

# Ein Fall von Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes.

Von

**Dr. Richard Semon.**

Hierzu Tafel XXIX.

Zu den zahlreichen Fällen <sup>1)</sup> von Scheibenneubildung an spontan abgeschnürten oder gewaltsam abgetrennten Seesternarmen füge ich den Bericht eines neuen hinzu, der manches eigenartige darbietet.

Es handelt sich um ein Exemplar von *Ophiopsila aranea*, das von Herrn SALVATORE LO BIANCO unter Schlamm und Detritus vom Gestade des Posilip bei Neapel aufgefunden und mir freundlichst zu näherer Untersuchung überlassen worden ist.

Das Objekt, das in Alkohol konserviert ist, steht zu meiner freien Verfügung. Dennoch habe ich mich auf eine Untersuchung des unzerschnittenen, unentkalkten Tieres beschränkt. Um das nachzuweisen und aufzuklären, worauf es mir zunächst ankam, reicht diese Methode aus, oder, besser gesagt, man kann mit ihr bis zu einem gewissen Grade einen Wahrscheinlichkeitsbeweis liefern. Darüber hinaus wird man aber, wie ich glaube, auch nicht durch Untersuchung der Weichteile gelangen. Dabei besteht der große Vorteil, daß das Objekt völlig intakt und ein wertvolles Material für den Fall bleibt, daß weitere Fragen sich an die hier

---

1) Eine Zusammenstellung dieser und ähnlicher Fälle, die bis zum Jahre 1878 reicht, findet sich in: E. HAECKEL, Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 30, Supplement, 1878, S. 424—445.

besprochene knüpfen oder auch unabhängig von ihr auftauchen sollten.

Indem ich somit das Objekt in unverändertem Zustande für etwaige spätere Untersucher aufbewahre, habe ich gleichzeitig, was die äussere Form anlangt, den Fachgenossen das ganze Material zu eigener Prüfung an die Hand gegeben, indem ich durch Herrn A. GILTSCH auf Taf. XXIX, Fig. 1 und 2 vergrößerte Abbildungen des Tieres in Rücken- und in Bauchansicht herstellen ließ, die eine vollkommene Portraittreue bis auf Zahl und Lage der kleinsten Stacheln besitzen. Mit bekannter Meisterschaft hat Herr GILTSCH die schwierige Aufgabe gelöst, ein kompliziertes Objekt bei starker Lupenvergrößerung bis in das kleinste Detail genau und naturgetreu wiederzugeben. Figur 3 und 4 stellt normale Exemplare von *Ophiopsila aranea* in Rücken- und Bauchansicht zur Vergleichung dar.

Zunächst ist vorzuschicken, daß kein Zweifel über die Bestimmung der Art als *Ophiopsila aranea* obwaltet. Ich habe zahlreiche Exemplare dieser Spezies in Neapel gesammelt. Dieselben variieren in ihrer Färbung, der Zeichnung der Arme, der Zeichnung der Rückenscheibe und der Schuppenbedeckung der Radialschilder in hohem Maße. Die Abweichungen sind aber durch alle denkbaren Übergänge verbunden. In der von LUDWIG umgearbeiteten dritten Auflage der Synopsis von LEUNIS finde ich S. 926, als charakteristisch für *Ophiopsila aranea* angegeben, daß von den 6 Mundpapillen sich 2 mit ihren Spitzen kreuzen. Bei den von mir in Neapel gesammelten Exemplaren kommt eine derartige Kreuzung vor, ist aber durchaus nicht Regel. Auch finden sich nicht selten nur 4 statt 6 Mundpapillen. Auch die fernere Angabe der Synopsis, daß sich je 2 Füßschuppen finden sollen, ist für meine Exemplare nicht charakteristisch. Meistens ist nur eine, seltener sind 2 Füßschuppen vorhanden. Armstachel finde ich meistens nur bis zu je 6. Nur sehr selten ist ein siebenter Stachel angedeutet. Wir haben also wahrscheinlich in den von mir in Neapel gesammelten Exemplaren von *Ophiopsila aranea* gegenüber der von der Synopsis charakterisierten Form eine wenig scharf ausgesprochene Varietät vor uns.

