

Zur Histogenese der *Synapta digitata*.

Von

Karl Reimers, Leipzig.

Mit Tafel XI—XII und 12 Figuren im Text.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Einleitung.

Seitdem JOHANNES MÜLLER Ende der 40er Jahre des vorigen Jahrhunderts gelegentlich eines Studienaufenthaltes am Mittelmeer zum erstenmal jene von ihm „Aurikularia“ benannte pelagische Echinodermenlarve beschrieben hat, ist sie oft wieder Gegenstand der Untersuchung gewesen. Zunächst war es MÜLLER selber, der dieser reizvollen, glasartig durchscheinenden Form gleich in den folgenden Jahren seine Forschertätigkeit zuwandte. Nachdem er die Grundzüge der Entwicklung festgelegt hatte, erschienen von seinem Schüler KROHN einige Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Larve. Nach Veröffentlichung der Untersuchungen KROHNS trat eine Pause von über einem Jahrzehnt ein, ehe die Aurikularia der *Synapta digitata* — als solche war sie inzwischen bestimmt worden — wieder Gegenstand wissenschaftlicher Forschung werden sollte. Erst von der Mitte der 60er Jahre an findet man in der Literatur Mitteilungen über die Ontogenie der *Synapta*. BAUR, KOWALEVSKI und METSCHNIKOFF beschäftigten sich mit der Erforschung der Einzelheiten in der Entwicklung dieser Larve. Aber bereits Ende der 60er Jahre war diese Periode vorüber. Abermals trat eine Pause ein, die diesmal fast anderthalb Jahrzehnt dauerte. Erst zu Beginn der 80er Jahre veröffentlichte SELENKA eine sehr wertvolle Untersuchung über die Ontogenie der *Synapta*. Wenige Jahre darauf erschien die bekannte Arbeit SEMONS, die dem Umfang nach größte aller dieser Abhandlungen. Bereits ein Jahr nach Erscheinen der SEMONSchen Veröffentlichung trat BURY mit einer Arbeit hervor, in der manche Befunde SEMONS berichtigt wurden. Gegen die darauf von SEMON veröffentlichte Erwiderung antwortete BURY Mitte der 90er Jahre mit einer Arbeit, die bis heute die letzte Abhandlung über die Entwicklung der Organsysteme der *Synapta dig.* sein sollte.

Trotz dieser Untersuchungen (die bald in längeren, bald in kürzeren Zwischenräumen erschienen sind), gibt es noch eine Menge teils völlig unklarer, teils nur unsicher bekannter Details. Vor allem war bei allen Betrachtungen die Histologie und Histogenese wenig berücksichtigt worden. Das ist ja auch nicht verwunderlich. Waren doch die meisten Untersuchungen zu einer Zeit angestellt, zu der die mikroskopische Technik noch nicht so vollkommen war wie heute. Die größten Unsicherheiten herrschten über die Histologie und die histologischen Veränderungen in der Entwicklung des Ektoderms. Es fehlten ferner bestimmte Nachrichten über die Entstehung der Otocysten der Synapta. Und schließlich bedurften auch einige Einzelheiten in der Entwicklung des Hydrocöls der endgültigen Feststellung.

Um diese Punkte aufzuklären, wurde ich von Herrn Prof. WOLTERECK in Leipzig aufgefordert, die Entwicklung der Aurikularia von Synapta dig. vor allem in histologischer und histogenetischer Hinsicht zu untersuchen.

Begonnen wurde die vorliegende Untersuchung im Frühjahr des Jahres 1909 an der zoologischen Station in Villefranche-sur-Mer. Die Verwaltung des Laboratoire Russe de Zoologie hatte mir in liebenswürdiger Weise für die Monate März und April einen Arbeitsplatz reserviert, da in dieser Zeit die Aurikularien der Synapta, sowie die dazu gehörigen Tönnchen in überaus großer Menge auftreten. Ich möchte nicht unterlassen, der Direktion des Laboratoriums an dieser Stelle öffentlich meinen Dank für die gewährte Unterstützung auszusprechen.

Zu nicht geringerem Dank bin ich der Verwaltung der zoologischen Station in Neapel und dem Kgl. Sächsischen Ministerium des Kultus und öffentlichen Unterrichts in Dresden verpflichtet. Bei der Verarbeitung des in Villefranche gesammelten Materials stellte es sich heraus, daß ein nochmaliger Aufenthalt an einer Station des Mittelmeeres nötig war, um besonders die älteren Stadien der Synapta-Entwicklung zu erhalten. Ich wandte mich deshalb an die Zoologische Station zu Neapel mit der Bitte um einen Arbeitstisch. Da alle Plätze aber bereits vergeben waren, erklärte sich das Kgl. Sächsische Ministerium sofort bereit, mir an der Station einen Extra-Arbeitstisch einzuräumen. Für diese Zuvorkommenheit spreche ich dem Kgl. Ministerium in Dresden und der Verwaltung der Zoologischen Station in Neapel meinen besten Dank aus.

Material und Technik.

Die zur Untersuchung erforderlichen Aurikularien wurden tagtäglich aus dem Plankton herausgefischt. Die Larve schwimmt stets in aufrechter Stellung im Wasser einher. Diese Stellung wird durch die Kalkkrädchen bewirkt, die sich am unteren Ende im Mesenchym befinden und dieses Ende durch ihre Schwere abwärts ziehen.

Um die im Plankton sehr seltenen Zwischenstadien zwischen Aurikularia und Tönnchen, sowie zwischen Tönnchen und junger *Synapta* in genügender Menge zu erhalten, galt es, Kulturen anzusetzen. Daß mir diese geglückt sind, verdanke ich der liebenswürdigen Unterweisung von Herrn Dr. v. DAVIDOFF in Villefranche, der mir mit Rat und Tat zur Seite stand. Die benutzten Glasgefäße faßten ungefähr einen Liter. In jedem Glas wurden im Durchschnitt zwölf Tiere (im Höchstfall, aber selten, zwanzig) gezüchtet. Es galt vor allem, absolut reine Glasröhren, Pipetten und Gläser zu verwenden und die zuletzt angeführten durch Zudecken vor dem Hineinfallen von Staub zu bewahren. Nachdem ich diese Vorsichtsmaßregeln einmal beobachtet hatte, habe ich keine Mißerfolge mehr zu verzeichnen gehabt. In Neapel, im Frühjahr 1910, habe ich Tönnchen 4 Wochen lang in einem Glas gezüchtet und dabei die Tiere jeden Tag mit einer Glasröhre vom Boden herausgeholt, und unter dem Mikroskop die Fortschritte ihrer Entwicklung kontrolliert. Die mechanischen Reize des Herausholens aus dem Wasser, des Einsaugens in eine Pipette schaden den Tieren gar nichts, wenn die Instrumente nur rein sind. Wenn ich einige Tiere längere Zeit in Gläsern hielt, wurden sie jeden Tag herausgeholt und in einem Ubrschälchen unter der Lupe oder dem Mikroskop auf ihren Entwicklungszustand hin untersucht. Die genügend entwickelten wurden konserviert. Die übrigen wurden wieder in die Gläser gesetzt, nachdem das Wasser vom vorhergehenden Tag durch frisches Seewasser oder durch solches aus dem Aquarium ersetzt war. Niemals hat diese Behandlungsweise, die oft absichtlich etwas rauh ausfiel, einen ungünstigen Einfluß gehabt.

Um junge Synaptiden und Übergangsstadien vom Tönnchen zur jungen *Synapta* zu erhalten, wurden gut entwickelte Tönnchen in die Kulturgläser gesetzt. Nach Schwund der Wimperreifen des Tönnchens, wenn also die Tiere die pelagische Lebensweise aufgeben und zur benthonischen übergehen, wurde in die Gläser etwas Detritus geworfen, der den Tieren zur Nahrung diente.

Leider ist es mir nicht gelungen, junge Synapten mit mehr als fünf Tentakeln zu erhalten. Diese scheinen demnach sehr spät aufzutreten, ein Verhalten, das nach den Angaben von LUDWIG auch für *Cucumaria planci* zutrifft. (Bei dieser Form fanden sich mehr als fünf Fühler erst vom 116. Tage der Entwicklung an.) Wenn die Tiere sich soweit entwickelt haben, daß sie am Ende des Tönnchenstadiums angekommen sind und bereits auf dem Grund leben, fängt man sie dadurch, daß man das Glas auf eine dunkle Unterlage setzt, um die jungen Synapten, die sich als schwer sichtbare, weißliche Pünktchen von der dunklen Unterlage abheben, erkennen und mit einer Glasröhre aufsaugen zu können. Stadien zwischen Aurikularia und Tönnchen wurden dadurch erhalten, daß Aurikularien, an deren Hydrocöl bereits alle 11 Ausbuchtungen vorhanden waren, in die Gläser gesetzt und 24 Stunden sich selbst überlassen wurden. Nach dieser Zeit hatte man dann, je nach dem Alter der betreffenden Larven, die vorher ausgesucht und zur Züchtung verwandt worden waren, Übergangsstadien, die mehr oder weniger zur Aurikulariaform oder zum Tönnchen hinneigten.

Um die Zellgrenzen des Epithels und die Nerven der Aurikularia für Totalansichten zu erhalten, wurde mit 1 %iger Osmiumsäure (Einwirkung bis zu 24 Stunden) konserviert. In sämtlichen übrigen Fällen wurde ein Sublimatgemisch, wie es WOLTERECK empfiehlt, angewandt. (1 Teil konz. Sublimat in dest. Wasser, 1 Teil 96 %iger Alkohol, 0,2 Teile Eisessig, einige Tropfen konz. Formol.) Darauf Behandlung mit Jodtinktur usw. Für Totalpräparate wurde mit Parakarmin nach MAYER gefärbt. Um bei Schnittserien eine ganz genaue Orientierung zu erhalten, wurden die Objekte in Nelkenölkollodium orientiert und dann in Paraffin eingebettet. Als vorteilhafteste Schnittdicke erwies sich 4μ . Gefärbt wurden sämtliche Schnitte ausschließlich mit sehr alten Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, wodurch eine geradezu ideale Differenzierung der Bindegewebs-, Muskel-, Nerven- und Drüsen-elemente erzielt wurde.

Die Aurikularia.

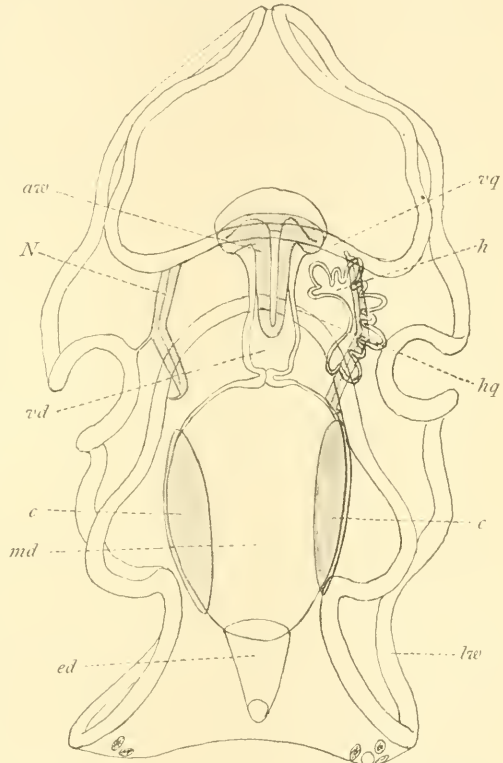
Form und Farbe.

Wenn ich an dieser Stelle eine kurze Beschreibung der Form des Aurikulariakörpers gebe, so tue ich das nur der Vollständigkeit und des Zusammenhanges wegen. Es hätte weder

Zweck, die alten Beschreibungen zu wiederholen, noch würde es sich empfehlen, eine vollständige neue, in Einzelheiten gehende Beschreibung zu liefern, da die Körperform der Aurikularia durch die Berichte der früheren Autoren, vor allem durch die morphologischen Arbeiten von MORTENSEN, hinreichend bekannt ist.

Die Gestalt der ausgebildeten Aurikularia — denn mit diesem Stadium soll diese Untersuchung einsetzen — gleicht im allgemeinen der einer

flachen, rechteckigen Schachtel. Auf den Kanten dieser Schachtel verläuft die sog. post- oder aborale oder longitudinale Wimperschnur, deren gewundener Verlauf der Aurikularia eben ihr charakteristisches Aussehen verleiht (s. Textfig. 1). Die beiden schmalen Längsseiten der Schachtel sind gegen das Innere eingezogen und bilden also Rinnen. Die obere schmale Querseite ist pyramidenförmig zugespitzt, die untere an den beiden Seiten nach unten gebogen, so daß zwei Zipfel entstehen, in denen die Kalkkörper liegen¹⁾. Die beiden flachen Seiten der Schachtel entsprechen der Bauch- und Rückenseite der Auri-



Textfig. 1. Aurikularia. *arw* adovale Wimperschnur; *c* Cölomtasche; *ed* Enddarm; *h* Hydrocöl; *hq* hinterer Quersaum; *lw* longitudinale Wimperschnur; *md* Mitteldarm; *N* Nervenleiste; *vd* Vorderdarm; *vq* vorderer Quersaum. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

kularia. Auf der Ventralseite befindet sich eine tief eingezogene Partie, das sog. Mundfeld, das sich bei allen Aurikularien findet. Es wird rechts und links von den beiden stumpfwinkligen Nerven-

1) Über Anzahl und Verteilung der Kalkkörper vgl. LUDWIG 1889—1892, p. 267 f.

leisten, oben und unten von den als „vorderer und hinterer Quersaum“ bezeichneten Teilen der postoralen Wimperschnur begrenzt.

Bei der *Auricularia nudibranchiata* von den kanarischen Inseln beschreibt CHUN diese beiden Teile der Wimperschnur, die er als „vorderer und hinterer Ventralteil“ bezeichnet, folgendermaßen¹⁾:

„Bei den jüngeren Larven verstreicht das Mundfeld — abweichend von dem Verhalten der sonstigen Aurikularen — in fast parabolischem Schwung zu den Seitenfeldern, und demgemäß beschreiben die zugehörigen Abschnitte der Wimperschnur (sie seien als vorderer und hinterer Ventralteil bezeichnet) parabolische Kurven, deren Konvexität nach vorn gewendet ist.“

Durch diese Angabe setzt CHUN die Form des Mundfeldes der *Auricularia nudibranchiata* in Gegensatz zu der der übrigen Aurikularen. Ich glaube entschieden, daß er damit zu weit geht. Seit JOHANNES MÜLLER wissen wir, daß das Mundfeld aus einer H-förmigen Vertiefung der Ventralseite hervorgeht. Der mittlere Querstab des H entspricht dem Mundfeld. Bei älteren Aurikularen habe ich nun ohne Ausnahme bemerkt, daß stets der vordere und hintere Quersaum einen gebögenen Verlauf nehmen. Bei keiner der von mir beobachteten Larven — und deren sind nicht wenige — habe ich eine gerade Begrenzung des Mundfeldes gesehen. CHUN hat bei *Auricularia nudibranchiata* darauf hingewiesen, daß die tiefen Seitenrinnen dieser Larve in primitiver Form schon bei der *Auricularia* von *Synapta digitata* vorkommen (da bei der *Synapta*-Larve die Seitenfelder eingezogen sind). Wenn er nun den auffallenden parabolischen Verlauf des Mundfeldes der *Auricularia nudibranchiata* beschreibt, so ist diese Art des Verstreichens dadurch zu erklären, daß die Krümmung der beiden Quersäume, wie wir sie ebenfalls in primitiver Form schon bei der Larve von *Synapta* finden, in allerdings sehr bedeutendem Maße zugenommen hat. Ein grundsätzlicher Unterschied in der Art und Weise des Verlaufes des Mundfeldes bei den verschiedenen Aurikularen besteht also nicht.

Am oberen Rande des Mundfeldes in der Mitte befindet sich der Mund, der ja auch diesem Teil den Namen gegeben hat. Der Darm gliedert sich bekanntlich in drei Teile: in Vorder-, Mittel- und Enddarm. Jeder dieser Teile ist von dem anstoßenden durch eine scharfe Striktur getrennt. In den Vorderdarm

1) Vgl. CHUN, *Auricularia nudibranchiata*, p. 57.

hängt die sog. „adorale Wimperschlinge“¹⁾ hinein, auf die ich später noch zurückkommen werde. Um den After befindet sich ein Kranz feiner Wimpern, den schon SEMON¹⁾ beobachtet hat.

Die Farbe der Aurikularia ist glashell. Man kann mit wunderbarer Deutlichkeit die einzelnen Organe im Innern des Larvenkörpers sehen, wie denn auch die früheren Forscher höchst selten abweichende Angaben über den Bau der Aurikularia gemacht haben. Diese Durchsichtigkeit nimmt erst beim Verlassen des Auriculariastadiums ab, da die einzelnen Organe sich zusammendrängen und so den Einblick in die Entwicklungsvorgänge hindern. Die Meinungsverschiedenheiten der Zoologen treten denn auch tatsächlich beim Beschreiben derjenigen Stadien erst auf, die den Zustand der Aurikularie bereits aufgegeben haben.

