, 10 zum IV., 5 und 9 zum V. Wimperreifen. Die Abschnitte 3, 7, 11, 14 rücken in der trichterförmigen Einsenkung des Mittelfeldes, die zur Mundöffnung herunterleitet, in die Tiefe. Indem dann der Trichter sich stark verengert, kommen sie in das Innere der Larve zu liegen und werden dort später zur Bekleidung der Spitzen der fünf Primärausstülpungen des Hydrocöls verwendet. Da sie bei ihrer Wanderung in die Tiefe die Mundöffnung teilweise bedecken, sind sie als „Mundschild“ der Puppe bezeichnet worden. Wie man sieht, sind es gerade diejenigen Abschnitte, mit denen die beiden Nervenbänder durch Faserbündel in Verbindung stehen. Die beiden Nervenstreifen rücken denn auch mit und vor diesen Abschnitten der Wimperschnur in die Tiefe des Trichters, der zum Munde führt. Ihre zelligen Bestandteile haben sich vermehrt, und da dieselben die Fasern bedecken, sind letztere auf Totalpräparaten schwerer wahrzunehmen. Ich habe aber auf keinem Stadium eine gänzliche Abwesenheit von Fasern beobachten können, wie METSCHNIKOFF sie behauptet; dieselben sind vielmehr auf Schnittpräparaten stets nachzuweisen.

Die adorale Wimperschnur kommt nunmehr ganz in den Vorderdarm zu liegen. Ihre Zellen breiten sich an der Wandung dieses Darmabschnitts auf und liefern ihm ein neues Epithel, das das abgeflachte Epithel des Vorderdarms der *Auricularia* ersetzt.

Umänderung der Körperform.

Sofort auf das Zerreißen der Wimperschnüre folgt die höchst auffällige und radikale Umänderung der Körperform. Der Vorgang ist kein allmählicher, sondern der Hauptsache nach ein auf einmal erfolgreicher, plötzlicher. Die Larve scheint sofort aus dem

Stadium der Fig. 4 in das der Fig. 5 überzugehen; aus letzterem geht sie in ganz kurzer Zeit in Stadium Fig. 6 über. Die weiteren Veränderungen, der Schluß der vier unteren Wimperreifen und die Bildung des obersten erfolgen dann wieder langsamer. Der Vorgang zeigt zwei besonders hervortretende Eigentümlichkeiten: erstens Übergang der schachtelförmigen in die tonnenförmige Gestalt; zweitens kolossale Verkleinerung des ganzen Körpers in allen Durchmessern.

Der Übergang in die Tonnenform bietet an sich nichts weiter Merkwürdiges dar. Das Stadium Fig. 5 bietet ein recht anschauliches Zwischenstadium. Bemerkenswert ist noch, daß der Trichter, der zur Mundöffnung führt, sich sofort, nachdem Nervenstreifen und Mundschild in seine Tiefe hinabgeglitten sind, so stark verengert, daß seine Wandungen sich allseitig berühren, und kaum noch ein Lumen vorhanden ist. Mund, Nervenstreifen und Mundschild liegen dann im Inneren der Larve, und nur ein feiner, kapillarer Spalt tritt an die Oberfläche. Die Mündung dieses Spalts verlegt nun im Laufe der folgenden Entwicklungsstadien (Fig. 6, 7) ihre Lage von der ehemaligen Ventralseite an den vorderen Pol, wo sie vor Schluß des ersten Wimperreifens anlangt (Fig. 7).

Es ist merkwürdig, daß die höchst auffällige Verkleinerung des Körpers in allen Durchmessern bisher noch keinem Beobachter aufgefallen ist. Ich war davon so überrascht, daß ich anfangs meinte, die Larven verschiedener Arten vor mir zu haben, und erst dann an das Auftreten einer wirklichen Verkleinerung glaubte, als ich mich von derselben durch die direkte Messung an einer und derselben, isoliert gehaltenen Larve überzeugen konnte.

Eine ziemlich ausgebildete Auricularia (Stadium Fig. 2) wurde am 27. März 1886 gemessen; ihr Längsdurchmesser betrug 1,15 mm; am 29. März hatte sie ihre volle Ausbildung als Auricularia erreicht (Stadium Fig. 3); ihr Längsdurchmesser betrug 1,44 mm. Am 31. März war nach Zerreißung der Wimpersehnur Übergang in das Puppenstadium eingetreten. Stadium Fig. 5 Längsdurchmesser 0,51. Am 2. April hatte sich das Tier in eine regelrechte Puppe mit fünf Wimperreifen verwandelt (Stadium Fig. 7) und war noch etwas kleiner geworden. Längsdurchmesser 0,48. Leider ging das Tier auf diesem Stadium wahrscheinlich infolge einer Verunreinigung des Wassers, in dem es gehalten wurde, zu Grunde.

In folgender Tabelle habe ich die durchschnittlichen Größen der verschiedenen Stadien zusammengestellt.

	Längsdurchmesser
Larve, die eben in das Auriculariastadium getreten ist	0,35—0,4 mm
Etwas ältere Larve (Stadium Fig. 1)	0,7 „
Voll entwickelte Auricularia (Stadium Fig. 3 und 4)	1,4—1,7 „
Larve im Puppenstadium und ganz junge <i>Synapta</i> (<i>Pentactula</i>)	0,4—0,5 „

Der Querdurchschnitt ändert sich in annähernd demselben Verhältnis wie der Längsdurchmesser; natürlich muß der Querdurchmesser der tonnenförmigen Larve mit dem mittleren Querdurchmesser der *Auricularia* verglichen werden, das heißt, da letztere zwei Querdurchmesser hat, mit dem Mittel aus dem langen und kurzen Querdurchmesser.

Zum Schluß will ich noch hervorheben, daß die hier mitgeteilten Thatsachen keineswegs auf pathologischer Entwicklung der von mir aufgezogenen Larven beruhen, vielmehr konnten die betreffenden Größenverhältnisse durch Messungen an gelegentlich aus dem Auftrieb gefischten Tieren gleichen Stadiums kontrolliert werden.

Mit der Verkleinerung der Tiere nimmt ihre Durchsichtigkeit etwas ab, und dies beruht auf näherem Zusammenrücken der Mesenchymzellen. Ob dieser Umstand aber die bewirkende Ursache der Verkleinerung ist, wage ich, wie oben ausgeführt, nicht zu entscheiden.

4. Die tonnenförmige Larve mit Wimperreifen (*Holothurienpuppe*).

Wimperreifen und Körperform.

Wenn die Larve durch die im vorigen Abschnitt beschriebenen Umbildungsprozesse in das Tonnenstadium getreten ist, bedarf es immer noch einiger Zeit, bis die neuen Wimperreifen vollständig aus den alten gebildet und geschlossen sind. Der Schluß erfolgt bei allen fünf zuletzt auf der Bauchseite. Die Afteröffnung liegt zunächst zwischen 4. und 5. Reifen, ehe dieselben ventral geschlossen sind; der Schluß erfolgt nun derart, daß, wenn er beendet ist, der After etwas unterhalb des fünften liegt.

Wahrscheinlich verschieben sich die Teile dabei gegeneinander, das heißt, sowohl Wimperschnüre als After verändern ihre Lage. Ebenso stelle ich mir die Lageveränderungen des zu einer kapillaren Spalte gewordenen Trichters vor, der in die Mundöffnung führt. Derselbe würde ursprünglich an der Stelle münden, wo die erst dorsalseitig angelegte dritte Wimperschnur sich schließen würde, wenn sie einfach fortwüchse, ohne dabei ihre Lage zu ändern. Doch verschieben sich wahrscheinlich auch hier ganz allmählich die Teile gegeneinander. Diese Anschauung erscheint mir zutreffender als diejenige, welche sich die Wimperreifen fest, Mund und After aber wandernd vorstellt. Ehe noch der erste Wimperreifen sich vollkommen geschlossen hat, ist die Verschiebung so weit gediehen, daß die Mündung des Trichterspalts in seinem Umkreise, also am vorderen Körperpol liegt.

Der erste Wimperreifen schließt sich von allen fünf zuletzt. Er sowohl wie der zweite gehen aus den Stücken 1 und 13 (Taf. VII, Fig. 4, 5) hervor. Deshalb bleiben diese beiden Wimperreifen auch längere Zeit im Zusammenhang. Der erste bildet sich speziell aus den beiden Bogen am Scheitel der Auricularia, durch welche die Wimperschnur rechts und links von der Dorsalseite auf die Ventralseite der Larve hinüberzieht.

Die neugebildeten Wimperreifen sind breiter, aber dabei nicht dicker als die alte Wimperschnur. Ihre Zellen tragen entschieden längere Wimpern, was einigermaßen merkwürdig ist, da wir gesehen haben, daß die Zellen der longitudinalen Schnur zum Aufbau der Reifen verwendet werden. Auch die Wimperreifen liegen in halbrinnenförmigen Scheiden von Mesenchymzellen. Die leere Scheide der aufgelösten longitudinalen Wimperschnur, die in jüngeren Stadien der tonnenförmigen Larven noch nachzuweisen war, verschwindet allmählich; wahrscheinlich werden ihre Zellen nun zu anderen Leistungen verbraucht.

Der „Mundschild“ und das Zentralnervensystem.

Wir sahen die Wimperschnurabschnitte 3, 7, 11, 14 sich von den übrigen Abschnitten absondern, zusammentreten und in den Trichter rücken, der zur Mundöffnung führte. Dabei blieben die beiden Nervenstreifen, die im Umkreise dieser 4 Abschnitte gelegen waren, zu jenen Abschnitten in gleichem Lageverhältnis, das heißt, sie rücken vor jenen ebenfalls in den Trichter hinein.

Wir haben uns diesen Vorgang nicht als eine Wanderung der Nervenstreifen und der Wimperschnurabschnitte auf und über dem Ektoderm vorzustellen, sondern diese Teile liegen im Ektoderm, bilden Teile desselben, und das sie umgebende indifferente Ektoderm gelangt mit ihnen zusammen in das Trichterinnere. Da die Nervenstreifen vor den Wimperschnüren in den Trichter treten, kommen sie nun unter erstere zu liegen.

Der Trichter schließt sich bis auf einen kapillaren Spalt, und nunmehr schlagen die Wimperschnurabschnitte, welche jetzt einen kompakten Kranz bilden und ziemlich unpassend „Mundschild“ genannt werden, und die Nervenstreifen verschiedene Wege ein.

Die beiden Nervenstreifen rücken in die Tiefe bis zu der Stelle, wo der ehemalige Trichter in den wirklichen Mund überging. Dort verbinden sich je zwei ihrer freien Enden, und bilden beide Streifen zusammen nun um die Mundöffnung einen Ring, den Nervenring der Synapta.

Die zum Kranze verbundenen Wimperschnurabschnitte (Mundschild) rücken nicht ganz so tief herab. Wie wir nachher sehen werden, hat zu dieser Zeit die Wassergefäßrosette den Vorderdarm umwachsen, und die fünf Primärtentakel haben sich nach oben gegen den vorderen Pol der Larve zu geschlagen. Über diesen lagert sich nun der Mundschild. Indem die Schnüre von der Spitze jedes Tentakels ein Stück weit mit diesem herabsteigen und sich dann auf den nächsten Tentakel überschlagen, entstehen Bilder wie Fig. 6, 7, Taf. VI, und Fig. 2, Taf. VIII, *Tz*.

Oben wurde gezeigt, daß gerade die vier Wimperschnurabschnitte des Mundschildes auf innigste mit den Nervenstreifen durch Fasern in Verbindung stehen. Wahrscheinlich wird während der Verschiebung oder Wanderung der Teile diese Verbindung überhaupt nicht gelöst, sondern erhält sich und dient den sofort nach Bildung des Nervenrings entstehenden Tentakelnerven zur Grundlage. Sobald nämlich die Wimperschnur des Mundschildes sich den Tentakeln angelagert und dadurch die fünfstrahlige Gliederung erhalten hat, sehen wir aus dem Nervenring je fünf starke Tentakelnerven hervorknospen (Taf X, Fig. 6 *Tn*) und an der Innenseite der Tentakelwassergefäße emporwachsend sich an der Spitze in dem Gewebe des Tentakelüberzugs, das aus den Wimperzellen des „Mundschildes“ her stammt, verzweigen.

Diese Tentakelnerven haben denselben Bau wie der Nervenring selbst; sie werden gleich als ansehnliche Gebilde angelegt und entstehen viel früher als die fünf interradianal

gelegenen Körpervenen. Auf die Histologie der Teile komme ich unten noch mehrfach zurück. Ich will hier nur gleich hervorheben, daß die Schnüre des Mundschilds, die in Schlingen von einem Tentakel zum anderen ziehen, sich später über die gesamte Oberfläche der Tentakelspitzen ausbreiten (ein Vorgang, der auf Stadium Fig. 9 beendet ist) und das Sinnesepithel der Tentakelspitzen bilden. Ganz analog bilden sich die Sinnesepithelien des übrigen Körpers. Sie entstehen, wie nachher gezeigt werden soll, aus den Zellen der fünf Wimperreifen, die ja ihrerseits ebenfalls aus der longitudinalen Wimper schnur stammen.

Nicht die gesamte Gewebsmasse des Mundschilds wird zum Sinnesepithel der Tentakelspitzen. Der kranzförmige Mundschild lagert nämlich zunächst an der Innenseite der Primärtentakeln und breitet sich nur allmählich zwischen ihnen auch auf ihre nach außen gerichteten Flächen aus (Taf. VIII, Fig. 2 *Te*). Auf diesem Stadium bilden sich nun von dem untersten Teile des Schildes an zu beiden Seiten jedes Tentakels je eine (also zusammen 10) kleine Vorstülpungen (Taf. X, Fig. 4 *Otc*). Dieselben lösen sich bald von der übrigen Masse ab und bleiben, wenn der Mundschild durch stärkeres Wachstum der Tentakelwassergefäße in die Höhe gehoben und dadurch von dem anfangs ihm benachbarten Nervenring entfernt wird, in der Nähe des letzteren liegen (Taf. VIII, Fig. 2 *Otc*). Obwohl mir gerade für die Erledigung dieses Punktes einige Stadien fehlen, stehe ich doch keinen Augenblick an, diese Ausstülpungen für die Anlagen der 10 Otocysten zu deuten.

Auf den nächstälteren Stadien sind letztere schon fertig gebildet, sie liegen dann noch etwas tiefer, dicht über dem Nervenring (und Kalkring), aber immer noch in weiter Entfernung vom Wassergefäßring (Taf. VI, Fig. 7—9), aus dem man bisher die Otocysten immer ableiten wollte. Von einer solchen Ableitung kann keine Rede sein, auch glaube ich direkte Einstülpungen des Ektoderm bei der Bildung dieser Organe sicher ausschließen zu können. Es ist also wohl mehr als wahrscheinlich, daß aus den 10 Hervorwölbungen der Unterfläche des Mundschilds die Otocysten werden. Wie ich in einer früheren Arbeit (32, p. 409) nachgewiesen habe, sind diese Organe wirklich Sinnesorgane und morphologisch den Otocysten anderer Tierstämme gleichzusetzen.

Erst im ausgebildeten Tier erhalten die Bläschen ihre volle Ausbildung, doch sind schon gegenwärtig ihre typischen Bestandteile entwickelt. Die einschichtige Wandung des mit Flüssigkeit gefüllten Bläschens besteht aus den ehemaligen Wimperzellen, die auch jetzt

noch sehr feine Wimpern zu besitzen scheinen, denn die in der Endolympe der Bläschen frei schwimmenden Zellen befinden sich in lebhaft zitternder Bewegung. Dieselbe wird offenbar von den Wimpern der wandständigen Zellen hervorgerufen. An die Wandung tritt an einer Stelle ein feiner Nerv aus dem Nervenring. Die im Innern frei schwimmenden Zellen besitzen auf diesem Stadium jede eine ansehnliche Vacuole, durch welche ein Teil der Zellwandung halbkugelig vorgewölbt wird. So entsteht das Bild eines Doppelkorns (Taf. XI, Fig. 9 und 10). Später schwillt die Vacuole so bedeutend an, daß sie das Innere der stark vergrößerten Zelle vollkommen ausfüllt, das Protoplasma bildet dann eine dünne Wand um die Vacuole, und an einer Stelle dieser Wand läßt sich noch der plattgedrückte Kern erkennen (Taf. XI, Fig. 11 u. 12). Für nähere Details verweise ich auf meine oben citierte Arbeit (32).

Erst viel später als die fünf Tentakelnerven sprossen aus dem Nervenring die fünf Körpervenen hervor. Sie folgen in ihrem Verlauf den fünf Körperwassergefäßen. Da letztere aus den interradial gelegenen Sekundärausstülpungen entstehen, die sich über den Kalkring hinüber nach abwärts umgeschlagen haben, ist es klar, daß auch die sogenannten „Radialnerven“ in Wahrheit nicht genau radial verlaufen. Die Tentakelnerven liegen den Tentakelwassergefäßen (Primärtentakeln) auf ihrer Innenseite, d. h. der gegen die Mittelaxe der Larve gerichteten Seite an. Die Körpervenen liegen dagegen nach außen von den Körperwassergefäßen (vgl. das Schema dieses Verhaltens Taf. VIII, Fig. 2).

Dieser scheinbare Gegensatz löst sich leicht, wenn man sich erinnert, daß die Körperwassergefäße sich nach unten umgeschlagen haben. Würde man sie in ihre ursprüngliche Lage zurückschlagen, so würde auch bei ihnen der Nerv auf der Innenseite verlaufen.

Auch histologisch betrachtet, geht der Nervenring und seine Äste direkt aus den beiden Nervenstreifen der Larve hervor, ohne daß tiefergreifende Umbildungsprozesse stattfänden.

Die Peripherie des Querschnitts des Nervenrings (Taf. X, Fig. 6 *Rn*) wird von einem Zellbelag eingenommen, der nach außen zu stärker, nach innen aber schwach entwickelt ist. Diese Zellen entsprechen den Wimperdeckzellen der Nervenstreifen, die wir als Mutterzellen der Nervenfasern schon kennen gelernt haben. Auch hier sind sie wieder die Mutterzellen der neu zu bildenden Fasern, denn da, wo Nervenäste aus dem Nervenring hervorsprossen, finden wir an den blinden Enden zunächst nur Zellen, die

Fasern werden erst später entwickelt (Taf. X, Fig. 6 *Kn*). Dabei werden die Fasern von den Zellen stets an der Innenseite, das heißt, an der Seite, welche der Wassergefäßwandung anliegt, ausgeschieden. Zunächst sind dann die Fasern noch nicht vollkommen von Zellen umgeben, sondern der Zellbelag liegt ihnen nur äußerlich an und umwächst sie erst später allseitig. Zwischen den Längsfasern liegen auf diesen Stadien noch keine Zellen.

Die Deckzellen der Nerven tragen jetzt keine Wimpern mehr. Wenn der Nervenring sich nämlich bildet, liegt er zunächst noch im Ektoderm als ein Teil desselben und umgibt in dieser Lage die Mundöffnung, die durch die Stelle bezeichnet wird, wo der Ektodermtrichter in den Vorderdarm einmündet. Bald wird der Nervenring aber von einer Zellschicht überwachsen, die aus dem Mundschild stammt und in einschichtiger Lage von der Stelle, wo der Mundschild den Tentakelbelag bildet, bis zur eigentlichen Mundöffnung fortwächst. Dieser tiefste Teil des zum Munde führenden Trichters war ursprünglich von dem indifferenten, aus platten Zellen bestehenden Ektoderm der Larve eingenommen, welches bei der Umformung der Körpergestalt mit in das Innere hineingezogen worden war. Dieses Larvenektoderm wird nun verdrängt, der ursprünglich ektodermale Nervenring überwachsen und in die Tiefe gerückt (Taf. X, Fig. 5). Später schieben sich dann noch Mesenchymzellen zwischen ihn und die einzellige Ektoderm-schicht des Mundschilds.

Der Mundschild hat somit die Funktion, nicht nur Sinnesepithelien (Tastepithel der Tentakelspitzen, Otcysten, wahrscheinlich auch die Geschmacksknospen), sondern auch das indifferente Deckepithel des sogenannten Atriums zu bilden. Ganz ähnlich werden wir später auch die indifferente und die sensorische Bedeckung des übrigen Körpers aus den Zellen der Wimperreifen entstehen sehen.

Ebenso wie der Nervenring werden auch die Äste desselben zu den Tentakeln von den Zellen des Mundschilds überwachsen und sekundär in eine tiefere Lage gebracht. Auf Fig. 5 *Tn*, Taf. X haben sie, wie man sieht, ihre primäre ektodermale Lage verloren.

Hydrocöl und Steinkanal.

Die Umwandlung der Auricularia in die tonnenförmige Larve tritt, wie beschrieben, in dem Augenblicke ein, wo das Hydrocöl sich gegen den Vorderdarm bewegt, seine vertikale Lage mit einer

horizontalen vertauscht und in kurzer Zeit den Vorderdarm umwächst. Dann schließt sich der hufeisenförmig gebogene Kanal, der die Tentakelanlagen trägt, zum Ringe. Der Schluß erfolgt auf der ehemaligen Ventralseite der Larve. Wir haben jetzt einen ringförmigen Kanal, der den Vorderdarm unterhalb des Nervenringes umgreift und der elf Ausstülpungen trägt, fünf größere und sechs kleinere.

Die fünf größeren Ausstülpungen sind die Primärtentakel. Sie schlagen sich nach Umwachsung des Vorderdarms durch den Ringkanal in die Höhe, ihre Spitzen erhalten einen Überzug durch den Mundschild, an ihrer Innenseite lagern sich die fünf Tentakeläste des Nervenrings an. Die fünf Tentakel haben dabei auch den Nervenring an ihrer Innenseite zu liegen, und zwar gerade an der Stelle, wo sich ihr Stützapparat, der Kalkring, befindet. Diesen Stützapparat haben sie in ihre jetzige Lage schon mitgebracht, er bestand, als das Hydrocöl noch frei im Mesenchym lag, aus fünf Stücken. Jetzt schieben sich fünf neue zwischen die einzelnen Glieder des alten ein, so daß jeder Tentakel sich seitlich auf zwei Kalkringglieder stützt. Gerade nach innen folgt dann genau an dieser Stelle der Nervenring (Taf. X, Fig. 9).

Wie ersichtlich, liegen die Kalkringstücke nicht direkt an der Ursprungsstelle des Tentakels aus dem Kalkring, sondern etwas höher. Das Basalstück des Tentakels bis zum Kalkring wird nun Tentakelkanal genannt; dieser Strecke liegt kein Nerv an.

Von den übrigen sechs Ausstülpungen des Wassergefäßrings wachsen die fünf Sekundärausstülpungen oder Anlagen der Körperwassergefäße auch zunächst nach oben. Ihre Spitzen biegen sich aber über fünf entsprechende Abschnitte des Kalkrings herüber und schlagen sich dann wieder nach unten, so daß die Lagerung der Teile eine identische mit der ist, wie sie bei den pedaten Holothuriern als bleibende Einrichtung schon bekannt ist (Taf. X, Fig. 9). Auch bei den Synaptiden treten somit die Körperwassergefäße über den Kalkring und wachsen dann auf dem äußeren Blatt der Enterocöl taschen nach abwärts, zunächst allein, später aber lagern sich ihnen von außen die fünf Körpernerven auf, die erst relativ spät aus dem Nervenring hervorsprossen.

Der Steinkanal mündet zu dieser Zeit noch durch den Rückenporus nach außen, sein Verlauf ist häufig kein ganz gerader mehr; seine Lage ist nicht genau horizontal, sondern vom Wassergefäßring aus schief nach oben gerichtet (Taf. VIII, Fig. 2 und Taf. X, Fig. 3 *Stk*).

Aus der sechsten sekundären Ausstülpung wird die POLI'sche Blase, die keine besonderen Lageveränderungen durchmacht, und welche, der Schwere folgend, direkt vom Wassergefäßring aus nach unten herabhängt.

Die Wandungen sämtlicher Abschnitte der Hydrocöls bestehen zunächst aus einem einschichtigen, flach cylindrischen Epithel (Taf. X, Fig. 3). Wimperbewegung im Innern der Kanäle sehe ich in mittleren Entwicklungsstadien der Tonnenform auftreten, und zwar zunächst nur im Innern der Primärtentakel (Taf. VI, Fig. 8). Eine wirkliche Zirkulation beginnt erst beim Verlassen des Tonnen- und Übergang in das Synapta-Stadium und soll bei letzterem besprochen werden.

Schon viel früher beginnt die Bildung einer Muskelschicht in verschiedenen Abschnitten des Hydrocöls. Die Epithelzellen des letzteren spielen dabei die Bildner der Muskulatur, indem sie an ihrer Basis die Muskelfasern als eine zunächst einschichtige, sehr regelmäßig angeordnete Lamelle ausscheiden. Die so gebildeten Muskelfasern sind erheblich dicker als die von Mesenchymzellen am Vorderdarm gebildeten, ab und zu liegt ihnen seitlich ein Kern an. HAMANN (5) hat zuerst auf die histologischen Differenzen der Mesenchym- und der Cölommuskulatur bei der ausgebildeten Synapta hingewiesen. Ich kann seine Angaben nur bestätigen.

Die Primärtentakel entwickeln allein eine Längsmuskelschicht um die Epithelwand der Wassergefäße, indem, wie erwähnt, die Fasern von den Epithelzellen an deren Basis ausgeschieden werden (Taf. X, Fig. 5 *Tl*). Etwas später, aber auf demselben Wege entwickelt sich die Ringmuskulatur der POLI'schen Blase, noch später diejenige des Wassergefäßrings. Auch in den fünf Körperwassergefäßen treten ganz vereinzelt Längsfasern auf (Taf. X, Fig. 7 in *Kw*). Es ist aber ein großer Irrtum, anzunehmen, daß die Wandung der Körperwassergefäße die fünf Längsmuskelbänder des Körpers produziere. Die Entstehung dieser letzteren soll im folgenden Abschnitt ausführlich erörtert werden. Es genügt, an dieser Stelle hervorzuheben, daß die Längsfasern in den Körperwassergefäßen stets ganz spärlich und vereinzelt bleiben und niemals irgendwelche Bedeutung erlangen.

Das Enterocöl.

Im Umwandlungsstadium zur Tonnenform hatten sich die beiden Cölomtaschen an den Darm angelegt und ihn aus einer

ovalen in eine cylindrische Form übergeführt. Indem sie nun sowohl ventral- als dorsalwärts aufeinander zuwachsen, stoßen sie bald darauf vorn und hinten in der Mittellinie zusammen. Auf der Ventralseite verschmelzen dann ihre Lamellen so miteinander, daß ihre Hohlräume zusammenfließen und jede Spur der bilateralen Entstehungsweise des Cöloms hier verschwunden ist. Auf der Dorsalseite aber werden die rechte und die linke Umschlagsstelle des parietalen in das viscerele Blatt aneinandergelegt, es erfolgt kein Durchbruch, sondern die beiden aufeinandergelegten Blätter verlöten zu einer doppelschichtigen Platte, die in der alten Medianebene der ehemaligen Auricularia von vorn nach hinten zieht (Taf. X, Fig. 7—8 *Dm*). In dieser Platte (dem späteren Mesenterium) erhält sich zeitlebens bei Holothurien und sämtlichen Echinodermen ein sehr deutliches Andenken ihrer ursprünglich bilateralen Grundform. Die somit vereinigten, an der Doralseite durch die Mesenterialplatte geschiedenen Cölomtaschen besitzen anfangs in ihrem Innern nur einen ganz unbedeutenden Hohlraum (Taf. X, Fig. 1). Bald aber gehen hier Veränderungen vor sich. Das innere (viscerele) Blatt legt sich innig dem Darmrohr an, von dessen Epithel es durch eine dünne Schicht von Mesenchymzellen getrennt ist. Das äußere (parietale) Blatt aber bläht sich sozusagen gegen die Außenwand der Larve hin auf, so daß es die zwischen ihm und der Außenwand befindliche Gallertschicht allmählich zusammenpreßt und gleichzeitig den Hohlraum im Inneren des Cöloms mehr und mehr vergrößert (Taf. X, Fig. 7). Man kann diese Aufblähung des Cöloms Schritt für Schritt verfolgen und deutlich sehen, wie die Gebilde, die dem parietalen Blatt des Enterocöls von außen aufliegen, nämlich Körperwassergefäße und Körpernerven, passiv mit an die Außenwand des Körpers transportiert werden (Taf. VI, Fig. 7 u. 8 u. Taf. X, Fig. 7). Wenn die Larve das Tonnenstadium verläßt, ist der Prozeß beendet, das parietale Blatt der Leibeshöhle liegt der Körperwand dicht an und ist von ihr blos durch eine mäßig starke Mesenchymschicht geschieden (Taf. X, Fig. 8 und 9).

Ursprünglich reichten die Cölomtaschen nur bis zu der oberen Grenze des Mitteldarms, nach unten bis zum Anfange des Enddarms. Jetzt dehnt das Cölom seine Erstreckung nach oben und unten hin aus. Der Enddarm wird vom visceralen Blatt umwachsen und erhält sein Mesenterium, die Leibeshöhle erstreckt sich bald bis in die Gegend des unteren Körperpols hin.

Nach oben werden Vorderdarm und Wassergefäßring überwachsen und erhalten einen Peritonealüberzug. Die Leibeshöhle reicht nach oben bis an den Kalkring und hat alle Gebilde, die in diesem Bereich liegen, also auch die Anfangsstücke der Tentakel- und Körperwassergefäße, die POLI'sche Blase und den Steinkanal umwachsen und mit einem Überzug versehen (Taf. X, Fig. 9). In die Tentakel selbst sendet sie keine Fortsetzungen hinein, was, wie wir im allgemeinen Teil sehen werden, von einer gewissen prinzipiellen Bedeutung ist. Indem das innere Blatt die einzelnen Anfangsstücke der Tentakeln (Tentakelkanäle) und Körperwassergefäße überzieht und sich dann jedesmal wieder zum Darm hin umschlägt, bilden sich hier Suspensorien des Vorderdarms, deren Entstehung auf diesem Wege einleuchten wird (Taf. X, Fig. 4 *Sp*). Der Steinkanal ist dem dorsalen Mesenterium angeschlossen¹⁾ und von einem Peritonealüberzug bedeckt, soweit er in der Leibeshöhle liegt. Auf diesem Stadium nämlich durchbohrt er noch die Körperwand und mündet durch den Rückenporus nach außen.

Die eben geschilderten Verhältnisse sind am anschaulichsten auf dem Längsschnitt Taf. X, Fig. 9 dargestellt.

Noch ehe die Aufblähung des Cöloms ihren Abschluß erreicht hat, sehen wir histologische Differenzierungen in beiden Peritonealblättern eintreten, die bis dahin einschichtige Epithellamellen vorstellten. Von den Epithelzellen wird an ihrer Basis, also im visceralen Blatt nach innen, im parietalen (und dort schon etwas früher) nach außen eine einschichtige Lage von Ringmuskelfasern abgeschieden. Die Muskelfasern haben durchaus denselben Bau wie diejenigen, welche aus dem Hydrocöl stammen, und deren Entstehung dort schon geschildert ist. Nach Abscheidung dieser Ringmuskelschicht wird von dem Peritonealepithel in beiden Blättern die Längsmuskulatur produziert. Für das viscerele Blatt liegt die Ringmuskulatur *innen* vom Peritonealepithel, das die Matrix bildet. Die später gebildete Längsmuskulatur muß also, wie das Epithel, auch *außen* von der Ringmuskulatur liegen. Umgekehrt verhält sich dies beim parietalen Blatt, wo *zuerst* und *zu äußerst* die Ringmuskulatur abgeschieden wird, *dann*

1) Hierdurch dokumentiert sich die Lage des dorsalen Mesenteriums als eine genau interradiale. Wenn sich das Mesenterium trotzdem nicht an einer durch ein Körperwassergefäß bezeichneten Stelle an die Leibeswand ansetzt, so erklärt sich dieser scheinbare Widerspruch aus der sekundären adradialen Verschiebung letzterer Gebilde (cf. p. 216).

folgt die Längsmuskulatur, zu innerst liegt endlich das Peritonealepithel. Während vom visceralen Blatt sowohl Ring- wie Längsmuskulatur in kontinuierlicher Schicht abgeschieden, und damit die Darmmuskulatur gebildet wird, zeigt das parietale Blatt, das die Körpermuskulatur bildet, hier Differenzen. Nur die Ringmuskulatur wird nämlich in einer zusammenhängenden Schicht ausgebildet. Die später entwickelte Längsmuskulatur aber entsteht in Gestalt von fünf Längsbändern, und zwar da, wo außen dem parietalen Blatt die fünf Körperwassergefäße (und Körpernerven) aufliegen. Es muß aber scharf hervorgehoben werden, daß sich zuerst die Ringmuskulatur bildet, und daß diese, wenn die fünf Längsmuskelbänder entstehen, letztere mit scharfer Kontur von dem Epithel der Körperwassergefäße trennt (Taf. X, Fig. 7). Auch das Gefäßepithel entwickelt vereinzelt Längsmuskelfasern, und so kann es den Anschein gewinnen, als ob die Körperwassergefäße die Längsmuskulatur des Körpers bildeten. Achtet man nicht auf die stets scharfe Kontur der Ringmuskulatur, so kann man sich selbst bei Schnittpräparaten täuschen lassen, und dieser Täuschung sind sämtliche bisherige Untersucher, die diese histogenetische Frage erörtert haben, zum Opfer gefallen. Leitete man die Längsmuskulatur von den außen liegenden Körperwassergefäßen, die Ringmuskulatur aber vom Peritoneum ab, das letzterem innen anliegt, so war es unerklärlich, wie beim ausgewachsenen Tiere die Lagerung der Muskulatur: Ringmuskulatur außen, Längsmuskulatur innen, zustandekommt. Man nahm daher zur Annahme von Umwachsungen seine Zuflucht, ohne für diese durch die Beobachtung einen thatsächlichen Anhalt zu besitzen. Von all dem kann keine Rede sein. Die Längsmuskulatur des Körpers entsteht wie die Ringmuskulatur aus dem parietalen Peritonealblatt, aber zeitlich etwas nach letzterem. Auch die Körperwassergefäße entwickeln, wie andere Abschnitte des Hydrocöls, Längsmuskelfasern, aber diese Fasern kommen ihrer eigenen Wandung zugute, sind immer unbedeutend und spärlich und haben keine Beziehungen zur Körpermuskulatur.

Das viscerele Blatt des Peritoneums bildet die Darmmuskulatur, und zwar zuerst die innen liegende Ringmuskulatur, dann die außen liegende Längsmuskulatur. Am Darm bildet auch letztere eine kontinuierliche Schicht.

Der Vorderdarm besitzt noch aus dem *Auriculariastadium* her eine stark entwickelte Ringmuskulatur, der nach innen eine schwache Längsmuskulatur anliegt. Die Muskelemente dieses

Abschnittes tragen den Charakter von Mesenchymmuskeln (kontraktilen Faserzellen). Wenn nun auch der Vorderdarm vom Peritoneum umwachsen wird, erhält er zu äußerst noch einen Überzug von Längsmuskelfasern, der von dem Peritonealepithel stammt und epithelialen Charakter trägt. Dann besitzt der Vorderdarm also eine dreifache Muskulatur. Die innerste Lage (Längsmuskelzellen), die wie die mittlere Lage (Ringmuskelzellen) aus dem Mesenchym stammt, ist aber schwach und auf älteren Stadien kaum noch nachweisbar.

Darmkanal, Mund und After.

Durch die im vorigen Abschnitt geschilderten Vorgänge erhält der Darmkanal seine Muskulatur, soweit er nicht, wie der Vorderdarm, eine solche schon besitzt. Die epitheliale Wandung des Auriculariadarms bleibt für Mittel- und Enddarm bestehen, nur wird das Epithel allmählich höher und das Darmlumen entsprechend enger (Taf. X, Fig. 1 und 7). Im Vorderdarm war während des Auriculariastadiums das Epithel außerordentlich abgeflacht. Jetzt wird, wie wir schon p. 201 sahen, dieses flache Epithel durch ein neues ersetzt, das aus den Zellen der adoralen Wimperschnur und ihrer Wimperschlinge stammt, die im Auriculariastadium in den Vorderdarm hineinhängt.