Wenden wir uns nun zur näheren Untersuchung unseres Objekts, so erhalten wir bei Prüfung des Gesamtbildes zunächst den allgemeinen Eindruck, als ob eine kleine Scheibe mit drei kleinen Armen in die Kontinuität eines größeren Armes einge-

schaltet sei. Dieser Eindruck drängt sich jedem beim ersten Blick auf. Wir haben zu untersuchen, ob er durch eine sorgfältige Prüfung befestigt oder widerlegt wird.

Bezeichnen wir des kürzeren Ausdrucks wegen die Arme der Ophiure in der auf Taf. XXIX, Fig. 1 und 2 vorgenommenen Weise mit den römischen Ziffern I—V, so würden nach der zu prüfenden Auffassung Arm III und V zusammen einen früher einheitlichen Arm vorstellen, in dessen Kontinuität die kleine, noch embryonale Scheibe mit den daraus hervorsprossenden jungen Armen I, II, IV eingeschoben wäre.

Es wäre aber auch noch folgende andere Erklärung des Phänomens möglich, daß einfach die Arme III und V in ihrem Wachstum den drei anderen Armen vorausgeeilt seien. Eine so bedeutende Größendifferenz wie die vorliegende ließe sich auf diesem Wege aber nur durch die Annahme entweder einer Verkümmernng der drei kleineren oder eines übermäßig gesteigerten Wachstums der beiden größeren Arme, also durch pathologische Vorgänge erklären.

Wir hätten demnach zu untersuchen:

- 1) Sind die Arme I, II, IV gleichalterig mit den Armen III und V, oder sind sie jünger als jene?
- 2) Wie verhalten sich die Arme III und V nach Ausbildung und Lage zur Scheibe und den anderen Armen?

Was die erste Frage anlangt, so ist ein pathologisches Zurückbleiben im Wachstum bei den Armen I, II und IV, eine Verkümmernng sehr unwahrscheinlich.

Durch Vergleichung mit jungen normalen Ophiopsilen kann man sich überzeugen, daß die Arme nach Größe und Ausbildung genau zu der Scheibe passen, der sie ansitzen. Es müßte also auch die Scheibe mit verkümmert sein. Nun verhalten sich aber sowohl die Scheibe als auch die Arme selbst ganz wie die Scheibe und die Arme eines sehr jungen Tieres. Die Mundschilder, Madreporenplatte, Armschilder, Papillen und Stacheln ebenso wie auch die Füßchen zeigen durchaus normale, nur eben embryonale oder richtiger jugendliche Zustände. Die Spitze aller drei Arme zeigt das Hervorknospen und die Abschnürung neuer Segmente in derselben Weise, wie wir sie an normalen Individuen und auch an der Spitze des großen Armes III wahrnehmen. Nur der große Arm V zeigt an seiner Spitze pathologische Verhältnisse und Verkümmernng des Wachstums.

Zeigen somit die Arme in keinem ihrem Bestandteile anormale oder pathologische Verhältnisse, so läßt sich aus dem Umstande, daß alle drei genau die gleiche Anzahl von Segmenten besitzen, nämlich 13 deutliche Abschnitte und außerdem eine Spitze, die ihrerseits schon wieder eine Gliederung in 3 Segmente erkennen läßt — aus diesem Umstande läßt sich folgern, daß das Wachstum dieser drei Arme ein vollkommen normales gewesen ist, denn es ist doch mehr als unwahrscheinlich, daß eine Verkümmernng oder Wachstumshemmung sich bei allen drei Armen so bis ins feinste Detail hinein gleichartig geäußert haben sollte. Wir sind vielmehr berechtigt, die drei Arme ebenso wie die Scheibe für normale aber jugendliche Entwicklungszustände zu erklären.

Es bliebe nun noch die Möglichkeit, daß anormale Wachstumsverhältnisse, hypertrophisches Wachstum die abweichende Beschaffenheit der Arme III und V veranlaßt haben könnten.