Betrachtet man die Wimpersehnur einer lebenden Aurikularie mit starker Vergrößerung und stellt mit der Mikrometerschraube auf die Mitte ein, so sieht man, daß im Innern der Wimpersehnur sich ein schmaler, gefärbter Saum befindet, der sich parallel zur Oberfläche dicht unter den Wimpern durch die ganze Wimpersehnur hinzieht. Die Farbe dieses Saumes, der der einzige gefärbte Teil an der Aurikularia ist, ist bräunlich. Beim Konservieren mit dem von mir benutzten Sublimatgemisch wurde die Farbe ausgezogen.

Der feinere Bau.

Die longitudinale Wimpersehnur.

Nach SEMON, dem wir die einzige Mitteilung über die Histologie der Wimpersehnur der Aurikularia verdanken, enthält diese rundliche, kurze Wimpern tragende Zellen, von denen jedoch nur die an der Oberfläche liegenden als tätig ausgesprochen werden können. Über die Funktion der tiefer liegenden Zellen spricht sich SEMON nicht aus.

Im allgemeinen stimmt diese Angabe. Betrachten wir den Querschnitt der longitudinalen Wimpersehnur, so finden wir, daß sie aus langen, etwa spindelförmigen Zellen besteht. Die Anzahl der Zellen, die man auf einem Querschnitt sieht, ist durchschnittlich zwölf. Doch kann diese Zahl um einen nicht zu großen Betrag nach oben oder unten differieren (s. Fig. 5, Taf. XII). Die Kerne haben elliptische Gestalt und liegen dicht beieinander. Ihre längere Achse ist meistens radial gestellt. Ungefähr die Hälfte dieser Zellen, nämlich die an der Oberfläche liegenden,

1) SEMON, 1888.

tragen Wimpern. Diese letztere Tatsache hat SEMON richtig erkannt. Die übrigen, nicht wimpernden Zellen liegen tiefer, oft mit ihrem oberen Ende zwischen die wimpernden Zellen eingeklemt, und dienen auf einem späteren Stadium, wie ich zeigen werde, als Reservematerial. Sie sollen deswegen Reservezellen heißen. Von den Kernen der Wimperzellen gehen feine Fasern aus, die sich in geringer Entfernung von jenen zu Stäbchen verdicken, die sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färben. Die Stäbchen stehen, wenn man einen Längsschnitt betrachtet, parallel (s. Fig. 12, Taf. XII), auf einem Querschnitt konvergieren sie (s. Fig. 5, Taf. XII). Die Stäbchen ziehen sich in eine Spitze aus und entsenden von dieser aus dünne, gerade Fasern, die sich in die Wimpern außerhalb des Aurikulariakörpers fortsetzen. In der Wimpernschnur können also zwei Komplexe unterschieden werden: Der tiefer liegende und breitere Kernkomplex, der aus den oberflächlicheren Wimper- und den darunter befindlichen Reservezellen besteht; und der oberflächlichere und schmalere Faserkomplex, der den typischen Bau aufweist, wie er an den Wimperorganen anderer Tiere beschrieben worden ist. Im Anschluß an die zahlreichen Angaben über die gleiche Struktur bei Flimmerepithelien benennen wir die von den Kernen ausgehenden Fasern als Binnenfasern. Darauf folgt die Schicht der Basalstäbchen, und darauf die Endfasern. Die Basalstäbchen sind diejenigen Teile der Wimpernschnur, die im Leben die erwähnte braune Farbe aufweisen.

Die Nervenbänder.

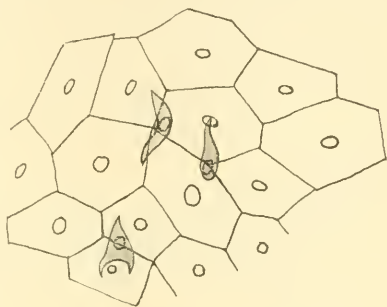
Betrachten wir einen Querschnitt durch die beiden Nervenstreifen, so finden wir diese zusammengesetzt aus zwei parallelen Reihen von Zellen. Jede Zelle hat einen länglichrunden Kern und weist auf ihrer nach Innen gelegenen Seite feine Fasern auf, die in der Längsrichtung der Nervenstreifen verstreichen. Von den Kernen gehen, wie bei den Zellen der longitudinalen Wimpernschnur, Ausläufer bis an die Zellgrenze. Diese Ausläufer weisen aber nicht eine Differenzierung in verschiedene Fasern und Stäbchen auf, sondern verlaufen als homogene Gebilde von den Kernen bis zu den Wimpern außerhalb des Zellkörpers (s. Fig. 16, Taf. XII).

Das Plattenepithel.

Außer von diesen Zellen der Wimpernschnur, welche auf den vorspringenden Kanten der schachtelförmigen Aurikularia verläuft, wird die Oberfläche der Larve vor einer anderen, und zwar völlig

verschiedenen Art von Zellen eingenommen: von einem typischen Plattenepithel (s. Textfig. 2). Diese Zellen, die die Fläche zwischen der Wimperschnur bedecken und unmittelbar an deren Zellen anstoßen, haben den weitaus größten Anteil an der Oberfläche der Aurikularia. Betreffs dieser Zellen stellt SEMON die Behauptung auf, sie wäre degeneriert, da ihre Kerne nicht mehr nachweisbar wären. Sie würden durch eine darunter befindliche zusammenhängende Zellschicht mesenchymatischer Herkunft ersetzt¹⁾.

Gegen diese Darstellung wandte sich CHUN²⁾. Er schreibt: „Wohl aber muß ich mit Entschiedenheit bestreiten, daß das larvale Ektoderm einer Degeneration anheimfällt. Nicht nur bei zahlreichen mit Überosmiumsäure konservierten Larven der *Synapta*, die ich in früheren Jahren in Neapel sammelte, läßt sich mit aller wünschenswerten Klarheit das ektodermale Plattenepithel nachweisen . . . Die polyedrischen Zellgrenzen sind . . . bei den mir vorliegenden *Synapta*-Larven von 0,8—1,2 mm Größe scharf nachweisbar, und die scheibenförmigen Kerne mit ihrem bei Osmiumbehandlung häufig unregelmäßig gebuchteten Rande heben sich scharf inmitten der Zellen von dem Plasma ab. Im Mittel messen die Zellen bei *Synapta*-Larven 0,04—0,05 mm, ihre Kerne 0,01 mm. Unter ihnen trifft man hier und da die charakteristischen, verästelten Bindegewebszellen der Gallerte . . .; über ihnen ist eine degenerierte Zellenlage, welche nur noch ihre Konturen erkennen läßt, nicht nachweisbar.“



Textfig. 2. Polyedrisches Plattenepithel mit darunter befindlichen Wander-Mesenchymzellen. SEIBERT Obj. 5. Ok. 0.

Diese Angabe kann ich nur bestätigen. Die nebenstehende Textfigur zeigt die Zellen des Plattenepithels, die ich nach einem Präparat gezeichnet habe, das ich der 24stündigen Einwirkung einer einprozentigen Osmiumsäurelösung ausgesetzt hatte. Es ist sogar möglich, die Zellgrenzen, wenn auch mit Mühe, am lebenden Tier zu sehen, wenn man recht stark abblendet. Desgleichen ist der deutlich ausgeprägte, runde, mittelständige Kern am lebenden

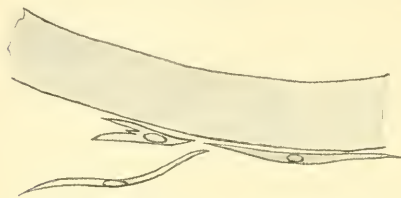
1) SEMON 1888.

2) CHUN 1896, p. 59.

Material sehr gut nachzuweisen. Wie man sieht, haben die Zellen des Plattenepithels vorwiegend sechseckige Konturen, doch sind auch fünfeckige häufig. Die Grenzen der Zellen sind vollkommen gerade. SEMON hat in seiner Arbeit merkwürdig verzerrte Gebilde als Zellen des Plattenepithels dargestellt¹⁾. Diese Zeichnung entspricht nicht der Wirklichkeit. Der Behauptung SEMONS, das Plattenepithel war degeneriert, muß also mit aller Entschiedenheit widersprochen werden.

Mesenchym.

Desgleichen stimmt — wie auch CHUN sagt — die Angabe SEMONS nicht, daß sich unter dem abgestorbenen Plattenepithel eine zusammenhängende Schicht aus lebenden Zellen mesenchymatischen Ursprungs gebildet habe, welche das abgestorbene Ektoderm ersetzen sollte. Wir finden allerdings unter dem polyedrischen Ektoderm vereinzelte Mesenchymzellen, doch treten sie nur in geringer Zahl auf und bilden weder unter dem Platten-



Textfig. 3. Wandermesenchymzellen der Wimperschnur anliegend.

epithel noch unter den Wimperschnüren — wie SEMON behauptet — eine kontinuierliche Schicht. Sie haben einen sehr stark lichtbrechenden Kern und um diesen herum sehr wenig Protoplasma (s. Textfig. 2 und 4). Sie sind weiter nichts als Wandermesenchymzellen, welche sich zufällig dem Ektoderm angelagert haben.

Dieselben Zellen findet man mitunter den Wimperschnuren anliegend. Man sieht dann langgestreckte Zellen, die sich der Wimperschnur innen anlegen (s. Textfig. 3). Doch wird gerade der größte Teil von ihr nicht von jenen Zellen begleitet, sondern ist nackt. Wenn also nach SEMON die Wimperschnur und die Nervenbänder auf ihrer ganzen Länge von „Mesenchymscheiden“ umgeben sein sollen, so muß ich besonders betonen, daß diese Gebilde nicht existieren. Auch auf Schnitten nimmt man nichts davon wahr.

Außer den Mesenchymzellen dieser Art finden wir noch vereinzelte Wanderzellen, welche amöboid beweglich sind. Ihr Kern

1) SEMON 1888, Tafel V, Fig. 7.

ist von wenig Protoplasma umgeben. Die Zeichnung wird besser als Worte die Bewegungen der Zellen klar machen (s. Textfig. 4).

Kalkkörper.

Die Mesenchymzellen kommen ferner in Betracht als Bildner der Kalkkörper, nämlich der Glieder des Kalkringes am Hydrocöl, der Kalkrädchen und -kugeln am unteren Ende der Larve, und der Madreporenplatte am Steinkanal. Die Bildung der Kalkrädchen hat CHUN in ausgezeichneter Weise in seiner Arbeit „*Auricularia nudibranchiata*“ geschildert. Er faßt das Ergebnis seiner Untersuchung dahin zusammen, daß „Zellen der Gallerte einen homogenen Sekretballen ausscheiden, welcher durch eine Membran von der Umgebung sich scharf abgrenzt. Durch eine komplizierte Faltung dieser Membran wird die Form des späteren Kalkrädchens scharf vorgezeichnet und in dieses organisch vorgebildete Modell erfolgt, wie in eine Matrize, der Guß der Hartteile“¹⁾. Wegen Einzelheiten verweise ich auf jenen Bericht. Hinzuzufügen habe ich den Mitteilungen CHUNS nichts²⁾.

Was die Entstehung des Kalkringes anbetrifft, so werden bekanntlich am Hydrocöl zuerst fünf Kalkstücke auf der dorsalen Seite von den Mesenchymzellen abgeschieden. Zwischen diesen primären Kalkstücken werden während des Larvenstadiums



Textfig. 4. Wanderzellen in Zwischenräumen von 2 zu 2 Minuten nach dem Leben gezeichnet.

fünf weitere gebildet, so daß damit die volle Zahl erreicht ist. Die Bildung des Kalkringes aus Mesenchymzellen ist allgemein anerkannt. Meinungsverschiedenheiten bestehen aber betreffs Entstehung der Madreporenplatte.

Die früheren Forscher, JOH. MÜLLER, KOWALEWSKY, SELENKA, METSCHNIKOFF, SEMON stimmen bei aller Verschiedenheit ihrer Ergebnisse darin überein, daß ebenso wie der Kalkring die Madreporenplatte am Steinkanal von Mesenchymzellen gebildet wird. Diese treten am Steinkanal als eine „schaumige Masse“³⁾ auf, innerhalb deren die Kalkplatte ihre Entstehung nimmt. Sie haben dabei aber alle die Bildung einer linksseitigen Ausstülpung am

1) CHUN 1896, p. 73.

2) Über Anzahl und Verteilung der Kalkkörper vgl. LUDWIG 1889—1892, p. 267.

3) METSCHNIKOFF 1869.

Steinkanal übersehen, die erst durch die Untersuchungen von BURY nachgewiesen wurde. Nach BURY entsteht nun die Madre-porenplatte aus dieser Ausbuchtung des Steinkanals, der „Madre-porenblase“, wie sie LUDWIG bei *Cucumaria* genannt hat. Die Bildung der Madre-porenblase erfolgt nach BURY in so eigen-artiger Weise, daß ich seinen Bericht hier wörtlich anführe¹⁾:

There, after the separation of the posterior body-cavities, the anterior portion of the coelom forms a small, pearshaped, thin-walled vesicle, from wick a short tube with thicker walls („pore-canal“) runs to the exterior. Then the lefet wall of the vesicle thickens and presently produces the rudiments of the radical canals and tentacles; but the walls of the dorsal portion, into wick the pore-canal opens, still remain thin. Shortly befor metamorphosis this thin-walled portion becomes constricted and divided into two, the smaller of wick remains in connection with the thick-walled portion and forms the inner wall of the hydrocoel; while the other one (the dorsal), wick is LUDWIG's „Madre-porenblase“, is, in my opinion, the homologue of the anterior body-cavity in other Echinoderms. The two cavities are rapidly pushed asunder by the formation of a second thick-walled tube, wick almost immediatly becomes continous on one sid of the „Madre-porenblase“ with the pore-canal. This new tube I regard as the true water-tube, though LUDWIG, under the name of „Steinkanal“, confuses it with te pore-canal“.

Gegen diese Mitteilungen sprechen schon die Beobachtungen von LUDWIG an *Cucumaria*²⁾. Was LUDWIG an *Cucumaria* festgestellt hat, gilt nach meinen Befunden für *Synapta*. Auch bei den jüngsten Aurikularien, die ich untersucht habe, habe ich von solchen Vorgängen, wie sie BURY beschreibt, nichts bemerkt. Ich muß mich ganz entschieden auf den Standpunkt der übrigen Forscher stellen: Auf der linken Seite des Steinkanals bildet sich eine Ausbuchtung. Um diese legen sich Mesenchymzellen. An dem vordersten Teil der Ausbuchtung bricht das Epithel durch, so daß eine Öffnung entsteht, die durch die vorgelagerten Mesenchymzellen verschlossen ist (s. Fig. 17, Tafel XII). Vor der Öffnung wird durch die skelettogenen Mesenchymzellen die Madre-porenplatte gebildet. Die Zellen besitzen einen dünnen Proto-plasmamantel und weisen im übrigen im Innern eine große Vakuole

1) BURY 1895, p. 53 f.

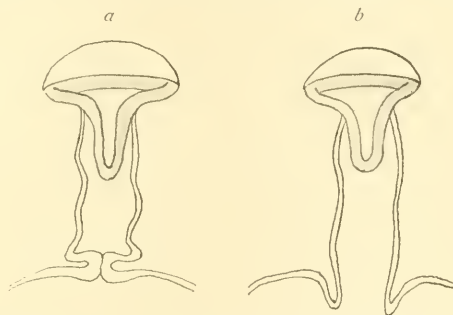
2) LUDWIG 1891, Bd. XXXII, p. 7.

auf, die Kalk gelöst enthält. Diese Flüssigkeit dient als Baumaterial für die zu bildende Madreporenplatte. Der Umstand, daß die Zellen nur am Rande Protoplasma aufweisen, hat METSCHNIKOFF veranlaßt, die Zellenansammlung mit „einer schaumigen Masse“ zu vergleichen. Die Abbildungen, die BURY von dem Steinkanal und der Madreporenblase gibt, sind mit Ausnahme der Fig. 25 seiner zweiten Abhandlung (1895) nicht zutreffend. Die Ausbuchtung am Steinkanal hat also nicht die Berechtigung, als „anterior body-cavity“ angesehen zu werden, da sie erst sekundär am Steinkanal entsteht.

Muskulatur.

Die Mesenchymzellen treten noch in einer vierten Art auf: als Bildner der Muskulatur des Vorderdarms. Die Ringmuskeln sind schon lange bekannt. Auf die Längsmuskeln hat zuerst SEMON hingewiesen. Die Fasern kreuzen sich im rechten Winkel und erzeugen die ziemlich regelmäßigen Bewegungen des Vorderdarms. Die Längsausdehnung wird durch die Ringmuskeln, das

Zusammenziehen, und damit das Erweitern des Darmabschnittes durch die Längsmuskeln bewirkt. Den Ruhezustand zeigt Textfig. 5a. Da der Darm zu lang ist, muß ein Teil, wie ersichtlich, zu einer ringförmigen Falte zusammengeschlagen werden. Die gegenüberliegenden Wände des



Textfig. 5. Schema der Vorderdarmbewegung. *a* im Ruhezustand; *b* ausgestreckt.

Vorderdarmrohres werden bei dieser Faltung so nahe aneinandergepreßt, daß keine Öffnung mehr bleibt. Ziehen sich die Ringmuskeln zusammen, so wird die Falte in den Mitteldarm hineingestülpt und es entsteht eine Öffnung (siehe Textfig. 5). Durch diese wird infolge der Darmbewegung die ganze Wassermasse, die sich im Vorderdarm befand, mit allen darin enthaltenen Nahrungsbestandteilen in den Magen gepumpt.