Da der zur Mundöffnung führende Trichter in ähnlicher Weise von den Zellen des Mundschilds seine Auskleidung erhielt, sehen wir nun sein Epithel ohne Grenze in dasjenige des Vorderdarms übergehen. Doch gestatten später immer noch die topographischen Verhältnisse die Lage der wirklichen Mundöffnung zu erkennen. Sie wird genau durch den Kalkring, der sie freilich in einer ziemlichen Entfernung umfaßt, gekennzeichnet und findet histologisch ihren Ausdruck durch den Beginn der Darmmuskulatur (Taf. X, Fig. 9). Schon bei Beschreibung der Körperform der Larve im Tonnenstadium wurde auseinandergesetzt, wie die Lage der neu sich bildenden Wimperreifen und der alten After- und Mundöffnung (beziehentlich der Mündung des zum Munde führenden Trichters) sich gegeneinander verschiebt, so daß nach Schluß des ersten und letzten Wimperreifens auf der Ventralseite Trichteröffnung und After je im Umkreise dieser beiden Reifen liegen. Bald rücken sie dann genau ins Zentrum der Kreise und befinden sich damit an den beiden Körperpolen, die man jetzt als oralen und aboralen (anal) Körperpol bezeichnen kann. Bemerkenswert aber ist, daß trotz der Verschiebung und Lageänderung keine Neu-

bildung des Mundes und Afters der *Auricularia* erfolgt, beide vielmehr in kontinuierlicher Entwicklung in die entsprechenden Teile der tonnenförmigen Larve und der *Synapta* übergehen. Letztere Thatsache ist schon den früheren Beobachtern (METSCHNIKOFF, GÖTTE, SFLENKA) bekannt gewesen, doch unterscheidet sich meine Auffassung des zum Munde führenden Ektodermtrichters und meine Vorstellung von der Mechanik seiner Lageveränderung (p. 203, 204) etwas von derjenigen meiner Vorgänger.

Mesenchym und Kalkgebilde.

Bei der Umwandlung der *Auricularia* in die tonnenförmige Larve hat sich die Mesenchymzellen führende Gallerte so zu sagen verdichtet. Denn die bedeutende Verkleinerung des Tieres findet allein auf Kosten der Gallerte statt. Die Mesenchymzellen liegen nun viel dichter bei einander, und die Tiere sind dadurch erheblich undurchsichtiger geworden (Taf. X, Fig. 1 und 2—7). Wenn dann im Körper der Larve die verschiedenen Hohlrumbildungen (Hydrocöl und Enterocöl) bedeutendere Ausdehnung gewinnen, wird die Gallerte noch mehr komprimiert und nimmt allmählich den Charakter eines zellenreichen Bindegewebes an (Taf. X, Fig. 8, 9). Die Mesenchymzellen zeigen häufiger Spindelform als Sternform, obwohl immer noch Mesenchymzellen mit vielen Ausläufern in reichlicher Menge zu finden sind.

Eine ganz allgemeine Eigenschaft des mesenchymatösen Bindegewebes ist es, trennende Schichten zwischen den Bildungen des Hydrocöls und Enterocöls einerseits und dem Außenepithel des Körpers und Innenepithel des Darms andererseits zu bilden.

Produkte der Mesenchymzellen sind, wie wir sahen, die Kalkbildungen, und deren besaß die *Auricularia* zweierlei Art: erstens die Anlage des Kalkrings, und zweitens die Rädchen und Kugeln, die rechts und links in den Zipfeln des untersten Körperabschnitts liegen. Rädchen und Kugeln werden unverändert in die tonnenförmige Larve herübergenommen, nur verändern sie bei der Umwandlung der Körperform ihre Lage und rücken aus den beiden Seiten in die Mitte um den unteren Körperpol herum (Taf. VI, Fig. 5—9).

Schon in den letzten *Auricularia*stadien oder auch zuweilen erst während der Metamorphose in die Tonnenform hat der ursprünglich fünfgliederige Kalkring die Zahl seiner Glieder verdoppelt. Dies geschieht dadurch, daß sich zwischen die fünf alten fünf weitere Kalkringglieder einschieben. Die fünf primären Glieder

lagen, wie wir S. 199 gesehen haben, interrational, und die Einschiebung der neuen geschieht so, daß auch sie interrational (also in jeden Interradius je zwei Kalkringglieder, ein altes und ein eingeschobenes) zu liegen kommen.

Die fünf interrationalen Sekundärausstülpungen liegen den fünf alten Kalkringstücken auf. Sie müßten nun, da sich im Interradius die Kalkringstücke verdoppeln, in die Mitte zwischen je zwei derselben rücken, wenn sie ihre alte, genaue interrationale Lage bewahren wollten. Dies geschieht aber nicht. Die Sekundärausstülpungen, aus denen die Interrationalgefäße werden, bewahren ihre Beziehung zu den fünf alten Kalkringstücken und treten über sie und nicht über den Zwischenraum zwischen altem und eingeschobenem Kalkringstück herüber, um dann nach unten umzubiegen (Taf. X, Fig. 9). Sie liegen also jetzt nicht mehr genau interrational, sondern interrational mit adradialer Verschiebung. Hierdurch verschieben sich die Körperwassergefäße gegen den Steinkanal und das dorsale Mesenterium, die ihre primäre interrationale Lage bewahren¹⁾ (ct. Anm. p. 38).

Die Entwicklung der einzelnen Kalkringglieder ist Taf. XI, Fig. 6 *a—d* dargestellt. Der Typus der Verzweigung ist auch hier der des regulären Dreistrahlers (Winkel von 120°). Wie ich in einer früheren Arbeit gezeigt habe, führt diese Art der Verzweigung zu einem Netzwerk, das von regulärem Sechseck durchbrochen wird. Für das Wachstum der Kalkringglieder ist zwar dieser Typus erhalten, die Länge der einzelnen Äste bei der Verzweigung aber eine sehr ungleiche und unregelmäßige, so daß die regelmäßige Anordnung des Netzwerks einigermaßen verwischt erscheint (Taf. XI, Fig. 6 *d*).

5. Der Übergang der tonnenförmigen Larve mit Wimperreifen in die junge Synapta.

Aufbruch des Tentakelvorhofs, Ausstreckung der Tentakel.

Der Übergang der tonnenförmigen Larve in die junge Synapta erfolgt ohne scharfe Grenze. Will man aber einen bestimmten Punkt der Entwicklung als den Übergangspunkt hinstellen, so

1) Diese Verschiebung, welche sekundär die Körperwassergefäße den Radien nähert, führt jedoch niemals zu einer vollkommenen Aufnahme jener Gebilde in die Radien. Dies erkennt man daran, daß die Kalkstücke, über welche die Wassergefäße herüber-treten, immer nur an den Seiten, nie in der Achse der Tentakel liegen. cf. das Schema Taf. VIII, Fig. 1.

dürfte sich am besten der Zeitpunkt herausheben lassen, wo die Larve zum ersten male ihre Tentakel aus dem Vorhof herausstreckt und dieselben von da an zum Tasten und Ansaugen benutzt. Allerdings bietet auch dieser Moment kein einschneidendes Merkmal. Denn auch dann werden die Tentakel noch häufig in das Atrium zurückgezogen, besonders wenn das Tier beunruhigt oder langsam abgetötet wird, und die *Synapta* bedient sich auf diesem Stadium ebenso oft der Wimperreifen als der Tentakel zur Lokomotion.

Unter Vorhof verstanden wir den Trichter, der in der *Auricularia* im mittleren Bauchfeld zum Munde führte und bei der Umwandlung in die tonnenförmige Larve nach innen gezogen und bis auf einen kapillaren Spalt geschlossen worden war. Dieser capillare Spalt bleibt bestehen, und genau an dieser Stelle erfolgt die Eröffnung des Atriums und die Vorstreckung der Tentakel. Der Nachweis, daß hier immer ein Spalt vorhanden bleibt, ist äußerst schwierig, denn das Ektoderm, das die Spalthöhle auskleidet, besteht bis zum Aufbruch des Atriums aus jenen vollkommen abgeplatteten Ektodermzellen, deren Kern sich nicht mehr nachweisen läßt. Doch ist bei genauem Zusehen auf Schnitten sowohl als auf Totalpräparaten die Anwesenheit des Spalts auf allen Stadien zu konstatieren.

In den vorgestreckten Tentakeln nimmt man sofort eine lebhafte Zirkulation wahr; auf diese soll im nächsten Kapitel noch ausführlicher eingegangen werden. Ferner dienen die Tentakeln in ausgedehntestem Maße zum Tasten und Ansaugen, und zwar letzteres, ohne die komplizierten Einrichtungen der Saugfüße zu besitzen. Das Ansaugen erfolgt einfach durch festes Andrücken der unebenen, etwas elastischen Haut an die Unterlage und ist in dieser Form bei allen jungen Echinodermen, auch solchen, bei denen sich später die Saugapparate komplizieren, zu beobachten. Bei vielen Synaptiden und Chirodoten, aber auch bei manchen Asteriden (z. B. *Astroperten*) bleibt zeitlebens dieser primitive Saugmechanismus erhalten.

Auflösung der Wimpersehnüre und Neubildung des Körperepithels.

In dem Maße, als die fünf Primärtentakel zur Lokomotion benutzt werden, tritt die lokomotorische Funktion der Wimperreifen in den Hintergrund, und die Zellen dieser Gebilde werden nun zu einem anderen Zwecke verwendet, nämlich zur Neubildung des Körperepithels.

Die Wimperschnüre fallen nicht ab oder atrophieren, sondern sie lösen sich auf, indem ihre Zellen sich über die ganze Körperoberfläche zerstreuen und die Wimpern verlieren. Aus diesem Grunde erfolgt der Wechsel in der Lebensweise auch nur allmählich, nicht mit einem Schlage. Wenn sich die fünf Primärtentakel aus dem Atrium hervorstrecken, werden sie zwar sofort zum Ansaugen benutzt, das Tier ist aber immer noch fähig, zu schwimmen, verläßt häufig den Boden oder die Glaswand, an die es sich angesaugt hat, und wirbelt sich frei im Wasser herum. Langsam nur büßt es letztere Fähigkeit ein. Die Wimperreifen verlieren auf diesen Stadien ihre schärferen Konturen, die rinnenförmigen Mesenchymscheiden, in denen sie eingebettet liegen, flachen sich ab und gestatten es den Zellen, sich über die ganze Körperoberfläche zu verbreiten. Wie wir oben (p. 188 ff.) sahen, bestand das Körperepithel der Auricularia und der tonnenförmigen Larven außerhalb des Bereichs der Wimperschnüre aus hochgradig abgeplatteten Zellen, deren Konturen sich nur noch durch besondere Methoden (Imprägnation mit Metallsalzen) sichtbar machen ließen, und deren Kern nicht mehr nachweisbar war. An Stelle dieses Epithels setzen sich nun die Zellen der in Auflösung begriffenen Wimperschnüre, und in ihnen haben wir die Mutterzellen sowohl des indifferenten Körperepithels als auch der Sinneszellen der Haut zu erblicken. Die Wimperreifen spielen also eine ganz ähnliche Rolle wie der Mundschild, der ja ebenfalls die Sinnesepithelien der Tentakel (Tastepithel, später aus letzterem sicherlich auch die Geschmacksknospen und ferner die Otocysten) und das indifferente Epithel des Atriums aus seinen Wimperzellen hervorgehen ließ. Dagegen schien die adorale Wimperschnur nur das indifferente Epithel des Vorderdarms zu liefern. Doch ist der Prozeß auch in letzterem Falle ganz analog der Neubildung des Hautepithels und knüpft auch noch insofern direkt an letzteren Vorgang an, als in beiden Fällen hochgradig abgeplattetes Ektodermepithel, des Larvenstadiums durch andere, lebenskräftiger gebliebene Ektodermzellen, nämlich diejenigen der Wimperschnüre ersetzt werden ¹⁾).

Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, sind beide Vorgänge auch ohne tiefere morphologische Bedeutung. Ich bin ge-

1) Auf diese Weise erklärt es sich auch, daß das Pigment (oder einzellige Algen), das manche Echinodermenlarven in ihren Wimperschnüren mit sich führen, später im jungen Echinoderm diffus im Epithel der Haut und besonders den Tentakelspitzen sich wiederfindet.

neigt anzunehmen, daß die Mehrzahl der Wimperschnurzellen während des ganzen Larvenlebens funktionslos ist und nur als Reserve für die späteren Epithelbildungen angelegt und vermehrt wird. Denn, wie man sich leicht überzeugt, können sich nur relativ wenige Zellen der Wimperschnüre aktiv bei der Lokomotion beteiligen, und es erscheint höchst unwahrscheinlich, in dem ganzen Rest Sinnes- und Nervenzellen zu erblicken, die schon während des Larvenlebens funktionieren.

Das neugebildete Körperepithel ist auf Tafel X, Fig. 8 und 9 *Ep* abgebildet.

Oblitteration des Rückenporus, Durchbruch des Steinkanals in die Leibeshöhle.

Die Cölomtaschen haben im Tonnenstadium nicht nur den Darm, sondern auch verschiedene Abschnitte des Hydrocöls, nämlich Ringkanal, POLI'sche Blase, Anfangsteile der Tentakel- und Interradialwassergefäße bis zum Kalkring umwachsen und ihnen Peritonealüberzüge und Aufhängebänder geliefert (Taf. X, Fig. 9).

Auch der primäre Steinkanal, der bis jetzt immer noch durch den Rückenporus nach außen mündet, ist auf diese Weise umwachsen worden. Da er aber ziemlich genau (mit geringer Abweichung nach links) in der ventralen Medianebene vom Ringkanal zum Rückenporus zieht und gerade hier die rechte und linke Cölomtasche auf der Dorsalseite zusammenstoßen, ihre Blätter aneinanderlegen und das dorsale Mesenterium bilden, so kommt auch der primäre Steinkanal an das dorsale Mesenterium zu liegen, ob zwischen die beiden Blätter oder dem linken Blatte durch einen besonderen Überzug angeschlossen, habe ich nicht entscheiden können. Gegen Ende des Tonnenstadiums sieht man nun, wie sich dem jetzt etwas geschlängelten Steinkanal etwa in der Mitte seines Verlaufs ein Haufen von Mesenchymzellen anlagert und hier an der Wandung des Kanals eine halbmondförmige Kalkleiste ausscheidet (Taf. VII, Fig. 9 *Mdpl*). Obwohl diese Leiste keine Ähnlichkeit mit der fertig entwickelten Madreporenplatte der *Synapta digitata* besitzt, ist doch kein Zweifel möglich, daß sie die erste Anlage dieses Gebildes ist. An dieser Stelle öffnet sich später der Steinkanal durch die Poren der Platte in die Leibeshöhle. Entsprechend der eben geschilderten Bildungsart liegt auch die fertige Platte dem Kanale seitlich auf. Das distale Ende des Kanals von der Platte bis zum Rückenporus oblitteriert, und der Rückenporus selbst verschwindet. Aus dem primären Stein-

kanal, der durch den Rückenporus nach außen mündete, ist der sekundäre Steinkanal geworden, der keine Kommunikation nach außen mehr besitzt, dafür aber durch die Madreporenplatte mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

6. Die junge Synapta¹⁾.

(Taf. VI u. VII, Fig. 9, Taf. X, Fig. 8 u. 9.)

Wenn die Wimperreifen vollständig aufgelöst sind, und das Tier nicht mehr fähig ist, frei herumzuschwimmen, kann man es als junge Synapta bezeichnen. Seine Körperform ist dann immer noch eine ovale, nicht die wurmförmig gestreckte des erwachsenen Tieres. Die Tentakel sind nur in Fünffzahl vorhanden, zunächst weder gefingert noch fiederförmig verzweigt. Soweit ich beobachten konnte, leben die Tiere jetzt auf dem Meeresgrunde und graben sich noch nicht ein; doch muß ich diesen Punkt unentschieden lassen, auch kommt wenig darauf an, da ich schon früher (32, p. 280) gezeigt habe, daß die erwachsene Synapta digitata durchaus nicht ein ausschließlich unterirdisches Leben führt.

Ich will nun die Organisation der jungen, unausgebildeten Synapta in kurzer Zusammenfassung darstellen, indem ich dabei die verschiedenen Organsysteme, Organe und Gewebe nach ihrer Genese zusammenstelle und dabei einen Teil der in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilten Thatsachen in möglichster Kürze rekapituliere.

Derivate des Ektoblasts.

Epidermis. Die Epidermis der jungen Synapta besteht aus einem an den meisten Stellen einschichtigen Zellenlager und entstand aus den Zellen der fünf Wimperreifen, die sich aufgelöst haben. Die Wimpern sind abgeworfen, und die Zellen scheiden jetzt an ihrer Oberfläche eine Cuticularschicht aus: Pigment ist noch nicht in der Epidermis abgelagert. Bei denjenigen Echinodermenlarven, die in ihren Wimperschnüren Pigment oder einzellige Algen führen, findet sich dasselbe in dem Stadium, das der jungen Synapta entspricht, diffus in der Epidermis verbreitet.

Sinnesepithelien. 1) Tentakelüberzug. Die fünf Tentakel tragen einen mehrschichtigen Überzug von Sinneszellen,

1) In diesem Abschnitt rekapituliere ich kurz die Histogenese sämtlicher Organe, ohne auf die Umbildungen, welche ihre Form und Lage dabei durchzumachen gehabt hat, näher einzugehen.

der an den Spitzen der Tentakel am mächtigsten ist, gegen die Basis an Dicke abnimmt und dort kontinuierlich in das indifferente Epithel der angrenzenden Bezirke übergeht. Auch dieser Überzug stammt aus Teilen der postoralen Wimperschnur, und zwar aus dem sogenannten Mundschild.

2) BAUR'sche Bläschen. Diese Gebilde stammen höchst wahrscheinlich auch aus Teilen des Mundschilds (Taf. X, Fig. 4 *Oc*). Sie haben Bläschenform angenommen und liegen jetzt etwas über und vor dem Kalkring, ganz nahe dem Nervenringe, der an jedes Bläschen einen Nervenzweig entsendet. Von ihrer Wandung haben sich Zellen abgelöst und schwimmen frei in der Endolympe der Bläschen. Durch Wimpern des Wandungsepithels werden letztere Zellen in zitternder Bewegung erhalten. In jeder Zelle hat sich eine Vakuole gebildet, und da durch dieselbe die betreffende Seite der Zelle halbkugelig vorgebuchtet wird (Taf. XI, Fig. 9 u. 10), entsteht der Eindruck, als hätte man „Doppelkörner“ vor sich.

Andere Sinnesorgane, z. B. Tastpapillen der Haut und Geschmacksknospen der Tentakelbasis, haben sich auf diesem Stadium noch nicht herausdifferenziert.

Nervensystem. Der Nervenring umgiebt den Mundeingang der Synapta. Er liegt dabei nach innen und etwas über dem Kalkring (Taf. X, Fig. 9). Auf unserem Stadium liegt er direkt unter dem Epithel des Atriums, das vom „Mundschild“ stammt und ihn sekundär überwachsen hat. Er ist aus den beiden Nervenstreifen der Auricularia entstanden. Beim Übergang in die Tonnenform waren diese zusammen mit und vor den Abschnitten des „Mundschilds“ in den Trichter, der zum Munde führte, hineingerückt und in die Tiefe hinabgezogen worden. Der Ring besteht aus einer peripherischen Zellschicht, die nach innen feine Längsfasern ausgeschieden haben (Taf. X, Fig. 9 *Rn*). Aus dem Nervenring ist dann für jeden Primärtentakel je ein starker Nervenast hervorgesproßt. Derselbe liegt dem Tentakel von innen her an; auch er hat seine anfangs oberflächliche Lage mit einer tieferen vertauscht, da er zuerst von dem Epithel der Tentakelspitzen überwachsen wurde, nachher tiefer in das Mesenchym eingebettet worden ist.

Später als die Nerven für die fünf Primärtentakel sind fünf Nerven für die interrarial gelegenen Sekundärausstülpungen aus dem Nervenring hervorgesproßt. Auch sie lagen zunächst innen von diesen Bildungen. Indem aber die Sekundärausstülpungen

über den Kalkring im Bogen herüberbiegen und die Nerven ihnen folgen, letztere auf die Außenseite der Wassergefäße zu liegen. Natürlich ist auch ihre Lage eine interradiale (adradiale).

Der Nervenring entsendet, wie HAMANN gefunden hat, einen Nervenast zum Darm. Auf dem uns jetzt beschäftigenden Stadium habe ich von diesem Nerven noch nichts wahrnehmen können.

Das Epithel des Vorderdarms. Als Bildungsprodukt des Ektoderms ist endlich noch das Epithel des Vorderdarms aufzufassen. Es ist ein nicht besonders hohes, cylindrisches Epithel, das kontinuierlich in das Epithel des Atriums übergeht. Es stammt aus den Zellen der adoralen Wimperschlinge, die sich an Stelle des abgeplatteten Ektoblastepithels setzen, welches den Vorderdarm der Auricularia auskleidete. Dieser Vorgang ist ganz gleichwertig jenem anderen, durch welchen das abgeplattete Hautepithel der Auricularia durch die Zellen der Wimperreifen ersetzt wurde. Gegen das entoblastische, viel höhere Epithel des Mitteldarms ist das Vorderdarmepithel scharf abgesetzt.

Derivate des Entoblasts.

Alle übrigen Körper- und Gewebsteile der Synapta sind vom Entoblast gebildet, und zwar entweder gehen sie direkt aus dem primären Entoblast der Synapta hervor, der sich als Urdarm eingestülpt hatte, oder indirekt aus Derivaten des Urdarms. Solche Derivate sind erstens das Mesenchym und zweitens das Hydroenterocöl. Die Produkte beider Bildungen kann man als mesodermale zusammenfassen. Bemerkenswert ist, daß das Mesenchym nur bei den Holothuriern aus Zellen hervorgeht, die aus dem Epithel des schon eingestülpten Urdarms auswandern. Bei den übrigen Echinodermen geschieht die Auswanderung vor der Einstülpung des Urdarms, aber stets genau aus derjenigen Stelle der Blastula, welche sich bald darauf als Urdarm einstülpen wird. Auch hier haben wir also das Recht, das Mesenchym als ein Derivat des Entoblasts anzusehen.

Primärer Entoblast. Aus dem primären Entoblast entsteht der Mittel- und Enddarm der Larve, indem das Epithel des Urdarms direkt und ohne tiefere Umbildungen in das Epithel der betreffenden Darmabschnitte zuerst der Auricularia- und Tonnenlarve, dann in das der Synapta übergeht. Das im Urdarm auch

cylindrische Epithel flacht sich in der Auricularia ab, wird aber in der tonnenförmigen Larve wieder zu einem hoch cylindrischen und geht so in die *Synapta* über. Nur das Innenepithel des Darms stammt aus dem primären Entoblast, seine Muskulatur, das Bindegewebe und der seröse Überzug ist anderen Ursprungs.

Erwähnenswert ist, daß, während der Enddarm der tonnenförmigen Larve und der jungen *Synapta* beim Übergang in den Mitteldarm eine ansehnliche Schlinge bildet, der Darmkanal der ausgebildeten *Synapta digitata* einen geradegestreckten Verlauf hat. Ist also die BAUR'sche Angabe (1) richtig, und wird aus unserer jungen *Synapta* die *Species digitata*, so muß sich die Schlinge wieder strecken und der Darm gerade werden. Es ist aber nicht vollständig ausgeschlossen, daß BAUR sich geirrt hat und aus der Auricularia mit Kalkrädchen *Synapta inhaerens* wird. Doch will ich vorläufig an der alten Anschauung festhalten und annehmen, unsere Auricularia sei die Larve von *Synapta digitata*.

Hydroenterocöl. Das Hydroenterocöl schnürt sich zwar erst nach Auswanderung der Mesenchymkeime von dem primären Entoblast ab, doch will ich aus praktischen Gründen die Besprechung der aus ihm hervorgegangenen Bildungen vorausschicken.

a) Hydrocöl. Aus der anfangs durch den Rückenporus frei nach außen mündenden Hydrocölblase hat sich das gesamte Wassergefäßsystem der *Synapta* gebildet. Es besteht bei der jungen *Synapta* aus dem Ringkanal, der jetzt nicht mehr durch Steinkanal und Rückenporus frei nach außen mündet; vielmehr kommuniziert der im dorsalen Mesenterium festgelegte Steinkanal vermittelt einer primitiven Madreporenplatte mit der Leibeshöhle. Sein distales Ende bis zum Rückenporus und dieser selbst sind obliteriert. Aus dem Ringkanal entspringen fünf Tentakel, die fünf primären Ausstülpungen des Hydrocöls. Durch diese Tentakel sind die Hauptradien der *Synapta* bestimmt. Jeder Tentakel besitzt nahe an seinem Austritt aus dem Ringkanal beiderseits ein Kalkstück als Stützpunkt. Diese Kalkstücke liegen also interradial oder, wenn man will, da es zwei sind, adradial. Ursprünglich war zwischen den einzelnen Tentakeln nur immer je ein Kalkstück entwickelt, das also dann genau interradianal lag, und über das die fünf sekundären Ausstülpungen des Ringkanals, die Körperwassergefäße — herübertreten. Später aber schiebt sich je ein neues also zusammen fünf Kalkringstücke in die Interradien ein, und so werden die fünf ersten Stücke und mit ihnen die über sie tretenden Interradianalgefäße adradial verschoben. Diese Lage-

verhältnisse und den Grundtypus der radiären Gliederung bei Holothuriern überhaupt kann man sich am besten aus dem Schema Taf. IX, Fig. 1 vergegenwärtigen.

Im Tentakel der Synapta sehen wir eine lebhafteste Zirkulation vor sich gehen. Ich bemerke diese sogleich, wenn die Tentakel der Larve aus dem Atrium vorgestreckt werden, und sehe dann bald einen großen Teil der Tentakelhohlräume mit frei schwimmenden zelligen Gebilden erfüllt, die wir als Blutkörperchen bezeichnen können, da sie sich später auch in den Hohlräumen der Blutgefäßsinus vorfinden und auch im Tentakel die Rolle von respirierenden Blutzellen spielen. Ich habe diese respiratorische Funktion der fünf Primärtentakel bei den Jugendformen sämtlicher Echinodermenklassen beobachten können. Der Mechanismus der Zirkulation ist dabei der, daß die Wimpern der Wassergefäßwände die Zellen von der Basis zur Spitze der Tentakel emportreiben, und indem nun neue Zellen nachdrängen, die an der Spitze angelangten durch den Rückstrom im Zentrum des Hohlraums, wo kein Widerstand vorhanden ist, in den Ringkanal zurückgeführt werden.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Blutzellen losgelöste Epithelzellen der Hydrocölwandung sind, und daß ein ähnliches Verhalten für die Zellen gilt, die frei in der Leibeshöhle herumswimmen. Zwar habe ich nicht direkt das Loslösen der Zellen von der Wandung beobachten können, doch gleichen sie in Größe und Form zu dieser Zeit weit mehr den Epithelzellen des Hydroenterocöls als beispielsweise den Mesenchymzellen. Auch ist ihr plötzliches, massenhaftes Auftreten in den Tentakeln kaum anders zu erklären, da doch das Wassergefäßsystem mit keinem anderen System direkt zusammenhängt. Mit der genetisch gleichwertigen Leibeshöhle kommuniziert es später durch die Poren der Madreporenplatte, und diese Art der Kommunikation soll zweifelsohne das Austreten von Zellen aus dem Wassergefäßsystem verhindern. Den gleichen Zweck haben die Madreporenplatten der anderen Echinodermenklassen, die die Flüssigkeit des Wassergefäßsystems in freie Kommunikation mit der Außenwelt oder dem Außenwasser setzen, dabei aber den Austritt von Blutzellen verhindern. Wir sehen daher die Zellen erst dann im Wassergefäßsystem auftreten, wenn der Rückenporus durch eine Madreporenplatte für Zellen unwegsam gemacht oder (wie bei den meisten Holothuriern) obliteriert ist.

Es wäre auch denkbar, die Blutzellen für frei wandernde Mesenchymzellen zu halten, die zu einer gewissen Zeit in die

Wassergefäßhöhlräume einwandern, ihre Fortsätze einziehen und sich nun im Flüssigkeitsstrom treiben lassen. Diese Annahme könnte durch die Thatsache eine Stütze finden, daß die Blutzellen ihrerseits wieder imstande sind, in die Gewebe einzudringen und amöboid umherzuwandern. Diese Fähigkeit der Blutzellen habe ich in einer früheren Arbeit (32) näher erörtert.

Dagegen ist aber einzuwenden, daß zu der Zeit, wo die Blutzellen im Wassergefäßlumen auftreten, das Mesenchym größtenteils schon seine ehemalige, indifferente Beschaffenheit verloren hat und in ein Bindegewebe übergegangen ist. Auch gleichen die Blutzellen, wie erwähnt, in hohem Grade den Epithelzellen des Hydroenterocöls auf diesem Stadium. Später wird jenes Epithel mehr abgeflacht. Ferner sehe ich keinen Grund, zu bezweifeln, daß die abgelösten Epithelzellen ebensogut die Fähigkeit amöboider Bewegung erlangen können wie die Mesenchymzellen, die ja in letzter Linie auch nur abgelöste Zellen des Urdarms sind.

Das Wassergefäßsystem dient nicht allein als primitiver Zirkulations- und Respirationsapparat, sondern es bekommt in der jungen Synapta in ebenso hohem Maße lokomotorische Funktion. Man nennt es daher auch das Ambulacralsystem, eine Bezeichnung, die ich vermeide, da sie in einseitiger Weise die lokomotorische Funktion des Hydrocöls hervorhebt, die zirkulatorisch-respiratorische aber ganz ignoriert.

Während die zirkulatorische Bewegung im Hydrocöl in erster Linie durch die Wimperung der Gefäßwandung unterhalten wird, geschieht die Lokomotion durch Muskelaktion. In den verschiedenen Abschnitten des Hydrocöls bilden die Epithelien der Gefäßwandung Muskellamellen, die deutlich epithelialen Charakter besitzen, in den Primärtentakeln Längsmuskeln, am Ringkanal und der POLI'schen Blase Ringmuskeln. An den Körperwassergefäßen kommen einige Längsfasern, aber sozusagen nur in abortiver Form zur Entwicklung und verschwinden später wieder; der Steinkanal bleibt ohne Muskulatur.

Die POLI'sche Blase und der Ringkanal sind vermittelt dieser Muskulatur imstande, die Tentakel prall zu füllen und zu extendieren, die Längsmuskulatur der Tentakeln gestattet diesen sich zurückzuziehen und seitlich zu bewegen. Ein Klappenapparat, der die Tentakelhöhlräume abschließen kann und der, wie ich gezeigt habe, dazu dient, die seitlichen Bewegungen und Knickungen des Tentakels zu ermöglichen (es können sich Teile seiner Längsmuskulatur kontrahieren, ohne eine Entleerung des Tentakels zu

bewirken), ist auf diesem Stadium noch nicht vorhanden. Wie ein Ansaugen der Tentakel erfolgt, ohne daß ein komplizierter Saugapparat vorhanden ist, habe ich schon wiederholt auseinandergesetzt.

Die Körperwassergefäße haben bei den fußlosen Holothurien nur zirkulatorische, nicht ambulatorische Funktion. Ich will im zweiten Teil dieser Arbeit erörtern, ob dies Verhalten als ein ursprüngliches oder als ein erst sekundär erworbenes anzusehen ist.

b) Enterocöl. Die Leibeshöhle der Synapta ist aus den beiden Cölomtaschen der Auricularia entstanden, die den Darm symmetrisch umwachsen haben und vorn zusammenfließen, hinten ihre Blätter aneinanderlegend einen einheitlichen Hohlraum gebildet haben, der sich im Tonnenstadium zur Leibeshöhle der Synapta aufgebläht hat. Das innere oder viscerele Blatt der vereinigten Taschen liegt dem Darm an, das äußere oder parietale Blatt ist dicht unter die Körperhaut zu liegen gekommen und wird von derselben nur durch eine Schicht mesenchymatösen Bindegewebes getrennt. Letzteres Blatt hat dabei die Körperwassergefäße und Nerven, die von außen anliegen, mittransportiert und ihnen die in Fig. 8 und 9, Taf. X dargestellte Lage gegeben. Die Stelle, wo beide Blätter auf der Dorsalseite der Larve ihre Platten aneinanderlegen, ist zum dorsalen Mesenterium geworden. Der Steinkanal ist ihm angeschlossen, aber es blieb zweifelhaft, ob er zwischen den beiden Blättern liegt oder dem linken Blatt seitlich angeschlossen ist. Die Leibeshöhle hat nach oben zu den Ringkanal und die Anfangsteile der Tentakelwassergefäße und Sekundärausstülpungen bis zum Kalkring umwachsen und diesen Teilen peritoneale Überzüge und Aufhängebänder geliefert. Über den Kalkring reicht die Leibeshöhle nicht hinaus und sendet auch keine Fortsetzungen in die Tentakelregion.

Zunächst bestehen die Blätter des Enterocöls aus einer einschichtigen Epithellamelle. Sowohl am äußeren wie am inneren Blatt wurden aber von den Zellen an ihrer Basis Muskelfibrillen abgeschieden, und zwar beiderseits zuerst Ringfasern, später Längsfasern. So kommt es, daß das viscerele Blatt eine äußere Längsmuskel- und innere Ringmuskelschicht produziert hat, das parietale umgekehrt außen Ringmuskeln, innen Längsmuskeln. Die Muskulatur des visceralen Blatts wird zur Darmmuskulatur. Nur der Vorderdarm behält seine mesenchymatöse Ringmuskulatur, die er noch von der Auricularia her besitzt. Eine äußere, epitheliale Längsmuskulatur wird ihm vom visceralen Blatt des Enterocöls geliefert.

Die innen von der mesenchymatösen Ringmuskulatur des Vorderdarms gelegene, ebenfalls mesenchymatöse Längsmuskulatur der Larve (Taf. VIII, Fig. 4) mag sich auch noch in der jungen *Synapta* erhalten. Sie ist aber so unbedeutend entwickelt, daß ich sie zu dieser Zeit nicht mehr nachweisen kann.

Aus der Muskulatur des parietalen Blatts wird die Körpermuskulatur, und zwar entsteht zuerst die außen liegende Ringmuskulatur. Die später und nach innen davon gebildete Längsmuskulatur wird nicht in zusammenhängender Schicht ausgeschieden, sondern in Form von fünf isolierten Längsbändern, die gerade dort gebildet werden, wo außen Körperwassergefäße und -nerven dem parietalen Blatt anliegen. Dieses Lagerungsverhältnis hat die früheren Autoren zu dem Irrtum veranlaßt, die Wassergefäßwandung als die Bildungsstätte der Körpermuskulatur anzusehen. Erhöht wurde die Täuschung noch dadurch, daß auch das Epithel jener Gefäße einige vereinzelte Längsmuskelfasern produziert. Diese Fasern haben aber nichts mit den Längsmuskeln des Körpers zu thun, sie sind von ihnen von Anfang an durch die Ringmuskelschicht getrennt. Die Körperlängsmuskeln werden, wie diejenigen des Darms vom visceralen, ihrerseits vom parietalen Blatt des Enterocöls gebildet, und zwar nach Bildung der Ringmuskulatur.

Die zelligen Elemente der Enterocöllumellen platten sich ab und kleiden als ein dünner, einschichtiger Überzug sämtliche Organe, die in die Leibeshöhle zu liegen gekommen sind, also Darm und Wassergefäßring mit ihren Anhängen aus.

Im Inneren der Leibeshöhle finden sich frei schwimmende Zellen, die vollkommen den Blut- und lymphoiden Zellen gleichen. Aus dem Hydrocöl können sie nicht stammen, denn die Kommunikation zwischen Hydrocöl und Enterocöl wird durch die Madreporenplatte für Zellen unwegsam gemacht. Auch hier haben sie sich wahrscheinlich von der Enterocölwandung losgelöst und zeigen ein analoges Verhalten, wie die Zellen des Wassergefäßsystems.