Auch hier ist zunächst zu konstatieren, daß Schilder, Stacheln und Füßchen dieser beiden Arme sich durchaus verhalten wie die entsprechenden Gebilde normaler und zwar alter Tiere. Die Spitzen beider Arme sind abgebrochen und haben sich regeneriert und zwar diejenige von Arm III in normaler, die von Arm V in anormaler Weise. Um es kurz zu sagen, ist das anormale Ende von Arm V die einzige pathologische Erscheinung, die sich an irgend einem Teile unseres Tieres bei schärfster Nachforschung entdecken läßt. Ich komme darauf noch später zurück. Fassen wir aber zunächst den Arm III ins Auge, so müßten wir annehmen, daß er in derselben Zeit mehr als 25 Segmente nebst der Spitze entwickelt habe, in welcher die Arme I, II und IV nur 13 viel kleinere Segmente nebst der Spitze bildeten. Mehr als 25 Segmente, denn Arm II ist, wie ohne weiteres ersichtlich, hinter dem 8. Segmente abgebrochen gewesen und hat von dieser Stelle ab noch 17 weitere Segmente regeneriert.

Wir müßten annehmen, daß Arm III und wahrscheinlich auch V ein mehr als doppelt so intensives, im übrigen ganz normales Dicken- und Längenwachstum besessen habe als die ebenfalls normal gebildeten, völlig gleichentwickelten drei anderen Arme.

Dagegen spricht aber auch noch folgende Erwägung: Wollten wir uns die Entstehung des uns vorliegenden Tieres in der gewöhnlichen Weise erklären und das Ungewöhnliche an ihm allein auf intensiveres Wachstum der Arme III und V zurückführen, so hätten wir auch diese Arme als Appendices, als Produkte der Scheibe aufzufassen. Die Scheibe enthält den Darm und die Zen-

tralstellen des Nerven- und Gefäßsystems. Ein peripheres Wachsen der Arme unter gleichzeitigem Zurückbleiben der ernährenden Zentralstelle, der Scheibe, ist schwer vorzustellen. Wie stark aber die Scheibe unseres Tieres im Wachstum zurückgeblieben sein müßte, wenn sie wirklich von vornherein die Trägerin der Arme III und V gewesen wäre, das zeigt Fig. 4, auf der die Scheibe einer gewöhnlichen *Ophiopsila* abgebildet ist, deren Armstärke den Armen III und V unseres Objekts entspricht. An der Scheibe unseres Tieres sind übrigens auch von den Bursalspalten, die auf der Scheibe Fig. 4 so deutlich und groß hervortreten, nicht einmal Andeutungen wahrzunehmen.

Alles dieses zusammengenommen macht meiner Ansicht nach die Erklärung des Phänomens durch Differenzen in der Intensität des Wachstums zwar unwahrscheinlich, schließt diese Erklärung aber keineswegs vollkommen aus.

Bei anderen Tieren besitzen wir über die Gesetze des normalen und pathologisch vermehrten oder verminderten Wachstums nur geringe Erfahrungen. Die Pathologie des Menschen aber verfügt über eine Summe von Kenntnissen in dieser Richtung, und dort sind in der That Fälle bekannt, in welchen ein völlig normales vermehrtes (oder vermindertes) Wachstum von peripheren Teilen bei gleichzeitig normalem Wachstum der zentralen Teile beobachtet worden ist (partieller Riesenwuchs, Acromegalie.) Allerdings pflegen sich häufig bei genauer Untersuchung Anomalien der betreffenden Organe in Form oder besonders in Beteiligung der verschiedenen Gewebe bei der Vergrößerung herauszustellen. Doch kommt auch vermehrtes Wachstum mit normaler Beteiligung aller Konstituenten des betreffenden Organs vor.

In unserem Falle, der nach den bisherigen Erörterungen doch immer noch als ein zweifelhafter erscheinen möchte, besitzen wir aber in den Achsenverhältnissen der verschiedenen Arme zueinander und zur Scheibe ein weiteres wichtiges Kriterium, das zusammengehalten mit den besprochenen Größenverhältnissen schwer in die Wagschale fällt.

Bei normalen Seesternen und Schlangensterne bilden, sofern sie fünfarmig sind, je zwei aneinanderstoßende Arme einen Winkel von  $72^{\circ}$ , je zwei nicht aneinanderstoßende also einen Winkel von  $144^{\circ}$ .