Die adorale Wimperschnur.

Die Nahrungspartikel sammeln sich an durch den Schlag der von SEMON entdeckten und für alle Echinodermlarven nachgewiesenen adoralen Wimperschnur, die in den Vorderdarm

hineinhängt (s. Textfig. 1 und Fig. 13, Taf. XII). Das obere Ende von diesem erweitert sich plötzlich beträchtlich und bildet die sog. „Mundkuppel“. Da, wo die Erweiterung des Vorderdarmrohres zur Mundkuppel ansetzt, befindet sich die adorale Wimpersehnur. Sie bildet einen Kreis, der vorn, d. h. an der ventralen Seite, nicht ganz geschlossen ist. Hier biegt die Schnur nach unten um und bildet die beiden parallel verlaufenden Schenkel die sich am unteren Ende in einem kurzen Bogen — vgl. SEMONS Ausdruck „Wimperschlinge“ — vereinigen. CHUX hat diese Vereinigung der beiden Schenkel der adoralen Wimpersehnur verneint. Sie sollen nach ihm frei enden. Doch kann man mit einiger Mühe sehen, daß die beiden Schenkel nach innen zu am unteren Ende sich abflachen und miteinander verschmelzen (s. Textfig. 1). Vor allem stimmt aber der histologische Bau dieses kurzen Verbindungsstückes vollkommen mit dem der übrigen Wimpersehnur überein (s. Fig. 15, Taf. XII).

Die adorale Wimpersehnur, die nach den früheren Autoren ektodermalen Ursprungs ist, hat einen der postoralen Wimpersehnur sehr ähnlichen Bau. Der Hauptunterschied ist der, daß alle Reservezellen fehlen. Die adorale Wimpersehnur besteht ausschließlich aus Wimperzellen, die in einer Schicht parallel nebeneinander angeordnet sind. Infolge dieser Anordnung in einer Schicht besteht die Wimpersehnur aus bedeutend weniger Zellen als ein gleich großer Abschnitt der longitudinalen Schnur. Das ist auch der Grund dafür, daß, wie CHUX angibt, die Schnur sich bei Behandlung mit Osmiumsäure nicht so stark schwärzt wie die longitudinale Schnur. In den Zellen unterscheidet man zunächst eine Reihe parallel gestellter, elliptischer Kerne, von denen feine Fasern ausgehen, die zu einer Stäbchenschicht hinführen. Von diesen führen feine Fasern zu den Wimpern. Diese sind bedeutend länger als diejenigen der postoralen Wimpersehnur. Man könnte sie eher als Geißeln bezeichnen. Wegen des übereinstimmenden Baues in dem Faserkomplex der ad- und der postoralen Wimpersehnur können wir bei beiden auch dieselben Bezeichnungen verwenden. Wir haben dann also auch hier Binnenfasern, Basalstäbchen und Endfasern.

Der Darm.

Einen Querschnitt durch den übrigen Teil des Vorderdarmes zeigt Fig. 14, Taf. XII. Die Zellen des Vorderdarmrohres springen abwechselnd vor und buchten sich ein, so daß eine Anzahl von

Wülsten entstehen, die voneinander durch Rinnen geschieden sind. Die Wülste ziehen parallel von oben nach unten. Desgleichen die dazwischen befindlichen Rinnen. Sie haben den Zweck, die Wassermasse mitsamt den Nahrungsbestandteilen, die durch den Vorderdarm in den Magen gepumpt werden, direkt nach abwärts zu leiten.

Wie bereits erwähnt, sind die drei Darmabschnitte durch sehr charakteristische Strikturen voneinander getrennt. Die schon erwähnte ringförmige Falte trennt Vorder- und Mitteldarm. An der Grenze von Mittel- und Enddarm bildet die Wandung eine Duplikatur.

Das Magenepithel stellt ein gleichmäßig flaches Pflasterepithel dar. Die Zellen weisen kleine, kurze, pseudopodienähnliche Fortsätze auf und haben dicht beieinander liegende Kerne (s. Fig. 19, Taf. XII). Der Enddarm ist mit einem vollkommen gleichmäßigen Pflasterepithel ohne jegliche Vorsprünge ausgekleidet. An der Öffnung des Enddarms, am After, findet sich ein Kranz feiner Wimpern, den schon SEMON erwähnt. Die Zellen, die die Wimpern tragen, weisen in ihrem Innern nicht den verwickelten Bau der Zellen der post- und adoralen Wimpernschur auf.

Physiologie der larvalen Organe.

Es ist auffällig, daß sich in dem gesamten Darmverlauf keine Drüsenzellen finden. Einer etwaigen Annahme, daß die Larven überhaupt nichts fressen könnten, da ihr Magen nicht zum Verarbeiten von Nahrungsstoffen eingerichtet wäre, steht die Tatsache gegenüber, daß die Aurikularien andauernd wachsen und die von SEMON angegebene Größe von 1,7 mm sehr häufig erreichen. Die Theorie von PÜTTER, daß pelagische Planktontiere sich von Stoffen nähren, die im Meerwasser gelöst enthalten sind, ist wohl durch neuere Untersuchungen zu stark erschüttert, als daß sie als Erklärung des Wachstums der Aurikularia in Betracht käme. Es muß also eine Ernährung auf anderem Wege stattfinden. In der Tat nährt sich die Aurikularia von den kleinsten Bestandteilen des Mikroplanktons, die von LOHMANN als „Nannoplankton“ bezeichnet worden sind. Ich fand bei meinen Untersuchungen im Magen der Aurikularia zahlreiche, meist farblose Körperchen, deren nähere Bestimmung ich leider unterlassen habe. Nur einmal habe ich mit Bestimmtheit einen kleinen *Coscinodiscus* feststellen können. Die Nahrungspartikel — ich vermute, es werden hauptsächlich

kleine Algen, Protozoen und allerhand Sporen sein — sammeln sich durch den Geißelschlag der adoralen Wimperschnur im Vorderdarm an und werden durch die beschriebenen Pumpbewegungen in den Magen befördert. Hier werden sie von den pseudopodienähnlichen, amöboidbeweglichen Fortsätzen des Plasmas der Magenzellen ergriffen, ausgesogen und verdaut. In den Pseudopodien konnte ich mitunter Nahrungsvakuolen nachweisen (s. Fig. 19*b*, Taf. XII); auch sah ich an gefärbten Schnitten in den Fortsätzen der Magenzellen Anhäufungen von allerlei Körnchen, die ich nur als Reste von Nahrungspartikeln auffassen kann. Die unverdaulichen Überreste werden einfach von den Zellen wieder ausgestoßen, und durch den After oder den Vorderdarm entfernt. Larvale Exkretionsorgane sind nicht vorhanden. Desgleichen entbehrt die Aurikularia besonderer Atmungsorgane, da der Sauerstoff des Meerwassers ohne weiteres durch die zarte Leibeswand des Tieres hindurch diffundieren kann. Ich kann die Meinung nicht teilen, daß die adorale Wimperschnur der Respiration dienen soll. Sie hat vielmehr den Zweck, Nahrung herbeizustrudeln. Die longitudinale Wimperschnur dient der Ortsbewegung des ganzen Tieres.

Die übrigen, aus früheren Arbeiten hinreichend bekannten Organe der Aurikularia will ich nur kurz erwähnen. Auf der linken Seite der Larve neben dem Vorderdarm liegt das Hydrocöl. Dieses — anfangs ein einfaches Bläschen durch den Steinkanal nach außen mündend — bildet fünf Hervortreibungen: Die späteren Tentakel der Synapta. Zwischen je zwei benachbarten Ausbuchtungen, sowie rechts und links außerhalb neben den beiden äußersten Ausbuchtungen, entstehen alsdann je eine, zusammen also sechs weitere Vorstülpungen, von denen die obersten fünf zu den Radiargefäßen, die unterste sechste zu der POLischen Blase sich entwickeln. Der Steinkanal mündet adradial zwischen dem 3. und 4. Tentakel¹⁾ und trägt an seiner linken Seite die schon beschriebene Madreporenblase. Rechts und links neben dem Mitteldarm liegen die beiden Cölomtaschen, deren Wandungen ein einfaches, abgeflachtes Pflasterepithel mit zahlreichen Kernen darstellen und nur einen schmalen Raum zwischen sich lassen.

Soweit die übereinstimmenden Berichte der früheren Forscher bis SEMON.

1) BURY 1895, Fig. 14, Tafel IV.

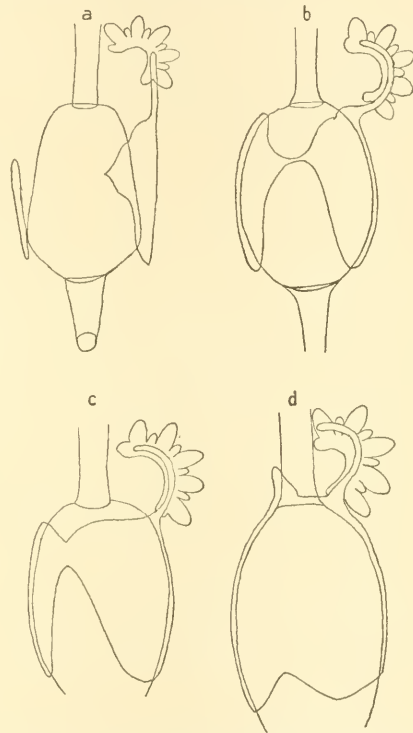
Die Cölome.

An diesen beiden Cölomtaschen spielt sich nunmehr ein Vorgang ab, der allen früheren Forschern bis auf BURY entgangen ist. Dieser Forscher sagt ¹⁾:

Now a small finger-like process is pushed out from the anterior end of the left cavity, which very soon meets the posterior end of the hydrocoel, and grows forward along its ventral surface. This process — has no fellow on the right side.

Diese Beschreibung stimmt im allgemeinen. Das linke Cölom bildet an der oberen Seite in der Mitte eine Ausbuchtung, die sich rasch zum finger-like process ausbildet. Dieser fingerähnliche Fortsatz, der einen länglichrunden Querschnitt hat, wendet sich schräg nach oben und hinten, bis er sich der ventralen Seite des Hydrocöls anlegt, und wächst nun bogenförmig, konzentrisch zu der inneren konvexen Seite des Hydrocöls weiter (s. Textfig. 6b). Im weiteren Verlauf der Entwicklung gibt BURY diesem finger like process den Namen oral cavity. Zugleich beginnen die beiden Cölomtaschen sich zu nähern. BURY beschreibt den Vorgang wie folgt ²⁾:

We noticed in *Auricularia* another process of the left body-cavity overlapping the anterior end of the right body-cavity on the ventral side. This process increases rapidly in size — and may be called the „ventral horn“ of the left body-cavity. It grows rapidly round the right side of the oesophagus, on to the dorsal surface. The wall separating it from the right body-cavity very soon breaks down.



Textfig. 6. Entwicklung des Schlundsinus und Verschmelzen der Cölome.

1) BURY 1895, p. 48.

2) BURY 1895, p. 61.

An dieser Schilderung ist einiges zu berichtigen. Das linke Cölom, welches den finger-like process bildet, zieht sich ventral in eine Spitze aus, die der Mitte der ventralen Seite des Magens zustrebt. Vorläufig liegt das rechte Cölom nach vollkommen unverändert an seiner Stelle. Plötzlich aber zieht sich am rechten Cölum die ventrale Seite in eine Spitze aus. Diese beiden Spitzen nähern sich und verschmelzen schließlich miteinander rechts von der Mittellinie der Larve. Da die beiden Cölomtaschen sich in regem Wachstum befinden, so nähern sie sich vorn und hinten immer mehr. Vorn wird die Stelle der Verschmelzung immer breiter (s. Textfig. 6c). Auf der Rückenseite nähern sich die Enterocöle ebenfalls, verschmelzen aber nicht miteinander. Sie stoßen links von der Mittellinie der Larve, nämlich in der Ebene des Steinkanals, aneinander, schließen diesen zwischen sich ein und bilden so das dorsale Mesenterium. Nachdem die Verschmelzung der Cölomtaschen ziemlich weit vorgeschritten ist, bildet sich an dem rechten Enterocöl ein Vorsprung, aber nicht so lang und dünn wie am linken Cölom. Vielmehr reicht diese Ausbuchtung nur bis zur halben Höhe der oral cavity. Sie entspringt mit ziemlich breiter Basis und endet oben mit einer stumpfen Spitze (s. Textfig. 6d). Diese Ausbuchtung des rechten Cöloms ist nur bei Aurikularien sichtbar, die unmittelbar vor der Metamorphose stehen. Sie entsteht mit derselben Plötzlichkeit wie der Fortsatz des linken Cöloms und verschwindet während der Metamorphose wieder. Bei ganz jungen Übergangsstadien ist sie noch als schwache Vorwölbung nachzuweisen. Diese Darstellung, die ich durch die Textfiguren zu erläutern versucht habe, weicht von der BURY's etwas ab. Zunächst existiert eine solche Aussackung des linken Cöloms, wie sie BURY in dem „ventral horn“ schildert, nicht. Die beiden Cöleme verschmelzen miteinander, ohne daß eine solche Überschiebung eintritt. BURY teilt in seiner Arbeit ferner mit, daß das Mesenterium des Steinkanals durch Aneinanderlegen der Wandungen des ventral horn und der übrigen linken Cölomtasche entstünde. Diese Ansicht kann ich nicht bestätigen. Es gibt nur ein Mesenterium, das durch Aneinanderlegen der rechten und linken Cölomtasche gebildet wird. Und drittens hat BURY die Ausbuchtung des rechten Cöloms übersetzen, so daß sein Ausspruch: This process has no fellow on the right side nicht zu Recht besteht. Es ist nicht zu verwundern, daß ihm die Anlage entgangen ist. Denn die Wimper-schnur, die in Begriff ist, zu zerfallen, befindet sich gerade vor

dem oberen Teil des Cöloms, so daß man scharf einstellen muß, wenn man die Ausbuchtung sehen will. Dieser Zerfall der Wimpersehnur ist von allen Forschern als Beginn der nunmehr eintretenden Metamorphose beschrieben worden.

Die Umwandlung in das Tönnchen.

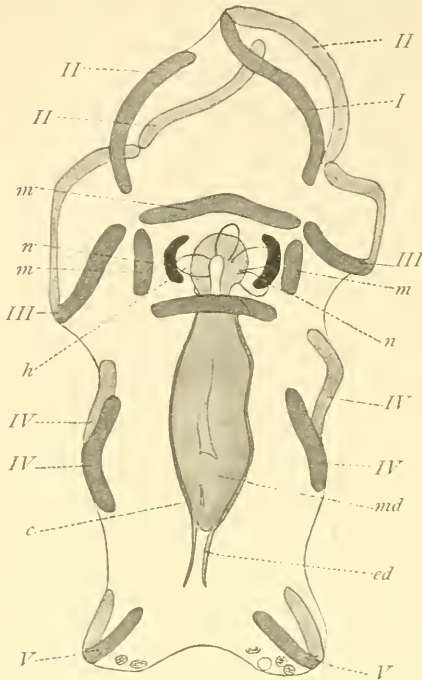
Allgemeine Kennzeichen.

„The onset of metamorphosis is marked externally by the breaking-up of the ciliated bands, the collapse of the stomach, and the growth of the hydrocoel round the oesophagus.“ So schreibt BURY. Diesen drei Kennzeichen möchte ich noch zwei weitere hinzufügen: Die histologischen Veränderungen der Wimpersehnur, sowie die Entstehung des bleibenden Nervensystems der *Synapta*. Die Veränderungen, die ich nunmehr beschreiben werde, spielen sich alle zu ungefähr gleicher Zeit im Verlauf weniger Stunden ab. Nach dem Beispiel von BURY bilde ich zwei besonders charakteristische Übergangsstadien ab und benenne sie als Stadium A und B. Bei dem jüngeren, Stadium A (siehe Textfig. 7), ist die Form der Aurikularia noch deutlich erkennbar, während bei Stadium B (s. Textfig. 8), dem älteren, die Ähnlichkeit mit dem Tönnchenstadium hervortritt.

LUDWIG hat nachgewiesen, daß die longitudinale Wimpersehnur an 16 Stellen ihren Zusammenhang verliert und in ebensoviele Stücke zerfällt. Von diesen nehmen vier, nämlich die dem Munde am nächsten befindlichen (die beiden Quersäume und die beiden Aurikeln) nicht an der Bildung der Wimperreifen des Tönnchens teil. Wie aus den übrigen 12 Bruchstücken die Wimperreifen entstehen, hat BURY in ausgezeichneter Weise beschrieben¹⁾. Nach ihm entsteht der oberste Wimperreifen nur aus einem Bruchstück (s. Textfig. 7 u. 8), der zweite aus drei, der dritte und fünfte aus je zwei, der vierte endlich aus vier Stücken (s. Textfig. 7). Die Tatsache, daß die Wimperreifen des Tönnchens aus verschieden viel Stücken sich bilden, kann man am ausgebildeten Tönnchen noch daran erkennen, daß der erste Reifen, der nur aus einem Stück entsteht, den kleinsten Querschnitt, der dritte, dagegen, der aus vier Stücken sich aufbaut, den größten Querschnitt hat. Die drei übrigen Reifen weisen ungefähr gleich große Querschnitte auf. Die Bruchstücke, die an-

1) BURY 1895

fangs alle eine mehr oder weniger vertikale Lage hatten, gehen in eine vollkommen horizontale über und verbinden sich miteinander. Die Schlußstelle liegt bei dem ersten, zweiten und fünften Wimperreifen auf der Bauchseite, bei dem dritten und vierten auf der Rückenseite¹⁾.