Wie ich (32) gezeigt habe, verlassen diese Zellen in der ausgebildeten *Synapta* wieder die Leibeshöhle mittelst der *Wimpertrichters*, in denen wir dann große Lymphstomata zu erblicken hätten, und beginnen von dieser Anfangsstation aus ihre Wandungen durch die Gewebe der Körperwand. In der jungen *Synapta*, die eben die Larvenentwicklung beendet hat, sind die *Wimpertrichter* noch nicht vorhanden, auch habe ich keine Anlagen derselben auf diesem Stadium auffinden können. Das Gleiche gilt für die Geschlechtsorgane.

Produkte des Mesenchyms.

a) Bindegewebe. Das Mesenchym bildet sich aus Zellen, die sich von der Spitze des eben eingestülpten Urdarms aus dessen Epithel seitlich von zwei symmetrischen Stellen ablösen und in die Gallerte der Furchungshöhle auswandern. Fraglich ist noch, ob immer und regelmäßig nur zwei Zellen auswandern und durch Teilung das Mesenchym bilden, so daß man von zwei Urzellen des Mesenchyms sprechen könnte. SELENKA, der sehr genaue Untersuchungen über diese Frage bei Synapta und bei anderen Echinodermen angestellt hat, bejaht diese Frage im Anschluß an HATSCHKE; METSCHNIKOFF dagegen, der seinerseits ebenfalls zu den bedeutendsten Autoritäten für die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen gehört, verneint sie ebenso entschieden.

Die Mesenchymzellen finden sich in der Auricularia in zwei Formen; erstens als vielfach verästelte, frei in der Gallerte liegende Zellen, die mit ihren Ausläufern diese Substanz durchsetzen und an vielen Stellen untereinander zusammenhängen; zweitens mehr abgeplattete Zellen, die unter dem ganz abgeflachten ektodermalen Epithel eine zusammenhängende Schicht ausmachen, für Wimper-schnüre und Nervenstreifen halbrinnenförmige Scheiden bilden und sich auch an die Außenwand des Mittel- und Enddarms sowie an die Cölomtaschen anlegen. Am Vorderdarm bilden dieselben Zellen eine innere Längs- und äußere Ringmuskulatur, die einzige Muskulatur, die sich in der Auricularialarve vorfindet.

In der tonnenförmigen Larve wurde durch die merkwürdige Verkleinerung des ganzen Tiers die Gallerte verdichtet, und wenn sich die Leibeshöhle aufbläht, wird sie noch mehr zusammengepreßt. Allmählich bildet sich dann aus ihr ein zellenreiches, von vielfach sich kreuzenden Fibrillen durchsetztes Bindegewebe, und ist es in unserem Falle leicht zu beobachten, daß die Fibrillen zum Teil nichts anderes sind als die nunmehr gestreckt verlaufenden, massenhaft vermehrten Ausläufer der Bindegewebs-, ehemals Mesenchymzellen.

In dieser Form finden wir das Mesenchym als Bindegewebe in der jungen Synapta wieder. Es ist eingeschoben zwischen die Produkte des Ektoblasts und Hydroenterocöls einerseits und der letzteren Bildung und des primären Entoblasts anderseits. Auch kommt es vor, daß es zwischen die einzelnen Schichten dieser drei Blätter selbst eindringt.

b) Spaltbildungen im Mesenchym (Schizocöl). In Stadien, die wenig älter sind als die von mir (Taf. VI, Fig. 9) abgebildete junge Synapta, treten die ersten Spaltbildungen im Mesenchym auf. Es sind lakunäre Räume, die sich im Mesenchym der Darmwandung auf der ventralen und der dorsalen Seite entwickeln und als dorsales und ventrales Blutgefäß bezeichnet werden. Es sind bloße Spaltbildungen des Bindegewebes, welches das (primär-entoblastische) Darmepithel von dem visceralen Blatt des Enterocöls trennt. Letzteres Blatt hat sich am Darm in Ringmuskulatur, Längsmuskulatur und Außenepithel differenziert, wie ausführlich berichtet ist. Der dorsale Spaltraum hat sich dort entwickelt, wo Lamellen des visceralen Blatts, von rechts und links aufeinander zulaufend, sich aneinanderlegen, um das Mesenterium zu bilden. In dem Bindegewebe, das den kleinen Winkel ausfüllt, welcher hierdurch gebildet wird, entsteht der Spaltraum. In den Spalträumen liegen Blutzellen, die wahrscheinlich aus dem Hydroenterocöl ausgetreten sind, die Gewebe vermittelt ihrer amöboiden Bewegungen durchsetzt haben und sich an den betreffenden Stellen im Gewebe fester bestimmte Bahnen für ihre Wandungen angelegt haben. Ich sehe also die sogenannten Blutgefäße für Produkte der amöboid wandernden Blutzellen an, wenigstens phylogenetisch; ontogenetisch ist der Prozeß ihrer Bildung schwer oder gar nicht zu verfolgen, da sie so wenig scharf umschriebene, deutlich abgegrenzte Gebilde sind. Später vergrößert sich der Spaltraum immer mehr und treibt den äußeren Teil der Darmwandung, unter dem er gelegen ist, als einen nach außen erhabenen Streifen hervor. Dieser Teil der Darmwandung überzieht ihn auch mit einer Muskelschicht, und letztere wiederum verursacht die eigentümlich auf- und abwogende Bewegung der Blutgefäßwandung. Das Gefäß enthält nämlich in späteren Stadien nicht nur Zellen, sondern auch eine eigentümliche Flüssigkeit, die Blutflüssigkeit. Dieselbe ist reicher an Eiweißstoffen als die fast wasserdünne Flüssigkeit des Hydroenterocöls. In ihr schwimmen die Zellen, und da dieselben somit ihre Eigenbewegung aufgegeben haben, müssen sie durch Kontraktion der Wandmuskulatur fortgetrieben werden. Jene Muskulatur aber geht kontinuierlich in die Muskulatur der übrigen Darmwandung über.

Die sogenannten Blutgefäße der Echinodermen sind augenscheinlich sekundäre, erst spät erworbene Bildungen, wie auch schon ihr spätes entwicklungsgeschichtliches Auftreten und ihre ganze Bildungsweise beweist. Ursprünglich ist das Hydrocöl oder

Wassergefäßsystem der zirkulatorische Apparat. In dem Maße aber, als er die Funktion der Lokomotion übernimmt, giebt er diese seine zirkulatorische Funktion auf und tritt dieselbe successive an ein neues System ab, das sich sekundär als ein Lückensystem des Bindegewebes herausbildet. In je höherem Maße das Wassergefäßsystem bei einem Echinoderm zum Ambulacralsystem wird, um so weitere Ausbildung erfährt auch das neugebildete Schizocölsystem.

Sehr interessant sind in dieser Beziehung unsere Synaptiden. Hier hat das Wassergefäßsystem des Körpers keine lokomotorische Funktion und dient bloß der Zirkulation, hier hat sich deshalb auch kein Schizocölsystem (Blutgefäßsystem) in der Körperwandung ausgebildet, das sonst bei keinem Echinoderm fehlt. Diese interessante Frage wird uns im allgemeinen Teil noch weiter beschäftigen.

Mesenchymmuskulatur.

Nur die mesenchymatöse Ringmuskulatur (und innere Längsmuskulatur?) des Vorderdarms ist mit in die junge Synapta übergegangen; alle andere Muskulatur stammt aus dem Hydroenterocöl.

Kalkbildungen des Mesenchyms.

Es ist schon lange bekannt, daß alle Kalkbildungen der Echinodermen im Mesenchym ihre Bildungsstätte besitzen. In der citierten früheren Arbeit (32) habe ich die histogenetischen Details ihrer Entstehung und Bildung durch die Mesenchymzellen ausführlich erörtert.

Auf ihrer jetzigen Entwicklungsstufe besitzt die junge Synapta noch Kalkrädchen und Kalkkugeln (Taf. VI, Fig. 9), aber keine Anker und Platten. Die Entwicklung der Anker und Platten von Synapta inhaerens habe ich in fortlaufender Reihe abgebildet (32, Taf. X, Fig. 16 a—o). Ganz analog entwickeln sich später auch die entsprechenden Gebilde bei Synapta digitata. Die Kalkrädchen sind dann verschwunden.

Der Kalkring besteht bei der jungen Synapta erst aus zehn Stücken, nicht, wie später, aus zwölf. Von diesen Stücken sind zwei größer als die übrigen acht (Taf. XI, Fig. 6 d). Die Kalkringstücke liegen in den Interradien; zunächst waren nur fünf entwickelt, die genau interrarial lagen. Als sich dann später noch fünf sekundär einschoben, kamen in jeden Interradius zwei Kalkringstücke zu liegen, und ihre Lage ist daher als eine sekundär

adradiale zu bezeichnen. Die fünf Sekundärausstülpungen lagen den fünf zuerst entwickelten Kalkringstücken auf. Später machen sie mit den zugehörigen Kalkstücken die adradiale Verschiebung mit.

Die Madreporenplatte der jungen Synapta besteht aus einer halbmondförmigen Kalkleiste, die sich seitlich der Wandung des Steinkanals mitten in seinem Verlauf vom Ringkanal zum Rückenporus aufgelagert hat. Sie unterbricht damit den Verlauf des primären Steinkanals, dessen distales Ende nebst Rückenporus obliteriert.

7. Die ausgebildete Synapta.

Die ausgebildete, geschlechtsreife Synapta unterscheidet sich in manchen Beziehungen von dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Tier, das eben die Larvenentwicklung vollendet hatte, und das wir als „junge Synapta“ bezeichneten. Leider habe ich über die Art, wie die gleich zu erwähnenden Veränderungen und Neubildungen auftreten, keine direkten Beobachtungen anstellen können. Doch will ich die Differenzpunkte kurz aufzählen und mir erlauben, einige Vermutungen über den Modus ihrer Entstehung aufzustellen.

Tentakel und Körperwassergefäße.

Die junge Synapta besaß nur fünf wirkliche Tentakel, denn die fünf Sekundärausstülpungen der Larve hatten sich über den Kalkring nach abwärts geschlagen und waren zu den fünf Körperwassergefäßen geworden. Die ausgewachsenen Synaptiden besitzen nun ausnahmslos mindestens zehn, Synapta digitata sogar zwölf wirkliche Tentakel. Auf Taf. VIII, Fig. 1 ist die Anordnung des Wassergefäßsystems der jungen Synapta gegeben, und sind die später noch entwickelten fünf (Chirodota) Tentakel punktiert eingetragen. Aus diesem Schema geht hervor, daß die letzteren Tentakel wahrscheinlich nachträgliche Ausstülpungen der Anfangsstücke der Sekundärausstülpungen sind, die da entstehen, wo sich diese Gefäße über den Kalkring nach unten schlagen. Die Tentakel scheinen aber aus den Anfangsstücken so herauszuwachsen, daß sie mit ihrer Basis Insertion auch auf dem anderen adradialen Kalkstück desselben Interradius gewinnen. Dadurch kommt ihre Achse genau in den Interradius zu liegen. Am besten wird man sich dies aus dem Schema klar machen können.

Diese Anschauung von der Entstehung der fünf (oder 7) später auftretenden Tentakel der Synaptiden ist von mir durch theoretische Betrachtungen, nicht durch direkte Beobachtung

gewonnen, was ich hier scharf hervorheben möchte. Sie erscheint mir aber plausibel und wird auch durch die Thatsache gestützt, daß jene Tentakel mit den zugehörigen Körperwassergefäßen aus gemeinsamen Anfangsstücken entspringen.

Bei den pedaten Holothurien, welche als junge Tiere ebenfalls nur fünf Tentakel besitzen, und die ganz gleiche Anordnung des Wassergefäßsystems zeigen wie die Synaptiden, gehen nachträglich noch bedeutendere Veränderungen in dem den Mund umgebenden Teile des Wassergefäßsystems vor sich. Im allgemeinen Teil komme ich darauf zurück.

Die Körperwassergefäße bleiben bei der Fertigentwicklung der Synapta stets schwach ausgebildet; immer haben sie nur zirkulatorische Funktion. Deshalb bildet sich auch nicht sekundär ein zirkulatorisches System in der Körperwandung aus (Blutgefäße), wie bei den fäßigen Holothurien.

Wimpertrichter.

Wimpertrichter in der Leibeshöhle entstehen erst relativ spät; sie fehlten noch vollkommen in der jungen Synapta. Über ihre Entstehung habe ich nichts ermitteln können, da mir immer nur die fertig gebildeten Organe zur Beobachtung gekommen sind. Über den Bau derselben und ihre mutmaßliche Funktion habe ich früher (32, p. 415) berichtet.

Entwicklungsgeschichtlich haben wir in ihnen wohl Produkte des Cölomepithels zu erblicken, und zwar nicht bloß, was den Stil der Organe, sondern auch was die eigentümlich gebogene Wimperplatte anlangt.

Geschlechtsorgane.

Ebenso unwissend wie über die Entstehung der Wimpertrichter sind wir über die Bildung der Geschlechtsorgane. Dies ist auf den Umstand zurückzuführen, daß es bisher noch nicht gelungen ist, die jüngsten Entwicklungsstadien dieser Organe aufzufinden und zu untersuchen. Die „junge Synapta“ läßt keine Spuren einer Anlage erkennen, die man als Anlage der Keimdrüse deuten könnte. In den späteren Stadien, etwa wie HAMANN (5) sie als unreifen Keimschlauch beschreibt, ist das Organ schon als solches fertig angelegt. Vermutungsweise möchte ich diese unreifen Schläuche folgendermaßen deuten. Es sind sackartige Ausstülpungen der Cölomwandung in die Leibeshöhle. Außer der Cölomwandung ist auch Mesenchymgewebe mit ausgestülpt, und dieses nimmt, wenn man sich die oft dargestellte

Topographie vergegenwärtigt, das Innere des Sackes ein. In diesem zu innerst befindlichen Mesenchym hatte sich ein Spalt-raum (Schizocöl) entwickelt, der später das Lumen des Sacks bildet. Die Wandung des hohlen Sacks oder Schlauches besitzt die sämtlichen Schichten der Cölomwandung selbst, nämlich zu äußerst das Epithel, dann Längsmuskelfasern, dann Ringmuskeln, endlich zu innerst das erwähnte mesenchymatöse Bindegewebe, welches zunächst den inneren Hohlraum begrenzt. Von dem außen liegenden Epithel des Cöloms haben sich nun Zellen abgelöst und sind durch die anderen Schichten hindurch bis an den inneren Hohlraum gewandert. Es sind die Bildungszellen der Geschlechtsprodukte (Eier und Sperma), die sogenannten Ureier. Später öffnet sich dann der Keimschlauch an seiner Anheftungsstelle durch die Körperwand hindurch nach außen.

So stelle ich mir die Genese des unreifen Keimschlauches nach Analogie der Bildung der Geschlechtsorgane bei anderen Tieren mit Enterocöl vor.

Kürzlich hat HAMANN (6) einige sehr interessante Notizen über „die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen“ veröffentlicht. Trotz wertvoller Beobachtungen, welche in seiner Mitteilung enthalten sind, ist es vorderhand noch unmöglich, sich aus ihnen eine Gesamtvorstellung von der Entstehung der Geschlechtsorgane zu bilden. Die Hauptfrage, diejenige nach der Entstehung der Urkeimzellen und der Keimschläuche, beziehentlich der Genitalröhren, bleibt in seiner jetzigen Mitteilung noch unberührt, und will HAMANN über diesen Punkt in einer zweiten Mitteilung berichten. Bis diese oder andere Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane erschienen sind, müssen wir ein bestimmtes Urteil vertagen. Wir haben aber einigen Grund, zu vermuten, daß das Cölomepithel bei der Bildung der Keimzellen der Echinodermen eine ähnliche Rolle spielt, wie sie bei anderen Enterocöliern längst festgestellt ist.

Jedenfalls haben wir die Fragen nach der Entstehung der später auftretenden Tentakel, der Wimpertrichter und der Geschlechtsorgane vorläufig noch als offene in der Entwicklungs-geschichte unseres Tieres anzusehen.

ZWEITER ABSCHNITT.

Phylogenie der Echinodermen.**1. Der Stammbaum der Echinodermen.**

Ich will in diesem Abschnitt zunächst analytisch verfahren und an der Hand der im ersten Abschnitt gewonnenen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkte prüfen, welche Stellung den Synaptiden im Stammbaum der Holothurien einzuräumen sei. Daran wird sich unmittelbar die Frage schließen, wie die Holothurien mit den übrigen Echinodermenklassen zu verknüpfen sind, und welches die verwandtschaftliche Stellung der letzteren zu einander ist. An das so gewonnene Resultat wollen wir dann als Prüfstein die Thatsachen der vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte legen und zusehen, ob dasselbe ohne Zwang mit jenen Thatsachen in Einklang zu bringen ist, und, was noch mehr sagen will, ob es dieselben in einleuchtender Weise erklärt. Zum Schluß wollen wir uns dann mit der Frage nach der Entstehung des Echinodermenstammes als solchem und seiner Ableitung aus einem anderen Tierstamm beschäftigen.

Stellung der Synaptiden unter den Holothurien.

Wir können die Frage nach der Stellung der Synaptiden im Stammbaum der Holothurien kurz so formulieren: Waren die Vorfahren der Synaptiden füßige Holothurien, ähnlich den jetzt lebenden pedaten Holothurien, oder aber stammen sie von fußlosen Vorfahren ab und haben sich aus solchen Vorfahren auch die füßigen Holothurien entwickelt?

Wenn wir die erste Frage bejahen und die Synaptiden von pedaten Holothurien, ähnlich den jetzt lebenden, ableiten, müssen wir notwendig eine bedeutende Rückbildung, eine durch Rückschritt verursachte Vereinfachung in ihrer gesamten Organisation annehmen. Diese Rückbildung würde sich besonders auf das Wassergefäßsystem, das Blutgefäßsystem und gewisse Anhangsorgane des Darms (die sogenannten Wasserlungen) erstrecken. Das Central-

nervensystem der Synaptiden zeigt dagegen sicherlich keinerlei Spuren von Rückbildung, ja es steht sogar hinsichtlich der höheren Ausbildung des physiologischen Zentralorgans, des Nervenrings, höher als das der Pedaten. Jener Nervenring ist aber auch entwicklungsgeschichtlich, wie wir gesehen haben, der Ausgangspunkt für die Bildung des gesamten nervösen Apparats. An Sinnesorganen sind die Synaptiden nicht ärmer, ja sie sind, was die Mannigfaltigkeit der Organe (Tastorgane, Geschmacksknospen, Otcysten) anlangt, reicher ausgestattet als die füßigen Holothurien. Freilich ist das Tastepithel ihrer Tentakelspitzen weniger hoch entwickelt.

Die relativ hohe Ausbildung des Nervensystems und der Sinnesorgane macht es uns von vornherein etwas schwer, in den Synaptiden hochgradig degenerierte Tiere zu erblicken, doch will ich auf diesen Punkt durchaus keinen besonderen Nachdruck legen.

Rückschreitende Entwicklung hat im Tierreich immer und allein seinen Grund in der Lebensweise. Vor allem die parasitische Lebensweise ist es, die tiefgreifende Rückbildungen in der gesamten Organisation hervorruft. In zweiter Linie führt Aufgabe der freien Ortsbewegung, die in den meisten Fällen durch Festheftung oder Festwachsen verursacht wird, zu degenerativer Ausbildung. Endlich kann unterirdische Lebensweise bis zu einem gewissen Grade Degeneration hervorrufen. Letztere Degeneration erstreckt sich dann gewöhnlich auf die Sinnesorgane, besonders die Sehorgane, die unbrauchbar werden, und zuweilen auf die Extremitäten, die beim Hineinschlüpfen in enge Spalten beim Durchzwängen des Körpers durch die Poren des Erdreichs hinderlich geworden sind.

Nur die unterirdische Lebensweise könnte es sein, die bei den Synaptiden die Rückbildung ihrer Organisation hätte verursachen können. Zwar habe ich früher (32, p. 280) schon auf die sehr deutliche und auffallende Mimicry des Meerbodens hingewiesen, die die Hautfärbung der größeren Species (*S. digitata* und *S. hispida*) aufweist, und die es höchst unwahrscheinlich macht, daß diese Tiere dauernd unterirdisch leben, da ihnen dann die Schutzfärbung doch ohne jeden Nutzen wäre. Auf der anderen Seite läßt sich aber nicht leugnen, daß die Synaptiden die Neigung haben, im Sande zu graben, daß sie dies besonders dann thun, wenn sie beunruhigt werden, daß sie es aber auch sonst lieben, den Körper in den Sand zu stecken und nur Kopf und Tentakel herauszustrecken.

Wenn es sich nun auch verstehen ließe, daß infolge dieser Lebensweise die sogenannten Füßchen rückgebildet worden seien, ist es doch überaus schwer einzusehen, wie die Vereinfachung der gesamten übrigen Organisation durch eine solche nur temporär unterirdische Lebensweise hervorgerufen sein soll.

Wenn wir auf diese Weise die anatomischen und biologischen Thatsachen vorurteilsfrei prüfen, ist eigentlich kein rechter Grund vorhanden, der es an und für sich wahrscheinlich machte, daß die Synaptiden rückgebildete Tiere seien. Dennoch haben die besten Kenner der Echinodermen, wenige Ausnahmen abgerechnet, dieser Anschauung gehuldigt und huldigen ihr noch: Es waren aber immer mehr Gründe allgemeinerer Natur, die jene Forscher dahin führten, die Synaptiden als in rückschreitender Entwicklung begriffen zu betrachten. Es waren Gründe, die sich aus den allgemeinen Vorstellungen ergaben, die man sich über die Abstammung der Holothurien überhaupt machte. Die ganze Klasse leitete man von füßigen Echinodermen ab; da mußten denn die fußlosen Holothurien, die Synaptiden, notwendigerweise rückgebildete Tiere sein.

Den besten Prüfstein hat man aber anzulegen vergessen, den Prüfstein, der für die Frage, ob ein Tier rückgebildet ist oder nicht, geradezu der entscheidende ist. Es ist die Entwicklungsgeschichte. Mag in neuerer Zeit der Wert dieser morphologischen Disziplin für die Entscheidung phylogenetischer Fragen auch oft arg überschätzt worden sein, so viel ist sicher, daß sie die beste Richterin in der Frage ist, ob die Organisation eines Geschöpfes sich in auf- oder absteigender Linie entwickelt. Und speziell für die Echinodermen ist sie unentbehrlich, wo sich die späteren Stadien so typisch, so sehr in allen Klassen übereinstimmend, so wenig cenogenetisch modifiziert entwickeln.

Kennen wir nun in der Synaptaentwicklung ein Organ oder mehrere, die angelegt, aber rückgebildet, die wenigstens mangelhaft ausgebildet würden, die sich nur als Rudimente fänden? Sprechen Gründe dafür, daß die Einfachheit der Synaptiden nachträglich durch Reduktion erworben worden ist?

Um zunächst die letztere Frage zu beantworten, so kann man ohne jede Einschränkung sagen, daß keinerlei entwicklungsgeschichtliche Gründe für diese Anschauung aufzufinden sind. Das Tier, das ich als „junge Synapta“ bezeichne, gleicht vollkommen der jungen Holothurie aus der Gattung *Holothuria*. Erst später entwickeln sich bei letzterer die größeren Komplikationen der

Organisation, die schildförmigen Tentakel, die Ambulacralfüßchen ¹⁾, das kompliziertere Blutgefäßsystem, die Lungen. Bei der jungen *Synapta* werden niemals Spuren jener Bildungen angelegt. Bei ihrer Ausbildung zum vollentwickelten Tiere macht sie nur unbedeutende Veränderungen durch, sie bleibt sozusagen auf einem Stadium stehen, das wir bei *Holothuria* nur als Jugendstadium kennen.

Man könnte nun noch entgegenhalten, daß *Synapta* und Verwandte vielleicht geschlechtsreif gewordene Larven von pedaten *Holothurien* seien, etwa wie *Siredon* die geschlechtsreife Larve des *Amblystoma*. Wir haben aber absolut keinen Anhaltspunkt für diese Annahme, *Synapta* zeigt keinerlei Larvencharaktere, auch ist ihre Lebensweise von derjenigen der *Holothurien*larven durchaus verschieden.

Wir können also getrost behaupten, daß keine anatomische und keine entwicklungsgeschichtliche Thatsache dafür spricht, die einfache Organisation der *Synaptiden* als durch Reduktion aus der komplizierteren der füßigen *Holothurien* entstanden anzusehen.

Aber vielleicht zwingen uns Gründe, die wir von höheren Standpunkten aus gewinnen, doch zu einer solchen Annahme. Vielleicht haben wir ganz unwiderlegliche Beweise dafür, daß die *Holothurien* als Klasse von höher organisierten *Echinodermen*, etwa von *Echiniden* abstammen? Dann wäre mit den einfach organisierten *Synaptiden* nichts anzufangen; da sie nicht die Zwischenglieder bilden könnten, müßten sie ein Endglied darstellen, und zwar ein stark rückgebildetes. Obwohl sich in der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tiere selbst keinerlei Anzeichen finden, die auf Rückbildung hindeuten, wären wir dann doch auf allgemeinere Gründe und Zusammenhänge hin genötigt, eine solche anzunehmen. Ich erkenne die Berechtigung einer solchen allgemeineren Betrachtungsweise vollkommen an. Es fragt sich aber: sind wir wirklich genötigt, die *Holothurien* von höher organisierten *Echinodermen* abzuleiten, ja liegt überhaupt eine Möglichkeit vor,

1) Lange Zeit hindurch hat man gemeint, die Interradialwassergefäße gingen bei den *Synaptiden* in späteren Entwicklungsstadien durch Rückbildung verloren. Doch wurde schon von QUATREFAGES (27), neuerdings von HAMANN (5) die Persistenz jener Bildungen bei den ausgewachsenen Tieren nachgewiesen, und ich habe im ersten Abschnitt ausgeführt, daß sie bestehen bleiben, zwar keine ambulatoischen Anhänge entwickeln, aber ihre primäre Funktion, nämlich die zirkulatorische, beibehalten — Bei *Cucumaria* wird relativ früh ein echtes Ambulacralfüßchen entwickelt.

dies zu thun? Die Erörterung dieser Frage soll uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

Stellung der Holothurien zu den übrigen Echinodermenklassen.

Es würde weitschweifig sein und zu Wiederholungen führen, wollte ich die Möglichkeit, die Holothurien mit anderen Echinodermenklassen zu verknüpfen, für jede einzelne Klasse gesondert besprechen. Die meisten Forscher nehmen an, daß die Echiniden den Holothurien am nächsten stehen, und diese Annahme hat manches für sich. Ich will also nur kurz die Unmöglichkeit nachweisen, die Holothurien von Echiniden, wie wir sie jetzt kennen, abzuleiten. Der Hauptgrund, der diese Unmöglichkeit bedingt, gilt auch für eine Verknüpfung mit anderen Echinodermenklassen. Gleichzeitig werden wir bei Diskussion dieser Frage auf eine einfache Lösung kommen, welche die Schwierigkeiten beseitigt und die Verwandtschaftsverhältnisse aller Echinodermenklassen zu einander befriedigend klarstellt.

Sämtliche Holothurien unterscheiden sich in dem Grundtypus ihrer radiären Gliederung von den Echiniden und den übrigen Echinodermen durch eine ganz fundamentale Eigentümlichkeit: ihre „Körperwassergefäße“ liegen adradial, diejenigen der übrigen Echinodermen radial. Die Radien werden bei allen Echinodermen durch fünf Ausstülpungen der gebogenen Röhre bestimmt, aus welcher sich später der Wassergefäßring bildet. Aus diesen fünf Ausstülpungen, die ich „Primärtentakel“ nenne, werden direkt die Körperwassergefäßstämme bei Asteriden und Crinoiden. Bei den Echiniden werden aus ihnen zunächst zwar fünf Primärtentakel, aber in deren Verlängerung, also auch radial, legen sich später die Körperwassergefäße an. Nur bei den Holothurien treten interradian gelegene Sekundärausstülpungen auf, und aus diesen bilden sich die Körperwassergefäße. Das ist ein ganz fundamentaler Unterschied, zumal auch das Nervensystem sich in seiner Lagerung dem Wassergefäßsystem durchaus anschließt. Überhaupt ist das Wassergefäßsystem das Organsystem der Echinodermen, von dem die radiäre Gliederung ausgeht, das die übrigen Organsysteme sozusagen beherrscht, das deshalb bei der anatomischen Vergleichung voranzustellen ist.

Es ist wohl kein Zweifel möglich, daß die primären und nicht die sekundären Ausstülpungen der Hydrocölröhre bei

den Holothurien den fünf Ausstülpungen der übrigen Klassen entsprechen. Dies geht aus verschiedenen Umständen klar hervor. Erstens aus der Zeit ihres Auftretens, die eine sehr frühe ist, und ihrer ansehnlichen Entwicklung, gegen welche diejenigen der Sekundärausstülpungen bedeutend zurücktritt. Ferner aber, und das ist wichtiger, aus der Art ihrer Weiterentwicklung. Die Primärtentakel der Holothurien entwickeln sich wie diejenigen der übrigen Klassen in derselben Richtung weiter, wie sie angelegt sind, das heißt, vom hinteren Körperpol hinweg nach vorn. Die Sekundärausstülpungen dagegen biegen sich um den Kalkring herum und laufen dann auf den hinteren Körperpol zu.

Am beweisendsten ist aber das Verhalten zum Steinkanal und zum Rückenporus (Madreporenplatte). Während derselbe bei sämtlichen anderen Echinodermenklassen interradianal zu den Radien der Primärtentakel liegt, wie sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch die vergleichende Anatomie lehrt, würde er bei den Holothurien mit ihnen in denselben Radien also perradianal liegen, wenn wir bei diesen die sekundär auftretenden Ausstülpungen als die Homologa der Primärtentakel der übrigen Echinodermen erklären wollten. Eine derartige Abweichung bei den Holothurien erscheint aber angesichts des im übrigen so konstanten Lageverhältnisses des Steinkanals ganz unwahrscheinlich, und zusammengehalten mit den anderen oben erwähnten Gründen ist die einzige Lösung der Frage die, die Primärtentakel der Holothurien mit den Primärtentakeln der übrigen Echinodermen gleichzusetzen, die Sekundärausstülpungen aber für besondere Bildungen zu erklären. Merkwürdig ist nur, daß diese so augenfälligen Differenzen bisher den meisten Forschern entgangen sind. Allein GÖTTE hat an verschiedenen Stellen (p. 627 und 631) seines gedankenreichen Werkes darauf hingewiesen, daß die Körperambulacren der Holothurien den Interradien der Sterne entsprechen.

So befremdend die Thatsache erscheinen mag, daß so ähnliche Gebilde wie die Ambulacralwassergefäße der Holothurien und der Echiniden nicht auch genetisch völlig homologe Bildungen sein sollen, so läßt sich doch an dieser Thatsache nicht zweifeln.

Sekundäre Ausstülpungen, wie bei den Holothurien, treten bei keiner anderen Echinodermenklasse auf, auch nicht bei den Echiniden, bei welchen die später auftretenden, paarigen Tentakel in ganz

augenscheinlicher Weise in der Verlängerung der unpaaren Primärtentakel liegen. Dies ist von Lovén (12 u. 13) und von mir selbst sicher beobachtet worden. Nach KROHN (10) sollen sich die fünf Primärtentakel der Echiniden noch vor dem Durchbruch des Mundes zurückbilden und endlich gänzlich verschwinden. Obwohl diese Angabe KROHN's durch keine neuere Beobachtungen bestätigt ist, ist sie doch durchaus glaubwürdig; auch ist diese Frage von untergeordneter Bedeutung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß, während bei den Echiniden das Körperwassergefäßsystem in der Verlängerung der Primärtentakel, also radial sich anlegt und in dieser Lage-
rung verharret, bei den Holothurien sekundäre, interradian liegende Körperwassergefäße ausgebildet werden.

Es ist ganz unmöglich anzunehmen, daß die Holothurien sich aus echinidenähnlichen Formen entwickelten, welche ein radiales Körperwassergefäßsystem schon besaßen, daß jenes System sich bei ihnen rückgebildet hat, und daß dafür sekundär ein neues, interradian gelegenes entstanden ist. Wir werden vielmehr mit Notwendigkeit zu der Annahme gedrängt, daß beide Klassen sich voneinander abgezweigt haben, ehe überhaupt ein Körperwassergefäßsystem entwickelt war, mit einem Worte zu einer Zeit, wo das Hydrocöl nur aus Ringkanal und fünf Primärtentakeln bestand. Zu dieser Annahme sind wir um so mehr gezwungen, als die Primärtentakel sich bei den Holothurien erhalten und zu den definitiven Tentakeln werden, bei den Echiniden aber nur bei den Jugendformen sich finden, beim ausgebildeten Tier aber verschwunden sind. Wenn wir die Holothurien also von Formen ableiten, die den ausgebildeten Echiniden gleichen, müßten die schon verschwundenen Primärtentakel sich bei ihnen von neuem entwickelt haben. Alle Schwierigkeiten werden aber beseitigt, wenn wir die Abzweigung auf ein früheres, einfacheres Entwicklungsstadium verlegen, ein Stadium, das im jungen Echinus und mit geringen Modifikationen auch in der jungen Synapta erhalten ist, das wir auch in der Ontogenie der übrigen Echinodermenklassen wiederfinden, das mit einem Wort den Urtypus der Echinodermen lebend repräsentiert, von dem aus sich die verschiedenen Klassen divergent entwickelt haben.

Die Pentactulalarve.

Wenn ich hier eine Urform der Echinodermen als gemeinsamen Urtypus aufstelle und den Nachweis versuche, daß aus dieser Stammform sich die einzelnen Klassen divergent entwickelt haben, nicht, wie man bisher immer angenommen hat, eine aus der anderen, so bin ich in der glücklichen Lage, diesen Urtypus nicht als ein aus den wesentlichen Merkmalen der Echinodermenorganisation zusammengestelltes Schema künstlich konstruieren zu müssen, sondern ich finde ihn lebend als die Jugendform aller Klassen, eine Jugendform, von der durchaus kein Grund vorliegt, sie in irgend einer wesentlichen Beziehung für cenogenetisch verändert zu halten.

Die dipleuren Larven der verschiedenen Klassen, die wir als Bipinnaria, Pluteus, Auricularia etc. bezeichnen, weichen beträchtlich in ihrer Gestalt, selbst in gewisser Beziehung in ihrer Organisation (man denke an die beiden Nervenstreifen, die den Asteriden- und Echinidenlarven fehlen) voneinander ab. Was wir an der dipleuren Larvenform als palingenetisch, was als cenogenetisch aufzufassen haben, darauf komme ich weiter unten zurück. Die Endprodukte der Entwicklung, die sich uns als Asteride, Crinoide, Echinide, Holothurie präsentieren, zeigen ebenfalls, und in noch höherem Grade, schwerwiegende Abweichungen voneinander. Von diesem verschiedenen Ausgangspunkt (dipleure Larve) zu dem verschiedenen Endziel (fertiges Echinoderm) führt aber die Entwicklung fast ausnahmslos durch ein überraschend gleichartiges Zwischenstadium hindurch, ein Zwischenstadium, das überall die größte Übereinstimmung bezüglich seiner inneren Organisation aufweist, und für das, was die äußere Form anlangt, die Ähnlichkeit zwischen den Vertretern der verschiedenen Klassen ebenfalls eine sehr große ist, wenn das betreffende Stadium nicht allzu rasch durchlaufen wird, sondern eine Hauptstation in der Entwicklung ausmacht. Letzteres ist die Regel bei Holothuriern, Echiniden und Crinoiden; nur bei den Asteriden wird das betreffende Stadium meist (nicht immer) rasch durchlaufen.

Die Entwicklungsphase charakterisiert sich dadurch, daß die dipleure Larve durch Ausbildung der fünf Primärtentakel die bilateral-symmetrische Gliederung mit der radiären zu vertauschen beginnt. Wichtig dabei ist, daß diese radiäre Gliederung sich zunächst nur auf ein Organsystem, das Wassergefäßsystem

erstreckt, dem fast unmittelbar das Nervensystem zu folgen beginnt. Die anderen Organsysteme (Darm und Leibeshöhle) zeigen sich noch unbeeinflusst von der beginnenden Strahlbildung.