Dieses, kleine Schwankungen abgerechnet, sehr konstante Winkelverhältnis ist in unserem Falle nun bedeutend verschoben, und diese Verschiebung kann schwerlich ungezwungen durch die

Annahme von Differenzen in der Wachstumsintensität, sie kann dagegen sehr plausibel durch die andere vorhin erörterte Annahme erklärt werden. Denn die Scheibe selbst ist ganz normal gebildet und keineswegs durch die starke Entwicklung der Arme III und V in einer Weise beeinflusst, daß aus ihr die Verschiebung der Armwinkel resultieren müßte.

Betrachten wir zunächst unser Tier in der Rückenansicht (Fig. 1), so sehen wir ohne weiteres, daß die Wurzelsegmente — auf diese allein ist zu achten — von Arm III und V eine etwas geschweifte Linie, keineswegs einen Winkel von  $144^\circ$  miteinander bilden. Auch bildet Arm IV mit Arm II einen ganz anderen Winkel als mit Arm I.

Einen genaueren Einblick erhalten wir aber erst durch Untersuchung der Bauchansicht. Bei älteren Tieren nämlich, wie sie auf Fig. 3 und Fig. 4 abgebildet sind, werden die Wurzelsegmente in Rückenansicht von der Scheibe verdeckt (vgl. Fig. 4); so erscheinen Täuschungen über die Winkelstellung wie in Fig. 3; denn die Bauchansicht des dort abgebildeten Tieres lehrt, daß auch bei ihm die Wurzelsegmente den gewöhnlichen Winkel bilden. Bei dem monströsen Objekte sind die Wurzelsegmente auch in der Rückenlage noch unbedeckt von der Scheibe.

Einen ganz klaren Einblick gewährt, wie gesagt, erst die Bauchansicht. Aus ihr geht hervor, daß der Achsenwinkel der Arme III und V sich der Geraden nähert. Normalerweise müßte die Achse des Wurzelsegments von Arm V das gegenüberliegende, interradianal gelegene Mundschild halbieren oder wenigstens treffen. Letzteres ist in unserem Falle dadurch gekennzeichnet, daß er die Madreporenplatte trägt.

Wir wir aber sehen, weicht diese Achse statt dessen stark gegen Arm III ab, so daß die Achsen beider Arme einen kaum merklichen Winkel bilden; ja fassen wir die Achsen beider Arme in ihrer Gesamtheit ins Auge, so wird die Einheitlichkeit des ganzen Gebildes noch deutlicher.

Wir sehen unser Tier in einem merkwürdigen Entwicklungszustand. Einerseits ist die ursprüngliche Gleichachsigkeit von Arm V und III noch deutlich wahrzunehmen. Andererseits beginnt sich die für die Echinodermen charakteristische Stellung der Radien zu den Interradien auch zwischen alten Armen und den Teilen der neugebildeten Scheibe herauszubilden. Auf diese Weise liegt Arm III schon dem entsprechenden interradianalen Mundschild genau gegenüber. Andererseits bringt Arm V es noch fertig, die

Verlängerung seiner Achse annähernd in die Achse von Arm III fallen zu lassen und zwar geschieht das durch schiefe Insertion erstgenannten Arms an der Scheibe.

Diese Symmetriestörung hat auch noch andere, weniger scharf hervortretende im Gefolge.

Die Scheibe normaler Tiere pflegt recht symmetrisch gebaut zu sein, Schwankungen von wenigen Winkelgraden abgerechnet, die selbstverständlich sind, da wir es mit organischen Wesen, nicht mit Krystallen oder geometrischen Figuren zu thun haben. Man vergleiche darüber Figur 4. Da die starke Asymmetrie speziell in der Form, wie sie hier vorliegt, durch die Annahme der Neubildung einer Scheibe in der Kontinuität eines Arms sehr gut, durch vermehrtes Wachstum zweier Arme wenigstens in der vorliegenden Form gar nicht erklärt wird, so denke ich, liegt weit- aus die größere Wahrscheinlichkeit auf Seiten der ersteren Annahme, besonders wenn man die schon erörterten Größenverhältnisse mit in Betracht zieht.