Textfig. 7. Übergangsstadium A (halbschematisch). Die ventral gelegenen Stücke der Wimper schnur sind dunkler gehalten als die dorsalen. Nerven anlage schwarz. Die römischen Ziffern geben die betreffenden Wimperreifen des späteren Tönnchens an; *c* Cölo m; *ed* Enddarm; *h* Hydrocöl; *m* Mund schild; *md* Mitteldarm; *n* halbmond förmige Nerven anlagen. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

Der histologische Bau der Wimper schnur hat sich vorläufig noch nicht geändert. Dagegen machen sich am Plattenepithel Veränderungen bemerkbar. Die flachen Epithelzellen ziehen sich zusammen und passen sich durch diese Veränderung ihrer Oberfläche der bei Beginn der Metamorphose einsetzenden Verkleinerung des Tieres, die von früheren Autoren genügend beschrieben ist, an. Durch diese Umdifferenzierung nimmt die Dicke der Zellen zu. Zugleich verlieren die flachen, für das Epithel der Aurikularia charakteristischen Kerne ihre scheiben förmige Gestalt und werden auch dicker.

Die Wimper schnur.

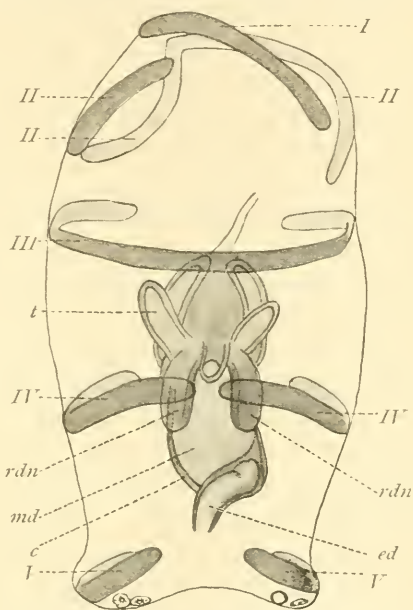
Erst am Ende von Stadium A kann man an der Wimper schnur selbst Veränderungen bemerken. Diese äußern sich darin, daß der gesamte Faserkomplex der Degeneration anheimfällt. Die Binnen- und Endfasern, sowie die Basalstäbchen verlieren ihre scharfen Umrisse und sind bald nur als schwache Streifungen im Plasma an ihrer früheren Stelle erkennbar (s. Fig. 6, Taf. XII). Der Zusammenhang der Wimper n mit den Kernen wird durch diesen Vorgang unterbrochen, und die Wimper n fallen ab.

1) BURY 1895.

Am Ende von Stadium B kann man sehen, daß die randständigen Zellen der Wimper schnur beginnen, sich von dieser zu entfernen. Ich habe nicht feststellen können, ob die auswandernden Zellen ausschließlich Wimper- oder ausschließlich Reservezellen waren. Vielmehr glaube ich, daß für die Auswanderung nur der Umstand maßgebend ist, daß die Zellen am Rande der Wimper schnur liegen ohne Rücksicht darauf, ob es sich um Wimperzellen oder um Reservezellen handelt (s. Fig. 7, Taf. XII). Die Zellen verteilen sich zwischen die schon vor-

handenen Plattenepithelzellen und bilden mit diesen ein einschichtiges Epithel zwischen den Wimperreifen, das ich Intertrochalepithel benennen will. Die langgestreckten Wimper schnurzellen flachen sich während der Auswanderung ab, die ursprünglich flachen Plattenepithelzellen nehmen dagegen an Dicke zu, so daß das Intertrochalepithel des Tönnchens schließlich ein gleichmäßiges Pflasterepithel darstellt (s. Fig. 8, Taf. XII). Nun ist durch das Auswandern der Randzellen ein Fehlbetrag entstanden, den die Wimper schnur alsbald durch eine äußerst rege Teilung ihrer Zellen soweit deckt, daß er sogar überschritten wird. So kommt es, daß die Wimperreifen des Tönnchens einen

viel dickeren Querschnitt aufweisen und viel mehr Kerne enthalten, als die longitudinale Wimper schnur der Aurikularia (s. Fig. 8, Taf. XII). Zugleich bildet die Mittelzone der Wimper schnur an der Außenseite einen neuen Faserkomplex aus. Die Reste des alten Faserkomplexes sind als Körnchen, die sich mit Hämatoxylin schwärzen, rechts und links neben dem neuen Komplex nachzuweisen (s. Fig. 7, Taf. XII), doch verschwinden sie bald ganz.



Textfig. 8. Übergangsstadium B (Skizze nach dem Leben). Die ventral gelegenen Stücke der longitudinalen Wimper schnur sind dunkler gehalten. ed Enddarm; md Mitteldarm; rdn Anlage der Radiärnerven; t Tentakel; c Cölom. Die römischen Ziffern geben die betreffenden Wimperreifen des späteren Tönnchens an. SEIBERT Obj. 1. Ok. III.

Auf einem Querschnitt durch den Wimperreifen eines Tönnchens sieht man zunächst infolge der Zellvermehrung bedeutend mehr Kerne als bei der Aurikularia, im Maximum bis gegen 30. Ebenso wie bei der Aurikularia tragen die obersten Zellen Wimpern, aber es sind bedeutend mehr als bei der Aurikularia. Durchschnittlich zählte ich 10 Wimpern. Diese größere Anzahl ist dadurch zu erklären, daß infolge der Verdichtung der Gewebe das spezifische Gewicht des Tönnchens größer geworden, und daß daher ein kräftigerer Wimperschlag nötig ist, damit das Tier nicht zu Boden sinkt. Die oberflächlicheren Wimperzellen sind direkt aus den Wimperzellen der Aurikularia hervorgegangen. Die unteren, regellos durcheinander liegenden Zellen, die den weitest aus größten Anteil an dem Zellkomplex der Wimperreifen haben, sind aus den Reservezellen der Aurikularia entstanden. Von den Kernen der Wimperzellen gehen konvergierend feine Fasern aus, die sich in kurze Stäbchen fortsetzen, die nebeneinander in radiärer Richtung aufgestellt eine rinnenförmige Schicht bilden (s. Fig. 8, Taf. XII). Wie bei der Aurikularia benenne ich die Fasern als Binnenfasern und die Stäbchen als Basalstäbchen. Auf den Basalstäbchen stehen parallel nebeneinander äußerst feine und kurze Stäbchen mit einer keulenförmigen Verdickung am Ende. Ich will sie daher Keulenstäbchen nennen. Die Verdickungen liegen alle in gleicher Höhe dicht unter der Oberfläche. Da die Basalstäbchen in einem Kreisbogen mit der Öffnung nach außen aufgestellt sind, also in verschiedenem Abstand von der Oberfläche, die keulenförmigen Verdickungen aber in gleicher Entfernung von derselben, so sind die Keulenstäbchen in der Mitte am längsten, an den Rändern kürzer. Auf den Verdickungen sitzen die Wimpern, von denen sich also ein kurzes Anfangsstück in den Zellen der Wimperreifen befindet. Im weiteren Verlauf bildet das Intertrochalepithel eine Art Scheide um die Wimperreifen, indem es sich an den Rändern verdickt und die Reifen in einem kleinen Abstand umgreift (s. Fig. 8, Taf. XII).

Nervensystem auf Stadium A.

Von den übrigen ektodermalen Organen haben wir die Schicksale jener vier Bruchstücke der longitudinalen Wimpernschnur in der Nähe des Mundes und des Nervensystems der Aurikularia zu betrachten. Dies letzte besteht aus den beiden Nervenleisten und je drei von jeder Leiste ausgehenden Nerven. Als charakteristisch war von SEMON hervorgehoben worden, daß die Nervenbänder

aus je zwei parallelen Reihen von Zellen bestehen. Bei älteren Aurikularien, an denen man schon den Zerfall der Wimperschnur konstatieren kann, ist das nicht mehr der Fall. Die Zellen beginnen, sich zu vermehren. So nimmt die Nervenleiste, wie man an Totalpräparaten und Schnitten sehen kann, an Breite und Dicke zu. Zugleich beginnen die Nervenbänder, sich auffallend rasch ganz bedeutend zu verkürzen. Die Wimpern sind verschwunden, ebenso die Fasern im Innern der Zellen. Dieser Vorgang ist von METSCHNIKOFF gesehen worden, doch hat ihm SEMON widersprochen und behauptet, auf Schnittpräparaten wären die Fasern stets nachzuweisen. Ich muß mich in dieser Frage auf Seite von METSCHNIKOFF stellen. Ich habe bei sorgfältigster Beobachtung von Schnittpräparaten dieses Stadiums keine Fasern finden können.

Jede Nervenleiste der Aurikularia entsendet drei Nerven, die den Zusammenhang mit der postoralen Wimperschnur bewerkstelligen. Bei der Verkürzung der beiden Nervenbänder zerreißt diese Verbindung, und die im Ektoderm liegenden Nerven werden bei der Umbildung des Ektoderms restlos resorbiert. Nur aus dem Zellenkomplex des Nervensystems der Aurikularia geht das Nervensystem der Synapta hervor.

Die Nervenzellenkomplexe rücken sehr schnell auf den Mund zu und bilden dort zwei ungefähr halbmondförmige Zellhaufen (s. Textfig. 7). Zugleich nähern sich die vier Bruchstücke der postoralen Wimperschnur, die nicht zur Bildung der Wimperreifen des Tönnchens verwendet wurden, dem Munde, und bilden um diesen ein Rechteck, den sog. Mundschild. Die Zellen dieser Abschnitte verhalten sich histologisch ebenso wie die übrigen Bruchstücke: Sie verlieren ihre Wimpern. Die Fasern und Stäbchen im Innern gehen zugrunde und werden resorbiert. Die Zellen des Mundschildes vermehren sich stark, so daß dieser aus dicken Zellwülsten mit zahlreichen Kernen besteht (s. Fig. 18, Taf. XII).

Schlundsinus.

Es ist sehr schwer, bei einem Übergangsstadium, an dem sich der Mundschild gebildet hat, Einblick in die Organanlagen zu bekommen. Die zahlreichen, dicht aneinander gedrängten Kerne machen es fast unmöglich, die einzelnen Zellkomplexe auseinander zu halten. Ein Organ, dessen Entwicklung nur auf Schnitten studiert werden kann, ist die oral cavity. Ich will vorausgreifend bemerken, daß sich aus ihr der Schlundsinus der

Synapta entwickelt. BURY beschreibt die kreisförmige Bewegung der oral cavity, um den Vorderdarm und ihre Trennung vom linken Cölom und fährt dann fort¹⁾: Its two ends then come nearer and nearer together, and, as I believe, fuse together early in stage B, so as to form a complete ring on the oral surface of the water-vascular ring. It is just possible indeed, that the two ends do not fuse, but that a thin mesentery remains separating them.

Was diese Frage anbetrifft, bin ich in der Lage mitzuteilen, daß die beiden Enden der Schlundsinusanlage verschmelzen, ohne ein Mesenterium zwischen sich zu lassen.

Hydrocöl.

Zu gleicher Zeit schließt sich das Hydrocöl. Wegen Einzelheiten verweise ich auf die Mitteilungen BURYS²⁾. Das Hydrocöl mit seinen 11 Ausbuchtungen gibt seine vertikale Stellung auf, um in eine schräge überzugehen, und umgreift den Vorderdarm, der seinerseits seine vertikale Stellung ebenfalls in eine (schräg nach vorn) geneigte verwandelt hat, bis es endlich zum Verschmelzen der beiden Enden des kreisförmig gebogenen Hydrocöls kommt. Die Schlußstelle liegt im linken ventralen Interradius. Aus der untersten, 11. Ausbuchtung wird die POLISCHE Blase, die nach unten in das Cölom hineinhängt und beim weiteren Wachsen von der Cölomwand umkleidet wird. Soweit der Bericht BURYS.

Die Tentakelgefäße stehen vorläufig rosettenförmig von dem in schräger Stellung befindlichen Ringkanal ab. Bereits jetzt beginnen sie, auf ihrer Außenseite Muskeln zu bilden (s. Fig. 1, Taf. XI). Die Radiärgefäße sind auch vom Ringkanal aus nach oben gerichtet. Ihre Größe ist dieselbe wie früher: sie haben die Länge des Durchmessers des Ringkanals. In der Literatur findet sich allgemein die Angabe, daß bei der *Synapta digitata* die Radiärgefäße während der Entwicklung in ihrer ganzen Länge, also bis zum Afterende des Tieres angelegt werden, um später rückgebildet zu werden. Diese Ansicht ist durchaus irrig. Die Radiärkanäle als solche werden nur als diese kurzen Anfangsstücke angelegt. Zu einer weiteren Ausbildung der Kanäle kommt es nicht. Die *Synapta digitata* weist in dieser Beziehung eine vollständige Übereinstimmung mit der Entwicklung der *Synapta vivipara* auf³⁾. Auch bei dieser Form sind die Radiärgefäße als

1) BURY 1895, p. 61.

2) 1895, p. 54.

3) CLARK 1898.

solche kurze Ausbuchtungen nachzuweisen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung der *Synapta digitata* sehen wir, daß die fünf rudimentären Radiärgefäße von ihrem äußeren Ende eine einfache Zellschicht entsenden, die mit den später auftretenden Radiärnerven abwärts bis in die Nähe des Afters wächst (s. Fig. 2 u. 3, Taf. XI). In dieser einfachen Zellschicht haben wir den Beweis dafür, daß sich einst die Radiärgefäße durch das ganze Tier erstreckten.

Nervensystem auf Stadium B.

Wir hatten das Nervensystem auf einem Stadium verlassen, wo es zwei neben dem Munde gelegene halbmondförmige Zellhaufen innerhalb des Mundschildes darstellt. Diese beiden soliden Zellhaufen senken sich um — am Ende des Stadiums A — in das Innere des Tieres ein. Dann verbinden sie sich zu einem Ring, der im Mesenchym (oder besser im Gallertkern) liegend nach unten dem Vorderdarm entlang vorrückt, bis ihm der ebenfalls den Vorderdarm umgreifende Schlundsinus ein Halt gebietet.

Bei diesem Einsenkungsprozeß hat der Nervenring den Mundschild mit in der Richtung nach dem Inneren der Larve gezogen (s. Fig. 1, Taf. XI). Die Abschnitte des Mundschildes liegen nicht mehr in einer Ebene, sondern bilden die Innenseite des Mantels eines Kegelstumpfes, dessen kleinere Seite dem Nervenring, dessen Basis der Außenwelt zugekehrt ist. Bei weiterer Entwicklung verengt sich der Umfang des äußeren, größeren Kreises des Kegelstumpfmantels, so daß durch das Zusammenwachsen der äußeren Ränder des Mundschildes ein Raum abgegrenzt wird, den frühere Forscher als Atrium bezeichnet haben (s. Fig. 2, Taf. XI).

Durch die Einsenkung der Nerven ist auch der Vorderdarm in Mitleidenschaft gezogen worden. Zuerst wurde das Epithel, das sich zwischen dem halbmondförmigen Zellhaufen und dem Vorderdarm befand, mit eingezogen. Beim weiteren Versinken zieht der Nervenring den oberen Teil des Vorderdarmes nach, der wie ein Handschulffinger bei diesem Prozeß ungekrempt wird. Dadurch kommt der obere Teil des Vorderdarms mit der adoralen Wimperschnur vorübergehend nach außen zu liegen (s. Fig. 1, Taf. XI).

Sowie der Nervenring sich dem Schlundsinus aufgelagert hat, beginnen die Radiärnerven und Tentakelnerven als dicke, voluminöse Zellstränge hervorzusprossen. Die gesamte Nervenanlage stellt auf diesem Stadium ein typisch embryonales Gewebe

dar. Zellgrenzen sind nicht mehr sichtbar. Das ganze Gewebe ist mit dicht gedrängten Kernen prall angefüllt (s. Fig. 1, Taf. XI). SEMON betont ausdrücklich, daß die Tentakelnerven bedeutend eher zum Vorschein kommen als die Radiärnerven. Dieser Ansicht kann ich nicht beistimmen. Nach meinen Befunden entstehen die Tentakel- und Radiärnerven zu ungefähr gleicher Zeit. Die Anlage des Ring-, sowie der radialen und interradialen Nerven wird gebildet in der Zeit zwischen Stadium A und B. Dieser Zeitraum dauert ungefähr 6 Stunden. Sollten sich also die Tentakelnerven wirklich eher bilden, so kann der Unterschied nur wenige Stunden betragen. Es liegt also kein Grund vor, eine eventuelle früher Bildung der Tentakelnerven besonders hervorzuheben. Es ist auch möglich, daß bei *Synapta digitata* die Radiärnerven eher zum Vorschein kommen, daß sich also diese Form genau so verhält wie *Synapta vivipara*.