Da dieses Entwicklungsstadium, das gleich noch näher definiert werden soll, von allen Echinodermen durchlaufen wird, und auf diesen Punkt hin die abweichenden dipleuren Larven konvergieren, um dann wieder divergente Entwicklungswege einzuschlagen, und da ferner dieses Stadium auch äußerlich in ganz bestimmten und eigenartigen Larven oder Jugendformen der verschiedenen Klassen seinen Ausdruck findet, so halte ich es für gut, dieser Larvenform einen besonderen Namen zu geben, und nenne sie *Pentactula*, während ich die bilateral-symmetrische Larve aller Klassen (*Auricularia*, *Pluteus*arten, *Bipinnaria*, *Brachiolaria*) als *Dipleurula* bezeichne.

Ich will damit ausdrücken, daß die Echinodermen, sofern nicht ihre Entwicklung cenogenetisch abgekürzt ist, zwei Larvenstadien durchlaufen, ein bilateral-symmetrisches und ein bilateral-radiales (*amphipleures*). Besonders während des letzteren ist die innere und äußere Übereinstimmung zwischen den Larven der verschiedenen Klassen eine bedeutende.

Soll eine allgemeine Definition der *Pentactula*form gegeben werden, so hätten wir uns ein Geschöpf vorzustellen, dessen vorderer Körperpol durch die Mundöffnung bezeichnet wird. Um den Mund stehen fünf Tentakel; sie sind bedingt durch Ausstülpungen des Wassergefäßringes, der den Schlund umkreist. Über den Ausstülpungen bildet die äußere Haut ein verdicktes Sinnesepithel. Aus dem Ringkanal des Wassergefäßsystems führt ein Kanal zur Körperoberfläche des Echinoderms, und dieser Kanal, der primäre Steinkanal, mündet durch den Rückenporus frei nach außen. Der Porus heißt deshalb Rückenporus, weil er sich in den bilateralen Jugendstadien der Echinodermenlarven stets auf der Dorsalseite befindet. Vor dem Wassergefäßring umgiebt ein Nervenring den Schlund; er entsendet fünf Nerven zu den Primärtentakeln. Die Nerven liegen den Tentakeln an deren Innenseite (der Mundöffnung zugekehrten Seite) an. Sie sowohl wie der Nervenring, dessen Derivate sie sind, liegen oberflächlich im Ektoderm, aus dem sie herkommen. Der Darmkanal besteht aus Schlund, Mitteldarm und Enddarm. Der After liegt auf der Ventralseite der ehemaligen Larve, er kann dem Munde näher oder ferner rücken, so daß er in seine nächste Nähe innerhalb des Primärtentakelkreises zu liegen kommt, oder so fern,

daß er an den hinteren Körperpol gerückt erscheint. In dieser Beziehung scheint große Veränderlichkeit zu herrschen, und ist die Lage des Afters bei der vergleichenden Betrachtung deshalb von untergeordneter Bedeutung. Ich komme später noch einmal darauf zurück.

Zwischen Darm und Körperwand befindet sich die weite Leibeshöhle, die dadurch entstanden ist, daß zwei symmetrische Darmausstülpungen, die Cölomtaschen, den Darm umwachsen und sich dann aufgebläht haben. Ihr parietales Blatt liegt der Körperwandung, ihr viscerales dem Darm an. Ventralwärts sind die Blätter dieser paarigen Bildungen vollkommen verschmolzen, so daß hier die Leibeshöhle einen einheitlichen Hohlraum vorstellt¹⁾. Dorsalwärts dagegen haben sie ihre Blätter zu einem dorsalen Mesenterium zusammengelegt, das den dorsalen Teil der Leibeshöhle in zwei Hälften teilt und ein deutliches Merkzeichen der bilateral-symmetrischen Entstehung des Cöloms abgibt.

Mit dem Mesenterium und seinen Blättern angeschlossen läuft der primäre Steinkanal von dem Wassergefäßringkanal zur Körperwand. Er entspringt aus dem Ringkanal zwischen der Abgangsstelle zweier Primärtentakel. Wenn wir übereinkommen, durch die Lage letzterer die Radien (oder Perradien) zu bestimmen, so liegt Steinkanal, Rückenporus und Mesenterium mithin interradial. Durch dies Verhalten ergibt sich eine Symmetrieebene für die Pentactularve, ein Verhalten, welches dadurch entstanden ist, daß die ehemalige bilaterale Symmetrie bei dem Übergang in den radiären Typus nicht vollständig beseitigt ist, so daß wir eigentlich von einem bilateral-radiären (amphipleuren) Typus sprechen müssen. Diese Ebene geht an der Dorsalseite der Pentactula (solange der Darm keine stärkeren Windungen macht, wie er es bei der Antedonpentactula thut) durch das dorsale Mesenterium, schneidet den Darm in der Mittellinie und dann ebenso einen Primärtentakel, der durch dieses Lageverhältnis vor den anderen vier Tentakeln als ventraler Tentakel ausgezeichnet ist.

1) Eine Ausnahme hiervon scheinen die Crinoiden zu machen, da bei den Antedonlarven die beiden Cölomsäcke auch ventralwärts nicht ineinander übergehen, sondern ihre Wandungen aufeinanderlegen, so daß es zur Bildung eines ventralen Mesenteriums kommt.

Auf Tafel XII habe ich Pentactularlarven aus der Klasse der Crinoiden, Echiniden, Holothuriern und Asteriden zusammengestellt, die ersteren drei nach eigenen Beobachtungen, die Asteridenpentactula halbschematisch nach Beschreibungen und Abbildungen verschiedener Autoren.

Die Jugendform der Crinoiden (Taf. XII, Fig. 3) ist auf einem Stadium abgebildet, auf welchem sie 15 Tentakel besitzt. Auch sie besitzt deren aber anfangs nur fünf. Der Steinkanal ist ursprünglich, wie man sieht (und wie LUDWIG zuerst entdeckt hat), einfach. Er mündet, wie PERRIER (25, p. 432) angiebt, bei jüngeren Exemplaren als das abgebildete direkt durch einen Rückenporus nach außen und bietet demnach ursprünglich genau dasselbe Verhalten dar, wie alle anderen Pentactularlarven. Auf dem von mir abgebildeten Stadium ist schon eine sekundäre Veränderung eingetreten. Der Steinkanal mündet jetzt in einen Zipfel der Leibeshöhle (Taf. XII, Fig. 3 *Tr*) und erst indirekt durch einen Porus dieses Zipfels oder Trichters (*kp*) nach außen. Wie man sieht, unterscheidet sich die Antedonlarve sonst in nichts von der gewöhnlichen Pentactulaform als durch das Vorhandensein der Anlage des dorsalen Organs und dadurch, daß sich der Darm in starkem Bogen herumwindet. Durch diesen Umstand hat denn auch das Mesenterium seine ursprünglich vertikale Lage mit einer horizontalen vertauscht.

Die Echiniden scheinen sämtlich ein Pentactulastadium zu durchlaufen, ganz gleich ob sie sich aus einer Dipleurularlarve (Pluteus) oder direkt ohne pelagische Larvenform (wie zum Beispiel Abatus) entwickeln. Die Pentactulastadien sind von KROHN (10, 11), J. MÜLLER¹⁾ und LOVÉN (12, 13) wiederholentlich beobachtet worden. In Neapel hatte ich selbst nicht selten Gelegenheit, Pentactula von Echiniden zu untersuchen. Leider habe ich das meiste Material zur Untersuchung der Stachelentwicklung aufgebraucht. Figur 4 auf Taf. XII ist nach dort entworfenen Skizzen gezeichnet. Letztere wurden angefertigt, ohne daß der Gedanke vorlag, sie könnten später publiziert werden; sie sind deshalb ziemlich flüchtig. Aus diesem Grunde sind einige Details

1) J. MÜLLER, Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abh. d. Berl. Akademie 1846. Über die Gattungen der Seeigellarven. Ibidem 1855.

ganz fortgelassen worden. Ich habe ein sehr junges Stadium gewählt, bei welchem Mund und After noch nicht nach außen durchgebrochen sind, weil ältere Stadien schon neue Tentakel (oder Füßchen) besitzen, die paarig hinter den Primärtentakeln auftreten. Sie gehen aus Wassergefäßkanälen hervor, die sich in der Verlängerung der Primärtentakel, aber in einer Verlängerung nach rückwärts gegen den Aboralpol hin aus dem Wassergefäßring hervorstülpen.

Figur 2, Tafel XII zeigt das Jugendstadium unserer *Synapta*. Es stimmt in seiner Organisation vollkommen mit den *Pentactular*larven der pedaten *Holothurien* überein. Das von mir gewählte Stadium hat das *Pentactulastadium* eigentlich schon überschritten, da die den *Holothurien* eigentümlichen Sekundärausstülpungen des Wassergefäßringes (Körperwassergefäße) und in ihrer Begleitung die Körpernerven und Körperlängsmuskeln dem Körperstamme selbst eine radiäre, und zwar *interradia*le Gliederung aufgeprägt haben. Ich habe aber dieses und nicht ein früheres Stadium, auf welchem solche Abweichungen vom *Pentactulatypus* fehlen würden, zur Vergleichung gewählt, da speziell dieser Zustand morphologisch und biologisch einen Wendepunkt in der *Synapta*-entwicklung bezeichnet, und das Tier lange in demselben verharret.

Besonderer Erklärung bedarf die *Asteridenpentactula* Figur 5, Tafel XII, da sie nicht nach der Natur gezeichnet, sondern schematisch von mir nach den Abbildungen und Beschreibungen verschiedener Autoren kombiniert ist. Für die Körperform habe ich die von J. MÜLLER mehrfach (20, 21) beobachtete „wurmformige *Asterien*larve“ gewählt, weil sie entschieden in ihrer Form den *Pentactulatypus* am besten ausdrückt; doch hätten auch andere *Asteriden*- und *Ophiuriden*larven dieselben Verhältnisse der Körperform, wenn auch weniger deutlich, wiedergegeben. Die inneren Organe habe ich eingetragen, wie sie nach den Beobachtungen von J. MÜLLER, METSCHNIKOFF, LUDWIG und anderen für dieses Stadium charakteristisch sind. Zu bemerken ist, daß gewöhnlich schon auf diesem Stadium der Darm Ausstülpungen in die fünf Hervorwölbungen zu treiben beginnt, welche durch die starke Entwicklung der Primärtentakel hervorgerufen sind und in welche sich schon jetzt *Divertikel* der Leibeshöhle mit hineinerstrecken. Auf meinem Schema habe ich den Darm noch als einheitliches Rohr abgebildet. Die Mundöffnung und der After sind eben im Begriff durchzubrechen.

Pentactularve und Stammform der Echinodermen.

Haben wir nun in der Pentactularve einen allgemein wichtigen, unverfälschten Entwicklungszustand zu erblicken, der uns gestattet, auf gewisse Stammeltern der Echinodermen Rückschlüsse zu machen, ist mit einem Wort das Pentactulastadium ein palingenetisches, oder aber sind derartige Rückschlüsse unberechtigt, sind die Übereinstimmungen zwischen den Pentactularven verschiedener Klassen unwichtige oder gar nur zufällige, ist das Stadium ein cenogenetisch modifiziertes? Diese Frage wird die Grundfrage für die von mir zu entwickelnden Anschauungen bilden; sie darf aber nicht von einem, sondern muß von den verschiedensten Gesichtspunkten aus erörtert werden. Wenn sich nachweisen läßt, daß keinerlei direkte Thatsachen für die cenogenetische Natur der Pentactula sprechen, daß ferner, wenn wir eine pentactulaähnliche Form, die man *Pentactaea* nennen könnte, als Stammform der Echinodermen annehmen, sich aus einer solchen Stammform die verschiedenen Klassen in ungezwungener und auch durch die Entwicklungsgeschichte thatsächlich vorgezeichneter Weise ableiten, wenn sich endlich mit einer derartigen Ableitung die vergleichend-anatomischen Thatsachen in Einklang bringen lassen, ja durch dieselbe viele dunkle Punkte der vergleichenden Anatomie der Echinodermen in einleuchtender Weise erklärt werden, dann, meine ich, ist der Beweis für die palingenetische Natur der Pentactularve mit der Sicherheit erbracht, die sich in phylogenetischen Fragen überhaupt erreichen läßt. Ich fasse meinen Standpunkt in folgenden Sätzen zusammen und behaupte:

1. Die Pentactularven zeigen an und für sich betrachtet nichts, was man als cenogenetische Bildungen deuten könnte.

2. Nimmt man an, daß die Stammform der Echinodermen ein Geschöpf gewesen ist, das in seiner äußeren Form und seiner inneren Organisation große Ähnlichkeit mit den Pentactularven besessen hat (Taf. X, Fig. 1), so lassen sich leicht und ungezwungen aus einer solchen Stammform, die man *Pentactaea* nennen könnte, die sämtlichen Echinodermenklassen ableiten.

3. Eine derartige Ableitung steht mit den That-
sachen der vergleichenden Anatomie in Einklang
und liefert sogar den Schlüssel zu manchen unge-
lösten Fragen.

Es wird nun meine Aufgabe sein, meine Gründe für diese
Behauptungen beizubringen. Ich werde die drei Thesen der Reihe
nach erörtern und in diesem Abschnitt zunächst nur auf die erste
eingehen, da dieselbe eine mehr relative Bedeutung hat und sich
kürzer abthun läßt als die beiden anderen. Im folgenden Ab-
schnitt gehe ich auf die zweite Frage ein, deren Beantwortung
die Grundzüge der Phylogenie der Echinodermenklassen liefert.
Der Beantwortung der dritten Frage, die sozusagen die Probe auf
das Exempel abgeben wird, soll dann das ganze nächste Kapitel
gewidmet sein.

Zu Punkt 1 bemerke ich folgendes. Es ist mir nicht ge-
lungen, irgend eine Eigentümlichkeit in der Organisation der Pen-
tactularven zu entdecken, die man als eine cenogenetisch ver-
änderte bezeichnen könnte, die auch nur einen Zweifel in dieser
Beziehung Raum gäbe. Wenn dies ein Schluß per exclusionem
zu sein scheint: „weil nichts Cenogenetisches zu finden ist,
deshalb ist alles palingenetisch“, und wenn man solche Argu-
mente nicht gelten lassen will, so ist doch der Umstand, daß die
Pentactula keine „Anlagen“ mehr enthält, sondern daß die meisten
Organe als solche — wenn auch in einfachster Form — schon
ausgebildet sind und physiologische Funktionen ver-
sehen, ein starker positiver Beweis. Noch wichtiger aber
scheint mir die schon oben hervorgehobene Convergenz zu
sein, die die verschiedenartig gebauten Dipleurularven auf das
Pentactulastadium hin erkennen lassen, um dann wieder bei der
Entwicklung zum ausgebildeten Echinoderm stark zu divergieren.

Auch das ist wichtig, daß Formen, deren bilaterales Ent-
wicklungsstadium durch Abkürzung stark modifiziert ist (von
Echiniden *Abatus*, von Holothuriern *Holothuria*, von Asteriden *Aste-
rina gibbosa*, *Echinaster Sarsii*), doch ein gut ausgeprägtes Pen-
tactulastadium durchlaufen, dieser Zustand also unbedingt den
festesten, unverrückbarsten Punkt in der ganzen Echinodermen-
entwicklung ausmacht.

Die divergente Entwicklung der Echinodermen-
klassen aus der Stammform.

Ich komme nun zu meiner zweiten Aufstellung. Gesetzt den
Fall, die Pentactularve repräsentiert ein Stadium, das bei der

phylogenetischen Entwicklung des Echinodermenstammes durchlaufen wurde, ist es uns dann möglich, die Entstehung der verschiedenen Echinodermenklassen aus einer so organisierten Stammform leicht einzusehen und an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu erläutern? Nehmen wir eine Form, wie ich sie in Tafel XII, Figur 1 als hypothetische Stammform (*Pentactaea*) abgebildet habe, als Ausgangspunkt an, wie haben sich dann aus ihr die verschiedenen Echinodermenklassen entwickelt?

Es kann für mich gar kein Zweifel obwalten, daß die vier (oder besser fünf) lebenden Echinodermenklassen schon von diesem frühen Ausgangspunkt her verschiedene Wege der Entwicklung eingeschlagen, von hier aus divergiert haben. Der Grad der Divergenz in den verschiedenen Klassen ist verschieden, häufig sind auch ähnliche Wege eingeschlagen worden; die echten Homologien der Klassen wurzeln aber in der *Pentactula*, darüber hinaus überwiegen die Abweichungen und besonderen Eigentümlichkeiten der Ausbildung das neu erworbene Gemeinsame so bedeutend, daß die frühe Divergenz nicht allein ein Postulat der Entwicklungsgeschichte, sondern auch der vergleichenden Anatomie ist.

Wenn aber auch, wie sich deutlich erkennen läßt, alle fünf Klassen schon bei der Abzweigung von der Stammform divergiert haben, so haben doch Crinoiden, Asteroideen und Ophiuriden in einem Hauptpunkt eine übereinstimmende Richtung der Entwicklung eingeschlagen. Betrachten wir die Stammform, so können wir zwei Hauptregionen des Körpers unterscheiden: den eigentlichen Körperstamm, der die wichtigsten Organe (Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane) trägt einerseits und andererseits die fünf Primärtentakel. Letztere sind ursprünglich nichts als fünf hohle Ausstülpungen des Wassergefäßringes, welche einen Epidermisüberzug tragen. Die Hauptdivergenz in der Entwicklung der fünf Klassen liegt nun in der wechselnden Ausbildung dieser beiden Regionen, Körperstamm und Primärtentakel, zu einander. In einem Typus erhält sich das Verhältnis von Körperstamm zu den Primärtentakeln in nahezu derselben Ausbildung, wie wir sie in der Stammform vorfinden. Es ist dies der Typus der Holothuriern, die ich, weil ihr Tentakelsystem im wesentlichen eine Ausstülpung des Wassergefäßringes mit Hautüberzug geblieben ist, *Angiochiroten* nennen will. Bei einem zweiten Typus schwindet die durch die Primärtentakel gekennzeichnete Region ganz, und im ausgebil-

deten Tier finden wir nur den Körperstamm wieder. Es ist der Typus der Echinoiden, den ich als den der Achiroten bezeichnen will.

Im dritten Typus endlich sehen wir wichtige Organsysteme, vor allem die Leibeshöhle, bei einigen Formen auch successive die Geschlechtsorgane und den Darm mit in die Tentakelregion hineingezogen, die dadurch Schritt für Schritt größere Bedeutung und Selbständigkeit gewinnt. Es ist der Typus der Crinoiden, Ophiuriden, Asteroiden, die ich, weil bei allen die Leibeshöhle sich in die Tentakelregion hinein erstreckt, Cölomachiroten nenne.

Ganz ähnliche Anschauungen vertritt GÖTTE (4), wenn er sagt: „Die Tentakelanlagen der oralen Seite der sich entwickelnden Larven ergeben eine andere Strahlgliederung als die aborale Körperhälfte und stehen mit der letzteren in einem Wechselverhältnis der weiteren Ausbildung. Die zu Armen anwachsenden Tentakelanlagen der Asterien und Ophiuren reduzieren die aborale Körperhälfte (dorsales Scheibenzentrum) und übertragen ihre eigene Anordnung auf den ganzen Organismus. Bei der geringen Entwicklung der ursprünglichen Tentakelanlagen der Holothurien erhalten deren aborale Körperhälften das Übergewicht, so daß auch die Strahlgliederung der letzteren, welche die Interradien der Sterne vertritt, allein zum Ausdrucke des typischen Baues dient. Comatula neigt in den frühesten Entwicklungsperioden zu der letzteren Form, später schließt sie sich den übrigen Sternen an. Die Seeigel nehmen in der Entwicklungsgeschichte wie im fertigen Zustande eine besondere Mittelstellung zwischen den Sternen und Holothurien ein.“

Ich will nun im folgenden eine Einteilung und Charakterisierung der fünf lebenden Echinodermenklassen auf Grund der bis hierher gewonnenen Gesichtspunkte versuchen; ich berücksichtige dabei aber im spezielleren nur die uns hier interessierenden Organisationsverhältnisse.

I. Typus Angiochirota.

Holothurioida. Primärtentakel erhalten, numerisch vermehrt, stellen einfache Ausstülpungen des Wassergefäßsystems dar, die einen Epidermisüberzug (Sinnesepithel) tragen. Die Tentakel werden an ihrer Basis durch interradianal (resp. adradial) gelegene Kalkstücke, sog. Kalkring, gestützt. Wassergefäße und Nerven des

Körperstammes liegen interradiä (resp. adradial). Die inneren Organe, wie Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane, zeigen keine radiäre Gliederung.

II. Typus Achirota.

Echinoidea. Primärtentakel der Jugendform im ausgebildeten Tiere rückgebildet. In ihrer Verlängerung gegen den hinteren Pol, also perradiä, die fünf Körpergefäße nebst Nerven. Geschlechtsorgane in radiärer Anordnung.

III. Typus Cölomachirota.

Cölom erstreckt sich in die Tentakel, die man nun als Arme bezeichnet. Radiärer Typus am höchsten ausgebildet und auf die meisten Organe ausgelehnt.

1. Crinoidea.

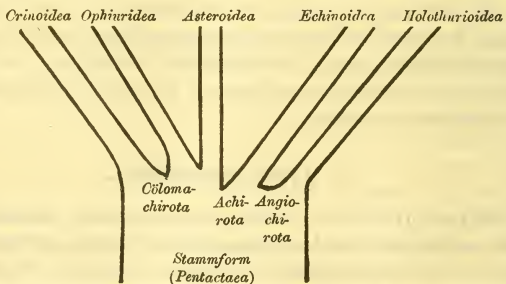
Geschlechtsorgane mit in die Arme übernommen. Darm zeigt keine radiäre Gliederung. Bleibend oder in der Jugend gestielt.

2. Ophiuridea.

Geschlechtsorgane und Darm auf Körperstamm (Scheibe) beschränkt, radiär gegliedert.

3. Asteroidea.

Fortsetzungen der Leibeshöhle, des Darms und der Geschlechtsorgane erstrecken sich in die Arme. Radiärer Typus und damit Dezentralisation am höchsten entwickelt.



2. Homologieen unter den Klassen, vergleichend-anatomisch und vergleichend-entwicklungsgeschichtlich begründet.

Einleitung (Stellungnahme zur Paläontologie).

Dieses Kapitel soll Beweise für meine dritte These beibringen, daß nämlich eine derartige Ableitung der Echinodermenklassen von der pentactula-ähnlichen Stammform, wie ich sie oben versucht habe, mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie ebenso im Einklange steht, wie mit der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, daß sie sogar den Schlüssel zu manchen bisher ungelösten Fragen liefert und uns den richtigen Weg zeigt, um zu erkennen, was in der Organisation der verschiedenen Klassen als wirklich homolog, was dagegen als bloß analog aufzufassen ist.

Wenn wir die Verwandtschaftsverhältnisse ganzer Klassen und Tierstämme ergründen wollen, haben wir bei unseren Erwägungen die Materialien, die uns die vergleichende Anatomie, die vergleichende Entwicklungsgeschichte und die Paläontologie liefert, in gleichmäßiger Weise zu verwerten. Es wird daher vielleicht auffallen, daß ich in der Überschrift zu diesem Abschnitt nur eine Berücksichtigung der beiden ersten morphologischen Disziplinen ankündige, auf die Unterstützung und die Kontrolle der Paläontologie aber ganz verzichte. Natürlich habe ich mich, soweit dies immer in meinen Kräften stand, mit den paläontologischen Thatsachen bekannt zu machen gesucht, die für unser Thema, das heißt für die Frage nach den Beziehungen der Echinodermenklassen zu einander, irgend einen Beitrag zu liefern scheinen. So vortreffliche, scharf faßliche Anhaltspunkte die Paläontologie uns nun aber bei der Ergründung der Verwandtschaften innerhalb gewisser Klassen liefert (vor allem der Echinoideen und der Eucrinoiden), so gänzlich unvermögend ist sie bis jetzt gewesen, irgendwie befriedigende Handhaben für die Verknüpfung der Klassen untereinander zu liefern.

Zunächst muß ich hier gegen einen Gebrauch auftreten, der in vielen paläontologischen Lehrbüchern und auch Spezialarbeiten herrscht, nämlich Klassen und Ordnungen, die in älteren Schichten auftreten, ohne weiteres als ältere gegenüber solchen zu bezeichnen, die erst in jüngeren Schichten gefunden werden. Hier besteht ganz allgemein ein Trugschluß. Man hat wohl das Recht, zu sagen: die cambrischen Crinoiden sind älter als die obersilurischen und devonischen, aber nicht, weil Crinoideen im

Cambrium auftreten, Echinoideen dagegen erst im Untersilur, sind die Crinoideen eine ältere, das heißt, früher entstandene Klasse als die Echinoideen. Das wäre grundfalsch. Das frühere oder spätere geologische Auftreten gestattet in vielen Fällen allein einen Rückschluß auf die Zeit, wo in einer Gruppe ein erhaltungsfähiges Skelett entstanden ist, nicht auf das Alter der Gruppe selbst. Wenn, wie ich es annehme, die pentactulaähnliche Stammform der Echinodermen kein festes Skelett besaß, sondern ursprünglich vielleicht gar kein Skelett, später zerstreute Spicula und Rädchen, wie heutzutage noch die Holothurien, so sagt uns die Paläontologie nur: ein festes Skelett hatte sich bei den Cystoideen und Eucrinoideen sowie bei den Asteroideen in oder wahrscheinlich vor dem Cambrium entwickelt, bei den Echinoideen (Untersilur) und Blastoideen (Obersilur) aber erst später. Bei den Holothurioideen ist ein solches überhaupt nicht zur Entwicklung gekommen, so daß fossile Reste so gut wie vollkommen fehlen. Sollen wir annehmen, die Holothurien seien erst im Lias oder weißen oder braunen Jura entstanden, weil sich bis jetzt erst in jenen Schichten Reste gefunden haben, die mit einiger Sicherheit auf fossile Holothurien bezogen werden dürfen? Ich glaube, kein vorurteilsfrei urteilender Naturforscher wird einen solchen Schluß wagen.

Wenn wir mit ziemlicher Sicherheit aus den paläontologischen Befunden schließen dürfen, die Klasse der Säugetiere sei ungefähr zu der und der Zeit entstanden und habe vor jener Zeit nicht existiert, so ist dieser Schluß berechtigt, weil wir alle überzeugt sind, daß die Vorfahren der Säugetiere ein Wirbeltierskelett besessen haben, weil wir wissen, daß solche Skelette erhaltungsfähig sind und von Vertebratenklassen, die wir aus vergleichend-anatomischen Gründen für phylogenetisch älter als die Säugetiere halten müssen, schon in paläozoischen Schichten gefunden werden. Etwas ganz anderes ist dagegen das geologische Auftreten bei Tierklassen, die, wie ich annehme, sämtlich von einer skelettlosen Form oder doch von einer Form ohne erhaltungsfähiges Skelett abstammen.

Somit gewährt uns die Paläontologie keine Handhabe, das phylogenetische Alter der Echinodermenklassen zu bestimmen.

Ebensowenig liefert uns die Paläontologie Zwischen- oder Übergangsformen zwischen den verschiedenen Klassen. Was man als solche erklärt hat, hält in keinem einzigen Falle einer gründlichen und durchgeführten Prüfung Stand.

Die Paläontologie liefert uns häufig unschätzbare Beiträge, um den Entwicklungsgang einer Formenreihe zu verstehen. Erstens ist aber dann nötig, daß wirklich eine Formenreihe aufzustellen ist (wie z. B. bei *Equus*), und ferner, daß die einzelnen Glieder offenbar in ihrer Organisation nicht weit von den recenten Formen abweichen, so daß man mit einiger Sicherheit aus dem Skelett auf ihren inneren Bau, ihre gesamte Anatomie Rückschlüsse machen kann. Wo dies aber nicht der Fall ist, wo recente Repräsentanten fehlen und der innere Bau infolgedessen ganz unklar oder Gegenstand der willkürlichsten Konjekturen ist, also bei den isoliert stehenden fossilen Gruppen, den Graptoliten, den Trilobiten, in gewissem Sinne auch den Ammonoideen, von denen es immer noch zweifelhaft ist, ob sie tetrabranchiate oder dibranchiate Cephalopoden sind, da ist es besser, von einer Verwertung solcher Gruppen bei phylogenetischen Untersuchungen ganz abzusehen.

Ich vertrete diese Ansicht nicht deshalb, weil eine vorurteilsfreie phylogenetische Deutung, die man den Cystoideen und Blastoideen zu Teil werden ließe, meinen Ansichten über den Stammbaum der Echinodermenklassen im mindesten widerspricht. Am Schlusse einer paläontologischen Untersuchung, die auch die embryologischen Thatsachen berücksichtigt, kommt J. WALTHER (36) zu folgenden Schlüssen, die, wie leicht ersichtlich, sich ungewungen mit meinen Anschauungen vereinigen lassen:

„Die Gruppe der Pelmatozoen entstand im Vorcambrium aus einer gestielten Stammform. — — Durch festsitzende Lebensweise entstand die radial gebaute, holosymmetrische Form, als deren nur wenig abgeleiteten Vertreter wir die älteste bekannte cambrische Pelmatozoengattung *Macrocystella* mit ihrem oralen Pinnulakranz betrachten dürfen. Von diesem Stadium gehen zwei Formenreihen auseinander. Einerseits die Cystoiden, ohne entwickelte pinnulatragende Arme, meist mit inneren Geschlechtsdrüsen und anomalocyclisch unbegrenztem Kelchwachstum, welche später als charakteristisches Merkmal die regelmäßigen Kelchporen erhalten und im Obersilur aussterben. Andererseits die Crinoiden, indem die Geschlechtsdrüsen in die oralen Pinnulae treten, und die Vermehrung dieser Genitaltentakel durch fünf zapfenartige Wucherungen der Mundscheibe unbegrenzt gesteigert wird. Diese fünf Wucherungen gabeln sich und werden zu Armen. Es wird dadurch dem Kelch der pentasymmetrische Typus aufgeprägt, die Vermehrung der Kelchtafeln wird begrenzt und

erfolgt nach bestimmten geometrischen Gesetzen in einer spiraligen Drehung. Die Arme werden immer üppiger entfaltet und erreichen in dem heute noch lebenden *Pentacrinus* das höchste Maß ihrer Ausbildung zugleich mit der stärksten Intensität der Fortpflanzungsfähigkeit.

Bei den Cystoiden wird derselbe Entwicklungsgang in *Porocrinus* versucht, aber ohne daß er zur Herrschaft gelangen könnte.

Die Blastoiden treten erst am Schluß der Silurzeit auf, also nachdem die Eucrinoiden und Cystoiden den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben; sie dürfen daher bei einer Untersuchung über die Phylogenie und Verwandtschaft jener beiden Gruppen nicht berücksichtigt werden, und verlangen eine besondere Behandlung.“

Man sieht, der Verfasser ist von paläontologischen Gesichtspunkten aus zu sehr ähnlichen Anschauungen gelangt, zu denen ich von ganz anderen Ausgangspunkten her gelangt bin und die ich bei der vergleichenden Betrachtung sämtlicher Echinodermenklassen voranstelle. Die Hervorhebung einiger Worte in oben stehendem Citat durch gesperrten Druck, die von mir, nicht von dem Autor herrührt, wird den Leser hierauf aufmerksam machen. WALTHER verlegt die Divergenz der Cystoiden- und Crinoiden-Klasse auf einen sehr frühen Zeitpunkt, worin ich ihm natürlich beistimme. Zweifelhaft erscheint mir nur, ob wir das Recht haben, in *Macrocystella* wirklich einen nur wenig abgeleiteten Vertreter der gemeinsamen Stammform beider Gruppen zu erblicken. Es läßt sich nicht leugnen, daß eine nicht zu übersehende Ähnlichkeit zwischen einer *Antedonpentactula* des auf Tafel XII, Figur 3 gezeichneten Stadiums (auf der Figur ist das Kalkskelett durch Säuren entfernt) einerseits und *Macrocystella* andererseits besteht. Ich kann mich aber nicht entschließen, auf diese Formähnlichkeit allzu viel Gewicht zu legen, so sehr sie auch die in dieser Arbeit vorgetragenen Ansichten und Schlüsse stützen würde, solange wir so gar nicht näheres über den Bau des Geschöpfes, vor allem über die Anordnung und Ausmündungsweise des Wassergefäßsystems wissen. Vielleicht bringt uns die Zukunft neue Aufschlüsse, aber bis jetzt ist äußerste Skepsis geboten. Sehr bemerkenswert ist es, daß WALTHER, worin ich wieder vollkommen mit ihm übereinstimme, in *Porocrinus* nicht eine Übergangsform von Cystoiden zu Eucrinoiden erblickt, sondern

in der Gliederung seines Kelches einen analogen, auf ähnliche Kausalmomente zurückzuführenden Bildungsgang sieht, wie er ganz unabhängig in der Klasse der Crinoiden zu der charakteristischen Anordnung im Kelchgetäfel geführt hat. Wie solche analoge Bildungen entstehen und dann leicht als echte Homologieen imponieren, soll noch des näheren in dem Abschnitt „Skelettsystem“ auseinandergesetzt werden.

Der Besitz von Porenrauten entfernt die Gattung *Porocrinus* überhaupt weit von den *Eucrinoiden* und zwingt uns, sie zu den stärker abgeänderten rhombiferen *Cystoiden* zu setzen.

Da wir nicht wissen, welche morphologische und physiologische Bedeutung die Poren ihrer Kelchtafeln besessen haben, auch über die Bedeutung der Hauptkörperöffnungen bei sämtlichen *Cystoideen* vollkommen im Unklaren sind, die Anordnung des Wassergefäßsystems und seine Ausmündung nicht kennen, hört hier das auf Thatsachen gestützte, das naturwissenschaftliche Schließen auf. Die ältere Paläontologie vereinigte die *Cephalopoden* und die *Foraminiferen* in eine Gruppe, stellte gewisse *Hexactinelliden* zu den *Bryozoen* etc. etc. Diese Irrtümer sollten uns warnen, auf die alleräußerlichsten Formähnlichkeiten hin und unter Ignorierung fundamentaler Differenzen *Agelacrinus* mit den *Asteriden*, *Echinosphärites* oder *Sphaeronites* oder *Mesites* mit den *Echiniden* in Beziehung zu bringen. Wie viel mehr Recht hatten im Vergleich hiermit die älteren Morphologen dazu, die *Brachiopoden* in engen genetischen Zusammenhang mit den *Lamellibranchiaten* zu setzen. Ich kann nur finden, daß die Sprache, welche die Paläontologie in unserer Frage redet, in keinem Punkte meinen Anschauungen widerspricht, sie im ganzen vielmehr bestätigt und erläutert. Da diese Sprache aber eine so sehr abgebrochene, dunkle, vieldeutige ist, ist es besser, sich wesentlich auf die klareren Thatsachen und verständlicheren Zusammenhänge der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu verlassen. Von diesen ausgehend, will ich in diesem Abschnitt erörtern, was wir in der Organisation der *Echinodermenklassen* als Erbteil von der gemeinsamen Stammform und somit als homologe Bildungen, was als bloße Analogieen auffassen müssen, die nur ähnlichen Entstehungsursachen und Bedingungen ihre Übereinstimmung verdanken. Das Thema ist so umfangreich und ausgedehnt, daß ich mich der möglichsten Kürze befleißigen und nur die wichtigsten Organisationsverhältnisse berücksichtigen werde.

Darmsystem.