Ich will nun kurz ausführen, wie ich mir den Vorgang in seinem Verlauf vorstelle, obwohl sich das Einzelne nur vermuten und kombinieren, nicht streng beweisen läßt.

Das Armstück, das durch die Arme V und III repräsentiert wird, ist so aufzufassen, daß Arm V die mehr zentral, Arm III die mehr peripher oder distal gelegenen Teile eines einzigen abgebrochenen Ophiuridenarms darstellt. Der Arm wäre also an der Spitze von Arm V von dem Muttertier abgebrochen zu denken.

Unter normalen Verhältnissen würde sich nun direkt an der Bruchstelle eine neue Scheibe gebildet haben, wie dies bei vielen Seesternen schon häufig beobachtet ist. In unserem Falle ist dies aber unterblieben und zwar wahrscheinlich deshalb, weil an der Bruchstelle krankhafte, vielleicht septische Prozesse Platz griffen. An der Armspitze von Arm V lassen sich nämlich noch jetzt Zeichen einer Erkrankung erkennen. Nach Bildung der Scheibe hat auch an jener Spitze eine Regeneration, eine Neubildung von Armgliedern begonnen. Jene Armglieder, 10 an der Zahl, zeigen sich indessen unverkennbar mißgebildet. Sie sind im Verhältnis zu ihrem Alter viel zu klein, haben anormale Form und entbehren vollkommen der Anlagen von Stacheln, Füßchen und Füßchenschuppen. Das kann man ohne weiteres durch Vergleichung mit den Armspitzen von I, II und IV und der mit letzteren übereinstimmenden Spitze von Arm III erkennen.

Aus diesem Grunde der Erkrankung der Bruchstelle hat sich meiner Ansicht nach nicht an der Spitze von Arm V, sondern 10 Glieder weiter abwärts die Scheibe zwischen zwei Gliedern des abgebrochenen Arms regeneriert. Vielleicht wundert man sich zunächst darüber, daß die Regeneration an einer so ungewöhnlichen Stelle auftrat und nicht dann schon gleich am anderen, dem distalen Ende, wo der Arm zu dieser Zeit auch abgebrochen, seiner Spitze beraubt war, also am Ende von Arm III. Die Antwort hierauf ist nicht schwer. Weil sich in diesem Fall die Nervenleitung in dem ganzen Arm hätte umkehren müssen. Der Nervenring der Scheibe ist bekanntlich bei allen Echinodermen das physiologische Zentralorgan. Die zentripetalen Fasern des Ambulacralnerven hätten zu zentrifugalen, die zentrifugalen zu zentripetalen werden müssen, wenn das Zentralorgan sich an dem distalen Ende, dem Ende von Arm III regeneriert hätte. Auch so wie der Fall uns vorliegt, hat eine Umkehrung der Leitung in dem 10-gliedrigen proximalen Anteil, der uns jetzt als Arm V entgegnetritt, stattgefunden. Es dürfte dabei das nächstliegende sein, an eine vollkommene Neubildung der Leitung in dem betreffenden Armabschnitt zu denken. Bis jene sich vollzogen hatte, war die Nervenleitung in jenem Armstück gestört oder ganz aufgehoben. Es war deshalb natürlich von entscheidendem Vorteil für das Tier, daß nicht der ganze Arm, sondern ein möglichst kleines Stück jene gewaltige Umwälzung durchzumachen hatte. So ist es vom Standpunkt der größten Zweckmäßigkeit aus leicht, die Neubildung an jener Stelle zu erklären, wenschon wir uns über die dabei thätigen Kräfte und die physiologischen Ursachen selbst vollkommen im Dunkeln befinden.

Die eben dargelegte Anschauung wird auch durch die oben besprochenen Symmetrieverhältnisse bestätigt. Arm III verhält sich genau wie ein Arm, der an seinem zentralen Ende eine Scheibe regeneriert hat, Arm V sitzt dieser Scheibe unsymmetrisch und schief als bloßer Appendix an.