Nunmehr beginnt an dem Nervensystem auf der Oberseite des Ringnerves, sowie auf den entsprechenden Seiten der radialen und interradialen Nerven — d. h. bei den Radiärnerven auf der Außen- bei den Tentakelnerven auf der Innenseite — sich eine Zellschicht von der übrigen Masse abzusondern, die von dieser abrückt und durch diesen Abspaltungsprozeß im Innern der gesamten Nervenanlage einen zusammenhängenden Hohlraum, ein Kanalsystem entstehen läßt. Die Kanäle durchlaufen Tentakel- und Radiärnerven ihrer ganzen Länge nach und münden in einen innerhalb des Ringnerven liegenden Ringkanal (s. Fig. 2, Taf. XI). Dieser Vorgang spielt sich am Ende von Stadium B ab. Beim weiteren Wachsen der Tentakel- und Radiärnerven wächst auch der Kanal weiter, so daß er bei den Radiärnerven sich schließlich bis an das anale Ende des Tieres verschiebt. Dieser Kanal ist es, der von früheren Forschern für den Kanal des Wassergefäßsystems gehalten worden ist. Auf einem Querschnitt durch einen Radiärnerven (s. Fig. 22, Taf. XII) sieht man den elliptischen Umfang der Nervenanlage und exzentrisch nach außen gelegen den Kanal, nur durch eine Zellschicht, die mit zum Nerven gehört, von dem Mesenchym getrennt. Mit vorschreitender Entwicklung wird diese Zellschicht bald erheblich dünner, so daß sie bei einem älteren Tönnchen bereits den Charakter einer Membran mit spärlich eingestreuten Kernen angenommen hat (s. Fig. 4, Taf. XI u. 24, Taf. XII). Diesem Kanalsystem will ich den Namen Neuralkanal geben. Auf dem Querschnitt eines Tentakelnerven liegt der *Canalis neuralis* exzentrisch nach innen, da er sich nicht, wie die

Radiärnerven, nach außen umbiegt. Tentakel- und Radiärnerven scheiden am Ende von Stadium B auf ihrer Innenseite Nervenfasern ab.

Der Darm.

Durch den Einsenkungsprozeß der Nervenzellen war auch der Vorderdarm betroffen worden, da sein oberer Teil umgekrempelt war. Der Vorderdarm weist nicht mehr die Eigentümlichkeiten des Vorderdarms der *Aurikularia* auf. Die mesenchymatischen Längs- und Ringmuskeln sind rückgebildet und resorbiert worden. Die Rinnen und Wülste haben sich ausgeglichen. Außerdem hat sich, wie schon SEMON erwähnt hat, die adorale Wimperschur über die Oberfläche des Vorderdarms ausgebreitet. Das Epithel des Vorderdarms ist auf diesem Stadium bedeutend höher, da die Zellen sich in die Länge gezogen haben. Die Wimpern der adoralen Wimperschur sind abgefallen. Der komplizierte Bau im Innern der Schur verschwindet, d. h. die Stäbchen- und Faserschichten degenerieren und werden resorbiert. Am längsten sind die Stäbchen zu sehen, die man bis in das ausgebildete Tönnchenstadium nachweisen kann (s. Fig. 1, 2 u. 4, Taf. XI). Auf der ventralen Seite des Vorderdarms liegen die Kerne sehr dicht, viel dichter als auf der dorsalen Seite (s. Fig. 1, Taf. XI): ein Kennzeichen dafür, daß sich früher die beiden Schenkel der adoralen Wimperschur auf dieser Seite befunden haben. Die von der adoralen Wimperschur abstammenden Zellen verteilen sich allmählich vollkommen gleichmäßig im Vorderdarm.

Während dieser Veränderungen hat sich der Mund, wie BURY gezeigt hat, nach links verschoben. Zugleich hat der Vorderdarm seine mediane aufrechte Stellung aufgegeben und in eine vom Mund schräg nach rechts und nach unten verstreichende umgeändert.

An dem anschließenden Darmteil, dem Mitteldarm, spielen sich bei Beginn der Metamorphose ebenfalls Veränderungen ab. An älteren *Aurikularien* bemerkt man, daß die schon beschriebenen amöboïdbeweglichen Fortsätze des Mitteldarmes sich strecken und bedeutend in die Länge wachsen. Auf Schnitten erhält man ein merkwürdiges Bild: es sieht aus, als ob die Innenseite des Mitteldarms mit kleinen Keulen gespickt wäre (s. Fig. 19b, Taf. XII). Diese zottenförmigen Fortsätze können beiderseits bis zu einem Viertel des Magendurchmessers in sein Lumen hineinragen. Sie sind ebenfalls amöboïdbeweglich und weisen mitunter an ihrer

inneren Seite Vakuolen auf. Man hat den Eindruck, als ob das Tier vor der zu erwartenden Hungerperiode des Tönnchenstadiums noch einmal möglichst viel Nahrung zu sich nehmen wollte und zu diesem Zweck die betreffenden Organe — nämlich die Auswüchse des Magens — zu ganz außerordentlicher Entwicklung gelangen läßt. Denn die Fortsätze haben die Funktion, Nahrung, die in den Magen gestrudelt wird, zu packen und zu verdauen. Sobald die adorale Wimperschnur kurz nach Beginn der Metamorphose rückgebildet wird, gleichen sich die Vorsprünge des Magens aus, und alsbald verfallen sämtliche Zellen in Teilung, und es beginnt eine geradezu fieberhafte Zellvermehrung. Ein Schnitt genügt, um alle Stadien der Mitose zu zeigen. Durch diese Wucherung wird das Lumen des Darmes verengt (s. Fig. 1, Taf. XI). Denn da die Zellen sich andauernd vermehren, drängen sie sich gegenseitig und pressen sich, so daß sie eine lange Gestalt annehmen. Später geht die Vermehrung soweit, daß die Zellen von ihren Nachbarn aus der Reihe gedrängt werden, so daß das Lumen des Magens schließlich prall mit Zellen ausgefüllt ist. Auf späteren Stadien sieht man, daß der Magen kein Lumen hat, während Vorder- und Enddarm stets ein solches besitzen.

Dann beginnt der Darm die schon oft beschriebene Krümmung auszuführen. Er bekommt erst eine leichte Knickung auf der ventralen Seite. Dann beginnt der untere Teil der Magenwand auf der linken Seite und nach oben auszuliegen. Die Biegung, die im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, nimmt zu. Der Biegung nach oben entspricht eine nach unten, damit der Zusammenhang mit dem Enddarm nicht verloren geht. Es entsteht, wie BURY sagt, an ascending portion running up on the left side from the junction with the stomach, and a descending portion, continuous with the remainder of the intestine, on the right¹⁾.

Wenn also die Synaptiden im ausgebildeten Zustand einen gestreckten Darmverlauf haben, so tritt im Laufe ihrer Entwicklung doch der typische, dreifach gefaltete Holothuriendarm auf. Die Falten dieses Darmes entstehen aus dem Mitteldarm der Larve.

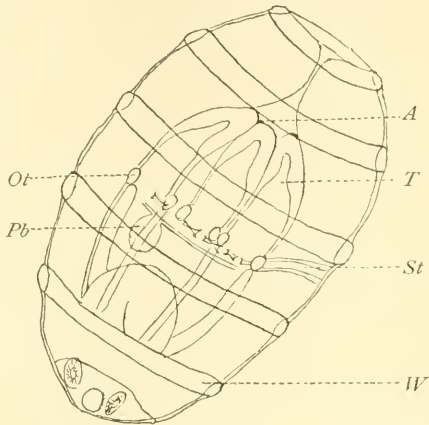
Durch diese Faltung des Darmes ist aber seine Längenausdehnung bedeutend vermindert worden. Diese Erscheinung ist nicht ohne Folgen. Zunächst wird der Vorderdarm mit sämtlichen Organen, die ihn umlagern, herabgezogen. Dadurch kommen

1) BURY 1895.

Wassergefäßring, Schlundsinus und Nervenring beinahe in die Mitte des Tieres zu liegen (s. Textfig. 9). Außerdem werden die Wimper-schnurabschnitte des Mundschildes in das Atrium hineingezogen. Sobald sie sich dort befinden, beginnen die äußeren Ränder des Atriums zusammenzuwachsen, bis nur noch ein kapillarer Spalt übrig bleibt (s. Fig. 2, Taf. XI). Die Ektodermwülste des Mundschildes zerfallen in fünf einzelne Stücke, die sich den Spitzen der Tentakeln auflagern, um später das Sinnesepithel der Tentakel zu liefern.

Wie der Vorderdarm, wird auch der Enddarm durch die Faltung des Darmes in das Innere gezogen. Im Laufe der Metamorphose hat sich sein flaches Epithel erhöht, ähnlich dem Epithel des Vorderdarmes. Der After beginnt sich zu schließen. Dann rückt der Enddarm, dessen Ende geschlossen ist, in die Höhe.

Das geschlossene Ende trennt sich von dem Epithel, und zwischen Enddarm und Epithel rückt eine auffallende Ansammlung von Mesenchymzellen mit sehr charakteristisch vakuolisiertem Plasma (Fig. 2 und 3, Taf. XI). Damit ist der Nachweis erbracht, daß der After der Aurikularia, entgegen den Angaben von SEMON, nicht unmittelbar in den des Tönnchens übergeht.



Textfig. 9. Tönnchen. *Ot* Otocyste; *Pb* Polische Blase; *St* Steinkanal; *A* Atrium; *T* Tentakel; *W* Wimperreifen.

Kalkkörper.

Bei Beginn der Metamorphose sind die Kalkgebilde der Aurikularia mit den Mesenchymzellen, von denen sie gebildet wurden, aus den beiden Zipfeln nach unten in die Mitte des sich bildenden Tönnchens gerückt. Die Mesenchymzellen lösen nun den Kalk der Rädchen auf und speichern die entstandene Kalklösung in zahlreichen Vakuolen in ihrem Plasma auf. Die Kalkkörper werden bis auf eine Kugel und drei bis vier Rädchen aufgelöst. Um diese herum legen sich die Zellen mit dem stark vakuolisierten Plasma und bilden das Polster, das sich scharf von dem übrigen fibrillären Mesenchym abhebt.

Kiemendriment.

Während der Rückbildung des Afters bildet sich (Fig. 3, Taf. XI) am Enddarm eine kleine Aussackung, die nach oben gerichtet ist. Sie bleibt während des ganzen Tönnchenstadiums sichtbar, um erst beim Übergang in die junge Synapta zu verschwinden. Die Aussackung entsteht an der ventralen Seite des Enddarms. Wir haben in ihr den letzten Rest eines ehemaligen Kiemensaumes (einer „Wasserlunge“), wie ihn viele andere Holothurien besitzen. Daß dieser letzte Rest eines Kiemensaumes solche auffallend kleine Dimensionen aufweist, ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß auch die Radiärgefäße bloß als kurze, kaum in Betracht kommende Ausstülpungen des Wassergefäßringes nachzuweisen sind.

Cölome.

Unter der Faltung des Mitteldarmes hat ferner das Mesenterium zu leiden. Dieses hat sich dorsal durch Aneinanderlegen der Ränder der Cölomtaschen gebildet. Auf der ventralen Seite war Verschmelzung eingetreten. Durch die Krümmung des Darmes wird es gezwungen seinen geraden Verlauf aufzugeben. Es biegt sich auf der linken Seite schräg abwärts, dann dem aufsteigenden Darmteil folgend, anwärts und schließlich auf der rechten Seite wieder nach unten. Während dieses Vorganges haben sich die Wände der Leibeshöhle voneinander entfernt. Ihr Wachstum hält gleichen Schritt mit der Aufzehrung des Gallertkernes. Bald reichen sie unten bis an das Ende des Enddarmes, oben bis an den Wassergefäßring. SEMON teilt mit, daß die Enterocölien nach oben den Ringkanal, sowie die Anfangsstücke der Tentakel- und Radiärkanäle umwachsen und diesen Teilen peritoneale Überzüge und Aufhängebänder liefern. Der Raum, der durch diesen Vorgang gebildet werden soll, und den SEMON abbildet¹⁾, ist, nebenbei bemerkt, der Schlundsinus. SEMON hat die Entstehung des Schlundsinus aus dem linken Cölom übersehen. Er hätte sich trotzdem sagen müssen, daß eine Entstehung auf diesem Wege unmöglich war. Denn der Ringkanal mit den Tentakelkanälen und den Anfangsstücken der ebenfalls aufsteigenden Radiärgefäße, sowie der Kalkring schließen den Raum über der Leibeshöhle so vollständig ab, daß die Enterocölien sich der Unterseite der genannten Organe wohl anlegen, nie aber dieselben umwachsen

1) SEMON 1888, Tafel III, Fig. 9.

können. Da den Cölomtaschen also dieser Weg versperrt ist, können sie unmöglich oberhalb des Ringkanals Suspensorien bilden.

Die Otocysten.

Am Ende von Stadium B, wenn die Radiärnerven zur vollkommenen Ausbildung gelangt sind, treibt die Wandung der Leibeshöhle rechts und links von jedem Radialnerv je eine nach oben gerichtete Ausstülpung (s. Fig. 20, Taf. XII), zusammen also deren 10. Diese 10 kleinen Ausstülpungen schnüren sich bald vollkommen ab und liegen dann als Otocysten je eine rechts und links von jedem Radialnerven. Vorläufig liegen sie noch unmittelbar der Cölomwand an (s. Fig. 21, Taf. XII). Später rücken sie von dieser ab, werden durch Mesenchym vollkommen davon getrennt und werden mit dem Radialnerven durch Nervenfasern verbunden. Über die Entstehung der Otocysten sind mancherlei Meinungen geäußert worden. Ich will sie nicht alle wiederholen. Nur möchte ich erwähnen, daß SEMON¹⁾ die Vermutung ausspricht, daß sie aus dem Mundschild entstünden. Bei der Entwicklung von *Synapta vivipara* hat CLARK angegeben, daß die Otocysten in der von SEMON vermuteten Weise entstehen. Er schreibt²⁾:

„The formation of the otocysts of THOMSON, the ‚hörorgane‘ of BAUR, takes place as described by SEMON. They arise by evaginations from the outer side of the circumoral ring close beside the outgrowths which form the radial nerves.“

Wenn man bedenkt, wie groß die Übereinstimmungen in der Entwicklung der Synaptiden sind, so erscheint es zweifelhaft, ob sich die Sache in der von CLARK geschilderten Weise verhält. Vielleicht erweisen sich bei erneuter Untersuchung die Otocysten der *Synapta vivipara* ebenfalls als Ausstülpungen der Leibeshöhle, mithin als mesodermale Organe.

Die Muskeln.

Die Cölomwand bildet ferner, wie wir durch METSCHNIKOFF wissen, die Körpermuskulatur der *Synapta*. Die Muskulatur an den Tentakeln wird von diesen selbst erzeugt. Sie sind die ersten Muskeln, die gebildet werden. Bereits am Stadium B sind sie nachzuweisen. Und zwar bildet das Epithel der Tentakel auf der

1) SEMON 1888.

2) CLARK 1895, p. 66.

Außenseite Längsmuskeln. Zugleich schnüren sich die Tentakel an ihrem Ursprung aus dem Ringkanal ein. Diese Einschnürung schreitet weiter vor. Schließlich entstehen zwei Klappen, die sich in die Höhe biegen und die Ventile der Tentakel bilden (siehe Fig. 2 u. 3, Taf. XI). Die Ventile werden durch Muskeln bewegt, die direkt die Fortsetzung der Tentakelmuskeln sind.

Die nächsten Muskeln werden ebenfalls vom Hydrocölepitheel gebildet, und zwar scheidet die einfache Zellschicht, die von jedem Radiargefäß bis zum analen Körperende hinzieht und die den letzten Rest der ehemals sich bis zum After erstreckenden Radiargefäße darstellt, einige dünne Längsfasern ab (s. Fig. 2, 3, 4, Taf. XI; Fig. 24, Taf. XII), die schon SEMON gesehen hat. Ringkanal und POLISCHE Blase bilden Ringmuskeln (s. Fig. 3, Taf. XI). Von der Körpermuskulatur wird zuerst die Ringmuskelschicht gebildet (s. Fig. 2, Taf. XI), dann erst die Längsmuskulatur (s. Fig. 3, Taf. XI). Diese von SEMON gemachte Entdeckung kann ich nur bestätigen. Am analen Ende bildet die Leibeshöhlenwand einige zum Enddarm hinüberspannende Rückziehmuskeln (s. Fig. 3, Taf. XI).

Nach allen diesen Umwandlungen hat das Tier das Stadium des Tönnchens erreicht.

Das Tönnchenstadium.

Allgemeine Kennzeichen.