Mitteldarm und Enddarm, zuweilen auch der Vorderdarm werden aus den bilateralen Larven in die Pentactularlarven der fünf Klassen hinübergenommen. Es sind dies also in allen Echinodermen wirklich homologe Bildungen. Der Vorderdarm der Larve wird bei Holothuriern und Ophiuriden sowie bei einigen Asteriden vom Wassergefäßring umwachsen und persistiert. Bei vielen Asteriden und Echinoideen bildet sich ein neuer Vorderdarm als Ausstülpung des Mitteldarms, der ebenfalls von der Wassergefäßanlage umwachsen wird. Bei einigen Asteriden und Echinoideen soll nach METSCHNIKOFF (17) keine Umwachsung stattfinden, sondern der neu sich bildende Vorderdarm (Schlund) soll die gleich ringförmig angelegte Wassergefäßanlage durchbrechen. Diese Angaben METSCHNIKOFF's werden von manchen Seiten angefochten, aber selbst ihre Richtigkeit vorausgesetzt, würde ich darin nur eine nebensächliche, cenogenetische Veränderung des ursprünglichen Umwachsungsprozesses erblicken. Die Umwachsung ist ohne jeden Zweifel der in allen Klassen häufigste, bei manchen (Ophiuren, Holothuriern) ausschließliche Vorgang. Wie derselbe sich in einigen Ausnahmefällen durch Abkürzung in eine nachträgliche Durchbohrung umwandeln konnte, wird aus den gleich zu erörternden Erwägungen über den Lagewechsel beziehentlich der Neubildung von Mund und After klar werden.

Die sämtlichen Abweichungen werden nämlich dadurch verständlich, daß bei allen Echinodermenlarven beim Übergang der bilateralen Larve in den radiären Typus Mund und After ihre Lage zur bisherigen Körperachse ändern, oder, wenn man die Körperachse nach der Lage des Mundes bestimmt, daß eine Drehung der Körperachse in manchen Fällen um fast 90° stattfindet. Diese Thatsache, die schon GÖRTE (4) in seinen geistvollen, lange nicht genug beachteten Auseinandersetzungen klar beleuchtet hat, erklärt nun auch die eigentümlichen Differenzen, welche die Klassen und Ordnungen bei der Bildung der definitiven Mund- und Afteröffnung aufweisen.

Gehen wir von Synapta aus, so haben wir gesehen (p. 204), wie der auf der Ventralseite gelegene Larvenmund ganz allmählich seine Lage ändert und an den vorderen Körperpol zu liegen kommt. Bei Synapta ist es noch eine kapillare Spalte, der ehemalige Mundtrichter, durch den der Larvenmund mit der Oberfläche in Kommunikation bleibt; bei anderen Klassen aber hört alle Kom-

munikation auf, und es erfolgt eine direkte Neubildung des Mundes.

Dies scheint mir so recht ein Beweis dafür zu sein, daß alle die hierher gehörenden Differenzen nur gradueller, nicht prinzipieller Natur sind, daß schließlich, damit rasch der Übergang aus der larvalen in die bleibende Stellung vollzogen werde, nicht nur der Mund, sondern auch der ganze Vorderdarm neugebildet wird, und daß endlich zuweilen, wenn METSCHNIKOFF richtig beobachtet hat, dieser neu sich bildende Vorderdarm durch den ringförmigen Wassergefäßkanal hindurchwächst, nicht von ihm umwachsen wird. Ganz ebenso ist der Lagewechsel (Holothurien), respektive die Neubildung (die meisten anderen Echinodermen) des Afters aufzufassen.

Die merkwürdige Drehung des Achsenwinkels, die sämtliche Echinodermenlarven beim Übergang aus der bilateralen in die radiäre Grundform aufweisen, scheint mir eine gute Erklärung durch die Annahme zu finden, daß die phylogenetische Übergangsform aus bilateralem in radiären Typus feststehend war.

In den bilateralen Larvenformen liegt der Mund auf einer Seite, der Ventralseite, nicht an einem Pol. Wahrscheinlich erfolgte die Fixation nun auf der Dorsalseite, dem Munde gegenüber, und die Achse verschob sich dergestalt, daß die Gerade vom Fixationspunkt zum Munde die Hauptachse wurde. Wie schon im speziellen für *Synapta* auseinandergesetzt wurde, ist es zweckmäßiger, sich den Mund fest, die Körpermasse und Körperform aber gegen ihn verschoben vorzustellen. Ontogenetisch findet allerdings bei vielen Formen das Umgekehrte statt, nämlich da, wo ein neuer Mund oder Vorderdarm gebildet wird. Besonders gilt dies für die Echinoideen.

Der After liegt ursprünglich in der bilateralen Larve ebenfalls auf der Ventralseite. Auch er verändert seine Lage, aber bei den verschiedenen Gruppen in sehr verschiedener Weise. Bei den dauernd oder zeitweilig feststehenden Echinodermen (Crinoiden) nähert er sich dem vorderen Körperpol, also dem Munde, bei Asteroideen, Echinoideen und Holothurioiden rückt er meist an den hinteren Körperpol. Doch kann er diese Stellung wieder verlassen und sich sekundär dem Munde wieder nähern, wie das Beispiel der Clypeastriden und Spatangiden und besonders eklatant die merkwürdige Holothurie *Rhopalodina lageniformis* beweist.

Die Lage des Afters ist mithin eine äußerst inkonstante selbst innerhalb derselben Klasse ¹⁾). Sie ist deshalb als Ausgangspunkt, als punctum fixum für die anatomische Vergleichung völlig ungeeignet. Allerdings scheint der Interradius des Afters als solcher ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zum Interradius des primären Rückenporus zu besitzen (LUDWIG 14, p. 322 ff.). Dagegen ist die Lage des Mundes im Zentrum des Wassergefäßringes und damit der radiären Gliederung eine feste und für alle Klassen homologe. Ein Blick auf Tafel XII wird dies bestätigen und erläutern.

H. LUDWIG (14) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Darm sämtlicher Echinodermen, falls sich eine Drehung überhaupt nachweisen läßt, stets von links nach rechts gewunden ist, wenn man das Tier von der Mundseite aus betrachtet. Er führt diese eigentümliche Konstanz in der Windungsrichtung des Darms auf embryologische Verhältnisse zurück, und kann ich seiner Beweisführung (p. 328 ff.) nur zustimmen. Für die Holothurien sind seine Ausführungen insofern zu korrigieren, als auch er ihre Körperwassergefäße (Sekundärausstülpungen) als perradial gegliedert ansieht.

Im ganzen ist der Darm dasjenige Organ der Echinodermen, das am wenigsten Tendenz zeigt, sich das strahlige Gepräge ausdrücken zu lassen. Der Darm der Holothurien, Echiniden und Crinoiden zeigt sich so gut wie unbeeinflusst von dem radiären Bau des übrigen Körpers. Nur bei den Ophiuriden finden wir strahlig angeordnete Aussackungen des Magendarms, ohne daß sich bei ihnen Fortsetzungen des Darms in die Arme erstrecken. Dies Verhältnis entwickelt sich nur bei den Asteriden, die dadurch die selbständigste Entwicklung der Arme und damit die höchste Ausbildung des radiären Baues erreichen.

Leibeshöhle.

Bei allen Echinodermen entsteht die Leibeshöhle als ein Enterocöl im HERTWIG'schen Sinne aus zwei Blasen, die symmetrisch rechts und links vom Darne liegen. Es können die Blasen gleich

1) Nicht einmal die Klasse der Asteroiden ist hier auszunehmen. Denn obgleich bei allen fünfstrahligen Seesternen der After, wenn vorhanden, eine konstante Lage hat, kann er bekanntlich auch ganz fehlen.

paarig vom Darne abgeschnürt werden (einige Asteriden, einige Echiniden, Crinoiden [Antedon]), oder aber sie bilden sich aus einer ursprünglich quergelagerten unpaaren Blase. Die linke Blase läßt dann sekundär das Hydrocöl hervorgehen. Ausnahmen hiervon machen die Holothurien, bei denen sich das Hydrocöl von der gemeinsamen Anlage abschnürt, ehe noch die beiden Enterocölblasen sich getrennt haben. Bei Crinoiden (Antedon) sollen sich nach GÖTTE drei getrennte Blasen vom Gastruladarm abschnüren, von denen die paarigen zum Enterocöl, die unpaare zum Hydrocöl wird.

Ich will mich hier nicht auf Diskussion der Frage einlassen, welcher Entstehungsmodus als der ursprüngliche anzusehen ist. Jedenfalls finden wir bei allen Larven schließlich drei getrennte Blasen, die paarigen Cölomtaschen und die unpaare, links neben dem Vorderdarm gelegene Hydrocölblase.

Bei allen Echinodermen entsteht nun die Leibeshöhle dergestalt aus den beiden Cölomtaschen, daß dieselben den Darm umwachsen und ventralwärts zusammenfließen, während sie auf der Dorsalseite ihre Blätter zu einem Mesenterium zusammenlegen und sich dann aufblähen. Nur bei Antedon wird auch ein ventrales Mesenterium gebildet, da die Blasen auch auf der Bauchseite nicht zusammenfließen, sondern ihre Blätter aneinander legen. Diese Abweichung ist keine besonders schwerwiegende. Auf der Dorsalseite wird ganz konstant ein Mesenterium gebildet, so daß die Leibeshöhle aller Echinodermen ebenso wie das dorsal im Interradius befestigte Mesenterium ihrer Entstehung und vollen Ausbildung nach homologe Bildungen sind. Ebenso konstant fällt auch der Interradius des Mesenteriums mit demjenigen des Steinkanals und der Madreporenplatte zusammen.

Wenn bei Comatulalarven später die beiden Abschnitte der Leibeshöhle über, nicht nebeneinander liegen (Nr. 9, p. 591), so ist dies ganz natürlich und wird in einfachster Weise durch die Drehung des Darms erklärt. Der Darm nimmt das Mesenterium mit sich, und so erfolgt die Verlagerung der beiden Cölomabschnitte von rechts und links nach oben und unten. Ein Blick auf Figur 3, Tafel XII, wird dies verständlich machen. Es wird vielleicht möglich sein, die späteren, sehr bedeutenden Umbildungen, die die Leibeshöhle der Crinoiden bei der völligen Ausbildung der Tiere eingeht, aus diesen einfachen Organisationsverhältnissen der Jugendform zu erklären. Vorläufig nehme ich aber davon Abstand, weil bis jetzt weder etwas über die Entwicklung

der späteren Zustände bekannt ist, noch auch die Anatomie der fertigen Tiere hinreichend sichere Anhaltspunkte liefert, um begründete Schlüsse und Reflexionen darauf zu gründen.

Die Asteriden besitzen zunächst ebenfalls nur ein dorsales Mesenterium, welchem der Steinkanal angelagert ist. Später entwickeln sich bei den Asteriden auch in anderen Interradien der Scheibe Aufhängebänder zwischen Darm und Leibeswand, die sogenannten Septa. Diese letzteren sind jedoch Bildungen eigener Art. So bildet sich auch in dem Interradius des echten Mesenteriums ein Septum dicht neben dem Mesenterium, so daß nun in diesem Interradius scheinbar ein Septum mit doppelten Wandungen zustande kommt (LUDWIG 14, p. 76, 77). Wir sind aber selbst bei den Asteroideen, also denjenigen Echinodermen, bei welchen die radiäre Gliederung ihre höchste Stufe erreicht hat, imstande, Spuren der ursprünglich bilateralen Anlage der Leibeshöhle aufzufinden. Diese Spuren dokumentieren sich in der doppelten Wandung des einen Septums gegenüber den einschichtigen Septen der vier anderen Interradien.

Durch den Umstand, daß der Darm bei Crinoiden, Echinoiden, Holothuriern seine Lage verändert, sich horizontal stellt oder Schlingen bildet, kommt es häufig zu Stande, daß das Mesenterium auch in anderen Interradien als denjenigen des Steinkanals seine Anheftung findet; doch pflegt das ursprüngliche Verhältnis meist noch an den Jugendformen deutlich zu sein.

Angiochiroten (Holothurioideen) und Achiroten (Echinoideen) sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Leibeshöhle auf den Körperstamm beschränkt bleibt. Bei den Cölomachiroten begeben sich Ausstülpungen der Leibeshöhle auch in die Körperabschnitte, welche dadurch entstanden sind, daß fünf blindsackartige Ausstülpungen des Wassergefäßsystems die peristomale Körperwand vorwölben, also in die Region der Primärtentakel. Diese Ausstülpungen werden erst dadurch zu wirklichen Armen und können erst jetzt neben respiratorischer, ambulatorischer und sensorischer eine neue wichtige Funktion, die Geschlechtsfunktion, übernehmen. Bei den Ophiuriden sind die Ausstülpungen des Cöloms in die Arme nur höchst unbedeutend, und zu einer Entwicklung von Geschlechtsorganen in den Armen kommt es nicht. Es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob wir in diesem Verhalten der Ophiuriden wirklich den ursprünglichen primitiven Zustand, oder aber bei ihnen eine sekundäre Rückbildung des weiter vorgeschrittenen Zustandes,

den wir bei Asteriden finden, zu erblicken haben. Es könnte hier auch sekundär die Geschlechtsfunktion von den Armen auf die Scheibe zurückverlegt sein, um letztere sozusagen zu entlasten, beweglicher und unabhängiger zu machen. Ich hebe diese Möglichkeit hervor, weil Gründe anderer Art dagegen sprechen, die Ophiuriden für die ursprünglichsten, am wenigsten umgebildeten unter den Cölomachiroten anzusehen. Eine sichere Beantwortung der eben angeregten Frage, ob die geringe Entwicklung der Leibeshöhle in den Armen der Ophiuriden ein primäres Verhalten ist, werden daraufhin anzustellende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu liefern haben. Bei den Crinoiden scheint auch in den Armen wieder die Leibeshöhle starke Modifikationen und Umbildungen durchzumachen. Bei der Unsicherheit, die heute noch in Deutung der anatomischen Thatsachen bei dieser Klasse herrscht, ist es unmöglich, ein sicheres Urteil abzugeben. Man könnte sogar schwanken, ob die Crinoiden den echten Cölomachiroten beizugesellen seien, oder ob das, was die meisten Autoren als Fortsetzung der Leibeshöhle in die Arme bei ihnen deuten, vielleicht nur ein Schizocölraum ist, wie von anderer Seite behauptet wird. Vorläufig, bis ein sicherer Beweis erbracht ist, der nur auf entwicklungsgeschichtlicher Basis zu führen wäre, möchte ich an der älteren Auffassung festhalten und betrachte die Crinoiden als echte Cölomachiroten.

So viel aber ist für mich sicher, daß wir in den Crinoiden die am meisten umgebildete, von der Stammform in fast allen Punkten der Organisation am meisten abweichende Echinodermenklasse zu erblicken haben.

Wassergefäßsystem.

Diesem Organsystem, das in seiner eigentümlichen Ausbildung den Echinodermen durchaus eigentümlich ist, gebührt bei der vergleichenden Betrachtung ganz besondere Berücksichtigung. Von ihm geht die radiäre Gliederung aus, es beherrscht die anderen Organsysteme, vor allem Nervensystem und Blutgefäßsystem, die den von ihm vorgezeichneten Bahnen folgen, aber häufig auch Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Darm (Cölomachiroten).

Im vorigen Abschnitt (Leibeshöhle) wurde gezeigt, daß das Hydrocöl in sehr verschiedenartiger Weise aus dem Urdarm seine

Entstehung nimmt, bald selbständig, bald mit dem Enterocöl zusammen sich abschnürt und sich in letzterem Falle wieder in sehr verschiedenartiger Weise vom Enterocöl trennt. Immer kommt es schließlich zur Bildung eines in der linken Körperhälfte gelegenen Bläschens, das durch den primären Steinkanal im Rückenporus nach außen mündet. Indem dann das Bläschen schlauchartig auswächst, den Schlund umgreift und fünf Ausstülpungen als Primärtentakel aussendet, kommt eine Bildung zustande, die allen Echinodermen auf einem gewissen Entwicklungsstadium eigentümlich ist, ein charakteristisches Merkmal der Pentactularlarve bildet und als Ausgangspunkt der radiären Gliederung zu betrachten ist. Es kann nicht scharf genug hervorgehoben werden, daß gerade die auffallende Konvergenz, die das so verschiedenartig angelegte Wassergefäßsystem auf das Pentactularstadium hin dokumentiert, um dann wieder in seiner fernerer Ausbildung, besonders bei Crinoiden, Ophiuriden, Holothuriern, weit zu divergieren, als ein deutlicher Beweis ebenso für die palingenetische Natur des Verhaltens des Wassergefäßsystems auf diesem Stadium, wie der Pentactularlarve überhaupt zu betrachten ist.

Übereinstimmend und wirklich homolog ist in allen Echinodermen die Lage des Steinkanals und des Rückenporus. Ersterer mündet immer interradianal, das heißt zwischen zwei Primärtentakeln in den Wassergefäßring. Ihm gegenüber befindet sich dann ein Primärtentakel, und durch diesen Umstand und dadurch, daß der Steinkanal sich dem dorsalen Mesenterium anlegt, jener Tentakel also zum unpaaren ventralen Tentakel wird, ist eine mediane Symmetrieebene gegeben, von der Spuren sich auch in den entwickelten Echinodermen finden, selbst wenn ihr Körperbau von der immer fortschreitenden radiären Gliederung so beherrscht wird, wie bei den Asteriden. Diese Verhältnisse sehe ich für unverfälschte Erbstücke der pentactulaähnlichen Stammform an und betrachte sie, soweit sie sich im ausgebildeten Echinoderm erhalten, als die echten Homologien, die die Fundamente bei der vergleichend-anatomischen Betrachtung liefern müssen.

Unwesentlicher dagegen erscheint mir folgendes. Zählt man an der hufeisenförmig gebogenen Wassergefäßanlage die Tentakeln und achtet auf die Einmündungsstelle des Steinkanals, so findet man, daß bei den Asteriden (15 S. 63) der Steinkanal zwischen dem 4. und 5. Primärtentakel ihrer Ansatzstelle gegenüber einmündet. Bei Synapta aber habe ich gefunden, daß die Einmündungsstelle sich zwischen 3. und 4. Primärtentakel befindet, direkt ge-

genüber, also in demselben Radius wie eine Secundärausstülpung Sa^4 (Taf. VIII, Fig. 3). Leider weiß ich nicht, ob Sa^4 zum dritten oder zum vierten Interradialwassergefäß wird, da ich es unterlassen habe, zu konstatieren, ob sich die POLR'sche Blase aus der ersten (Sa^1) oder der sechsten (Sa^6 , Taf. VIII, Fig. 3) Sekundärausstülpung bildet. Zur Zeit, als ich diese Punkte untersuchte, achtete ich noch nicht auf diese immerhin wichtige Frage. Auf dem in Figur 3, Tafel XII dargestellten Stadium liegt die Sekundärausstülpung Sa^4 noch in demselben Interradius wie der Steinkanal. Später ändert sich dies, indem durch Einschiebung von fünf neuen Kalkringstücken die Sekundärausstülpungen adradial verschoben werden.

Ich gehe nach dieser Abschweifung zur Anordnung des Wassergefäßsystems im Pentactulastadium zurück und erinnere daran, daß, wie verschiedenartige, sozusagen kapriziöse Wege die Entwicklung auch bei den einzelnen Formen einschlagen mag, stets das Endresultat ein gleiches ist. Ich habe schon an verschiedenen Stellen den Beweis zu führen gesucht, daß die Primärtentakel der Holothurien den Primärtentakeln der übrigen Klassen entsprechen, die Sekundärausstülpungen dagegen eigenartige Bildungen sind, die in keiner anderen Klasse ein Homologon finden. Die Gründe für diese Auffassung waren kurz folgende:

1. Zeitliches Auftreten der Primärtentakel und Sekundärausstülpungen.

2. Lageverhältnis zum Steinkanal.

3. Wachstumsrichtung.

Die einzigen Gebilde, die sich ihrer Wachstumsrichtung nach mit den Interradialwassergefäßen der Holothurien vergleichen ließen, sind die Radial- oder Ambulacralwassergefäße der Echiniden. Dadurch aber, daß letztere Bildungen Ausstülpungen ihre Entstehung verdanken, die in der Verlängerung der Primärtentakel gegen den Aboralpol zu auftreten, die also in denselben Radien liegen wie die Primärtentakel und in einem anderen als Steinkanal und Rückenporus, aus diesen wichtigen Lagebeziehungen geht deutlich hervor, daß trotz aller äußeren Ähnlichkeit doch keine wirkliche Homologie vorliegt. Erhöht wird die äußere Ähnlichkeit noch dadurch, daß wie überall im Echinodermenkörper Nervensystem und Blutgefäßsystem den Bahnen folgt, die das Wassergefäßsystem vorgezeichnet hat.

Die Umbildungen, die die Wassergefäßräume der Primärtentakel durchzumachen haben, sind im allgemeinen unbedeutend.

Die Art der Verzweigung des Wassergefäßsystems ist sehr verschiedenartig, bald wechselständig gefiedert (Crinoiden), bald gegenständig gefiedert (Asteroideen, viele Synaptiden), bald trauben- oder doldenförmig verzweigt (pedate Holothurien). Bei den Echinoideen verschwinden die Primärtentakel nach Ablauf des Pentactulastadiums völlig, sie finden ihren Ersatz in den Zweigen der Körper- oder Radialwassergefäße, die wir als aborale Fortsetzungen der Primärtentakel kennen gelernt haben.

Die geringsten Umbildungen erleidet in allen Klassen der Wassergefäßring selbst. Als solcher bleibt er überall bestehen nur in der Ausbildung von Anhangsorganen, in den Beziehungen zu anderen Organsystemen treten sekundär mehr oder weniger bedeutungsvolle Abweichungen ein. POLI'sche Blasen, wie sie sich bei Asteriden, Ophiuriden, Holothurien finden, sind einfache Ausstülpungen des Ringkanals, die dazu dienen, einen raschen Wechsel in der Anfüllung der verschiedenen Teile des Wassergefäßsystems möglich zu machen und, indem sie als Druck- und Saugpumpen dienen, diesen Wechsel aktiv zu beschleunigen. Die sogenannten POLI'schen Blasen der Echiniden (fünf Anhangsorgane auf der Oberfläche des Kauapparats) haben wohl ebenfalls den Zweck, als Reservoir zu dienen. Sie mögen daneben auch respiratorische Funktionen ausüben (HAMANN). Schwieriger ist es, sich über die Funktion der TIEDEMANN'schen Körper der Asteriden ein Urteil zu bilden; möglicherweise sind es Organe, die bei der Bereitung der lymphoiden Zellen, die im Wassergefäß- und Blutgefäßsystem zirkulieren, eine Rolle spielen (HOFFMANN, LUDWIG). Alle diese Komplikationen erwähne ich nur kurz, da sie für unseren Gegenstand unwesentlich, weil sekundär und unabhängig voneinander entstanden sind und bis jetzt mehr physiologisches als vergleichend-anatomisches Interesse besitzen. Ganz ebenso steht es mit den sekundären Verbindungen, die der Ringkanal und andere Teile des Wassergefäßsystems mit dem Blutgefäßsystem eingehen. Vor allem wären hier die Einrichtungen bei Crinoiden zu erwähnen, über deren Wesen noch viel gestritten wird. Ich glaube kaum, daß unserem Thema viel damit gedient wäre, wenn ich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, und ohne selbst Positives und Neues beibringen zu können, auf diese Spezialdebatten einginge.

Bei allen Echinodermen mündet das Wassergefäßsystem im Pentactulastadium mittelst des primären Steinkanals durch den Rückenporus nach außen. Dieses Verhalten wird bedeutend in

den verschiedenen Klassen modifiziert. Bei Asteriden, Ophiuriden und Echiniden erhält es sich ziemlich unverändert. Stets behält Steinkanal und Madreporenplatte die interradiale Lage; letztere kann aber innerhalb ihres Interradius zwischen Oral- und Aboralpol sehr verschiedene Stellen einnehmen, wie ein Vergleich der Asteriden mit den Ophiuriden zeigt. Schon bei den Asteroideen nehmen wir die interessante Erscheinung wahr, daß die Zahl des ursprünglich immer in Einzahl vorhandenen Steinkanals mit Madreporenplatte vermehrt, schließlich auch dem radiären Typus untergeordnet wird (*Linckia multiflora* 2 Madreporenplatten, *Asterias hemispina* 2—3 Madreporenplatten, *Euryale aspera* 5 Madreporenplatten). Ähnliche Vorgänge finden bei Crinoiden statt, wo der ursprüngliche einfache Steinkanal und Kelchporus sekundär vervielfacht, das heißt, in jedem Interradius besonders angelegt wird (*Rhizocrinus*). Später kann dann noch die Zahl der Steinkanäle und Kelchporen in den einzelnen Interradien vervielfältigt werden (*Antedon*). Bemerkenswert ist ferner, daß bei den Crinoiden nur in jungen Pentactulastadien der Steinkanal direkt durch den Rückenporus nach außen mündet. Bald löst sich die direkte Kommunikation, der Steinkanal mündet zunächst in ein Divertikel der Leibeshöhle, dieses durch den Kelchporus nach außen (Taf. XII, Fig. 3). Es ist sehr interessant, daß man alle diese Modifikationen, die wir vergleichend-anatomisch aufstellen können, in der Ontogenie von *Antedon* rekapituliert findet.

Wenn bei *Ophiolepis albida* ein dorsal gelegener Porus beschrieben wird ¹⁾, der die Leibeshöhle nach außen hin öffnet, so ist dies Verhalten nicht mit dem der Crinoiden zu vergleichen, solange man nicht weiß, wie dieser Porus entstanden ist, und vor allem, ob der Steinkanal direkt durch eine Madreporenplatte nach außen mündet oder sich in die Leibeshöhle öffnet, wie bei Crinoiden. Sollte letzteres nicht der Fall sein, so wäre unbedingt jeder Vergleich des Porus von *Ophiolepis albida* mit einem Kelchporus der Crinoiden fallen zu lassen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns (Taf. XII, Fig. 3), daß der Kelchporus der Crinoiden aus dem Rückenporus der Larve entsteht; die Modifikation des ursprünglichen Verhaltens besteht nur darin, daß der Steinkanal die direkte Verbindung mit dem Porus aufgibt, sich sozusagen

1) O. HAMANN: Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Ophiuren. Nachrichten der Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen 1887, Nr. 14.

in zwei Stücke löst; die Bruchenden öffnen sich dann frei in die Leibeshöhle. Wenn sich aber bei *Ophiolepis* der ursprüngliche Zustand des Steinkanals erhält, dann läßt sich der von HAMANN beschriebene Porus nicht mit den Kelchporen der Crinoiden vergleichen, sondern ist eine Bildung eigener Art.

Wieder andere Modifikationen im Verhalten des Steinkanals und der Madreporenplatte treten bei den Holothurien ein. Ähnlich wie bei den Crinoiden öffnet sich bei ihnen der Steinkanal in die Leibeshöhle und zwar durch Vermittelung einer sekundär entstehenden Madreporenplatte. Das periphere Stück aber, das dem Kelchporus der Crinoiden entsprechen würde, obliteriert, und im ausgebildeten Zustande steht weder Leibeshöhle noch Wassergefäßsystem in direkter Kommunikation mit der Außenwelt. Dieser Zustand entfernt sich auch physiologisch am weitesten von dem ursprünglichen Verhalten der *Pentactula*. Daß er ein sekundärer ist, wird nicht allein durch die Entwicklungsgeschichte (vgl. den ersten Teil dieser Arbeit), sondern auch durch die vergleichende Anatomie bewiesen. Denn, wie wir durch THÉEL (34) wissen, hat sich bei manchen Tiefseeholothurien die übrigens in ihrem sonstigen Bau starke Umbildungen erkennen lassen, das ursprüngliche Verhältnis erhalten, der Steinkanal durchbricht dort noch die Körperwand und mündet in der Mittellinie des Rückens durch eine oder mehrere Öffnungen nach außen.

Ich glaube hinreichend bewiesen zu haben, daß alle Eigentümlichkeiten, die wir in der Organisation der Wassergefäßsysteme der verschiedenen Klassen antreffen, ohne Schwierigkeit ihre Erklärung finden und leicht verstanden werden können, wenn wir das Wassergefäßsystem der *Pentactula*form zum Ausgangspunkt nehmen. Die *Pentactula* entstand aber als solche aus der *Dipleurula*form dadurch, daß das Wassergefäßsystem die eigentümliche Anordnung annahm, den Wassergefäßring mit den fünf Primärtentakeln entwickelte, wie er für dieses Entwicklungsstadium eigentümlich ist. Hier setzt die radiäre Gliederung des Echinodermkörpers ein, diesem Organsystem folgen die übrigen, zunächst Nervensystem, dann Blutgefäßsystem, später Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und endlich in manchen Fällen der Darm.

Daß das Wassergefäßsystem eine derartige bestimmende Stellung in der Entwicklung unserer Tiere einnimmt, wird nun nicht allein durch die Ontogenie bewiesen, sondern ist in besonders einleuchtender Weise durch die Beobachtungen illustriert worden, die von SIMROTH (33) bei der Regeneration der abgeschnittenen

Seesternarme angestellt worden sind. SIMROTH hat durch genaue histologische Studien festgestellt, daß bei der Regeneration die Wassergefäßwand, welche einen Epidermisüberzug erhält, den übrigen Organsystemen in ihrem Wachstume vorausgeht. Er suchte diese Thatsache in, wie mir scheint, ziemlich unglücklicher Weise auf grob mechanische Einwirkungen zurückzuführen. Zusammengehalten mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen, liefern seine Versuche nur einen neuen Beweis für die führende Stellung, welche das Wassergefäßsystem im Echinodermenkörper einnimmt.

Ich kann diesen Abschnitt nicht schließen, ohne kurz auf die physiologische Bedeutung des Wassergefäßsystems einzugehen. Wir müssen uns erinnern, daß sich nicht nur in der Pentactularlarve kein oder nur ein sehr unvollkommenes Blutgefäßsystem vorfindet, sondern daß wir auch unter den ausgebildeten Echinodermen, in den Synaptiden Formen kennen, welche kein Blutgefäßsystem der Körperwand besitzen. Ich habe ausführlich zu beweisen gesucht, daß durchaus kein Grund vorliegt, die Synaptiden für rückgebildete Echinodermen zu halten. Ich nehme vielmehr an, daß in den niedrigen phylogenetischen Entwicklungszuständen der Echinodermen das Wassergefäßsystem neben seiner sonstigen auch eine zirkulatorische und respiratorische Funktion besaß. Eine derartige respiratorische Funktion üben, wie ich früher (32) gezeigt habe, die Primärtentakeln sämtlicher Pentactularlarven heute noch aus; wir finden sie im ausgebildeten Tier in den Tentakeln der Synaptiden und wahrscheinlich aller Holothurien wieder. Es ist möglich, daß überhaupt alle ambulacralen Anhänge der Echinodermen, sofern sie nur einen dünnen Hautüberzug besitzen, dieser respiratorischen Funktion dienen. In allen nämlich zirkuliert eine Flüssigkeit, welche man als verdünnte, zellenführende Blutflüssigkeit bezeichnen kann. Wir sehen nun, daß, je mehr sich der Organismus des Echinoderms kompliziert, und je mehr das Wassergefäßsystem bei der Lokomotion die Hauptrolle zu spielen beginnt, um so mehr die zirkulatorische Funktion auf ein neues, sich später und sekundär in den Spalträumen des Mesenchyms entwickelndes Organsystem übertragen wird: das eigentliche Blutgefäßsystem. Ein sehr anschauliches Beispiel liefert dafür das schon oben erwähnte Verhalten der Synaptiden. Hier besitzen die Körperwassergefäße noch keine lokomotorischen Funktionen; hier hat sich deshalb noch kein besonderes Körperblutgefäßsystem entwickelt. Sobald aber das Körperwassergefäßsystem Füßchen ausschickt und

•

damit die lokomotorische Funktion übernimmt, so bildet sich unter den Körperwassergefäßen in den Spalträumen des Mesenchyms ein Blutgefäßapparat aus.

Läßt man sich nur von morphologischen Gesichtspunkten leiten, so wird man notwendig zu der Vermutung geführt, daß das Wassergefäßsystem seiner Entstehung und seinem ganzen Bau nach ursprünglich ein exkretorisches Kanalsystem gewesen ist. Neuere physiologische Untersuchungen von HARTOG (7) wollen sogar den experimentalen Beweis erbracht haben, daß das Wassergefäßsystem eine derartige Funktion auch heute noch bei sämtlichen Echinodermen ausübe. So interessant und dankenswert derartige Versuche sind, so scheinen mir die HARTOG'schen Resultate doch nicht geeignet zu sein, einen zwingenden Beweis für die aufgestellte Behauptung zu liefern. Weitere Untersuchungen werden uns vielleicht sicherer Anhaltspunkte erbringen, zumal eine ursprünglich exkretorische Funktion des Wassergefäßsystems wahrscheinlich ist. Ich erinnere daran, daß bei vielen niederen Würmern ein kompliziert gebautes Exkretionssystem besteht, ohne daß sich noch ein Blutgefäßsystem entwickelt hat. Auch dort wird letzteres erst auf den höheren Stufen der phylogenetischen Ausbildung angelegt. Auch dort scheint mir aber unzweifelhaft zu sein, daß das sogenannte Exkretionssystem neben seiner eigentümlichen Funktion noch die Bedeutung hat, eine Zirkulation oder wenigstens eine Fortbewegung der Körperflüssigkeit ¹⁾ zu bewirken, daß mit einem Wort bei diesen niederen Formen die später auf zwei getrennte Organsysteme verteilten Leistungen noch von einem einzigen Systeme vermittelt werden.

Diese Erwägungen sind in noch höherem Maße für die Echinodermen zutreffend, bei denen das Wassergefäßsystem im Lumen seiner Kanäle sogar Formelemente (Blutzellen) beherbergt, und sich die successive Übernahme der zirkulatorischen Funktion durch das Blutgefäßsystem direkt vergleichend - anatomisch nachweisen läßt. Ob indessen ihrem Wassergefäßsystem auf der Entwicke-

1) Eine einfache Überlegung zwingt uns zu dieser Annahme. Indem durch das Exkretionssystem fortdauernd Flüssigkeit nach außen entleert wird, muß danach durch die Körper- und Darmwandung fortdauernd Flüssigkeit in das Parenchym auf osmotischem Wege aufgenommen werden, um den Verlust zu decken. Auf diese Weise wird eine stetige Bewegung der Körpersäfte, eine primitive Art von Zirkulation hergestellt.

lungsstufe, auf welcher wir es augenblicklich kennen, noch eine exkretorische Funktion beizumessen ist, ist eine Frage, die als eine durchaus offene zu bezeichnen ist.

Blutgefäßsystem.

Ich behandle dieses Organsystem im Anschluß an das Wassergefäßsystem, obwohl das Nervensystem, sowohl was das Alter seiner Entstehung, als auch was seine Wichtigkeit für die vergleichende Anatomie anlangt, voranzustellen wäre. Ich werde aber zu dieser Reihenfolge in der Behandlung durch die Abhängigkeit geführt, in welchem das Blutgefäßsystem in morphologischer und histologischer Beziehung zum Wassergefäßsystem steht. Den Beweis für diese Auffassung habe ich im vorigen Abschnitt zu bringen versucht.

Die Pentactularlarven besitzen noch keine blutführenden Räume im Mesenchym ihrer Körperwand und Tentakeln. Nur in der Darmwand findet man bei älteren Formen in der ventralen und der dorsalen Mittellinie je einen Blutgefäßhohlraum, dorsal gerade in dem Winkel gelegen, der dort entsteht, wo die beiden Umschlagsstellen der Peritonealblätter ihre Lamellen zum dorsalen Mesenterium zusammengelegt haben (p. 211 u. 259).

Bei den Synaptiden bleibt es im großen und ganzen bei diesem Zustande, und abgerechnet von kleinen Kanälen, die sich nur an dem basalen Ende der Tentakelwassergefäße befinden und sich zu einem Ringe vereinigen, welcher in der Wandung des Wassergefäßrings gelegen ist, kommt es weder in den Tentakeln, noch in der Körperwand zur Ausbildung eines Blutgefäßsystems.

Ich habe schon mehrfach meine Gründe dafür angeführt, die es mir verbieten, in den Synaptiden hochgradig rückgebildete Echinodermen zu erblicken. Ich sehe also in dem Zustande, welchen Synaptiden zeigen, und wie er auch in den Pentactularlarven ausgebildet ist, das ursprüngliche Verhalten. Möglicherweise besaß die Stammform der Echinodermen im Mesenchym, das die Schichten seiner Darmwandungen trennte, Lückenräume, in welchen amöboide Zellen als Blutzellen sich bewegten. Die Bewegung erfolgt zunächst wohl aktiv durch amöboide Bewegungen der Zellen, sekundär aber auch passiv durch die Muskulatur der Darmwandung. Die Kommunikation mit dem Inhalt des Wassergefäßsystems fand wahrscheinlich durch die Lücken der Gewebe hindurch statt.