Wahrscheinlich ist gleichzeitig mit dem Abbrechen des Armstücks auch dessen Spitze am Ende von Arm III abgebrochen. In der gleichen Zeit, während derer sich im Verlauf des Armes die Scheibe mit ihren hervorsprossenden drei Armen regenerierte, hat sich auch die Spitze von Arm III regeneriert. Hier haben sich außer der Spitzenknospe 17 Glieder neugebildet, bei den der Scheibe ansitzenden 3 jungen Armen nur 13. Diese Differenz erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, daß in letzterem Falle eben

auch noch Material und Zeit zur Neubildung der Scheibe aufgewendet werden mußte.

Besonders in der Rückenansicht tritt deutlich hervor, daß die vier ersten Segmente der Arme III und V gegen die von der Scheibe entfernten etwas im Wachstum zurückgeblieben sind und die Scheibe dorsalwärts auf sie überzugreifen beginnt. Beides, das Kleinerbleiben der der Scheibe benachbarten Armglieder und die Einbettung der ersten drei bis vier in die Scheibe, entspricht vollkommen den Verhältnissen, wie sie uns bei normalen älteren Tieren entgegentreten und wie sie auf Fig. 4 ersichtlich sind.

Hiermit ist alles erschöpft, was ich über diesen Fall zu sagen hätte. Man wird mich sogar vielleicht tadeln, daß ich so umständlich ein derartiges isoliertes Vorkommnis behandelt habe, aus dem allein sich keinesfalls weitere Schlüsse ziehen lassen, ja dessen Erklärung selbst sich nicht über jeden Zweifel sicher stellen läßt. Ich habe aber nur beabsichtigt, einen Baustein für spätere Untersuchungen zu liefern, die die Frage der Regeneration einmal von umfassendem Standpunkt behandeln werden.

Daß hier noch Fragen von weittragender Bedeutung schlummern, liegt auf der Hand. Ich erinnere nur an die Umkehrung der Nervenleitung in dem Armstück V. Auch ist die Regenerationserscheinung bei einer Ophiuride weit merkwürdiger als bei einer Asteride, da bei ersterer weder Darm noch Geschlechtsorgane in die Arme dringen, sondern auf die Scheibe beschränkt bleiben. Unser Objekt hat also den Darm ganz aus sich selbst heraus ohne Anknüpfung an präexistierende Darmteile neubilden müssen. Unser Tier ist, wie ein Blick auf die unentwickelte Scheibe beweist, die der Bursalspalten ermangelt, noch geschlechtlich unentwickelt. Es würde bei weiteren Untersuchungen ganz besonders darauf zu achten sein, ob abgetrennte Ophiuridenarme, die weder Teile des Darms noch der Geschlechtsorgane in sich bergen, nicht nur die Scheibe regenerieren, sondern auch Geschlechtsprodukte entwickeln können. Die Entscheidung dieser Frage würde für das Problem der Kontinuität des Keimplasmas von Bedeutung sein.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIX.

- Fig. 1. Das beschriebene, in Alkohol konservierte Exemplar von *Ophiopsila aranea* in Rückenansicht bei 10-facher Vergrößerung. Die römischen Ziffern I—V dienen zur Kennzeichnung der Arme.
- Fig. 2. Dasselbe Tier in Bauchansicht bei 20-facher Vergrößerung. *msch* Mundschilder, von denen einer als Madreporienplatte *mdp* dient. *bsch* Bauchschild des Armes, *f* Füßchen, *fs* Füßchenschuppe.
- Fig. 3. Normales Exemplar von *Ophiopsila aranea* in Rückenansicht bei  $9\frac{1}{2}$ -facher Vergrößerung. Dieses Exemplar ist der Armdicke nach jünger als die Arme III und V und älter als die Arme I, II, IV des in den vorigen Figuren abgebildeten Tieres. (An zwei Armen ist die Spitze abgebrochen.)
- Fig. 4. Normales Exemplar von *Ophiopsila aranea*, das seiner Armdicke nach genau den Armen III und V des monströsen Exemplars entspricht. Bauchansicht der Scheibe bei 20-facher Vergrößerung. Die Zeichnung ist nach einem getrockneten Exemplar ausgeführt, deshalb sind die Füßchen *f* geschrumpft. *mdp* Madreporienplatte. *bsp* Bursalspalten.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [NF\\_16](#)

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: [Ein Fall von Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes. 585-594](#)