Die Farbe des Tönnchens ist nicht durchsichtig, wie bei der Aurikularia, sondern lichtbraun, ungefähr wie Milchkaffee. Bedingt wird diese Färbung durch die Verdichtung der Gewebe, die der Verkleinerung des Tieres entspricht. Das Tönnchen hat den dritten Teil der Größe der Aurikularia. Es bewegt sich mit Hilfe seiner fünf Wimperreifen sehr schnell in aufrechter Stellung im Wasser umher. Dabei dreht es sich um seine Längsachse. Im Innern des Atriums, das vorläufig nur durch den kapillaren Spalt eine Verbindung mit der Außenwelt hat, spielen die Tentakel. Erst an älteren Tönnchen sieht man die Fühler sich außerhalb des Körpers bewegen. Das kommt daher, daß der Darm, der durch seine Faltung das Wassergefäßsystem in das Innere des Tierkörpers hineingezogen hatte, sich zu strecken beginnt. Dadurch wird das Hydrocöl, das am Vorderdarm angewachsen ist, allmählich aus dem Innern des Tönnchens an das Vorderende gedrängt. Der kapillare Spalt des Atriums muß sich erweitern und durch die entstandene Öffnung vermögen die Tentakel sich ins

Freie zu strecken. Das Wassergefäß rückt unter gleichzeitiger Größenzunahme der Leibeshöhle weiter an das Vorderende des Tieres, bis sich schließlich das Atrium ausgeglichen hat und verschwunden ist (s. Fig. 3, Taf. XI). Auf der Spitze der Tentakel befindet sich ein mehrschichtiges Epithel (Fig. 3, Taf. XI), das aus den Zellen des Mundschildes hervorgegangen ist. Besondere Sinnes- und Klebzellen sind noch nicht vorhanden. Wenn das Tönnchen sich mit den Fühlern irgendwo anheftet, so wird das dadurch ermöglicht, daß das Tier die Spitzen der Tentakel fest an den betreffenden Gegenstand drückt und durch Adhäsion daran haftet.

Eine Nahrungsaufnahme findet während des Tönnchenstadiums nicht statt, da weder bei jungen Tieren der kapillare Spalt des Atriums weit genug ist, Nahrungskörper durchzulassen, noch bei älteren in dem prall mit Zellen angefüllten Magen Speise aufgenommen werden könnte.

Die Hauptpunkte des Baues des Tönnchen will ich kurz wiederholen. Bei dieser Zusammenstellung nehme ich eine Einteilung in zwei Gruppen vor. Die erste Gruppe enthält die Organe, die unverändert in die *Synapta* übergehen, die zweite diejenigen, die nur für das Tönnchen charakteristisch sind und demnach beim Übergang in die junge *Synapta* Veränderungen durchmachen.

Spezielle Kennzeichen.

Erste Gruppe.

Das Nervensystem besteht aus Ring-, Radiär- und Tentakelnerven.

Die Fasern liegen auf der Innenseite. Im Innern des gesamten Nervensystems befindet sich ein zusammenhängendes Kanalsystem, das als Schizocöl entstanden ist. Die äußere Wand dieses Raumes hat membranösen Charakter. Das Nervensystem des Tönnchens ist nur aus den Seitenleisten der Larve hervorgegangen.

Von Sinnesorganen sind 10 Otocysten vorhanden. Diese liegen paarweise rechts und links von jedem Radialnerven und stehen mit diesen durch Nervenfasern in Verbindung. Sie sind Ausstülpungen der Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle reicht vom Ringkanal bis zum analen Ende des Tieres. Das Mesenterium hat einen gewundenen Verlauf (vgl. Darm).

Die Muskulatur besteht aus der Ring- und Längsmuskulatur des Darmes und des Körpers, die vom Cölom gebildet wird. Die Ringmuskeln entstehen eher als die Längsmuskeln.

Ferner bildet das Hydrocöl Muskeln, nämlich Längsfasern an den Tentakeln und den rudimentären Radiargefäßen und Ringmuskeln an dem Ringkanal und der POLischen Blase. Mesenchymatische Muskeln sind nicht vorhanden.

Das Hydrocöl besteht aus Ringkanal, Tentakeln, rudimentären Radiargefäßen, POLischer Blase und Steinkanal mit Madreporenblase. Der Schluß der Hydrocölanlage hat an der POLischen Blase im linken ventralen Interadius stattgefunden. Der Steinkanal mündet adradial. Die Radiargefäße bestehen aus einem kurzen bis zu dem Kalkring aufsteigenden Anfangsstück. Von da an sind sie rückgebildet und nur als eine einfache Zellschicht nachzuweisen. Am Ursprung der Tentakel aus dem Ringkanal befinden sich Semilunarklappen. Das Mesenchym, entstanden aus den Mesenchymzellen der Aurikularia, hat fibrilläre Struktur.

Bleibende Kalkkörper sind die 10 Kalkringstücke und die Madreporenplatte am Steinkanal. Sie sind von Mesenchymzellen gebildet.

Zweite Gruppe.

Das Epithel: die fünf Wimperreifen sind aus den Bruchstücken der postoralen Wimperschnur der Aurikularia hervorgegangen. Sie haben einen verwickelten Bau, bestehend aus mehreren Faser- und Stäbchenschichten.

Das Intertrochalepithel umhüllt die Wimperreifen scheidenartig. Es besteht aus den Zellen des Plattenepithels der Aurikularia und den ausgewanderten Randzellen der Wimperschnur.

Der Darmkanal hat den typischen Verlauf des dreifach gefalteten Holothuriendarmes. Seine Abschnitte sind aus den entsprechenden Organen der Aurikularia hervorgegangen.

Der Vorderdarm hat Lumen. Seine Wandung ist aus dem Vorderdarm der Larve und den Zellen der adoralen Wimperschnur entstanden.

Der Mitteldarm ist mit Zellen prall angefüllt und hat kein Lumen. Er ist dreimal gefaltet.

Der Enddarm hat Lumen und trägt eine Ausstülpung: das Rudiment eines ehemaligen Kiemenbaumes. Der After ist geschlossen.

Der Schlundsinus bildet zwischen Ringkanal und Nervenring einen geschlossenen Hohlraum. Er ist aus dem linken Cölom entstanden.

Vergängliche Kalkgebilde sind eine Kalkkugel und mehrere Rädchen am analen Ende des Tieres. Sie liegen in dem Zellpolster mit dem stark vakuolisierten Plasma.

Den Tentakeln liegen dicke Zellwülste auf, entstanden aus dem Mundschild der Larve.

Die Umwandlung in die junge Synapta.

Die Veränderungen an den Kalkgebilden und den Zellwülsten auf den Tentakelspitzen sind nebensächlicher Natur.

Kalkkörper.

Die Kalkgebilde werden aufgelöst. Zuerst verschwinden die Rädchen. Die Kalkkugel ist noch mehrere Wochen in der jungen Synapta sichtbar, ehe sie auch endlich aufgelöst wird. Die Mesenchymzellen, die am analen Ende des Tönnchens das Polster für die Kalkkörper abgeben, verlieren die vakuolisierte Struktur ihres Plasmas, rücken auseinander und verteilen sich gleichmäßig unter den übrigen fibrillären Mesenchymzellen.

Die Zellen, die auf den Spitzen der Fühler ein mehrschichtiges Epithel bilden, verteilen sich und flachen sich ab, so daß am Ende die Tentakel auf ihrer ganzen Oberfläche von einem einschichtigen Epithel überzogen sind.

Schlundsinus.

Der Schlundsinus hat im Lauf der Metamorphose sein Lumen vergrößert. Beim Übergang in die junge Synapta bricht sein Epithel zwischen je einem Radiargefäß und Tentakelkanal durch und stellt dadurch offene Verbindungen mit der Leibeshöhle her. Die Wand des Schlundsinus, die dem Vorderdarm direkt anliegt, sozusagen das splanchnische Blatt des Schlundsinus, bildet ebenso wie die entsprechende Wand der Leibeshöhle eine äußere Längs- und eine innere Ringmuskelschicht um den oberen nicht vom Cölomepithel umkleideten Teil des Vorderdarmes vom Ringkanal bis zum Nervenring (s. Fig. 24, Taf. XII). Durch die Bildung dieser Muskeln beweist der Schlundsinus seinen morphologischen Charakter als Cölomteil.

Wimperreifen.

Ich hatte mitgeteilt, daß das Tönnchen mit Hilfe seiner fünf Wimperreifen frei im Wasser umherwirbelt, also eine pelagische Lebensweise hat. Diese wird beim Übergang zur definitiven Form aufgegeben und die junge Synapta geht zur benthonischen Lebensweise über. Der Übergang wird durch das Schwinden der Wimperreifen gekennzeichnet. Die junge Synapta lebt auf dem Grunde und tastet sich mit ihren Fühlern fort, so daß die Wimperreifen, die bisher dem Tier zur Fortbewegung gedient hatten, überflüssig werden. SEMON teilt mit, daß alle Zellen der Wimperreifen sich ausbreiten und das definitive Körperepithel liefern. Gegen diese Behauptung äußerte LUDWIG Bedenken. Der Vorgang ist folgender:

Zuerst wird der vorderste Wimperreifen rückgebildet. Die vier anderen folgen dann ungefähr gleichzeitig. Die Scheiden um die Wimperreifen gleichen sich aus (s. Fig. 9, Taf. XII). Die untersten Zellen von diesen fangen an abzusterben; ihre Kerne schrumpfen zusammen, verlieren den Zusammenhang mit den übrigen Zellen und werden von den umliegenden Geweben resorbiert. Sie werden kleiner und kleiner und verschwinden schließlich ganz. Vor allem beteiligt sich das Epithel an dieser Resorption. Ein Teil der Kerne wird auch ins Mesenchym gedrängt und dort aufgebraucht (Fig. 9 und 10, Taf. XII).

Die oberen Zellen der Wimperreifen werfen die Wimpern ab und verteilen sich nunmehr mit den schon vorher vorhandenen Epithelzellen gleichmäßig über die ganze Oberfläche. Die verschiedenen Faser- und Stäbchenschichten sind noch eine Weile in degeneriertem Zustand sichtbar und verschwinden dann vollständig. Das Epithel flacht sich bedeutend ab und stellt auf den ältesten von mir beobachteten Stadien ein sehr dünnes Plattenepithel dar (s. Textfig. 10 u. Fig. 11 u. 24, Taf. XII).

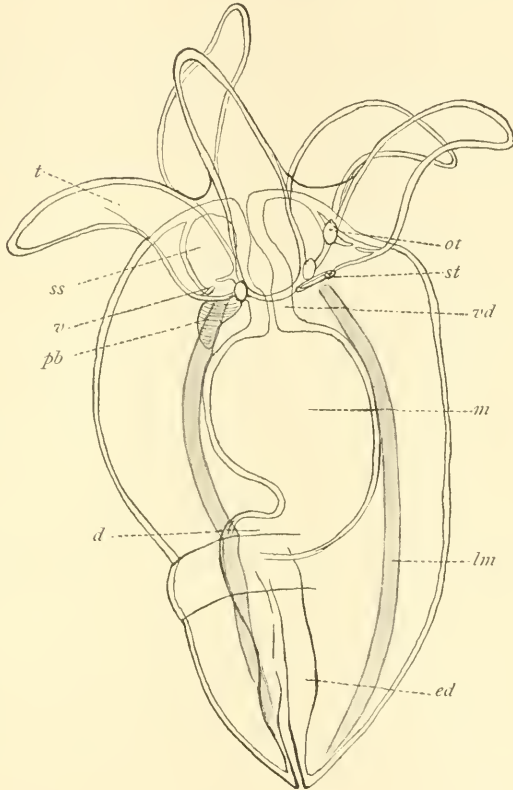
Der Darm.

Schon im Tönnchenstadium hatte der Darm begonnen sich zu strecken. Auch nach Verlust der Wimperreifen schreitet die Streckung weiter vor. Der aufsteigende Teil des Darmrohres geht aus seiner vertikalen Lage in eine horizontale über (s. Textfig. 10). Schließlich gleicht sich auch diese Unregelmäßigkeit im Verlauf des Darmes aus, so daß die Synapta am Ende ihrer

Entwicklung den charakteristischen gestreckten Verlauf des Darmes aufweist. Durch die Streckung des Darmes wird der Enddarm, an dem die früher beschriebene Ausbuchtung (rudimentäre Kieme) verschwunden ist, dem hinteren Ende genähert. Das Ende des Enddarmes schiebt sich an das Epithel des analen Körperendes, berührt dieses und bildet an der Berührungsstelle (d. i. dieselbe Stelle, an der sich früher der After befand) eine Öffnung. Damit ist der After der *Synapta* definitiv gebildet.

Hand in Hand mit diesen Veränderungen geht die histologische Differenzierung des Darmepithels.

Am Vorderdarm sind die letzten Reste der adoralen Wimperschlinge vollkommen verschwunden. Die Zellen nehmen nunmehr unregelmäßige Konturen an. Zugleich wird das Plasma glasig durchsichtig und bildet zahlreiche Vakuolen (s. Fig. 24, Taf. XII). Der Bau der Zellen macht es wahrscheinlich, daß es sich um Schleimzellen handelt.



Textfig. 10. Junge *Synapta* (nach einem Sublimat-Präparat). *d* Dünndarm; *ed* Enddarm; *m* Magen; *pb* polische Blase; *ot* Olocyste; *ss* Schlundsinus; *st* Steinkanal; *t* Tentakel; *v* Tentakelventil; *vd* Vorderdarm; *lm* Längsmuskeln. SEIBERT
Obj. 1. Ok. III.

Im Mitteldarm beginnen die Zellen, die das Innere ausfüllen, von der Mitte aus nach den Rändern zu rücken und sich an der Magenwand zu ordnen. Dadurch wird das frühere Lumen wieder hergestellt. An dem Epithel dieses Darmabschnittes sieht man eine Differenzierung in zwei Zellarten Platz greifen.

Der obere Teil des Mitteldarmes, der in fast geradem Verlauf sich vom Vorderdarm bis zur ersten Biegung erstreckt, bildet in seiner Wand zahlreiche Drüsenzellen (s. Fig. 23, Taf. XII). Diese haben eine keulenförmige Gestalt und stimmen vollkommen mit den Drüsenzellen im Magen der erwachsenen Synapta überein, wie sie HAMANN beschrieben hat. Die Kerne der Zellen liegen nach außen zu.

An dem unteren Teil des Mitteldarmes des Tönnchens, der aber schon nicht mehr die Faltung so scharf aufweist, sondern einen ungefähr halbkreisförmigen Verlauf hat, plattet sich das Epithel ab und bildet eine ziemlich flache Zellschicht.

Der Enddarm hat sein gleichmäßig hohes Zylinderepithel beibehalten.

Die junge Synapta zeigt auf diesem Stadium denselben Bau des Magens wie die erwachsene Form. Vorder- und Enddarm behalten ihre Funktion. Der vordere Teil des Mitteldarmes mit den Drüsenzellen wird zum Magen, der darauffolgende Teil zum Dünndarm der Synapta. Die beiden mittelsten Darmabschnitte der ausgewachsenen Form, der Magen und der Dünndarm, entstehen also allein aus dem Mitteldarm der Larve.

Vor allem durch die Differenzierungen des Magenepithels geschieht es, daß der Darm die beschriebene Streckung ausführt. Die Zellen, die einst im Innern des Darmes lagen, haben sich nach der Wand begeben, sich dort gleichmäßig in einer Schicht nebeneinander gelagert, und haben dadurch die Längenausdehnung des Darmes in hohem Maße vergrößert. Gleichzeitig ist die Körperoberfläche durch Abplattung der Epidermiszellen größer geworden. An dem Epithel der Leibeshöhle zeigt sich derselbe Vorgang. Auch hier haben sich die Zellen bedeutend abgeflacht und dadurch ihre Oberfläche vergrößert. Infolge der Vergrößerung schließen sie einen bedeutend größeren Raum ein, der in gleichem Maße mit der Längenzunahme des Darmes und der Oberflächenvergrößerung des Körperepithels wächst. Durch Ausdehnung der Leibeshöhle wird die Masse des Gallertkernes verdrängt, der schließlich als eine kaum nachweisbare, zwischen Cölo- und Körperepithel befindliche Schicht, in der die mesenchymatischen Bindegewebszellen eingelagert sind, sich darstellt.

Dadurch, daß die Gewebeschichten dünner werden, nimmt die Synapta solche Durchsichtigkeit an, daß man sämtliche Organe mit wunderbarer Deutlichkeit sehen kann. Man sieht die Tentakel

sich bald zusammenlegen, bald sich ausbreiten und an einem Gegenstand herumtasten. Bald heftet sich das Tier mit einem oder zwei Tentakeln an und läßt den Körper vom Wasser hin- und herbewegen. Plötzlich zieht es die Längsmuskeln zusammen, so daß es beinahe kugelförmige Gestalt annimmt. Im nächsten Augenblick hat es sich lang und dünn ausgezogen. Gleich darauf schnürt es sich in der Mitte ein und läßt die beiden abgeschnürten Teile als zwei dicke Auftreibungen hervortreten. Dann wieder krümmt es sich dermaßen, daß die Tentakel den After berühren. Mit kleinen Ruhepausen geht diese Beschäftigung ununterbrochen fort.

Das Spiel der Tentakel hat vor allem den Zweck, Nahrung, die auf dem Boden sich vorfindet, zu suchen. Denn die *Synapta* lebt jetzt ausschließlich auf dem Grunde. Ich fand allerhand Detritus im Magen. Sehr häufig waren ferner Diatomeen zu finden. Auch einige Amöben entdeckte ich eines Tages im Innern des Tieres, sowie einige andere Protozoen, deren Natur ich nicht mehr festzustellen vermochte. Seit Ende des Aurikulariastadiums nimmt die *Synapta* also erst jetzt, nach Erreichung ihrer definitiven Form, zum erstenmal wieder Nahrung auf.