Ist diese Annahme richtig, so wären die Darmgefäße aller Echinodermen wirklich homologe Gebilde. Es ist aber ebenso gut möglich, daß die Stammform noch keinerlei Blutgefäße, auch kein Darmblutgefäßsystem besaß, und sich letztere Bildung in jeder Klasse selbständig und nur in sehr ähnlicher Weise entwickelt hat.

Viel entschiedener muß ich mich dafür aussprechen, in dem Körperblutgefäßsystem selbständige Bildungen zu sehen, die sich in den verschiedenen Klassen, verursacht durch sehr ähnliche Entstehungsursachen, in teilweise sehr ähnlicher Weise entwickelt haben.

Bei der Beurteilung dieser Gebilde ist man derselben Täuschung ausgesetzt, die ich bei Behandlung des Skelettsystems noch näher zu erörtern haben werde, und die nur allzu leicht den Blick bei der vergleichenden Behandlung befangen macht und trübt.

Wie so viele andere Organe des Echinodermenkörpers, finden sich auch die Blutgefäße meist in fünffacher Wiederholung mit all ihren Verzweigungen und Komplikationen, oder sie bilden an verschiedenen Stellen ringförmige Vereinigungen. Dieses Verhalten erklärt sich in einfacher Weise aus dem radiären Aufbau des Echinodermenkörpers, ist eigentlich selbstverständlich und gestattet an und für sich keinerlei Rückschluß darauf, ob Organe, die in verschiedenen Klassen radiär angeordnet und deshalb äußerlich ähnlich angetroffen werden, nun auch wirklich homolog sind oder nicht. Dennoch ist man immer und immer wieder versucht, sie für homolog zu erklären, und hat sich in den meisten Fällen nicht einmal die Möglichkeit klar gemacht, daß hier vielleicht nur analoge Bildungen vorlägen. Natürlich wird die Täuschung noch erhöht bei Bildungen, welche mit Vorliebe der Bahn der Wassergefäße folgen, die ja bei den Cölomachiroten wirklich homologe Bildungen sind, bei den Echiniden wenigstens in der Fortsetzung der Primärtentakel, also genau in den Perradien liegen. Ich halte die Blutgefäße der verschiedenen Klassen für mehr oder weniger ähnliche, aber bloß analoge Bildungen, die ihre Ähnlichkeit vor allem dem Umstand verdanken, daß sie den teilweise wirklich homologen Wassergefäßen folgen. Eine weitere und tiefere Ähnlichkeit wird dadurch bedingt, daß sie sämtlich Spalträume, Lakunensysteme in dem Mesenchym bilden. Der histologische Bau und das Verhalten des Mesenchyms zeigt aber innerhalb der verschiedenen Echinodermenklassen Übereinstimmung und ist ohne Zweifel von der Stammform her ererbt.

Gehen wir von diesen Gesichtspunkten aus, so wird es uns ganz natürlich erscheinen, daß das Blutgefäßsystem der Echinodermen in seinem histologischen Bau viele Übereinstimmungen zeigt, und auch in seiner Anordnung nach einem einheitlichen Typus gebaut ist. Bei näherem Zusehen aber finden wir eine ungeheure Variabilität selbst innerhalb derselben Klasse; irgendwelche feste Anhaltspunkte, wirkliche Homologieen aufzustellen, fehlen durchaus, und wer den Widerstreit der Meinungen bei den Autoren und die endlosen Diskussionen in diesen Fragen kennt, wird mit mir der Ansicht sein, daß unser Verständnis dieses Organsystems nur erleichtert wird, wenn wir seine Anordnung in den verschiedenen Klassen als einen durch ähnliche Entstehungsbedingungen ähnlich gestaltete, analoge betrachten, nicht aber da Homologieen durchführen, wo dieselben weder durch genetische noch durch vergleichend-anatomische Gründe wahrscheinlich gemacht, geschweige denn erfordert sind.

Mit dem Blutgefäßsystem stehen eine Reihe von anderen Organen in mehr oder weniger innigem Zusammenhang. Vor allem ist hier das Dorsalorgan der Crinoiden hervorzuheben, das von VOGT und YUNG (35) mit gewissen Organen anderer Klassen (Herz oder chromatogenes oder drüsiges Organ der Asteriden, Herz oder eiförmige Drüse oder drüsiges Organ der Echiniden) verglichen wird. Schon die Zusammenstellung der Bezeichnungen, die die verschiedenen Autoren diesen Gebilden gegeben haben, zeigt, wie bedeutend hier noch die Anschauungen unter einander abweichen. In der That ist es mir wenigstens nicht möglich gewesen, mir aus der Litteratur eine Ansicht über die physiologische und morphologische Bedeutung aller dieser Organe zu bilden. Es ist nicht ganz unmöglich, daß wenigstens der Ausgangspunkt dieser Bildungen in den verschiedenen Klassen ein homologer war und in einem Stielorgan der gestielten Grundform seine Wurzel besessen hat. Jedenfalls sind dann gleich ungemein weitgehende Differenzen eingetreten, besonders scheint auch hier die Beteiligung des Blutgefäßsystems an der Bildung eine mehr sekundäre zu sein. Nach HAMANN (5. Heft III, p. 89) münden bei den Asteriden die Blutlakunen an den beiden Enden der Drüse in diese ein, während dieselben bei den Echiniden dem Organ nur peripher anliegen und es umspinnen. Noch bedeutender sind natürlich die Abweichungen bei den Crinoiden. Auch hier, meine ich, ist die Homologie, wenn überhaupt vorhanden, erst nachzuweisen, und dies kann nicht durch bloßen Hinweis auf

eine oberflächliche histologische Ähnlichkeit geschehen, sondern allein durch eine durchgeführte entwicklungsgeschichtliche und anatomische Vergleichung, die auch die Topographie der Organe und ihre Beziehung zu den anderen Organen des Körpers zu berücksichtigen hat.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem zeigt in den verschiedenen Klassen eine Anzahl von großen und durchgreifenden Homologieen, und diese finden ihre Wurzel in der Pentactulaähnlichen Stammform; Übereinstimmung und Abweichungen lassen sich von diesem Ausgangspunkt aus leicht verstehen.

Die Pentactularlarve der Synapta besitzt einen im Ektoderm des Atriums gelegenen, den Mund umgreifenden Nervenring, der bald nach der Entwicklung der Primärtentakel Fortsetzungen an diese entsendet. Die Tentakelstämme sind ebenfalls zunächst im Ektoderm an der Innenseite der Tentakeln gelegen. Bei der Synapta-Pentactula sind diese Verhältnisse am genauesten bekannt, doch kann nach den Untersuchungen von H. LUDWIG (15) kein Zweifel sein, daß bei den Asteriden die Dinge genau ebenso liegen.

Bei den Crinoiden herrscht über die Deutung der Gebilde, die man als Ganglienzellen und Nerven ansieht, unter den verschiedenen Autoren noch die größte Uneinigkeit. Alles in allem sind jetzt schon drei verschiedene Systeme als Nervensysteme bei Antedon beschrieben worden (35, 9. Lieferung, p. 565). Ich vermeide es absichtlich in diesen Fragen, soweit sie das ausgebildete Tier betreffen, eine Meinung auszusprechen¹⁾. Ich hatte aber besonderes Interesse daran, festzustellen, wie in der Pentactularlarve der Crinoiden das Nervensystem entwickelt ist, ob Aufbau und Lage dieses wichtigen Organsystems homolog mit den Verhältnissen sei, die wir bei Holothuri- und Asteriden-Pentactula kennen, oder ob in der That tiefgreifende Differenzen vorlägen.

Wenige Schnittserien durch Pentactularlarven von Antedon genügten, um den vollkommenen Nachweis zu liefern,

1) Doch wird, wie ich meine, durch die unten von mir anzuführenden entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zur Evidenz bewiesen, daß JICKELI, VOGT und YUNG Unrecht haben, die Homologie der sog. Ambulacralnerven der Crinoiden mit den Ambulacralnerven der Asteriden zu bestreiten, und in ersteren Gebilden nur als ein „Gefäßnervengeflecht“ zu erblicken.

daß bei den Crinoiden, wenigstens in ihrer Jugend, die Verhältnisse genau ebenso liegen als bei anderen Echinodermen. Wie überall umkreist ein Nervenring den Mundtrichter, und zwar gerade auf der Höhe des Wassergefäßringes, etwas nach innen von demselben (Taf. XII, Fig. 6, *Nr*¹, *Nr*², *Wgr*¹, *Wgr*²). Genau wie bei der *Pentactula* von *Synapta* und nach LUDWIG wie bei der jungen *Asterina gibbosa* entsendet der Nervenring Tentakeläste (Taf. XII, Fig. 6 *Tn*), welche an der Innenseite (der Mundöffnung zugekehrten Seite) der Tentakel emporsteigen. Nervenring und Seitenäste liegen im Ektoderm oder besser sind Teile desselben. Das Ektoderm des übrigen Körpers ist auf diesem Stadium schon in hohem Grade abgeflacht und zu einer scheinbar strukturlosen Cuticula geworden, die Scheibe und Tentakel überzieht (Taf. XII, Fig. 6 *C*).

Nur im Nervenring und den Tentakelnerven hat das Ektoderm seine deutlich zellige Struktur bewahrt, die Zellen haben sich vermehrt und liegen in mehrfacher Lage über einander; histologisch bieten sie ein gleiches Verhalten wie die Zellen des Nervenringes der jungen *Synapta*. Unter den Zellen ist ein Lager äußerst feiner Fäserchen abgeschieden, die sich auf Querschnitten als feine Punkte darstellen. Auch histologisch ist damit die vollkommenste Übereinstimmung mit dem Nervensystem der Holothurien bewiesen. Der einzige Unterschied scheint der zu sein, daß bei den Holothurien das Nervensystem schon relativ früh seine ektodermale Lage aufgibt, zunächst vom indifferenten Ektoderm überwachsen und dann durch zwischenwachsendes Mesenchym ganz von diesem getrennt wird. Bei den Crinoiden dagegen bewahrt es dauernd seine ektodermale Lage.

Wenn durch die eben mitgeteilten, wie mir scheint, unzweideutigen Beobachtungen auch noch nicht die Frage entschieden wird, welche Teile wir in der erwachsenen *Comatula* als physiologisches Centralorgan des Nervensystems aufzufassen haben, so scheint mir doch schon recht viel durch den Nachweis gewonnen, daß ursprünglich das Nervensystem der Crinoiden genau dieselbe Struktur und Anordnung besitzt, wie bei den übrigen Echinodermen. Ich hebe dabei hervor, daß ein zweites oder gar drittes Nervensystem in der *Pentactular*larve von *Antedon* nicht aufzufinden ist, jedenfalls von mir trotz eifrigen Suchens nicht aufgefunden werden konnte, während ich doch den gewöhnlichen Nerven-

ring mit seinen Tentakelästen auf den ersten Blick wahrnahm. Mag also auch zugegeben werden, daß das Nervensystem der *Antedonpentactula* bei ihrer Ausbildung zur erwachsenen Crinoide noch tiefgreifende Umbildungen durchzumachen hat, mit verschiedenen anderen Organsystemen erst viel später in Verbindung tritt, und bedeutende Abschnitte sogar erst nachträglich entwickelt: so viel ist sicher, daß es in seinen Grundlagen mit dem der übrigen Klassen übereinstimmt, und daß alle wesentlichen Differenzen erst sekundäre sind. Die Beurteilung dieser Differenzen, überhaupt ein wahres Verständnis des Crinoidenbaues wird wahrscheinlich erst möglich sein, wenn unsere entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse über diese Echinodermenklasse genauere und ausgebreitetere sein werden. Bis jetzt sind sie für die jüngeren Stadien mangelhaft und für die älteren, über das *Pentactulastadium* hinausliegenden nahezu gleich Null. Für die uns beschäftigenden Fragen genügt es einigermaßen, die Verhältnisse bei der *Pentactularlarve* der Crinoiden zu kennen.

Trotzdem wir bei Echinoideen über die erste Entstehung des Nervensystems nichts wissen, ist wohl in diesem Falle einmal ein Analogieschluß nicht ungerechtfertigt, und dürfen wir vorläufig annehmen, daß Nervenring und Tentakelnerven (Primärfüßennerven) bei dieser Klasse sich genau ebenso entwickeln als bei den drei anderen.

Wir können das bisher Gesagte in folgenden Sätzen zusammenfassen: Die *Pentactularlarve* der Echinodermen besitzt als nervöses Centralorgan einen Nervenring, der im Ektoderm des Mundtrichters gelegen ist; von diesem Ring geht zu jedem Primärtentakel je ein starker Nervenstrang ab, der an der Innenseite jedes Tentakels und zwar im Ektoderm desselben gelegen ist. Histologisch bestehen diese sämtlichen Gebilde, das heißt sowohl der Ring als auch die Tentakeläste, aus einer mehrfachen Lage von eigentümlich differenzierten Ectodermzellen, die unter sich eine Schicht von sehr dünnen Längsfasern abgeschieden haben. Querfasern, die beim ausgebildeten Echinoderm von manchen Beobachtern für Epithelstützfasern angesehen werden, sind bei den *Pentactularlarven* noch nicht deutlich wahrnehmbar.

Bei *Holothurien* und *Ophiuriden* entsteht der Nervenring der *Pentactula* aus zwei symmetrischen Nervenstreifen, die in den Seitenteilen der *Dipleurularlarve* gelegen sind, ihrer Entstehung und Struktur nach nahe Beziehungen zu den Wimperschnüren aufweisen. Sind diese Nervenstreifen der *Holothurien*- und *Ophiuriden*-

dipleurula nun Ertheile von der dipleuren Stammform der Echinodermen her, die ein ähnliches Nervensystem besessen hat, oder sind es nachträgliche Erwerbungen der Larven, die dann cenogenetisch zum Aufbau des bleibenden Nervensystems mitverwandt werden? Ich habe viel über diese Frage nachgedacht, habe aber keine Antwort finden können, die mich selbst befriedigte. Einerseits machen die Nervenstreifen selbst stark den Eindruck sekundärer Larvenanpassungen; es sind eben besonders modifizierte Wimperschnüre, und es ist sehr auffällig, daß ein stärker ausgebildetes Kommissurensystem zwischen ihnen fehlt. Auch wäre auffällig, daß sich bei den Dipleurulararven der Echiniden und Asteriden gerade dieser Teil der Wimperschnüre, der die nervösen Funktionen ausübt, rückgebildet haben sollte. Andererseits ist es immerhin befremdend, daß eine so eigenartige Bildung bei den Larven so weit abstehende Formen, wie die Holothurien und die Ophiuriden es sind, unabhängig von einander zur Entwicklung gelangt sein soll, und doch so völlig gleiche Struktur, genau dieselbe Lage und Beziehungen zu anderen Teilen besitzt. Ich kann diese Widersprüche zur Zeit nicht lösen und behandle diese Frage als eine offene.

Dagegen kann man, wie mir scheint, die Anordnung, Lage und Zusammensetzung des Nervensystems der Pentactula als durchaus palingenetisch und als den Ausgangspunkt der definitiven Nervensysteme der Echinodermen ansehen.

Indem ich in den folgenden Erörterungen von dem Nervensystem der Crinoiden ganz absehe, da bei ihnen die anatomischen Verhältnisse noch zu wenig aufgeklärt sind, kann man die Behauptung aussprechen, daß die Umbildungen des Nervensystems von dem Pentactulastadium zum bleibenden Zustand nur relativ geringe sind, und ihr Verständnis kaum irgend welche Schwierigkeiten verursacht.

Was die Homologieen der Teile anlangt, so werden dieselben durch das beim Wassergefäßsystem Gesagte verständlich. Der Nervenring ist in allen Klassen homolog, ferner die Nerven für die Primärtentakel. Bei Asteroideen werden aus letzteren die sogenannten Radial- oder Ambulacrarnerven, bei Holothurien dagegen die Tentakelnerven; die Ambulacrarnerven (Körpernerven) der Holothurien sind besondere Bildungen, die sich im Anschluß an die Sekundärausstülpungen (Körperwassergefäße) entwickeln. Aus früheren Erörterungen wird dies klar sein. Bei den Echiniden schwinden

später die Primärtentakel und mit ihnen die Tentakelnerven. In ihrer Fortsetzung gegen den Aboralpol hin treten die sogenannten Ambulacralnerven auf.

Bei den Asteriden¹⁾ erhält sich das Nervensystem in seiner ektodermalen Lage. Bei den Ophiuriden, Echinoideen, Holothurioiden dagegen wird es zunächst vom indifferenten Körperepithel überwachsen, später wächst noch das Mesenchym dazwischen und trennt das Nervensystem vollkommen vom Körperepithel. In dieser Beziehung zeigen also die letzterwähnten drei Klassen höhere Entwicklungszustände, größere Umbildungen des ursprünglichen Typus als die Asteriden. Das ist ganz unbestreitbar. Deshalb ist man aber noch nicht berechtigt, nun die Asteriden überhaupt als die am einfachsten organisierten Echinodermen, als der Stammgruppe am nächsten stehend, anzusehen. Letzteres würde direkt den Thatsachen widersprechen. Zeigen doch die Asteriden im Bau ihres Blutgefäßsystems, ihres Darms, der Mesenterien, der Leibeshöhle viel stärkere Modifikationen und Umbildungen als z. B. die Holothurien, in mancher Beziehung auch als die Echinoideen. Bei der Beurteilung der Organisationshöhe einer Tierklasse darf man überhaupt niemals ein Organsystem einseitig in den Vordergrund stellen, nicht einmal das Nervensystem. Zudem ist die ektodermale des Nervensystems bei den Asteriden auch noch kein absoluter Maßstab für seine geringere Ausbildung. Wenn das Nervensystem ins Mesoderm rückt, so geschieht dies zweifelsohne aus dem physiologischen Grunde, daß es in dieser tiefen Lage vor Insulten besser geschützt ist, als in oberflächlicher, ektodermaler Lage. Wenn nun aber bei den Asteriden das Nervensystem in eine tiefe Rinne des Ektoderms zu liegen kommt, und von einem System von Kalkleisten und Stacheln geschützt wird, so ist dasselbe Ziel auf etwas anderem Wege erreicht.

Etwas gewichtiger wäre der Einwand, daß bei den Asteriden das Nervensystem überhaupt noch nicht völlig scharf vom indifferenten Körperepithel abgesetzt erscheint, sondern nach den Rändern zu allmählich in dasselbe übergeht. Ich gebe zu, daß man aus diesem Umstande berechtigt ist den Schluß zu ziehen, daß das Nervensystem der Asteriden in morphologischer (wahrscheinlich nicht in physiologischer) Beziehung einen etwas niederen Zustand (einen Zustand der der *Pentactula* näher steht)

1) Auch die „Ambulacralnerven“ der Crinoiden bewahren ihre ektodermale Lage.

repräsentiert, als dasjenige der erwähnten drei anderen Klassen. Diese Thatsache, zusammen mit dem unbestreitbaren Faktum, daß in anderen Beziehungen die Asteriden eine kompliziertere und stärker umgebildete Organisation besitzen als Echiniden und besonders Holothurien, läßt sich am besten durch eine sofortige Divergenz der Klassen bei ihrer Entwicklung aus der Stammform, durch einen Stammbaum erklären, wie ich ihn p. 250 aufgestellt habe. Dann ist es nicht wunderbar, daß in einer Beziehung diese, in einer anderen Beziehung jene Klasse eine höhere, von der Stammform mehr abweichende Organisation erreicht hat. Durch eine andere Verknüpfung der Klassen kann diese Thatsache viel schlechter und nur durch künstliche und willkürliche Annahmen von Rückbildung erklärt werden.

Auf eine Vergleichung des feineren Baues des Nervensystems will ich hier nicht eingehen; sie würde für unser Thema zu nichts führen, da hier speziellere Anpassungen vorliegen, die innerhalb der Klassen entstanden sind. Dasselbe gilt für die Sinnesorgane. Die Tastempfindung wird durch die Körperhaut vermittelt und lokalisiert sich zunächst in den Spitzen der Primärtentakel, bei weiterer Entwicklung in der Hautdecke, die alle Enden der Verzweigungen des Wassergefäßsystems überzieht, also in den Tentakeln und Ambulacralfüßchen im allgemeinen. Augen, Geschmacks- respektive Geruchsorgane und Otocysten sind Bildungen, die unabhängig von einander in verschiedenen Klassen entstanden sind. Sie bieten keine Handhabe zur Vergleichung dar.

Genitalsystem.

Über dieses Organsystem haben die neueren anatomischen Untersuchungen von VOGT und YUNG und besonders von HAMANN (6) einige wichtige und interessante Thatsachen zu Tage gefördert. Doch ist vorläufig, solange die Herkunft der Urkeimzellen selbst unaufgeklärt ist, ein volles Verständnis nicht zu gewinnen. HAMANN hat zwar junge Echiniden und Asteriden untersucht, doch scheinen ihm auch die jüngsten Stadien (z. B. Seeigel von 1—2 mm) keinen Aufschluß über die Herkunft der Urkeimzellen, die zu dieser Zeit schon in Spalträumen des Bindegewebes (Genitalröhren) liegen, gegeben zu haben. Wahrscheinlich erfolgt ihre Ablösung vom Mutterboden schon früher. Das aber ist natürlich der springende Punkt der ganzen Frage.

Die großen Übereinstimmungen, welche die Geschlechtsorgane der Echinodermenklassen besonders in histologischer und anatomi-

scher Beziehung (amöboide Urkeimzellen, Genitalröhren, die im Schizocöl liegen) unter einander aufzuweisen scheinen, lassen sich natürlich genau ebensogut dadurch erklären, daß diese Grundlagen im Bau der Organe von einer gemeinsamen Stammform auf jede Klasse ererbt sind, als durch die Annahme der Entstehung von einer Klasse aus der anderen. Vermutlich wird sich die Entstehung der Geschlechtsorgane im Prinzip so darstellen, daß Zellen des Cölomepithels in das unterliegende Bindegewebe einwandern und sich zu Keimzellen entwickeln. Bei den Wirbeltieren, die in mehr als einer Beziehung in Hauptpunkten ihres Baues Annäherungen an die Echinodermen erkennen lassen, wird in ganz ähnlicher Weise ein Eindringen der Zellen des Cölomepithels in das Bindegewebe (teilweise wohl direkt durch amöboides Einwandern) und ein Reifen der Zellen an dieser Stelle beobachtet. Natürlich bietet das Verhalten der Echinodermen manche Besonderheiten, vor allem die Anhäufung der Zellen in Spalträumen des Bindegewebes und die Reifung in besonderen Austülpungen der der Genitalröhren. In letzterer Beziehung zeigen die verschiedenen Klassen wieder sehr bedeutende Abweichungen voneinander. Wir sehen, wie auch hier wieder ein Organsystem, das ursprünglich dem Körperstamm der *Pentactula* eigen war, bei einem Teil der Cölomachiroten in die Arme hinübergenommen wird, und wie ihm allmählich, selbst wenn es im Körperstamm bleibt, bei Echiniden und Ophiuriden die radiäre Gliederung aufgeprägt wird. Auch hier zeigen die Holothurioiden ursprünglichere Verhältnisse, da sich bei ihnen die Geschlechtsschläuche und höchst wahrscheinlich auch die Genitalröhren in bilateral symmetrischer Anordnung zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums, diesem uralten Rest ehemaliger bilateraler Gliederung bei allen Echinodermen, entwickeln. In der Entstehung der Leibeshöhle und des dorsalen Mesenteriums finden sich Übereinstimmungen zwischen dem Wirbeltier- und dem Echinodermenstamm, und würde diese Übereinstimmung eine Erweiterung finden, wenn wir die Lage und Anordnung der Geschlechtsorgane bei den Holothuriern als das ursprüngliche, die radiäre Gliederung dieses Organsystems bei den anderen Klassen als das sekundär erworbene ansehen. Dem steht aber nichts im Wege als das, wie ich nachzuweisen versucht habe, unbegründete Vorurteil, welches die meisten Autoren den Holothuriern entgegengebracht haben. Natürlich müßte die Einfachheit ihrer Organisation eine durch Reduktion erworbene sein, wenn man sie von Echiniden ableitet. Aber einer derartigen Ableitung

stehen so viele schwerwiegende Gründe entgegen, und eine selbständige Entwicklung des Holothurienstammes aus einer gemeinschaftlichen Stammform ist so viel plausibler und so gut mit allen bekannten Thatsachen zu vereinigen, daß wir die Behauptung, die Einfachheit der Holothurienorganisation und ihre unvollkommene radiäre Gliederung sei durch Reduktion entstanden, als eine völlig unbewiesene auf sich beruhen lassen können. Darm, Leibeshöhle, Mesenterium zeigen bei ihnen viel deutlicher als bei den anderen Klassen Überreste des ehemaligen bilateralen Zustandes. Ebenso verhält es sich mit den Geschlechtsorganen, die in den meisten und ältesten Formen zu den beiden Seiten des dorsalen Mesenteriums zur Entwicklung kommen. Nur in der Gruppe der Aspidochiroten erfolgt die Entwicklung bloss zu einer Seite des Mesenteriums, ein Verhältnis, das zweifelsohne sekundär und etwa ebenso aufzufassen ist, wie die einseitige Ausbildung des Eierstocks beim Vogel. Die ursprünglich bilaterale Genitalanlage sehen wir dann in den übrigen Echinodermenklassen verfünffacht, ebenso wie wir Leibeshöhle, Mesenterium, Darm successive in jenen Klassen an der radiären Gliederung teilnehmen sahen; kann ja der ursprünglich ausnahmslos in Einzahl vorhandene Steinkanal schließlich ebenfalls verfünffacht werden. In letzterem Falle aber wissen wir mit Sicherheit durch die schönen Untersuchungen von LUDWIG an Crinoiden, daß ein solches Verhalten auch ontogenetisch ein sekundäres ist.

So viel noch in entwicklungsgeschichtlicher wie vergleichend-anatomischer Hinsicht zu thun übrig bleibt, bis wir einen genügenden Einblick in Entwicklung und Bau des Genitalsystems bei Echinodermen erhalten haben werden, so läßt sich doch schon jetzt so viel sagen, daß auch dies Organsystem denselben Gesetzen folgt, deren Wirksamkeit ich bei der Gestaltung der anderen Organe des Echinodermenkörpers nachzuweisen versucht habe. Folgende Übersicht wird dies veranschaulichen.

1. Ursprünglicher Typus. Geschlechtsorgane paarig zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums (Holothurien; in der Gruppe der Aspidochiroten einseitige Ausbildung der Geschlechtsorgane).

2. Typus. Geschlechtsorgane zwar noch auf den Körperstamm beschränkt, aber schon der radiären Gliederung untergeordnet und daher verfünffacht. (Echiniden; bei den Ophiuriden erscheint es mir fraglich, ob die Beschränkung der Geschlechtsorgane auf die Scheibe nicht vielleicht erst wieder sekundär entstanden ist).

3. Typus. Geschlechtsorgane mit in die Arme aufgenommen (Asteriden, Crinoiden; letztere weisen bezüglich der Geschlechtsorgane sogar weitergehende Zustände der Decentralisation auf als die Asteriden, da bei ihnen die Keimzellen allein in Anhängen der Arme zur Reife kommen. In anderen Beziehungen war, wie wir sahen, der radiäre Typus und die Dezentralisation der Organe am stärksten bei den Asteriden ausgeprägt, was besonders deutlich durch das Verhalten des Darms zum Ausdruck kam).

Skelettsystem.

Dieses Organsystem zeigt am deutlichsten, wie notwendig es ist, bei vergleichend-anatomischen Untersuchungen sich einer auf die Berücksichtigung aller Organisationsverhältnisse basierten Methode der Vergleichung zu bedienen, und wie leicht gewisse, durch den causalen Zusammenhang leicht verständliche Analogieen als Homologieen imponieren. Allen Echinodermen ist gemeinsam, daß ihr Skelett, mag es nun schwach entwickelt sein (Synapta) oder eine zusammenhängende Schale bilden (Echinus), niemals wirklich eine einheitliche Masse bildet, wie beispielsweise bei den Mollusken, sondern stets aus einer großen Anzahl mehr oder weniger fest (bei den Holothurien gar nicht) verbundener Platten oder ähnlicher Gebilde zusammengesetzt ist. Ich lasse die Struktur dieser Platten, ihre Entstehung und besonderen Eigentümlichkeiten hier ganz aus dem Spiele, da ich bald in einer besonderen Arbeit darauf zurückzukommen hoffe, und verweise vorläufig auf meine früheren Untersuchungen (32, p. 288).

Der Umstand nun, daß das Skelett aus Reihen meist regelmäßig angeordneter Platten besteht und daß die Anordnung, wie ganz selbstverständlich, dem radiären Typus folgt, die Plattenreihen also in fünf-, zehn-, zwanzigfacher Anzahl vorhanden sind, die hierdurch entstehende ziemlich äußerliche Ähnlichkeit und die oberflächliche zahlenmäßige Übereinstimmung ist für die Forscher so überwältigend gewesen, hat ihnen einen mehr als äußerlichen Zusammenhang so selbstverständlich erscheinen lassen, daß die Frage, ob hier überhaupt echte Homologieen zwischen verschiedenen Klassen vorliegen, bisher noch gar keiner ernstlichen Diskussion unterzogen worden ist. Daß Homologieen vorhanden sind, gilt als ausgemacht; nur darüber streitet man, welche Plattenreihen man eigentlich homologisieren soll, und da die Homologieen ganz verschieden ausfallen je nach dem Punkt, von welchem man

ausgeht, den man als punctum fixum wählt, von dem man zu zählen beginnt, so ist man zu den allerverschiedenartigsten Resultaten gekommen, und unendliche Diskussionen haben sich an diese Fragen geknüpft.

Ausgehend von der räumlichen Anordnung der Platten kommt P. H. CARPENTER (3) zu dem Schluß, daß die Genitalplatten der Echiniden den Basalia der Crinoiden homolog seien. LUDWIG dagegen stellt (14) die Beziehungen zur Madreporenplatte (resp. dem primären Kelchporus) voran und findet nun in Gebilden, die am entgegengesetzten Pol der Crinoidenscheibe gelegen sind, das Homologon der Genitalplatten. Die eine Homologie scheint mir ebensowenig beweiskräftig begründet als die andere. Wenn auch der Interradius der Madreporenplatte oder besser des Rückenporus der Dipleurulararve unverrückbar fest ist, so ist doch innerhalb dieses Interradius die Lage des Porus eine sehr wechselnde, bald liegt er nahe dem Oralpol, bald rückt er bis dicht an den Aboralpol heran. Es scheint mir nicht gerechtfertigt, Platten verschiedener Echinodermenklassen eigentlich bloß deshalb zu homologisieren, weil sie die Ausmündung des primären Steinkanals tragen, ganz gleich, ob diese Ausmündung sich nahe dem Oralpol oder am entgegengesetzten Körperende befindet. In Konsequenz solcher Anschauung kann man dann für die Interambulacrafelder der Echinoideen am Körper der Crinoideen kein morphologisches Äquivalent finden, sondern ist zu der Annahme gezwungen, „daß in dieser Hinsicht zwischen Echinoideen und Crinoideen ein fundamentaler Gegensatz besteht“. Wenn die strenge Durchführung der Homologie dahin führt, „fundamentale Gegensätze“ bezüglich wichtiger Skelettverhältnisse in den Kauf zu nehmen, und die Homologie selbst eigentlich mehr künstlich geschaffen, auf ein einziges Merkmal basiert und im übrigen durchaus nicht innerlich begründet ist, so möchte ich selbst gegen H. LUDWIG, dessen vergleichende Methode sonst so tief durchgearbeitet und umfassend ist, die Ansicht vertreten, daß hier von Aufstellung von Homologien vorläufig ganz abzusehen ist. Nicht besser und nicht schlechter bewiesen als diese LUDWIG'schen Vergleiche sind die Homologien, die LOVÉN (12) in seinen bewundernswerten Studien über die Echiniden aufgestellt hat, und die dann später von CARPENTER in einem wichtigen Punkte rektifiziert sind. H. CARPENTER (3) homologisiert die Zentralplatte von Marsupites und die Terminalplatte an der Basis des Larvenstiels bei Comatula mit der Subanalplatte der Echinoideen, die Basalia der Crinoiden (nicht

die Parabasalia, wie LOVÉN es wollte) mit den Genitalplatten der Echinoideen, endlich die Radialia der Crinoiden mit den Okularplatten der Echinoideen. LUDWIG hebt mit Recht hervor, „der ganze Beweis für diese Auffassung liegt darin, daß, wenn man von dem Mittelpunkt der dorsalen Oberfläche des Tieres ausgeht, bei den Crinoiden die Basalia, bei den Echinoideen die Genitalia die ersten Platten sind, welche stets und immer in der Richtung der Interradien angeordnet sind. Irgend welche unmittelbaren Beziehungen zu den inneren Organen des Tierkörpers sind bei dieser lediglich auf die räumliche Anordnungsweise jener Platten gegründeten Homologisierung nicht in Betracht gezogen worden.“

Hält man dazu den Umstand, daß, wie man auch bei der Vergleichung vorgeht, stets Skelettteile übrig bleiben, die sich nicht vergleichen lassen, die zu viel oder zu wenig sind, erwägt man ferner, daß die merkwürdige Streifung der Crinoidentafeln und das übereinstimmende Verhalten der Skeletttafeln der jungen Salenien und anderen Echiniden sich ohne Zweifel ¹⁾ auf den gemeinsamen Entstehungsmodus der Skelettplatten aller Echinodermen aus dreistrahligem Nadeln, die sich in regelmäßiger Weise verästeln, zurückführen lassen wird, so scheint mir der beste Ausweg der zu sein, daß man annimmt, es liegen überhaupt keine wahren Homologien, sondern nur sehr täuschende Analogien vor. Was für Crinoiden und Echinoiden gilt, gilt in noch höherem Maße für Asteroideen und Holothurien. Ein gutes Beispiel dafür wie leicht man sich durch derartige Analogien imponieren läßt, bildet Psolus. Diese Holothurie besitzt große, dachziegelartig übereinander gelagerte Kalkschuppen, die sich in ihrer Anordnung einigermaßen dem radiären Typus angeschmiegt haben. Sofort spricht man davon, daß bei dieser, im übrigen stark modifizierten Holothurie das orale System der Echiniden entwickelt sei, ohne im Stande zu sein, die Homologie auf etwas anderes zu basieren als

1) Es ist mir nicht möglich, ganz klar darüber zu werden, wie aus dem ursprünglichen Maschenwerk mit sechseckigen Löchern die Streifung entsteht, und welchen Zusammenhang beide Erscheinungen haben. Ich wurde zu spät auf die Frage aufmerksam, um sie noch durch eigene ontogenetische Beobachtungen prüfen zu können. Soweit ich aus den Abbildungen ersehen kann, spielt auch bei der Streifung der Winkel von 60° , beziehentlich von 120° eine Rolle, und wird sich wohl sicher die Streifung auf die allgemeinen Gesetze zurückführen lassen, die die Skelettbildung aller Echinodermen beherrschen (32, p. 288).

auf eine ganz irrelevante äußerliche und verschwommene Ähnlichkeit¹⁾).