Nachdem sich im Magen der jungen *Synapta* die Drüsenzellen gebildet haben und die Nahrungsaufnahme begonnen hat, zeigt sich am Magenepithel ein Vorgang, den ich anfangs für pathologisch hielt. Das kann er aber wohl kaum sein, da er gleichmäßig an allen von mir beobachteten Exemplaren auftrat. Die Drüsenzellen der Magenwand verschwinden nämlich. Das Epithel flacht sich ab, wobei die Drüsenzellen ihre längere Achse verkürzen. Die Abflachung schreitet weiter vor. Die Drüsenzellen verlieren die ihnen eigentümliche Struktur und sind bald nicht mehr von ihren Nachbarn zu unterscheiden. Die Magenwand stellt auf diesem Stadium — dem letzten, das ich beobachtet habe — ein gleichmäßiges flaches Pflasterepithel dar (siehe Fig. 24, Taf. XII). Wie ich mir den Schwund der Drüsenzellen zu deuten habe, ist mir völlig unklar. Die Frage gestaltet sich noch verwickelter, wenn man bedenkt, daß sich dieselben Zellen an demselben Teil des Darmes der ausgewachsenen *Synapta* wieder bilden. Warum also die Drüsenzellen der jungen *Synapta*, die schon einmal tätig gewesen sind, erst einmal rückgebildet werden, ehe sie sich für immer an dem Magenepithel herausdifferenzieren, ist mir unverständlich.

Spätere Stadien habe ich nicht mehr beobachtet.

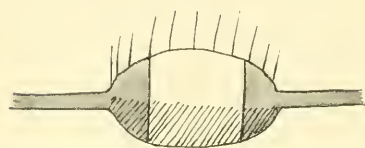
Schlußbetrachtung.

Metaplastische Vorgänge.

Bei einem Überblick über die Entwicklungsvorgänge der Synapta verdienen einige Tatsachen eine besondere Erwähnung.

Die auffallendsten Stadien in der Entwicklung der Synapta sind die Aurikularia und das Tönnchen, die beide äußerlich charakterisiert sind durch den Verlauf von wimpernden Zellwülsten, zwischen denen sich ein mehr oder weniger flaches Epithel ausbreitet. Schon seit JOHANNES MÜLLER ist es bekannt, daß die Wimperreifen des Tönnchens aus der Wimperschnur der Aurikularia hervorgehen. Allerdings war man der Meinung, daß die Wimperschnur keinerlei Veränderungen ausgesetzt sei. Diese Meinung ist aber irrig.

Wie ich dargelegt habe, besteht die Wimperschnur aus



Textfig. 11 (schematisch). Verhältnis der Wimperschnur der Aurikularia zum Intertrochalepithel und zu den Wimperreifen des Tönnchens. Die Reservezellen der Wimperschnur sind schraffiert. Aus dem dunkel gehaltenen Plattenepithel und den gleichfalls dunklen Randzonen der Wimperschnur entsteht das Intertrochalepithel. Aus der mittelsten Zone gehen die Wimperreifen des Tönnchens hervor.

aus eigentlichen Wimperzellen und aus Reservezellen. Während der Metamorphose wird der Faserkomplex der Wimperzellen vernichtet. Während alsdann in der beschriebenen Weise die Randzellen — Wimper- + Reservezellen — auswandern, um als Deckepithel eine neue Funktion zu übernehmen, bildet die mittlere Zone einen neuen Wimperapparat aus (s. Textfig. 11) und übernimmt von Neuem die Funktion eines Wimperorgans. Beachtenswert an diesem Wimperapparat ist die doppelte Anzahl

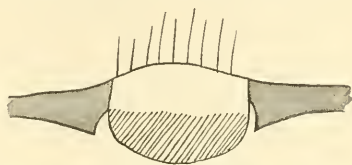
von Stäbchen, nämlich die eigentlichen Basal- und die Keulenstäbchen. Die Bildung des Wimperapparates der Reifen des Tönnchens stellt einen typischen Fall von Umprägung oder Metaplasie im Sinne WOLTERECKS dar¹⁾. Den durch das Auswandern der randständigen Zellen entstandenen Fehlbetrag deckt die Wimperschnur durch Vermehrung ihrer Zellen. Vor allem die Reservezellen sammeln sich in großer Anzahl an. Welchen Zweck diese Anhäufung der Reservezellen hat, wird erst klar, wenn man Übergangsstadien zur Synapta untersucht. Denn wie wir im weiteren

1) WOLTERECK 1904.

Verlauf der Entwicklung sehen, müssen die funktionierenden Zellen der Wimperreifen nochmals eine Umbildung durchmachen. Sie geben ihre Tätigkeit als Wimperorgane auf und übernehmen — entsprechend der Funktionsänderung der Randzellen der longitudinalen Wimperschnur — die Rolle von Deckepithelzellen (siehe Textfig. 12). Also abermals ein Fall von Metaplasie.

Während dieses Vorganges nimmt die Synapta plötzlich an Größe zu. Um der damit verbundenen Vergrößerung der Oberfläche sich anzupassen, ohne sich

allzusehr abplatteln zu müssen und dadurch an Widerstandsfähigkeit einzubüßen, resorbieren die Epithelzellen das ganze Zellmaterial, das in den Wimperreifen in den Reservezellen aufgespeichert ist. Auf Kosten dieser Zellen vermögen die Epithelzellen das plötzliche Wachstum der jungen Synapta unbeschadet zu überstehen. Erst jetzt also, beim Übergang in die definitive Form, werden die Reservezellen, die sich schon in der Wimperschnur der Aurikularia nachweisen lassen, aufgebraucht.



Textfig. 12 (schematisch). Verhältnis der Wimperreifen des Tönnchens zum Körperepithel der Synapta. Das dunkel gehaltene Intertrochalepithel, welches aus dem Plattenepithel und den Randzonen der Wimperschnur der Aurikularia hervorgegangen ist, und das weiße Wimperepithel der Wimperreifen bilden das Körperepithel der Synapta. Die schraffierten Reservezellen werden resorbiert.

Von nicht geringerem Interesse ist die Entwicklung des Plattenepithels. Auch bei diesem Organ spielt die Metaplasie im Laufe der Entwicklung zum Intertrochalepithel eine Rolle. Zwar behält das Plattenepithel der Aurikularia seine Funktion als Deckepithel. Aber die Randzellen der Wimperschnur müssen diese Tätigkeit erst übernehmen. Bei denjenigen Randzellen, die vorher als Wimperzellen tätig waren, liegt diesem Vorgang Metaplasie zugrunde. Anders ist der Fall bei den Reservezellen zu betrachten. Diese Zellen verharren in latentem Zustand, haben also keine eigentliche Funktion. Wenn nun einige der Zellen eine Funktion übernehmen, so ist dieser Vorgang als Cänoplasie im Sinne WOLTERECKS aufzufassen. Bei der Bildung des Intertrochalepithels ist also die gemeinsame Einwirkung von meta- und cänoplastischen Einflüssen festzustellen. Allerdings möchte ich darauf hinweisen, daß im Verhältnis zu den häufigen und sehr tief einschneidenden metaplastischen Vorgängen in der Entwicklung der Synapta dieser einzelne Fall von Cänoplasie eine durch-

aus untergeordnete Rolle spielt. Welchen Zweck das Auswandern der Randzellen der Wimperschnur hat, ist nicht so ohne weiteres zu sagen. Es ist möglich, daß durch diesen Vorgang den dünnen, protoplasmaarmen Plattenepithelzellen, deren Lebensenergie durch längeres Verweilen in demselben Zustand geschwächt ist, neues lebenskräftigeres Zellmaterial zugeführt werden soll.

Sind also die Elemente der longitudinalen Wimperschnur im Laufe der Entwicklung mancherlei Änderungen, vor allem metaplastischen, ausgesetzt, so verhält es sich mit der adoralen Wimperschnur ebenso. Diese, im Stadium der Aurikularia als Strudelapparat tätig, gibt bei Eintritt der Metamorphose diese Tätigkeit auf, da der Magen nicht mehr imstande ist, Nahrung zu verdauen, und stellt ihre Zellelemente zum Aufbau des Vorderdarmes der späteren Stadien zur Verfügung. Dabei verschwinden die Eigentümlichkeiten der Wimperzellen vollständig, und niemand würde es dem definitiven Vorderdarm der Synapta ansehen, daß er aus ursprünglich histologisch vollkommen verschiedenen Zellen aufgebaut ist. Auch in diesem Falle liegt also Umprägung vor.

Durch neuere Untersuchungen ist es in letzter Zeit des öfteren nachgewiesen worden, daß vielen pelagischen Larven ein eigenes, von der definitiven Form getrenntes Nervensystem zukommt. Es ist nun von hohem Interesse festzustellen, ob man auch bei der Synapta einen Unterschied zwischen einem speziellen larvalen und definitiven Nervensystem zu machen hat.

Ich hatte gezeigt, wie bei Beginn der Metamorphose die beiden Seitenleisten unter Vermehrung ihrer Zellkerne sich dem Munde nähern und beiderseits die beschriebenen halbmondförmigen Zellkomplexe bilden. Diese senken sich dann ein, lassen nach ihrer Verschmelzung zum Ringnerv die Tentakel- und Radiärnervanlagen hervorsprossen, bilden die Neuralkanäle und erzeugen schließlich die eigentliche Fasersubstanz.

Damit ist dann in der Hauptsache das definitive Nervensystem der Synapta gebildet. Nun stellen aber jene beiden Seitenleisten allein nicht das ganze Nervensystem der Aurikularia dar. Es gehören noch Nervenfasern dazu, die im Innern der Seitenleisten in der Längsrichtung verstreichen, sowie Fasern, die von den beiden Enden und dem Scheitel jeder der stumpfwinkligen Nervenleisten ausgehen. Alle diese Fasern werden nun beim Beginn der Metamorphose zerstört. Ausschließlich aus den Zellen der Seitenleisten entsteht das Nervensystem der Synapta. Wir müssen daher annehmen, daß der Aurikularia ein spezielles Nerven-

system zukommt, das nicht vollständig in das definitive Tier übernommen wird. Das definitive Nervensystem bildet sich durch Umbildung der Zellelemente des Nervensystems der Aurikularia, während die ursprünglichen Nervenfasern vernichtet werden. Wir haben also hier den Fall, daß ein Organ des ausgewachsenen Tieres durch Metaplasie aus einem Teile des larvalen Analogons hervorgeht.

Von entodermalen Organen erfährt nur der Mitteldarm der Larve Umbildung insofern, als sein Zellmaterial sich teils zum Magen-, teils zum Dünndarmepithel der *Synapta* umdifferenziert. Diese Umbildung der Gewebe spielt also in der Entwicklung der *Synapta* eine große Rolle und ist an Organen ektodermalen und entodermalen Ursprungs nachzuweisen. Nur die mesodermalen Anlagen — Hydro- und Enterocölien — entwickeln sich ausschließlich auf orthoplastischem Wege weiter.

Die Neuralkanäle.

Ein Punkt, der schon lange ein Gegenstand der Kontroverse der Zoologen war, ist die Frage, ob den Holothuriern Epineuralkanäle zukommen oder nicht. Für und wider ist über diese Frage geschrieben und immer noch nicht ist eine Einigung erzielt. So werden denn, wie ich glaube, diese Zeilen zur Klärung der Sache etwas beitragen. Da durch die Untersuchungen von LUDWIG und BARTHELS, und neuerdings von BECHER das Vorhandensein von Epineuralkanälen für die Synaptiden unzweifelhaft festgestellt ist, handelt es sich nur darum, ob sie normale Gebilde darstellen, und welcher Funktion sie dienen. Bevor ich diese Fragen beantworte, möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn man meine Befunde an *Synapta digitata* verallgemeinert, die Epineuralkanäle als solche, d. h. als Kanäle, die „über“ dem Nerv (durch Abheben des Bindegewebes) sich bilden, nicht existieren. Vielmehr entstehen sie stets in der Nervenanlage, also als Neuralkanäle. Die Frage, ob sie normale Gebilde darstellen, ist nach der Regelmäßigkeit ihrer Entstehung zu bejahen. Ich halte sie für vollkommen normale Gebilde. Die Kanäle erstrecken sich nicht nur an kleinen Teilstrecken der Nerven entlang, sondern laufen längs der gesamten Oberfläche von Radial-, Tentakel- und Ringnerv. Wenn sie am ausgebildeten Tier nicht überall nachzuweisen sind, so ist das — gute Konservierung vorausgesetzt — entweder durch den Kontraktionszustand des Tieres, oder vielleicht auch durch spätere Rückbildung zu erklären.

Der Zweck des Hohlraumes ist der, der Nervenmasse Gelegenheit zu geben, sich bei Kontraktionen des Tieres zu verdicken. Denn wenn die Leibeswand und damit auch der Nerv sich zusammenziehen und ihre Längsausdehnung verkürzen, müssen sie, da ja das Volumen dasselbe bleibt, ihren Querschnitt vergrößern. Um nun zu ermöglichen, daß der Nerv sich verdickt, ohne durch benachbarte Gewebe beengt oder gequetscht zu werden, war es für das Nervensystem von Vorteil, in seinem Innern einen solchen Raum zu schaffen, da dann die Zellschicht, die ihn nach außen abschloß, das Lumen des Raumes durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Druckwirkungen von außen offen halten konnte. Dieser Widerstand wurde durch Umwandlung der immerhin noch verhältnismäßig nachgiebigen plasmatischen Zellschicht in eine festere, elastische Membran erhöht, so daß die Wahrscheinlichkeit, der Nerv könne bei einer vorübergehenden zwangsweisen Änderung seiner Form infolge Mangels an Raum zum Ausbreiten einen Schaden erleiden, auf ein Minimum herabgesetzt wurde. Da nun die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen, eine allgemeine Eigenschaft der Holothurien ist, so müßten bei allen Jugendformen solche Kanäle angelegt werden. In der Tat sind auch ähnliche Hohlräume bei verschiedenen Holothurien beschrieben worden. Was zunächst die Paraktinopoden betrifft, so liegen von LUDWIG¹⁾ Beobachtungen an der Chiridota rotifera vor. Er schreibt:

„Nach außen von dem Nervenring und dem Anfangsteil der radiären Nerven befindet sich ein eigentümlicher Raum, der besonders zwischen zwei Tentakeln eine beträchtliche Ausdehnung gewinnt, indem er hier den ganzen sich bis zur halben Höhe der Tentakeln erhebenden Hautwulst ausfüllt. Er beherbergt einige, an meinen Präparaten nur undeutlich erkennbare, zellige Elemente, die durchaus den Mesodermzellen anderer Körperstellen gleichen.“

Bei der Beschreibung der Entwicklung der Synapta vivipara von CLARK findet sich leider keine Mitteilung über ein solches Hohlraumsystem.

Ferner verdanken wir LUDWIG noch eine Mitteilung betreffs solcher Kanäle bei den Aktinopoden, nämlich bei Cucunaria planci²⁾:

„Indessen grenzt die Außenfläche des Ringnerven und der Radialnerven nicht unmittelbar an dieses Mesenchym, sondern ist

1) LUDWIG-1881.

2) LUDWIG 1891, Bd. X, p. 10.

davon durch einen Spaltraum getrennt, welcher sich durch das ganze spätere Leben am Ringnerv als Epineuralring und an den Radiärnerven als Epineuralkanal erhält. Von Anfang an stehen Epineuralring und Epineuralkanäle mit einander in offenem Zusammenhang.“

Fassen wir diese Berichte zusammen, so ergibt sich bestimmt, daß bei den Holothurien im Verlauf der Ontogenie ein zu dem Nervensystem gehöriges Kanalsystem nachzuweisen ist. Es handelt sich nur um die Frage, ob diese Kanäle an oder in dem Nervensystem entstehen. Oder anders gesagt: handelt es sich um einen *Canalis epineuralis* oder um einen *Canalis neuralis*.

Was die Neuralkanäle der *Chiridota* anbetrifft, bin ich der Überzeugung, daß sie ebenso entstehen, wie bei *Synapta digitata*, nämlich als Schizocöle im Nervensystem. Die Entwicklung der Synaptiden bietet soviel Übereinstimmungen, daß ich nicht einsehe, warum gerade in diesem Punkt eine Verschiedenheit herrschen soll.

Weniger sicher bin ich bei *Cucumaria*. Es ist möglich, daß LUDWIG die Zellschicht, die den Neuralkanal von dem Mesenchym trennt, übersehen hat. Bereits am Tönnchen ist die trennende Zellschicht nur als Membran nachzuweisen. LUDWIG gibt nicht an, in welchen Zeiträumen die Larven der *Cucumaria* konserviert wurden, und so erscheint es mir wahrscheinlich, daß er Stadien, die gerade im Begriff waren, den Neuralkanal zu bilden, nicht hat untersuchen können. Mir selbst ist die Entstehung der Kanäle im Nervensystem erst klar geworden, nachdem ich die entsprechenden Jugendstadien untersucht hatte. Vielleicht stellt sich bei nochmaliger Untersuchung heraus, daß die Epineuralkanäle der Aktinopoden eigentlich Neuralkanäle sind.

Die Radiargefäße.