Ganz ähnlich, wie hier, wo das Vorhandensein von Homologien im Skelettapparat von vornherein vorausgesetzt, und nun das annähernd Übereinstimmende künstlich herausgehoben und zusammengestellt wurde, ganz ähnlich ist es mit dem Kalkring der Holothurien gegangen. Daß er bei den Echiniden sein Homologon haben müßte, schien selbstverständlich. Zuerst wurde die Laterne der Echiniden herangezogen, aber nachdem BAUR (1) den ziemlich unwiderleglichen Beweis von der Unmöglichkeit dieser Homologie geliefert hatte, wurde von ihm selbst eine neue, ebenso unvollkommen begründete Homologie herangezogen; er setzt nämlich die Aurikel der Seeigel nebst dem Teil der Schale, der ihnen als Ansatz dient, den Kalkringstücken der Holothurien gleich. Der Beweis für seine Auffassung stützt sich auf die oberflächliche und inkonstante Ähnlichkeit, welche die Nerven und Wassergefäße in ihrer Topographie den Aurikeln und dem Kalkring gegenüber aufweisen. In einer früheren Arbeit (32, p. 404) habe ich gezeigt, daß man vergleichend-anatomisch und entwicklungsgeschichtlich nachweisen kann, daß die Kalkringglieder der Holothurien zunächst nur zur Stütze der Tentakeln dienen, und daß sich erst allmählich in dieser Gruppe innigere Beziehungen zu den Körnernerven und Wassergefäßen (Rinnenbildung, Durchbohrung der betreffenden Kalkringstücke) ausbilden. Noch viel augenfälliger liegen die Dinge bei den Echinoideen, wo die Aurikelfortsätze zweifelsohne in erster Linie den Kiefern Muskeln zum Ansatz dienen und erst sekundär und wechselnd (Aurikelbogen bald offen, bald geschlossen) in Beziehung zu Nerven und Wassergefäßen treten. Besonders deutlich wird dies durch den Umstand illustriert, daß die Aurikelfortsätze bei den Spatangoiden, die zwar der Kiefer, nicht aber der Ambulacralwassergefäße und Nerven ermangeln, vollkommen fehlen. Schwerlich würden sie sich hier rückgebildet haben, wenn in der That ihre Beziehungen zu den

1) Die Gattung *Psolus* liefert ein recht augenfälliges Beispiel dafür, wie leicht sich in einem im übrigen radiär gebauten Tierkörper regellos zerstreute Elemente radiär gruppieren, sobald wie hier in Folge ihrer Größe ihre nachbarlichen Beziehungen zu einander eine Gruppierung vorteilhaft erscheinen lassen. Doch ist die Gruppierung stets noch sehr wenig fixiert, in der einen Spezies kaum nachweisbar, in einer anderen deutlicher hervortretend. Sie bleibt nicht ausschließlich auf den Oralpol beschränkt, sondern kann, obschon schwächer, auch am Analpol ausgeprägt sein.

letzterwähnten Gebilden so innige wären. Aber sogar unter den Kiefer besitzenden Seeigeln erweisen sich die Aurikel als höchst variable, inkonstante Bildungen; sind sie doch beispielsweise bei *Clypeaster* und *Arachnoides* Fortsätze der Ambulacralplatten, bei *Mellita* dagegen Fortsätze der Interambulacralplatten (22, p. 25).

Ich habe hier nur diejenigen Homologieen erwähnt, die den meisten Beifall und die meiste Aufnahme gefunden haben und in fast allen Lehrbüchern als Thatsachen vorgetragen werden. Wie es mit diesen Thatsachen aussieht, habe ich zu zeigen versucht, und kann mir wohl ersparen, noch andere, ganz in der Luft schwebende Homologieen namhaft zu machen und zurückzuweisen.

Ich will mit meinen Auseinandersetzungen durchaus nicht einen so radikalen Standpunkt vertreten, daß nun gar keine wahren Homologieen im Skelettsysteme der verschiedenen Klassen vorhanden sein könnten. Jedenfalls sind sie erst zu beweisen, und ganz anders zu beweisen, als dies bisher versucht worden ist. Es ist nicht ganz unmöglich, daß ein Stützapparat für die Primärtentakel, wie ihn die *Pentactula* von *Synapta* besitzt, schon der Stammform eigen gewesen ist, und daß im Anschluß daran sich gewisse Bildungen, zum Beispiel die Wirbel der Asteriden, entwickelt haben.

Einige Stütze findet diese Auffassung durch die Entwicklungsgeschichte der Wirbel (vgl. z. B. LUDWIG 15, Tafel VI, Fig. 77), doch kann auch hier bis jetzt nur von einer entfernten Möglichkeit die Rede sein. Noch weniger Anhaltspunkte bieten in dieser Beziehung die Echinoideen und Crinoideen zu einer scharf durchführbaren Vergleichung unter sich oder mit den anderen Klassen. Die wahrscheinlichste Anschauung ist also die, daß die Stammform noch kein fest geordnetes Skelett besessen hat, vielleicht einen Stützapparat der Tentakel um den Mund und zerstreute Platten, Spicula oder Rädchen in der Haut; daß bei fortschreitender radiärer Gliederung und Verstärkung des Hautpanzers sich in jeder Gruppe für sich ein in Reihen geordneter fünfstrahliger Schuppenpanzer entwickelt hat, in ähnlicher Weise wie die Cystoideen eine derartige allmähliche Ordnung und radiäre Gruppierung des Panzers direkt vergleichend-anatomisch nachweisen lassen. Diese Anordnung der Skelettstücke ist aber in der Klasse der Crinoideen (Cystoideen und Crinoiden), Asteroideen, Echinoideen unabhängig für sich entstanden, und die höchst oberflächliche Ähnlichkeit der Bildungen ist leicht aus den ähnlichen Ent-

stehungsbedingungen, der fiederförmigen Verästelung des Wassergefäßsystems, die eine gewisse Segmentierung der Körperabschnitte hervorruft, und in besonderem Maße aus dem radiären Bau des ganzen Körpers, dem auch das Skelettsystem sich anschließt, zu erklären.

Hiermit schließe ich diesen Abschnitt, da ich glaube, daß die vergleichende Übersicht klar genug gezeigt, daß alle zwischen den Klassen auffindbaren Homologien sich vollkommen aus der Beschaffenheit der pentactulaähnlichen Stammform erklären, daß aber keine Thatsache dafür spricht, daß eine Klasse durch die andere Klasse hindurchgegangen ist. Der Umstand, daß weitergehende Homologien fehlen, daß jede Klasse in gewissen Beziehungen primitive, in anderen modifizierte Verhältnisse darbietet, daß, wenn wir irgend eine beliebige Klasse als die Stammgruppe betrachten, ungemein weitgehende Rückbildungen in allen anderen Gruppen angenommen werden müssen, Rückbildungen, die durch keine anderen Gründe wahrscheinlich gemacht werden, alles dies spricht deutlich genug dafür, daß auch vom vergleichend-anatomischen Standpunkte die Annahme einer frühzeitigen Divergenz der Echinodermenklassen aus einer Stammform vollauf begründet ist.

4. Herkunft der Stammform (Pentactaea).

Sollte es mir geglückt sein, die Wahrscheinlichkeit nachzuweisen, daß die verschiedenen Echinodermenklassen sich divergent aus einer gemeinsamen, sehr einfach organisierten Stammform (Pentactaea) entwickelt haben, so bin ich mir doch wohl bewußt, damit noch keinerlei Aufschluß über Herkunft und Entstehung des Echinodermenstammes als solchen gebracht zu haben. Pentactaea war schon ein wahres Echinoderm, ein sehr einfach gebautes, primitives, aber der Typus ist ihr schon so stark aufgeprägt, daß durch ein Herausheben dieser Form noch kein Licht auf die Entstehung des Typus selbst verbreitet wird. Wenn ich nun im folgenden versuchen will, die Phylogenie unseres Tierstammes noch weiter zurück zu verfolgen, so muß ich gleich vorausschicken, daß solche Erwägungen sich auf die Hervorhebung der allgemeinsten Entwicklungsmomente beschränken müssen, daß aber eine schärfere Bestimmung der Entwicklungsstappen unmöglich wird. Die vergleichende Anatomie läßt uns hier in bedenklicher Weise im Stich, obwohl sie immerhin noch einige Anhaltspunkte liefert. Leider ist aber auch die Ontogenie durchgehends gerade in einem

Kernpunkt cenogenetisch modifiziert. Dennoch will ich wenigstens die Hauptmomente hervorheben und zu zeigen versuchen, daß die Entstehung des Echinodermentypus an sich nicht etwas so absolut Fremdartiges, Unverständliches ist, wie meistens angenommen wird.

Verhältnis der radiären Larve (*Pentactula*) zur bilateralen Larve (*Dipleurula*).

Wenn man von Echinodermenlarven spricht, hat man gewöhnlich mehr die bilateralen, mit einer sogenannten longitudinalen Wimperschnur versehenen Formen im Sinn als die von mir schärfer charakterisierte *Pentactular*larve. Letztere repräsentiert ein späteres Stadium, ist nach einem amphipleuren Typus gebaut und verdient vielleicht besser die Bezeichnung einer Jugendform als einer Larve. Die bilateralen (*dipleuren*) Larven sind im ganzen ebenfalls sehr gleichförmig gebaut; nur die äußere Form des Körpers mit ihren Fortsatzbildungen variiert ungemein, so daß man die betreffenden Formen mit besonderen Namen: *Pluteus*, *Brachiolaria*, *Bipinnaria*, *Auricularia* etc. belegt hat. Diese Variationen der Körperform interessieren uns hier zunächst nur in zweiter Linie, und da sie in der That sekundär sind und sich leicht samt und sonders auf eine gemeinsame Grundform zurückführen lassen, so schlage ich vor, als Sammelnamen für diesen Larventypus die Bezeichnung: *Dipleurular*larve zu wählen.

Die *Dipleurular*larve wurde lange Zeit hindurch von den Forschern für eine durchaus paläogenetische Larvenform gehalten, das heißt, man glaubte, daß sie in ziemlich treuer Weise einen Zustand reproduziere, der bei der phylogenetischen Entwicklung des Echinodermenstammes vor langer Zeit wirklich durchlaufen worden sei. Neuerdings macht sich gegen diese Auffassung eine Reaktion geltend. Man will nichts davon wissen, daß die *Dipleurular*larven Entwicklungszustände repräsentierten, welche in der Stammesentwicklung eine Rolle gespielt haben, sieht sie einfach für freischwimmende *Gastrulae* an, die eben wegen dieser freien, pelagischen Lebensweise eine gewisse bilaterale Ausbildung empfangen haben, wie solches ja auch anderwärts häufig beobachtet wird. Mit den Wimperschnüren vollends glaubt man nichts anfangen zu können; ließen sich ja bisher die *Asteriden*larven in dieser Beziehung gar nicht mit den *Dipleurular*larven anderer Klassen vergleichen, und besitzen dagegen ganz getrennt stehende Klassen, wie die *Echiniden* und *Ophiuriden*, die gemeinsame Di-

pleurularlarve des *Pluteus*. Diese Einwürfe will ich der Reihe nach näher untersuchen.

Ich sehe zunächst von Lage von Mund und After, ihrem Übergang in den bleibenden Zustand, oder ihrer Neubildung ab, da ich auf diese Punkte an anderer Stelle zurückkomme. Um zunächst eine Kernfrage zu behandeln, so sprechen, wie ich glaube, ganz unzweideutige Anzeichen dafür, daß der bilaterale Typus von der Dipleurularlarve nicht erst durch ihre Lebensweise erworben ist, sondern sich deutlich als ein von einer bilateralen Stammform ererbter Zustand dokumentiert.

Zunächst sei hervorgehoben, daß selbst, wenn das pelagische Jugendstadium ganz übersprungen wird, wie zum Beispiel bei *Amphiura squamata*, der Embryo, ehe er in das *Pentactulastadium* tritt, einen Zustand durchläuft, der die bilaterale Symmetrie seines gesamten Baues zwar versteckt, aber deshalb doch unzweideutig erkennen läßt (16, p. 13 ff.). Die Zähigkeit, mit der hier der bilaterale Charakter festgehalten wird, weist darauf hin, daß wir es dabei mit einer tief in der Stammesgeschichte wurzelnden, fest durch Vererbung fixierten Eigentümlichkeit zu thun haben, nicht mit einer oberflächlichen Anpassung.

Weit wichtiger und beweisender scheint mir aber der Umstand zu sein, daß sowohl das Mesenchym als auch die Leibeshöhle durchaus bilateral symmetrisch angelegt werden, und daß sich unverkennbare Spuren dieser Art der Entstehung vergleichend-anatomisch bei den ausgebildeten, radiär gegliederten Echinodermen im dorsalen Mesenterium selbst dann noch nachweisen lassen, wenn sekundär die Zahl der Mesenterien verfünffacht, dem radiären Typus untergeordnet ist, wie bei den Asteriden. Immer ist dann noch das primäre, dorsale Mesenterium, das durch Aneinanderlegen der Wandungen der Cölomtaschen entstanden ist und konstant im Interradius der Madreporenplatte liegt, durch die Duplicität seiner Wandung vor den anderen sekundären Septen ausgezeichnet (p. 206).

Da, wo der Darm sich stark windet, findet das Mesenterium sekundär auch in anderen Interradien als demjenigen des Rückenporus seine Anheftung, so bei *Holothurien* und *Echiniden*; bei *Crinoiden* vertauscht es sogar seine vertikale Stellung mit einer horizontalen (Taf. XII, Fig. 3). Diese Abweichungen sind ganz nebensächlich und lassen sich entwicklungsgeschichtlich ebenso leicht erklären, wie zum Beispiel bei den Wirbeltieren, wo das ursprünglich genau median gelegene Mesogastrium, Mesenterium,

Mesocolon infolge von Drehungen und Windungen des Darms sekundär in ganz ähnlicher Weise seine Lage verändert und neue Anheftungsstellen an der Leibeswand gewinnt.

Die bilaterale Entstehung der Leibeshöhle, die ihren bleibenden Ausdruck in dem dorsalen Mesenterium findet, ist somit ein vollgültiger Beweis dafür, daß die bilaterale Symmetrie der Dipleurula mehr ist als bloße Larvenanpassung.

Alle Echinodermen zeigen mithin mehr oder weniger versteckt eine bilaterale Symmetrie, die ein Erbteil bilateraler Ahnen ist. Dieselbe ist streng zu scheiden von einer anderen bilateralen Symmetrie, die sekundär nach Ausbildung des radiären Typus auftritt und ihre Erklärung wohl einfach in der Lebensweise findet. Die bilateralen Stammeltern der Echinodermen waren freischwimmende Tiere; durch festsitzende Lebensweise wandelten sich ihre Nachkommen im Laufe der Zeit in Strahltiere um. Letztere, die sich größtenteils wieder abgelöst haben und frei auf dem Meeresgrunde herumkriechen, beginnen allmählich wieder den strahligen Bau ihres Körpers zugunsten einer neu auftretenden bilateralen Symmetrie zu unterdrücken. Diese Symmetrie kann mit der ehemaligen ererbten Symmetrie zusammenfallen, wie bei den Holothuriern, deren Medianebene durch das dorsale Mesenterium bezeichnet wird; sie kann aber auch von derselben mehr oder weniger unabhängig sein, wie z. B. bei den Echinoideen (vgl. über diesen Punkt die Arbeiten von LOVÉN (12, 13) und LUDWIG (14, pag. 331, Taf. XIII, Fig. 13, 14). Ob auch die Wassergefäßanlage ursprünglich eine bilateral symmetrische Bildung ist, wie METSCHNIKOFF behauptet, ist sehr zweifelhaft.

Wenn es somit keine Mühe macht, die Ursprünglichkeit der Dipleurulalarven hinsichtlich ihres bilateralen Baues zu beweisen, so ist es schon schwieriger, über die morphologische Bedeutung der Wimperschnüre ein Urteil abzugeben.

Unzweifelhaft enthalten diese Bildungen außerordentlich vieles, was als sekundäre Anpassung zu bezeichnen ist. Die merkwürdigen Schnörkel, Fortsatz- und Armbildungen der Larven sind entschieden bloß sekundäre Anpassungen, die dazu dienen, die wimpertragende Oberfläche zu vergrößern. Doch ist wesentlich und darf nicht gering angeschlagen werden, daß stets derselbe Typus in der Anordnung der Wimperschnüre gewahrt bleibt. Früher meinte man, die Asteridenlarven repräsentierten hinsichtlich der Anordnung ihrer Wimperschnüre einen

besonderen Typus, der sich mit demjenigen der übrigen Klassen nicht vereinigen ließe. Ich habe aber im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt, daß dies ein Irrtum ist, daß sämtliche Dipleurularven zwei Wimperschnüre besitzen, eine adorale und eine postorale, und daß die ganze Verschiedenheit darauf beruht, daß bei den Asteridenlarven die adorale Wimperschlinge sich an der Bildung des vorderen Ventralfeldes beteiligt, daß bei den übrigen Larven dies nicht der Fall ist (pag. 851, Taf. IX).

Wenn sich somit die Asteridenlarven dem allgemeinen Typus sehr wohl unterordnen, ist es andererseits ein großer Irrtum, zu sagen: Echiniden und Ophiuriden, zwei weit voneinander entfernte Klassen, besitzen dieselbe Larvenform, den Pluteus; verwandte Klassen dagegen, wie Asteriden und Ophiuriden, weichen rücksichtlich ihrer Larven weit voneinander ab. Daraus geht hervor, daß sämtliche Übereinstimmungen der bilateralen Larve rein zufällige, durch analoge Lebensweise erworbene sind und keinen Rückschluß auf die Stammesgeschichte gestatten. Gegen eine solche Beweisführung läßt sich manches geltend machen. Ich will nur einen, wir mir scheint, entscheidenden Gegengrund anführen. Die Pluteuslarven der Echiniden und Ophiuriden besitzen außer dem Namen und einer ganz äußerlichen Formähnlichkeit nicht mehr Übereinstimmungen untereinander als mit den Larven der anderen Klassen. Besonders den Auricularien stehen die Ophiuridenpluteus in manchen Beziehungen (Nervenstreifen) näher als den Echinidenpluteus. Die Armbildungen der Ophiuriden- und Echinidenpluteus sind ganz und gar nicht aufeinander zurückzuführen, da sie Ausbuchtungen ganz verschiedener Körperstellen entsprechen. Dies war schon J. MÜLLER genau bekannt und kann bei genauerer Betrachtung seines übersichtlichen Schemas (21, Taf. II) leicht erkannt werden.

Weil nun die Larven der Ophiuriden und Echiniden einerseits, der Asteriden und Holothurien andererseits untereinander eine gewisse Formähnlichkeit besitzen, die sich bei genauerer Untersuchung als eine oberflächliche, analoge erweist, sind wir noch lange nicht berechtigt, deshalb alle Übereinstimmungen im Bau dieser Larven für oberflächliche, bloß analoge zu erklären.

Die Anordnung der Wimperschnüre, die Lage von Mund und After, das Verhalten der Körperaxe zur Axe der Gastrula ist in allen Dipleurularlarven wirklich homolog. Wie weit wir aber aus diesem übereinstimmenden Verhalten der Larven Rückschlüsse auf

die Organisation der bilateralen Vorfahren der Echinodermen machen dürfen, ist ungemein schwierig zu beantworten. Ich glaube jedoch, daß man wohl berechtigt ist, bis zu einem gewissen Grade und mit einigen, gleich schärfer zu präzisierenden Einschränkungen ähnliche Organisationsverhältnisse bei der bilateralen Stammform der Echinodermen vorauszusetzen.

Dabei muß man sich immer bewußt bleiben, daß die Dipleurularven offenbar vielerlei cenogenetische Modifikationen aufweisen, deren genaue Erkenntnis für das Verständnis der Echinodermenentwicklung Grundbedingung ist.

Die Anlagen der Leibeshöhle und des Wassergefäßsystems finden sich in der typischen Dipleurularve nur als „Anlagen“ ausgebildet; besonders die Cölomtaschen sind in der Dipleurula entschieden funktionslos, und es kann für mich kein Zweifel herrschen, daß diese Bildungen aus einem phylogenetisch älteren Entwicklungsstadium in das jüngere Stadium aufgenommen, antecipiert sind. Die vorliegenden Dipleurularven enthalten die Vermischung zweier phylogenetischer Stadien:

1) Bilaterale Tiere ohne Leibeshöhle und Wassergefäßsystem. Die Körperaxe steht senkrecht zur Gastrulaaxe. Zwischen den primären Keimblättern ist eine Gallerte ausgeschieden, die ausgewanderte Entodermzellen (Mesenchymzellen) enthält

2) Bilaterale Tiere mit einer Leibeshöhle, die aus paarigen Darmausstülpungen hervorgegangen ist (Enterocöl).

Gleichzeitig ist wahrscheinlich in Verbindung mit der Leibeshöhle das sogenannte Hydrocöl entstanden, das durch den Rückenporus frei nach außen mündet. Über die morphologische und physiologische Bedeutung letzterer Bildung, von der es zweifelhaft ist, ob sie zunächst symmetrisch oder gleich asymmetrisch entwickelt war, lassen sich kaum Vermutungen äußern.

Diese beiden, phylogenetisch durch eine weite Kluft getrennten Organisationsstufen finden sich in der Dipleurularve cenogenetisch vereinigt. Keine Spekulation vermag bis jetzt die Kluft zu überbrücken und zu veranschaulichen, wie das eine Stadium wirklich aus dem andern hervorgegangen ist, denn hier läßt uns — soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen — auch die Ontogenie völlig im Stich.

Das zweite Organisationsstadium, das meiner Ansicht nach mit dem ersten vermischt in der Dipleurularve enthalten ist, kommt zudem niemals rein zur Entfaltung. Sobald die Hydroenterocölanlage so weit fertig entwickelt ist, daß sie in Funktion

treten kann, erfolgt jedesmal sofort und so unvermittelt, daß hier eine außerordentlich starke Cenogenese zu Tage tritt, der Übergang in den radiären Typus, der Eintritt in das *Pentactulastadium*.

In dieser Arbeit habe ich es mir im wesentlichen zur Aufgabe gestellt, die Entstehung des radiären Echinoderms und seine phyletische Weiterentwicklung zu untersuchen. Ich lasse daher die Frage, wie aus der bilateralen Ahnenform ohne Leibeshöhle ein Bilateraltier mit Leibeshöhle und Wassergefäßsystem hervorgegangen ist, ganz auf sich beruhen. Diese Frage deckt sich zudem in vielen Punkten mit einem größeren Problem der Morphologie: der Entstehung der Leibeshöhle im gesamten Tierreich.

Ich will nur noch kurz auf die tonnenförmigen Larven mit Wimperreifen eingehen, wie wir sie von *Antedon* und bei den *Holothurien* als sogenanntes Puppenstadium kennen.

Ich halte die Entwicklung der Wimperreifen für eine sekundäre Anpassung, die der *Dipleurula* gestattet, sich in die *Pentactula* umzugestalten, ohne dabei vorläufig ihr pelagisches Leben aufzugeben. Indem sich die radiäre Anordnung des inneren Baues auch auf die Körperform erstreckt, *accommodiert* sich die bilaterale Wimper schnur den veränderten Verhältnissen und formt sich in eine Anzahl von Wimperringen um. Das ist das Verhältnis bei *Holothurien*. Bei *Antedon* wird das *Dipleurula*-stadium ganz übersprungen, wenigstens in der äußeren Form; im inneren Bau sehen wir z. B. in der Entwicklung der Leibeshöhle deutlich die ursprüngliche bilaterale Symmetrie hervortreten. Äußerlich aber kommt es gar nicht zur Ausbildung einer *Dipleurulararve*, sondern die Wimperschnüre legen sich gleich in Form von Ringen an.

Diese Verhältnisse halte ich sowohl bei *Holothurien* als auch bei *Antedon* für sekundäre, und sind daher die betreffenden Larvenformen in dieser Beziehung nicht als palingenetisch aufzufassen. Auch scheint sicher zu sein, daß die betreffende Anordnung der Wimperreifen bei den Larven sich unabhängig in beiden Klassen entwickelt hat. Bei *Holothurien* kommen fünf, bei *Antedon* aber nur vier Wimperreifen zur Entwicklung. Es ist also unmöglich, beide Typen zu vereinigen oder aufeinander zurückzuführen. Beide geben aber ein gutes Beispiel dafür, daß ähnliche Ursachen ähnliche Formen ganz unabhängig voneinander hervorbringen können, ohne daß es sich dabei um echte Homologien zu handeln braucht.

Entstehung des radiären Baues. Cormusth orie.

Wenn man heutzutage einen Morphologen fragen w rde, wie er sich den radi ren Bau der C lenteraten entstanden denke, so w rde man wohl in den meisten F llen die Antwort erhalten, da  der strahlige Typus dieser Tiergruppe durch die festsitzende Lebensweise zu erkl ren sei, die f r die C lenteraten die Regel ist. Freischwimmende Lebensweise bei den jetzt lebenden C lenteraten l  t sich, wo sie auftritt, gew hnlich direkt ontogenetisch als eine sekund r erworbene Eigent mlichkeit erkennen. Wo dies nicht der Fall ist, sind doch in allen F llen die Fachkenner geneigt, die betreffenden Formen phylogenetisch von festsitzenden Stammeltern abzuleiten.

Es ist an und f r sich ja auch leicht einzusehen, wie durch Aufgabe der freien Ortsbewegung die Axe, welche bis dahin als die Axe der Bewegungsrichtung eine besondere Stellung im K rper einnahm, diese Bedeutung verliert, und alle Vertikalebene, die durch die Anwachsungsstelle gehen, r umlich einander gleichwertig werden.

Z gert somit niemand, den radi ren Bau der C lenteraten aus ihrer festsitzenden Lebensweise zu erkl ren, so herrscht unter den Morphologen eine entschiedene Abneigung dagegen, den strahligen Typus der Echinodermen auf die n mliche Ursache zur ckzuf hren.

Hier sind es teilweise sehr richtige vergleichend-anatomische Erw gungen, die viele Morphologen zur ckhalten, die Crinoidenklasse an die Wurzel des Stammbaums zu setzen und aus ihr die  brigen Klassen abzuleiten, eine Konsequenz, die man f lschlicherweise ziehen zu m ssen glaubte, wenn man den radi ren Bau des Stammes auf festsitzende Lebensweise zur ckf hrte. So hat man denn zu anderen Erkl rungsgr nden seine Zuflucht genommen. Giebt man die Berechtigung der in der vorliegenden Arbeit vertretenen Anschauungen zu und nimmt man mit mir an, da  die Echinodermenklassen sich divergent aus einer gemeinsamen, sehr einfach organisierten Stammform entwickelt haben, die ontogenetisch von der Pentactularlarve reproduziert wird, so schwindet jede Schwierigkeit, wenn man sich diese Stammform als gestielte vorstellt. Damit wird sie noch nicht im entferntesten zu einer Crinoide; sie ist vielmehr von dieser Klasse genau eben soweit entfernt als von den  brigen. Wenn jene Klasse in dem Besitz eines Stiels mit der Stammform  bereinstimmt, so ergeben sich

dafür in der sehr modifizierten Ausbildung vor allem des Wassergefäßsystems und der Leibeshöhle Differenzen, die die Crinoiden als besonders stark abgeänderte Echinodermen erscheinen lassen.

Ich nehme an, daß die bilaterale Stammform, die schon eine aus paarigen Darmausstülpungen entstandene Leibeshöhle und ein (vielleicht zunächst exkretorisches) Hydrocöl besaß, sich aus irgend einem Grunde, den wir jetzt nicht mehr ermitteln können, festgesetzt hat.

Wie fast alle festsitzenden Tiere entwickelte diese nun fixierte *Dipleurula* ein Tentakelsystem um den Mund, anfangs wahrscheinlich solide Hauttentakel, die der Nahrungsbeschaffung dienten; wenig später erstreckten sich Ausstülpungen des Wassergefäßsystems in die Tentakel, die damit die sehr ausgeprägte Funktion der Respiration erhielten.

Diese Tentakel umgaben zunächst in beliebiger Anzahl und, wie natürlich, in radiärer Anordnung den Mund. Später fixierte sich aus irgend einem Grunde die Fünffzahl. Dabei ergab sich folgende Anordnung, daß ein Tentakel in der ehemaligen Medianebene (dorsoventralen Medianebene) also dem dorsalen Mesenterium gegenüberlag und somit als ventraler unpaarer Tentakel ausgezeichnet war. Damit war ein radiärer Typus gegeben, den wir als bilateral-radialen (amphipleuren) bezeichnen können, und der sich noch mehr oder weniger deutlich in allen Echinodermenklassen wiedererkennen läßt. Nur bei den Crinoiden ist er fast völlig verwischt, ist zu einem „regulär-radialen“ geworden und kann nur noch vermittelt der Entwicklungsgeschichte aufgefunden werden.

Die so entstandene radiäre Gliederung, welche sich zunächst in dem Tentakelsystem ausprägte, das den Mund umgab, und welche anfangs auf das Wassergefäßsystem beschränkt blieb, begann dann ganz allmählich und Schritt vor Schritt die übrigen Organe des Körpers zu beeinflussen. Nervensystem, Genitalsystem, Leibeshöhle, endlich auch der Darm ordnen sich successive diesem Typus unter, und sowohl die Thatfachen der Entwicklungsgeschichte als der vergleichenden Anatomie lassen sich viel besser von diesem Gesichtspunkte aus verstehen, als wenn man die mangelnde radiäre Gliederung, z. B. des Darms bei Holothurioiden, Echinoideen, Crinoideen als ein Resultat von Rückbildung auffaßt.

Der Umstand, daß der radiäre Bau von dem zunächst nur hydrocölen Tentakelsystem ausgeht, daß sich aber allmählich die übrigen Organe bei verschiedenen Klassen beim Aufbau der Ten-

takel beteiligen, und zwar vor allem die Leibeshöhle, in weiterer Folge aber auch Geschlechtsorgane und Darm, führt zu einer immer selbständigeren Entwicklung dieser Gebilde, die man dann (bei sämtlichen Cölomachiroten) als *Arme* bezeichnet. Die fortschreitende Armentwicklung bei den Cölomachiroten können wir somit als eine fortschreitende *Dezentralisation* auffassen, die zu gunsten der Tentakel oder Arme auf Kosten des Körperstamms (der Scheibe) stattfindet.

Den höchsten Grad hat diese Dezentralisation, diese Selbständigkeit der Arme bei den Asteriden erreicht, wo sie so weit geht, daß ein Arm sich ablösen, selbständig weiterleben und den ganzen Organismus neu reproduzieren kann. (Die zahlreichen Beispiele hierfür siehe in HAECKEL: Die Kometenform der Seesterne. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 30, Suppl. 1878, und SIMROTH: Anatomie u. Schizogonie. Ibidem Bd. 28, 1877.) Hier hat dann jeder Arm eine solche Selbständigkeit erlangt, daß wir nicht mehr genau die Grenze zwischen Organ und Person aufrecht erhalten können und anerkennen müssen, daß aus einem Organ im Laufe der Zeit ein Gebilde geworden ist, das unter Umständen als selbständige Person auftritt.

Dann kann man in gewissem Sinne den Asteridenkörper als einen *Cormus* ansehen, der aus einer Anzahl von relativ selbständigen Armpersonen besteht. Dazu ist man durch die physiologischen Thatsachen der Ablösung, des Weiterlebens des abgelösten Arms, der Ergänzung des ganzen Tieres aus einem solchen wohl berechtigt.

Die sogenannte *Cormustheorie*, die von HAECKEL in seiner generellen Morphologie aufgestellt und ausführlicher in seinem Aufsatz: Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschrift für wissensch. Zool. 30. Band, Supplement. 1878, begründet worden ist, geht von dem vollkommen richtigen Gesichtspunkte aus, daß bei gewissen Asteriden die Arme den physiologischen Wert von Personen erlangt haben.

Dieser Teil der Hypothese ist unanfechtbar, wohl gemerkt immer nur dann, wenn man allein gewisse Asteridenformen im Auge hat.

Dagegen läßt sich der zweite Teil der Hypothese, der in der Vorstellung gipfelt, daß man aus dieser physiologischen Thatsache einen Rückschluß auf die Entstehung des *Cormus* machen dürfe, nicht mehr aufrecht erhalten. Ontogenetisch erhielt diese Vorstellung durch die ältere Auffassung der Echinodermen-

entwicklung eine Stütze, die in der Umbildung der Dipleurularve in das Radiärtier einen Generationswechsel erblickte. In der That schien es früher auf Grund von Untersuchungen, die mit einfacheren Hilfsmitteln angestellt mehr die äußeren Verhältnisse ins Auge faßten, daß sich das Echinoderm durch eine sternförmige Art von Knospung als Tierstock aus der bilateralen Amme hervorбилde, wobei jede Knospe einer Person entsprechen würde. Diese Auffassung läßt sich aber unmöglich mit den neuerdings festgestellten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen vereinigen. Ich brauche hierauf nicht weiter einzugehen, da die Thatsachen zu deutlich sprechen und wir eine ganze Reihe von vortrefflichen Ausführungen verschiedener Autoren über diesen Punkt besitzen.

Ebenso wie es physiologische Thatsache ist, daß die Arme gewisser Asteriden unter Umständen als selbständige Personen auftreten können, ebenso ist es eine entwicklungsgeschichtliche Thatsache, daß diese Personen nicht durch sternförmige Knospung aus einer zentralgelegenen Person, der Amme, hervorgegangen sind, sondern daß sie ontogenetisch als Organe, nämlich Tentakel, angelegt werden, an deren Aufbau sich zunächst nur die Körperdecke und das Wassergefäßsystem beteiligt; fast unmittelbar schließt sich das Nervensystem an, es folgen in manchen Klassen die Leibeshöhle und zuweilen auch der Darm. Ich habe zu beweisen versucht, daß dieser Entwicklungsgang bei der Bildung der Arme auch der Weg gewesen ist, den die Phylogenie eingeschlagen hat. Das Ziel, eine vollkommene Dezentralisation, ist in den verschiedenen Klassen und auch innerhalb der einzelnen, nur in sehr verschiedenem Maße erreicht worden. Am vollkommensten bei gewissen Asteriden (Ophidiaster, Labidiaster, Brisinga etc.), wo fast alle Organe, die ehemals auf den Körperstamm (die Scheibe) beschränkt waren, sich in die Arme hineinerstrecken, und die Arme sich freiwillig als selbständige Personen ablösen und die Scheibe und übrigen Arme reproduzieren können.

Da die Arme nicht sogleich als Personen angelegt werden, wir sie also nicht als Knospen auffassen können, bleibt für die Erklärung des strahligen Baues und der fortschreitenden Dezentralisation nur die Annahme übrig, diese Eigentümlichkeiten seien durch festsitzende Lebensweise erworben worden. So plau-

sibel wohl diese Erklärung erscheinen dürfte, so schwierig ist es, für dieselbe thatsächliche Beweise beizubringen. Ich gestehe, daß mir dies nicht gelungen ist; ich kann also nicht beweisen, sondern nur wahrscheinlich machen.

Von den jetzt lebenden Echinodermenklassen finden sich fest-sitzende Vertreter nur in der Klasse der Crinoiden. Es ist ganz unmöglich, aus dieser Klasse die übrigen Echinodermen abzuleiten, wie manche Autoren es wollen.

Wer Organsysteme beliebig kommen und verschwinden läßt, den Tierkörper in seiner Phantasie umformt und umknetet, als bestände er aus Wachs, dem wird diese Ableitung vielleicht gelingen — sie durchzuführen und vergleichend-anatomisch zu begründen hat bisher niemand versucht.

Geht man dagegen auf die *Pentactula* zurück und nimmt man diese als gestielt an, so ist von dieser Stammform aus nicht nur, wie oben gezeigt, eine einleuchtende und ungezwungene Ableitung der verschiedenen Klassen möglich, sondern auch der Umstand, daß der Strahlentypus verschieden stark bei den verschiedenen Klassen ausgeprägt ist, läßt sich ohne Schwierigkeit so erklären, daß die Stammeltern der Klassen sich mehr oder weniger früh wieder abgelöst haben. Die Stammformen der Crinoiden und der Asteriden, in welchen beiden Klassen der strahlige Bau die höchste Ausbildung erreicht hat, müßten demnach geschichtlich am längsten festgesessen haben. Dies trifft zu, denn in den Crinoidenklassen finden wir noch heute viele festsitzende Vertreter, und selbst die freilebenden, wie *Antedon*, haben gestielte Jugendstadien. Bei Asteriden sind neuerdings verschiedene Formen bekannt geworden (*Caulaster pedunculatus* E. PERRIER. *Compt. rend.* 26. Dez. 1882, und *Ilyaster mirabilis*. D. C. DANIELSEN og J. KOREN: *Fra den norske Nordhavesexpedition. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne*, Bd. 38), welche einen Rückenfortsatz der Scheibe besitzen, der die Vermutung nahe legt, daß die Tiere mit diesem Fortsatze in ihrer Jugend an den Boden festgeheftet gewesen sind.

Wie mir Prof. E. VON MARTENS mitteilt, zeigen oft auch junge Exemplare von *Astropecten* kurze konische Hervorragungen in der Mitte des Scheibenrückens. Augenblicklich lassen sich auf letztere Thatsachen noch keine allzu weitgehenden Schlüsse bauen, doch ist zu hoffen, daß hier die Entwicklungsgeschichte uns bald sichrere Handhaben liefern wird.

Sollte sich herausstellen, daß eine Anzahl von Asteriden noch

wirklich gestielte Jugendformen, gestielte Pentactularlarven besitzt, so würde die oben vorgetragene Vorstellung von der Entstehung des radiären Baues eine neue Stütze gewinnen. Daß sich bei Echiniden und Holothuriern keine gestielten Pentactularlarven mehr finden, wird dann leicht durch die auch vergleichend-anatomisch postulierte Annahme erklärt, daß die Stammeltern dieser Klassen sich früher abgelöst haben; bei ihnen wird das gestielte Stadium nun auch ontogenetisch ganz übersprungen.

Beziehungen zu anderen Tierstämmen.

Je weiter wir in der Stammesgeschichte der Echinodermen zurückgehen, je mehr wir uns demzufolge auf die rein ontogenetischen Thatsachen stützen müssen und die Hilfe der vergleichenden Anatomie entbehren, um so mehr weicht der feste Boden unter unseren Füßen. Je nachdem man die ontogenetischen Thatsachen gruppiert, dies für wesentlich, jenes für unwesentlich erklärt, kann man zu den allerverschiedensten Resultaten gelangen. Überhaupt hat man bisher nur ernstlich erörtert und konnte auch nur erörtern, zu welchen Tierstämmen, und eigentlich sogar nur zu welchen Larven die Dipleurularlarve Beziehungen zeigt. Dies ist aber natürlich eine höchst einseitige und unzulängliche Formulierung des Problems. Neuerdings hat man auch versucht, histologische Gesichtspunkte zu verwerten, und will Verwandtschaften darauf begründen, daß das eine oder das andere Gewebssystem in zwei Tierstämmen größere oder geringere Ähnlichkeit besitzt. Die Resultate, zu denen man so gelangt, sind aber so vieldeutig, daß ich glaube, auf diesem Wege wird schwerlich ein sicherer Fortschritt in der Erkenntnis zu erzielen sein.

Bei dieser Lage der Dinge glaube ich mich über die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen der Echinodermen zu anderen Tierstämmen ganz kurz fassen zu dürfen. Vielleicht ermöglichen neue Thatsachen, die die Zukunft uns lehren wird, eine Neugestaltung des Problems. Heutzutage ist dies meiner Ansicht nach nicht möglich, ist mir jedenfalls nicht gelungen.

Fragen wir also vorläufig nur: besitzt die Dipleurularlarve Beziehungen zu anderen Tierstämmen oder zu Larven und Jugendformen solcher, so ist diese Frage mit gewissem Vorbehalt zu bejahen.

Um zunächst die zweite Frage, die nach den Beziehungen zu Larven anderer Tierstämme, zu erörtern, so ist wohl unbedingt zuzugeben, daß die Ähnlichkeiten mit Anneliden und Gephyreen-

larven recht äußerlicher Natur sind. Dagegen bleibt die Übereinstimmung mit der Balanoglossuslarve Tornaria als ein stets von neuem frappierendes Faktum bestehen. Es ist höchst auffallend, daß auch hier neben den beiden Cölomtaschen ein unpaares, frei nach außen mündendes Bläschen zur Entwicklung kommt, welches ein sehr ähnliches Verhalten zeigt wie die für die Echinodermen so bedeutungsvolle Hydrocölblase. Dazu erinnert der ganze Larventypus entschieden an den der Echinodermenlarven, eine Übereinstimmung, die bekanntlich sogar das scharfblickende Auge eines JOHANNES MÜLLER irregeleitet hat.

Als unwesentlichen Unterschied erachte ich die Ausbildung eines Wimperreifens neben der longitudinalen Wimperschnur bei Tornaria; auf die Vergleichung der Wimperschnüre beider Larvenformen hoffe ich übrigens später noch einmal an der Hand eigener Beobachtungen zurückkommen zu können. Eine viel schwerer wiegende Differenz ist dagegen die Ausbildung einer Scheitelplatte bei Tornaria. Erkennt man nun auch trotz dieser Differenzen gewisse Beziehungen zwischen Tornaria und der Dipleurula als phylogenetisch nicht ganz bedeutungslos an, so ist damit doch noch herzlich wenig gewonnen. Auch Balanoglossus mit seiner Tornaria hat keinerlei festen Anschluß an irgend einen anderen niederen Tierstamm; wir stehen also auf dem alten Fleck. Man kann nur sagen, daß die Enteropneusten sowohl wie die Chordaten und Echinodermen, überhaupt die Stammform der Enterocölrier am leichtesten aus turbellarienähnlichen Vorfahren entstanden gedacht werden kann. Daß für die erwähnten Tierstämme (und möglicherweise noch einige andere) eine gemeinsame Stammform oder besser eine gemeinsame Stammgruppe angenommen werden muß, die wir heute nicht mehr kennen, scheint mir aus entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Gründen sehr wahrscheinlich zu sein. Die Entstehung der Leibeshöhle, der Mesenterien der Geschlechtsorgane sind zu bedeutsame Übereinstimmungen und sie beeinflussen den Körperbau des ausgebildeten Tieres zu tief, als daß ich hier an rein zufällige Analogien glauben möchte. Ich berühre aber diese Fragen nur, ohne eine Lösung auch nur zu versuchen, da sie an der Grenze des Themas liegen, das ich mir zur Bearbeitung vorgezeichnet habe.

Schlusszusammenfassung.

Am Schluß meiner Auseinandersetzungen über die Phylogenie der Echinodermen angelangt, will ich eine kurze Zusammenfassung des Hauptgedankenganges geben, indem ich für alle Einzelheiten auf die speziellen Kapitel verweise. In ihnen ist die eigentliche Beweisführung enthalten, die ich ursprünglich viel breiter angelegt habe, als ich sie nunmehr vorlege. Ich habe aber vorgezogen, alles, was nicht unbedingt wesentlich war und mit der Hauptfrage im unmittelbarsten Zusammenhang stand, fortzulassen, unnütze Erörterungen und jegliche Polemik zu vermeiden, das wesentliche dafür aber so deutlich wie irgend möglich und lieber zweimal an verschiedener Stelle zu sagen, als hierüber irgend einen Zweifel bestehen zu lassen. So ist die vorstehende Arbeit von Wiederholungen nicht frei geblieben. Diese Unvollkommenheit sowie noch viele andere fühle ich selbst deutlich genug. Da ich aber in nächster Zeit schwerlich Gelegenheit haben werde, die Lücken in meiner Beweisführung durch eigene Untersuchungen zu ergänzen, und ich glaube, daß die vorgebrachten Thatsachen und Gründe genügen, um die Richtigkeit der Grundanschauungen zu beweisen, gebe ich die Arbeit in der vorliegenden Form. Die Grundanschauungen selbst will ich in folgenden Thesen schärfer formuliert niederlegen:

1) Die Synaptiden sind nicht durch Rückbildung aus pedaten Holothurien entstanden, sondern die Einfachheit ihrer Organisation ist eine ursprüngliche.

2) Aus diesem, sowie aus einer Reihe von anderen ebenso schwer wiegenden Gründen ist es unmöglich, die Holothurioideen von den Echinoideen oder von irgend einer anderen der jetzt lebenden Echinodermenklassen abzuleiten.

3) Es ist ebenso unmöglich, die Echinoideen von den Asteroideen, diese von den Crinoideen abzuleiten, oder umgekehrt.

4) Die Echinodermenklassen haben sich divergent aus einer sehr einfachen Stammform entwickelt.

5) Diese Stammform wird ontogenetisch reproduziert durch die Pentactularlarve.

6) Die echten Homologieen unter den Klassen lassen sich allein durch Zurückgehen auf die Organisation dieser Stammform

erkennen. Viele der bisher angenommenen Homologieen sind offenbare Analogieen, die dadurch hervorgerufen werden, daß die meisten der verglichenen Gebilde in Fünzfahl vorhanden sind, und daß von der Stammform her gewisse Eigentümlichkeiten (Bau der Skelettelemente, Tendenz des Mesenchyms zur Spaltraumbildung) in gleicher Weise auf alle Klassen vererbt worden sind.

7) Wenn wir die Pentactularve als eine in allen Hauptpunkten palingenetische Larvenform anerkennen müssen, ist dies für die Dipleurularve nur mit Vorbehalt gültig. In ihr sind augenscheinlich mehrere phylogenetische Stadien in cenogenetischer Weise vermischt.

8) Dennoch ist nicht zu zweifeln, daß die Echinodermen von bilateralen Geschöpfen mit Enterocöl herkommen. Ob das Wassergefäßbläschen (Hydrocöl) als das Derivat eines ursprünglichen Exkretionssystems der bilateralen Voreltern anzusehen ist, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

9) Es sprechen starke Gründe dafür, daß der Übergang des bilateralen Baues in den radiären (zunächst amphipleuren der Pentactaea) durch festsitzende Lebensweise hervorgerufen worden ist.

10) Faßt man gewisse Asteriden als Tierstöcke auf, wozu die physiologischen Thatsachen uns berechtigen, so ist doch sicher, daß solche Stöcke nicht durch Knospung von Personen entstanden sind, sondern dadurch, daß gewisse Organe (Tentakel) immer größere Selbständigkeit erlangten, weil sich successive fast alle Organe des Körpers an ihrem Aufbau beteiligten. Diese Selbständigkeit, die als eine Folge fortschreitender Dezentralisation aufzufassen ist, führte schließlich dahin, daß in den ausgeprägtesten Fällen die scharfe Grenze zwischen Organ und Person verwischt ist.

11) Die Echinodermen zeigen in ihrer Entwicklung und auch in gewissen Eigentümlichkeiten ihres Baues unleugbare Beziehungen zu den anderen Enterocöliern, besonders zu Balanoglossus und den Chordaten. Doch sind diese Beziehungen so wenig bestimmte, und ist die Entstehung des ganzen Enterocölierstammes noch so dunkel, daß wir vorläufig gezwungen sind, vor dieser Schranke Halt zu machen.

Verzeichnis der benutzten Litteratur.

1. A. BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Acta nova Acad. Leop.-Carol. nat. curios. 1864.
2. W. B. CARPENTER, Researches on the Structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Philos. Transact. Vol. 156, 1865, and Proceed. Roy. Soc. 1876.
3. P. H. CARPENTER, On the Oral and Apical Systems of the Echinoderms. Quart. Journ. of Microscop. Science, Vol. 18, 1878.
4. A. GÖTTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Archiv für mikroskopische Anatomie, XII, 1876, p. 538—648.
5. O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1: Die Holothurien. Heft 2: Die Asteriden. Heft 3: Die Echiniden. Jena, 1884—1887.
6. Derselbe, Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1887.
7. M. HARTOG, The true nature of the „Madreporic System“ of Echinodermata. Annals and Magazin of Natural History, Nov. 1887.
8. HATSHECK, Studien über Entw. d. Anneliden. Arbeiten aus dem zool. Institut Wien 1878, p. 95, 98.
9. Derselbe, Über Entwickel. v. Teredo. Arbeiten aus dem zool. Institut, Wien III, 1880, p. 80.
10. A. KROHN, Beobachtungen über Entwicklungsgeschichte der Holothurien und Seeigel. MÜLLER's Archiv für Anatomie u. Physiologie, Jahrgang 1851.
11. Derselbe, Beobachtungen über Echinodermenlarven. Ibidem Jahrgang 1854.
12. SVEN LOVÉN, Études sur les Échinoidées, Kongl. Sv. Vet. Academiens Handl., Band II, Nr. 7. Stockholm 1874.
13. Derselbe, On Pourtalesia, a Genus of Echinoidea. Ibidem Band 19, Nr. 7. Stockholm 1883.
14. H. LUDWIG, Über den primären Steinkanal der Crinoiden, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool., Bd. 34, 1880.
15. Derselbe, Entwicklungsgeschichte von Asterina gibbosa. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 37. Bd., 1882, p. 1—98.
16. E. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. St. Petersburg 1869.

17. Derselbe, Vgl.-embryol. Studien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 37. Bd. 1882, p. 286 ff. und 42. Bd. 1885, p. 656.
18. Derselbe, Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anzeiger, VII. Jahrgang, 1884, p. 43 ff.
19. J. MÜLLER, Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Zweite Abhandlung. Abh. d. K. Akademie d. Wiss. zu Berlin, 1849.
20. Derselbe, Über die Larven und Metamorph. der Holothurien und Asterien. Ibidem 1850.
21. Derselbe, Über den allgemeinen Plan in der Entwicklung der Echinodermen. Ibidem 1853.
22. Derselbe, Über den Bau der Echinodermen. Ibidem 1854.
23. EDM. PERRIER, Sur le développement des Comatules. Comptes rendus, Février 1884.
24. Derselbe, Anatomie des Echinodermes, sur l'organisation des Comatules adultes, ibid. juin 1884.
25. Derselbe, Sur le développement de l'appareil vasculaire et de l'appareil génital des Comatules, ibid. 1885.
26. W. THOMSON, On the Embryogeny of Antedon rosaceus. Philos. Trans. V. 155, 1865.
27. A. DE QUATREFAGES, Mémoire sur la Synapte de Duvernoy. Ann. Sc. nat. T. 17, 1842.
28. E. SELENKA, Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22.
29. Derselbe, Keimblätter u. Organanlage d. Echiniden. Ibidem 33. Bd., p. 39.
30. Derselbe, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Zweites Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.
31. Derselbe, Das Mesenchym der Echiniden. Zool. Anzeiger, VII. Jahrgang, 1884, p. 100 ff.
32. R. SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Zwei Mitteilungen. Mitteilungen aus d. zool. Station zu Neapel 1887.
33. H. SIMROTH, Anatomie und Schizogenie der Ophiactis virens Sars. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool., Bd. 28, 1877.
34. H. THÉEL, Report on the Holothurioidea, collected during the voyage of the „Challenger“. Zool. Vol 4, 1881 und Vol. 14, 1886.
35. C. VOGT und E. YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Echinodermen, 9.—11. Lieferung 1886/1887, Braunschweig.
36. J. WALTHER, Untersuchungen über den Bau der Crinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Formen aus dem Solenhofer Schiefer und dem Kelheimer Diceraskalk. Palaeontographica; Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit. Herausgeb. von Prof. A. v. ZITTEL, 32. Bd. Stuttgart 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—9. Entwicklung der Larve von *Synapta digitata* (Auricularia mit Kalkrädchen). Die Figuren sind nach Originalzeichnungen des Verfassers von Herrn Lithographen A. Giltch auf schwarzen Grund übertragen und dann lithographiert worden. Näheres über die Bedeutung der einzelnen Teile siehe Tafel I A. 50fache Vergrößerung für sämtliche Figuren.

Tafel I A.

Umrisse der Figuren Tafel I auf weißem Grunde. Vergr. 50.

Fig. 1. Junge Auricularia. *Hec* Hydroenterocöl, bildet noch eine einzige, ungeteilte Blase, die durch den Rückenporus *Rp* auf der Dorsalseite ausmündet. *Nstr* Nervenstreifen. *Vd* Vorderdarm, *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm. *Aow* adorale Wimperschnur, *Pow* postorale Wimperschnur.

Fig. 2. Auricularia, deren postorale Wimperschnur *Pow* schon die charakteristischen Windungen und Schlingenbildungen macht. Ansicht im Halbprofil. *Aow* adorale Wimperschnur. *Nstr* Nervenstreifen. *Hc* Hydrocöl, das durch den Rückenporus nach außen mündet und fünf blindsackähnliche Ausstülpungen, die Primärtentakel *Pt* entwickelt hat. Vom Hydrocöl hat sich das Enterocöl abgeschnürt und eine rechte (*Ecr*) und linke (*Ecl*) scheibenförmige Tasche gebildet. *Kk* Kalkkugeln, *Krd* Kalkrädchen.

Fig. 3. Weiterentwickelte Auricularia. *Nstr* Nervenstreifen. Das Hydrocöl hat alternierend mit den Primärtentakeln *Pt* noch 6 andere sekundäre Ausstülpungen *Sa* hervorsprossen lassen, von denen 5 zu den Körperwassergefäßen, die sechste zur Polz'schen Blase wird. Die Cölomtaschen *Ecl* *Ecr* haben sich an den Mitteldarm (Magen) angelegt.

Fig. 4. Auricularia im Momente der Zerreißung der Wimperschnüre, Vom Verfasser einmal in diesem Stadium beobachtet. Die post-

rale Wimperschnur zerreißt an 14 Stellen, bildet also 14 Teilstücke, die auf dieser wie auf der folgenden Figur mit den arabischen Ziffern 1—14 bezeichnet sind. *Nstr* Nervenstreifen. Das Hydrocöl mit den Primärtentakeln (*Pt*) und Sekundärausstülpungen (*Sa*) hat seine Lage verändert und den Vorderdarm beinahe umwachsen. *Kst* Kalkringstücke, die sich — vorläufig nur in Fünzfahl — an der Innenseite der Sekundärtentakel nahe ihrer Basis entwickelt haben.

Fig. 5. Übergang in die Tonnenform unter sehr beträchtlicher Verkleinerung (Verdichtung) des Körpers. Fig. 5 und folgende sind bei derselben (50facher) Vergrößerung gezeichnet wie Fig. 1—4. *Nstr* Nervenstreifen, eben im Begriff, den Nervenring zu bilden. *Pt* Primärtentakel.

Fig. 6. Älteres Stadium im Begriff, die 5 Wimperreifen aus der postoralen Wimperschnur zu bilden. Die Wimperreifen sind mit römischen Ziffern bezeichnet. I und II bilden sich aus 1 und 13 (cf. vorige Figur); III aus 2 und 12; IV aus 4, 6, 8, 10; V aus 5 und 9. Der „Mundschild“ (*Mdschw*) bildet sich aus 3, 7, 11, 14. *Mtr* Ektodermtrichter, der zur Mundöffnung führt. *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, *Rkw* Wassergefäßring. *Ec* Enterocöl. *Kst* Kalkstücke des Kalkrings, nun in zehnfacher Zahl vorhanden.

Fig. 7. *Mtr* Mundtrichter, *Mdschw* Mundschild. *Otc* Otocysten. *Bkw* Wassergefäßring, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, die sich über die zugehörigen Kalkringstücke *Kst* nach unten geschlagen haben und nun zu Körperwassergefäßen (*Kw* Fig. 8) werden. *Pbl* Poli'sche Blase. *Ec* Enterocöl, das, gebildet durch die beiden Enterocöltaschen (*Ecl* u. *Ecr* Fig. 2 u. 3), sich aufzublähen beginnt.

Fig. 8. Tonnenförmige Larve, die beginnt ihre 5 Tentakel (*Pt*) durch den Mundtrichter hervorstrecken. *Te* Sinnesüberzug der Tentakel aus den Zellen des Mundschilds (*Mdschw*, Fig. 6 u. 7) entstanden. *Otc* Otocysten. *Rkw* Wassergefäßring. *Kw* Körperwassergefäße, bisher (Fig. 3—7) als Sekundärausstülpungen *Sa* bezeichnet. *Pbl* Poli'sche Blase. *Ec* stark aufgeblähtes Enterocöl.

Fig. 9. Junge Synapta (Pentactularlarve). Das Enterocöl hat sich völlig aufgebläht, so daß sein parietales Blatt, dem außen die Inter radialwassergefäße und Nerven anliegen, das neugebildete Körper epithel erreicht. *Te* Tentakelsinnesepithel, *Pt* Tentakel, *Otc* Otocysten, *Rkw* Wassergefäßring, *Pbl* Poli'sche Blase, *Stk* Steinkanal, *Mdpl* halbmondförmige Anlage der Madreporenplatte. *Kst* Kalkringstücke. *Klm* Körperlängsmuskulatur, die sich aus dem Epithel des parietalen Enterocölblattes an den Stellen gebildet hat, wo demselben von außen die Körperwassergefäße und Nerven anliegen. Letztere Gebilde heben sich auf Totalansichten zwar nicht scharf von den Längsmuskeln ab, sind aber von ihnen stets durch die vor jenen gebildete Ringmuskelschicht geschieden.

Tafel VIII.

Fig. 1. Schema des radiären Baues der jungen Synapta. *Pr* Perradien, *Ir* Interradien, *Adr* Adradien, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen, die zunächst zusammen mit den zuerst angelegten Kalkringstücken *K*₁ interradianal lagen, später durch die Einschlebung von 5 weiteren Kalkringstücken *K*₂ adradial verschoben sind. Durch punktierte Linien und helleren (blauen) Ton sind 5 genau interradianal gelegene Tentakel angedeutet, die sich bei der ausgebildeten Chirodota erst spät zwischen die Primärtentakel einschleiben. Bei *Synapta digitata* werden 7, nicht 5 Tentakel nachträglich eingeschoben. *Stk* Steinkanal.

Fig. 2. Schema des Wassergefäßsystems und des Nervensystems der Larve, die eben zur jungen Synapta wird (cf. Taf. VI, Fig. 8). Der Kalkring ist nicht mit eingezeichnet. Nervensystem und Sinnesepithelien rot, Wassergefäßsystem blau. *Rkw* Ringkanal des Wassergefäßsystems, *Stk* Steinkanal, *Rp* Rückenporus, *Pbl* POLI'sche Blase, *Tw* Wassergefäße der Primärtentakel, *Kw* Körperwassergefäße oder Sekundärausstülpungen, die zunächst aufsteigen, dann aber über den Kalkring nach abwärts biegen. *Rn* Ringnerv, *Tn* Tentakelnerven, *Kn* Körpervenen, die sich an die Körperwassergefäße da anlegen, wo letztere nach unten umbiegen. *Te* Sinnesepithel der Tentakel aus der Mundschildwimpernschnur hervorgegangen. Von dem untersten Abschnitt dieser Wimpernschnur haben sich die 10 Otocysten *Otc* abgeschnürt. *Vd* Vorderdarm, *L* Leibeshöhle, die eben anfängt, sich aufzublähen.

Fig. 3. Wassergefäßanlage einer Auricularia Stadium Fig. 3, Taf. VI. Vergr. 130. *Pt*¹⁻⁵ Primärtentakel, *Sa*¹⁻⁵ Sekundärausstülpungen (Körperwassergefäße. *Pbl* POLI'sche Blase. Es ist aber auch möglich, daß *Sa*¹ zur POLI'schen Blase wird). Die Anlagen des Kalkrings sind nicht mit eingezeichnet.

Fig. 4. Mundgegend einer Auricularia. *Vd* Vorderdarm mit äußeren Ringmuskeln, *O* Mundöffnung, *Aow* adorale Wimpernschnur, die eine Schlinge in den Vorderdarm hineinhängen läßt. *Pow*₁ und *Pow*₂ Abschnitte der postoralen Wimpernschnur (durch punktierte Linien wiedergegeben). Wie man sieht, kreuzen beide Abschnitte der postoralen Wimpernschnur die adorale, oder besser sie liegen über derselben. Ein Zusammenhang existiert nicht. Vergrößerung 130.

Fig. 5. Mundgegend einer Bipinnaria bei etwas stärkerer Vergrößerung. Bezeichnungen wie in voriger Figur. *Pow* entspricht *Pow*₁ in voriger Figur. Der Abschnitt, der *Pow*₂ der postoralen Wimpernschnur bei Auricularia entsprechen würde, wird bei Bipinnaria, wie man sieht, durch einen Abschnitt der adoralen Wimpernschnur *Aow*₂ gebildet.

Fig. 6. Mundgegend einer Bipinnaria in Profilsansicht. Diese Figur ist von Herrn A. GILTSCH gezeichnet. Bezeichnungen wie in Fig. 3 und 4.

Tafel IX.

Das MÜLLER'sche Schema der Entwicklung der Wimperschnüre bei Echinodermenlarven entsprechend den Befunden Fig. 3—5 verändert. Die adorale Wimperschnur *Aow* überall blau, die postorale *Pow* überall rot gezeichnet.

Fig. 1. Gemeinsamer Grundtypus der Wimperschnuranordnung für alle Echinodermenlarven. *Vd* Vorderdarm, *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm.

Fig. 2 a, b, c. Ableitung der Auricularia aus dem Grundtypus Fig. 1. Gilt ebenso für Echiniden und Ophiuridenlarven. Das ventrale Vorderfeld *Vf* wird durch einen übergebogenen Lappen der postoralen Wimperschnur umsäumt. *Mf* Mittelfeld (Mundfeld), *Hf* Hinterfeld (Afterfeld).

Fig. 3 a, b, c. Ableitung der Bipinnaria aus dem Grundtypus Fig. 1. Das ventrale Vorderfeld wird durch Auswachsen der adoralen Wimperschnur gebildet und von dieser umsäumt.

Tafel X.

Sämtliche Figuren auf dieser Tafel sind bei 230facher Vergrößerung gezeichnet. Die Hohlräume der Leibeshöhle sind überall durch gelben, diejenigen des Wassergefäßsystems durch blauen Ton hervorgehoben.

Fig. 1. Querschnitt durch Auricularia, Stadium Fig. 2 cf. Taf. VII, Fig. 2 auf der Höhe von *Ecr*. *De* Darmepithel, *Ce* Cölom-epithel, *Msnch* Mesenchymzellen, *Mhk* Mesenchymhülle unter der Epidermis *Epid*; *Mhw* Mesenchymhülle der Wimperschnur *Wschn*; *Mhn* Mesenchymhülle der Nervenstreifen *Nstr*.

Fig. 2. Querschnitt durch die tonnenförmige Larve, Stadium Fig. 6, cf. Taf. VII, Fig. 6 auf der Höhe von *Sa*, deren Wimperreifen noch nicht fertig gebildet sind. *Wp* quergetroffene Wimperschnurabschnitte, *Pt* Primärtentakel, *Sa* Sekundärausstülpungen (später Körperwassergefäße), *Drn* mesenchymatöse Ringmuskulatur des Vorderdarms, innen von derselben sieht man einige quergetroffene, ebenfalls mesenchymatöse Längsmuskelfasern, *De* Epithel des Vorderdarms, *Msnch* Mesenchymzellen.

Fig. 3. Querschnitt durch tonnenförmige Larve, etwa Stadium Fig. 7. Man sieht den Ringkanal des Wassergefäßsystems *Rkw*, dessen Aussackungen zu den Primärtentakeln und Sekundärausstülpungen, sowie ein Teil des Steinkanals *Stk* getroffen sind. *De* Darmepithel, *Msnch* Mesenchym, *Wschn* Wimperschnur.

Fig. 4. Querschnitt durch tonnenförmige Larven, Stadium Fig. 6, cf. Taf. VII, Fig. 6 auf der Höhe von *Mdschw*. Getroffen sind die Spitzen der Primärtentakel *Pt*, die von der Wimperschnur des Mundschilds *Mdschw* von innen her einen Überzug erhalten haben. Von diesem Überzug haben sich an der Peripherie die Otocysten *Otc* abzuschnüren begonnen. Der fünfeckige Ausschnitt zwischen den Schlingen des Mundschilds ist ein Querschnitt des

Trichters *Tr*, welcher früher in der *Auricularia* von außen in den Mund hineinführte, später mit in das Innere der tonnenförmigen Larve hinabgezogen worden ist. *Tl* Querschnitt der Längsmuskeln des Tentakelwassergefäßes.

Fig. 5. Querschnitt durch tonnenförmige Larve, Stadium Fig. 8, cf. Taf. VIII, Fig 8 auf der Höhe von *Pt*. Getroffen sind die Primärtentakel *Pt*, etwa in ihrer Mitte. *Twe* Epithel der Tentakelwassergefäße, *Tl* Längsmuskeln der Tentakel. Innen liegen den Tentakeln die Tentakelnerven *Tn* an. Letztere sind von indifferenten Epithelzellen *Mdsche* überwachsen, welche aus dem Mundschild stammen. *Tr* Trichter, der in Fig. 3 erwähnt ist. *Msnch* Mesenchym.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Larve, cf. Taf. VII, Fig 8. Der Querschnitt ist etwas tiefer gelegt, sodaß er den Nervenring *Rn* trifft. Man sieht dessen starkes Außen- und schwaches Innenepithel, in der Mitte meist längsgetroffene Nervenfasern. *Tn* sind die Tentakelnerven, welche der Nervenring zu den ihm dicht anliegenden Primärtentakeln *Pt* entsendet. *Rn* sind interradiale Vorknospen aus dem Nervenringe, aus denen die Körpervenen sich entwickeln; sie enthalten auf diesem Stadium nur Zellen, keine Fasern. *Mdsche* Epithel des Mundschilds, welches auch den anfangs ektodermal liegenden Nervenring überwuchert hat.

Fig. 7. Querschnitt durch dieselbe Larve; cf. Taf. VII, Fig. 8. Der Querschnitt ist durch die Körpermitte gelegt. *De* Darmepithel, *Msnch* Mesenchym, *Drm* Ringmuskel des Darms, *Dlm* Längsmuskel des Darms, *Ce* Cölomepithel, *Dm* dorsales Mesenterium, *Klm* Körperlängsmuskel, *Krm* Körpererringmuskel, *Kw* Körperwassergefäße, *Rn* Körpervenen.

Fig. 8. Querschnitt durch die junge *Synapta*, cf. Taf. VII, Fig. 9 Körpermitte. Bezeichnungen wie in Fig. 7. *Ep* neugebildetes Körperepithel.

Fig. 9. Längsschnitt durch die junge *Synapta*, cf. Taf. II, Fig. 9. Bezeichnungen wie in Fig. 7. *Rn* Ringnerv auf dem Querschnitt getroffen, *Sp* Suspensorien der Tentakelkanäle, die in ähnlicher Weise durch die Peritoneallamellen gebildet sind, wie das dorsale Mesenterium. *Twe* Epithel der Tentakelwassergefäße. *Te* Sinnesepithel der Tentakel.

Tafel XI.

Fig. 1. Optischer Längsschnitt durch das Ende eines Nervenstreifens, da, wo er seine Fasern zur Wimperschnur, die ebenfalls längs getroffen ist, entsendet. *Wz* Zellen der Wimperschnur, *Nwz* Wimperzellen des Nervenstreifens, *Nf* Nervenfasern, *Mz* Zellen der Mesenchymhüllen, welche Nerven und Wimperschnüre halbscheidenförmig umgeben. Vergr. 540.

Fig. 2. Querschnitt durch Wimperschnur. Bezeichnungen wie in Fig. 1. Vergr. 540.

Fig. 2 a. Isolierte Wimperzelle aus der Wimperschnur. Vergr. 540.

- Fig. 3. Querschnitt durch den Nervenstreifen. Es sind 3 wimpernde Nervenzellen *Nwz* getroffen. *Nf* darunter liegende quergetroffene Nervenfasern, *Mz* Zelle der Mesenchymhülle der Nerven. Verg. 540.
- Fig. 4. Querschnitt durch den Nervenstreifen bei stärkerer Vergrößerung (ZEISS, homog. Immers. $\frac{1}{18}$ Oc. 2). Es sind 2 Nervenzellen *Nwz* getroffen.
- Fig. 5 a, b, c. 3 Entwicklungsstadien der Auriculariarrädchen.
- Fig. 6. Entwicklung des Kalkrings. Isolierte Stücke des Kalkrings. a. Stadium Fig. 3, Taf. VI. b. Stadium Fig. 5, Taf. VI. c. Stadium Fig. 7, Taf. VI. d. 2 Kalkringstücke, ein größeres und ein kleineres, Stadium Fig. 9.
- Fig. 7. Abgeflachtes Epithel der Auricularia, dessen Kerne nicht mehr nachweisbar sind. Die Grenzlinien der Zellen sind durch Behandlung mit Goldchlorid sichtbar gemacht. Vergr. 540.
- Fig. 8. Bildung der Ringmuskulatur des Vorderdarms der Auricularia durch Mesenchymzellen. Man sieht, daß jede Zelle sich an der Bildung mehrerer Fasern beteiligt, und jede Faser das Produkt mehrerer Zellen ist. Vergr. 540.
- Fig. 9. Otocysten der Larve. Die Inhaltzellen haben durch Entwicklung einer Vakuole Ähnlichkeit mit „Doppelkörnern“ erhalten.
- Fig. 10. Eine solche Inhaltzelle (Doppelkorn) isoliert und vergrößert. *p* Protoplasma, *V* Vakuole, *K* Kern.
- Fig. 11. Otocyst einer ausgewachsenen Synapta. Die Vakuolen der Inhaltzellen haben sich so stark vergrößert, daß diese Bläschenform angenommen haben.
- Fig. 12. Eine Inhaltzelle der ausgewachsenen Synapta isoliert. *V* Vakuole, *p* Protoplasma, *K* Kern.

Tafel XII.

- Fig. 1. Idealbild der hypothetischen Stammform: *Pentactaea*. *L* Leibeshöhle, *D* Darm, *A* After, *M* Mesenterium. *Wgr* Wassergefäßring, *Pt* Tentakel, *Stk* Steinkanal, *Rp* Rückenporus. (Geschlechtsorgane sind nicht mit eingezeichnet; wahrscheinlich befanden sie sich zu den Seiten des dorsalen Mesenteriums wie bei *Synapta*.)
- Fig. 2. *Pentactulararve* der *Synapta digitata*, das *Pentactulastadium* ist schon etwas überschritten. *Orp* Rückenporus, der eben beginnt zu obliterieren, indem sich der Steinkanal *Stk* durch die eben entstehende Madreporenplatte *Mp* in die Leibeshöhle öffnet. *Kr* Kalkring, *Pbl* Pohl'sches Bläschen, *Kz* Körperwassergefäße, Nerven, Längsmuskeln. Sonst Bezeichnungen wie in Fig. 1.
- Fig. 3. *Pentactulararve* einer *Crinoide* (*Antedon rosaceus*). Skelett durch Säure aufgelöst. Das *Pentactulastadium* ist überschritten, da der Steinkanal *Stk* nicht mehr direkt nach außen mündet, wie in früheren Stadien, sondern sekundär in die Leibeshöhle, und erst durch einen Trichter derselben *Tr* (dessen Entstehung man sich leicht klar machen kann) im Kelchporus *Kp*

nach aufsen. Durch die Drehung des Darms sind die beiden Abschnitte der Leibeshöhle *L* und *L'*, die ursprünglich paarig neben einander lagen, über einander zu liegen gekommen. *M* Mesenterium, das bei *Antedon* nicht nur dorsal, sondern auch ventral vom Darm erhalten geblieben ist. *Pt* Primärtentakel, nur noch an der Wurzel einfach, nach oben dreifach gebildet. *D* Darm, *A* After. — Diese Figur ist von Herrn A. Gilttsch nach meinen Präparaten gezeichnet.

Fig. 4. Pentactularve eines jungen *Echinus*. Mund und After gerade im Begriff, durchzubrechen. Buchstaben wie in Figur 1. Die Primärtentakel *Pt* werden bald nachher rückgebildet.

Fig. 5. Pentactularve einer *Asteride*. Kombinationsbild nach Abbildungen und Beschreibungen verschiedener Autoren. Für die äußere Form ist J. MÜLLER's wurmförmige Asterienlarve (mittleres Entwicklungsstadium) zu Grunde gelegt. Mund und After im Begriff, durchzubrechen. Bezeichnungen wie in Figur 1.

Fig. 6. Längsschnitt durch eine *Antedon*larve (Pentactulastadium Fig. 3), um das Nervensystem der Larve zu zeigen. Vergr. 175. Der Schnitt geht nicht durch die Axe des Tieres, sondern schneidet nur ein Segment heraus, er ist auch etwas schief geführt, doch ist dies für den beabsichtigten Zweck unwesentlich. *C* Cuticula, die die Körperbedeckung bildet. *Nr*¹, *Nr*² Querschnitte des Nervenringes, der im Ektoderm gelegen den Mundtrichter *Mt* umkreist. *Tn* Tentakelnerven, *Wgr*¹, *Wgr*² Querschnitte durch den Wassergefäßring, *L* Leibeshöhle, *Msnch* Mesenchym, *M* Muskeln, *Gk* gelbe Körper.