Die Neuralkanäle der *Synapta* sind am Tönnchen schon von BURY gesehen, aber falsch gedeutet worden, wie man sich leicht durch Vergleich der Abbildungen von BURY und mir überzeugen kann. BURY hat, wie alle Autoren vor ihm, die Neuralkanäle für die Radiärkanäle des *Hydrocöls* gehalten. So ist es gekommen, daß sich bis heute die Ansicht halten konnte, die Radiargefäße der *Synapta* würden während der Entwicklung bis zum After hin als deutlich sichtbare Kanäle angelegt. In dieser Arbeit habe ich gezeigt, daß die Radiargefäße der *Synapta digitata* in derselben Art und Weise angelegt werden wie diejenigen

der *Synapta vivipara*. Nur bis zum Kalkring erstreckt sich das Lumen der Radiärkanäle. Von da an sind sie nur als einfache Zellstränge, die sich bis zum After hinziehen, nachzuweisen. Diese Tatsache ist Beweis dafür, daß die Radiärgefäße der Synaptiden sich früher durch den ganzen Körper erstreckt haben. Daß sie größtenteils nur als einfache, rudimentäre Zellstränge angelegt werden, kann man damit erklären, daß die Synaptiden seit ihrer frühzeitigen Trennung vom Holothuriestamm ihre eigenen Wege gegangen sind, so daß wir in ihnen eine der ältesten, aber auch am meisten veränderten Holothuriengruppe vor uns haben. Denn nur bei den Synaptiden finden wir die Radiärgefäße so auffallend rückgebildet. Auch am ausgewachsenen Tier sind, wie ich mich an Schnitten überzeugen konnte, die rudimentären Radiärgefäße nachzuweisen. Sie bilden auf der Innenseite der Nerven eine Zellschicht mit wenigen Muskelfasern, die den Nerv auf seiner ganzen Länge begleiten. Auch bei der zuletzt untersuchten Holothurie, bei *Rhabdomolgus ruber*, hat BECHER diese Rudimente aufgefunden.

Kiemenrudiment und Phylogonie.

Ein Organ, dessen Dasein man aus theoretischen Gründen bis jetzt vermutet, aber vergeblich gesucht hatte, ist jene kleine Ausbuchtung am Enddarm des Tönnchens, die ich als den Rest einer Kieme ansehe. Der Nachweis dieses Kiemenrudimentes ist von hoher Wichtigkeit für die Verwandtschaftsverhältnisse der Aktinopoden und Paraktinopoden. LUDWIG betrachtet nämlich die Synaptiden als eine Gruppe, sie sich am frühesten von der Urform der Holothurien abgespaltet und im Laufe dieser Zeit ihre Radiärgefäße und Kiemenbäume eingebüßt hat. Diese Organe müssen also, wenn nicht am erwachsenen Tier, so doch wenigstens in der Entwicklungsgeschichte nachzuweisen sein. Daß betreffs der Radiärgefäße LUDWIGS Hypothese stimmt, ist anatomisch von ihm selbst und BARTHELIS, sowie von BECHER, entwicklungsgeschichtlich von SEMON, CLARK, BECHER und mir erwiesen. Desgleichen ist durch Auffindung der rudimentären Ausstülpung am Enddarm nunmehr der Beweis erbracht, daß tatsächlich die Synaptiden früher Kiemenbäume besessen haben.

Daß die Kieme nur als eine sehr kleine Ausstülpung zu erkennen ist, ist durch das hohe Alter der Synaptiden und ihre außerordentlich weit vorgeschrittene Rückbildung zu erklären. Die Kiemenbäume der Aspido- und Dendrochiroten sind also

nicht durch Konvergenz entstanden; sie stellen vielmehr ein Organ der Urform der Holothurien dar, das bei den Paraktinopoden überhaupt nicht, bei den Aktinopoden nur in den Gruppen der Aspido- und Dendrochiroten sich erhalten hat. Um altbekannte Tatsachen zu wiederholen erinnere ich daran, daß der im Jugendstadium dreifach gefaltete Darm der Synaptiden (*Syn. dig.* und *vivip.*, *Chiridota rotifera*, *Rhabdomolgus ruber*), die Reihenfolge des Auftretens der weiteren Tentakel (*Syn. vivip.*, *Chiridota*, *Rhabdomolgus*) auf eine Verwandtschaft mit den Aktinopoden hinweist, bei denen in allen diesen Dingen vollkommene Übereinstimmung mit den Paraktinopoden herrscht. Jedenfalls halte ich die LUDWIGSche Theorie für erwiesen, daß die Paraktinopoden sich von der mit den Aktinopoden gemeinsamen Urform abgetrennt und selbständig weiter entwickelt haben. Daß diese Urform den dreifach gefalteten Darm, Radiärgefäße und Kiemenbäume besaß, ist durch die Entwicklungsgeschichte vollkommen erwiesen. Auch die französischen Forscher CUÉNOT, DELAGE und HÉROUARD dürften nunmehr ihre Bedenken aufgeben.

Verhältnis der Ontogenie der *Synapta* zur Phylogenie.

In der zoologischen Literatur findet sich nur eine Mitteilung, daß bei einer Holothurienlarve die Anlage eines Kiemenbaumes auftritt. Diese Angabe ist in der Beschreibung der *Auricularia nudibranchiata* von CHUN enthalten. Bei dieser Larve befindet sich an Enddarm ein mächtiger Blindsack, den CHUN für die Anlage einer Kieme ansieht. Es ist nur merkwürdig, daß bei der *Auricularia nudibranchiata* der Kiemenblindsack schon im Stadium der *Dipleurula*, also an der bilateral-symmetrischen Larve gebildet wird, während er eigentlich erst im radiären Stadium, wie bei *Synapta digitata* auftreten dürfte. Denn die Kiemen sind eine eigentümliche Errungenschaft der Holothurien und erst mit Einführung der radiären Symmetrie erworben. Der Blindsack der *Auricularia nudibranchiata* verhält sich daher ebenso, wie das Hydrocöl der übrigen Echinodermen, das ja auch schon im bilateral-symmetrischen Larvenstadium die radiäre Gliederung zeigt. Wenn nun auch die Kiemenanlage der *Synapta digitata* im radiären Stadium auftritt, so ist doch immerhin auffallend, daß sie zu einer Zeit entsteht, wo der After geschlossen ist. Da die Kiemen der Holothurien natürlich nur dann Zweck haben, wenn sie durch den After das nötige Atemwasser beziehen können, so muß hier eine zeitliche Verschiebung stattgefunden haben.

Mit einigen anderen Organen verhält es sich ebenso. Ich hatte gezeigt, daß dem Schlundsinus, der sich durch Abschneiden von dem linken Enterocöl bildet, eine Ausbuchtung der rechten Cölomtasche entspricht. Die Anlage des Schlundsinus entsteht zu einer Zeit, zu der das rechte Cölom noch unverändert dem Mitteldarm als „laterale Scheibe“ anliegt. Erst wenn der Schlundsinus seine Krümmung fast vollendet hat, bildet sich die entsprechende Ausbuchtung am rechten Cölom. Ferner wissen wir seit JOH. MÜLLER, daß die zuerst am Hydrocöl auftretenden Ausbuchtungen zu den Tentakelgefäßen werden. Diese bleiben relativ lange — einige Tage hindurch — als alleinige Ausstülpungen am Hydrocöl sichtbar. Erst dann sprossen die Radiargefäße hervor. Bei der Entstehung der radialen und interradialen Nerven besteht ein Zeitunterschied in der Ausdehnung, wie bei den radialen und interradialen Wassergefäßen, nicht. Wenn ich auch nicht bestimmt habe feststellen können, ob Radial- oder Tentakelnerven eher sprossen, so kann im äußersten Fall der Zeitunterschied nur ganz wenige Stunden zugunsten der Tentakelnerven betragen. Wenn also die Synapta die großen Züge der Stammesgeschichte deutlich in der Ontogenie erkennen läßt, so ist sie im Laufe der Stammesgeschichte doch soviel Einwirkungen ausgesetzt gewesen, daß die kurze Spanne der Entwicklung des Individuums unmöglich die vollkommen getreue Reihenfolge der Veränderungen aufweisen kann, wie sie in der Phylogenie aufgetreten sind. Die Entwicklungsgeschichte weist also geringe zeitliche Differenzen im Verhältnis zur Stammesgeschichte auf.

Die doppelten Cölome der Holothurien.

Bei Schilderung des Hydrocöls der Aurikularia hatte ich erklärt, daß ich der Ansicht von BURY, der in der Madreporenblase den Rest eines vorderen Enterocöls sehen will, nicht folgen kann. Ich stelle mich vielmehr auf den Standpunkt von LUDWIG, nach dem die Madreporenblase eine sekundäre Ausbuchtung des Steinkanals ist. Wir sind nun aber durch die Forschungen von BURY, METSCHNIKOFF, MC BRIDE u. a. m. in der Lage, annehmen zu müssen, daß den Echinodermen zwei Paar von Enterocölien zukommen. Bei den Holothurien sollte nun nach BURY die Madreporenblase die Stelle eines solchen vorderen Enterocöls einnehmen. Obgleich ich nun diese Auffassung von BURY nicht teilen kann, da ich mich, wie mitgeteilt, von der Entstehung der Madreporenblase als einer sekundären Ausbuchtung am Steinkanal

überzeugen konnte, glaube ich doch zwei Organe gefunden zu haben, die man als vordere Enterocölien ansprechen kann. Es sind dies die Ausbuchtungen der beiden Cölomtaschen, deren linke sich zum Schlundsinus entwickelt, während die rechte rückgebildet wird. Diese beiden Anlagen sind ihrer Abstammung nach rein mesodermaler Natur. Außerdem besitzt die linke, sich allein weiter entwickelnde Ausbuchtung die bemerkenswerte Eigenschaft, Muskeln zu bilden; eine Eigenschaft, die allgemein für Cölo-epithelien charakteristisch ist. Ich habe in der Literatur keine Nachweise gefunden, daß die Madreporenblase, die doch einem Enterocöl entsprechen soll, sich ähnlich gewebebildend verhält und dadurch ihren Charakter als Cölom beweist. Die Rückbildung der rechten Anlage wird durch die Stammesgeschichte erklärt. Müssen wir doch annehmen, daß die Echinodermen im Laufe ihrer Phylogonie sich mit der rechten Seite festsetzten und die Organe dieser Seite verkümmern ließen. Die Rückbildung der Ausbuchtung am rechten Cölom ist für diese Hypothese eine neue Stütze und zugleich ein weiteres Beispiel für die Bevorzugung der linken Körperhälfte bei den Echinodermen. Nur die Organe dieser Seite konnten sich entwickeln, da nur sie freie Beweglichkeit besaßen. Denn mit der rechten Seite hatten sich die Echinodermen der Unterseite angeheftet.

Wir können also annehmen, daß der *Synapta* zwei Paar von Enterocölien zukommen, von denen die hinteren die primären sind. Von den beiden vorderen ist das rechte im Laufe der Stammesgeschichte rückgebildet, das linke ist als Schlundsinus vorhanden. Vielleicht ist es später sogar möglich, Beziehungen zwischen den vorderen Enterocölien der Echinodermen und den Kragencölomen der nahe verwandten Enteropneusten aufzustellen.

Literaturverzeichnis.

- 1) BAUR, A., Beiträge zur Naturgeschichte der *Syn. digitata*. 1864.
- 2) BECHER, S., Rhabdomolgus ruber Kfstr. und die Stammform der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1907, 88.
- 3) BURY, H., Studies in the Embryology of Echinoderms. Quart. Journ. Mic. Science 1889, 29.
- 4) Ders., The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. Mic. Sc. 1895, 38.
- 5) CHUN, C., *Auricularia nudibranchiata*. Zoologica 1896, Heft 19.

- 6) CLARK, H. L., *Synapta vivipara*. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. 1898, V.
 - 7) HAMANN, O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen 1884, Heft 1: Die Holothurien.
 - 8) LUDWIG, H., Über eine lebendiggebärende Synaptide. Arch. de Biol. 1881, II.
 - 9) Ders., Entwicklungsgeschichte von *Asterina gibbosa*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1882, 37.
 - 10) Ders., Die Echinodermen. 1889—92. II. Bd. 3. Abt. v. Brans Klass. und Ordn. des Tierreichs.
 - 11) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Sitzungsbericht der Kgl. Pr. Akad. d. Wiss., Berlin 1891, X u. XXXII.
 - 12) LUDWIG, H. u. BARTHEL, PH., Zur Anatomie der *Synapta*. Zool. Anz. 1891.
 - 13) METSCHNIKOFF, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. 1869.
 - 14) Ders., Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anz. 1884, 7, p. 43—47.
 - 15) MORTENSEN, TH., Anatomie und Entwicklung von *Cucum. glacialis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1894, 57.
 - 16) Ders., Die Echinodermenlarven der Planktonexpedition 1898.
 - 17) Ders., Die Echinodermenlarven. Nordisches Plankton, Kiel 1901, Nr. 8.
 - 18) MÜLLER, JOH., Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandl. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1850. 3. Abhandlung aus den Jahren 1849—50.
 - 19) Ders., 1852. 4. Abhandl. aus den Jahren 1850—51.
 - 20) Ders., Über den Bau der Echinodermen. 1854. Ibid. aus dem Jahre 1852.
 - 21) SELENKA, E., Zur Entwicklung der Holothurien. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876, 18.
 - 22) Ders., Die Keimblätter der Echinodermen (Studien über die Entwicklungsgeschichte der niederen Tiere, Heft 2, Wiesbaden 1883).
 - 23) SEMON, R., Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mitteil. der zool. Station Neapel 7, 1887.
 - 24) Ders., Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, 22.
 - 25) SPENGLER, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel Bd. XVIII, 1893.
 - 26) WOLTERECK, R., Wurm, „kopf“, Wurm, „rumpf“ und Trochophora. Zool. Anz. 1904.
-

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der Abkürzungen.

<i>a</i> Atrium.	<i>oc</i> Ösophagus.
<i>aw</i> adorale Wimperschnur.	<i>ot</i> Otocyste.
<i>c</i> Cölom.	<i>pb</i> Polische Blase.
<i>cep</i> Cölomepithel.	<i>rdk</i> Radiärkanal.
<i>cr</i> Kalkring.	<i>rdn</i> Radiärnerv.
<i>deg</i> degenerierend — — —	<i>rk</i> Ringkanal des Hydrocöls.
<i>dz</i> Drüsenzelle.	<i>rm</i> Ringmuskel.
<i>ect</i> Ektoderm.	<i>rn</i> Ringnerv.
<i>ed</i> Enddarm.	<i>rud</i> rudimentär.
<i>ep</i> Epithel.	<i>rz</i> Reservezellen der Wimper-
<i>h</i> Hydrocöl.	schnur.
<i>k</i> Kern.	<i>rzrn</i> Rückziehmuskeln des End-
<i>lm</i> Längsmuskel.	darms.
<i>lw</i> longitudinale Wimperschnur.	<i>ss</i> Schlundsinus.
<i>m</i> Magen.	<i>st</i> Steinkanal.
<i>md</i> Mitteldarm.	<i>t</i> Tentakel.
<i>mdbl</i> Madreporenblase.	<i>tg</i> Tentakelgefäß.
<i>mes</i> Mesenchym.	<i>tn</i> Tentakelnerv.
<i>mt</i> Mesenterium.	<i>v</i> Vakuole.
<i>mn</i> Mundschild.	<i>vd</i> Vorderdarm.
<i>na</i> Nervenanlage des Über-	<i>wr</i> Wimperreifen des Tönn-
gangsstadiums.	chens.
<i>nf</i> Nervenfasern.	<i>wz</i> Wimperzellen.
<i>nk</i> Neuralkanal.	

Tafelerklärungen.

Fig. 1—3 wurden mit SEIBERTS Mikroskop Obj. 5, Ok. 0 gezeichnet,
Fig. 4—24 mit SEIBERT Immersion $\frac{1}{12}$ " Ok. 0.

Fig. 1. Optischer Längsschnitt durch Übergangsstadium B.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Tönnchen.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein älteres Tönnchen, an dem sich das Atrium ausgeglichen hat. Am Enddarm ist das Kiemenrudiment sichtbar.

Fig. 4. Längsschnitt: orale Partie des Radius eines Tönnchens. Im Vorderdarm degenerierende Stäbchen der adoralen Wimperschnur. Neuralkanal. Rudimentäres Radiärgefäß (einfache Zellschicht mit dünnen Längsmuskeln).

Fig. 5—11. Entwicklung der longitudinalen Wimperschnur (Querschnitte).

Fig. 5. Longitudinale Wimperschnur der Aurikularia. An der Außenseite die Wimperzellen mit dem Faserkomplex (Binnenfaser, Basalstäbchen, Endfasern, Wimpern). Tiefer liegend die Reservezellen *rz*.

Fig. 6. Wimperschnur von Übergangsstadium A mit degenerierendem Faserkomplex.

Fig. 7. Wimpersechnur von Übergangsstadium B mit auswandernden Randzellen. Die degenerierten Fasern und Stäbchen liegen beiderseits neben dem sich neu bildenden Faserkomplex als Körnchen.

Fig. 8. Wimperreifen des Tönnchens, wird vom neugebildeten Epithel scheidenartig umhüllt. Von den Kernen ausgehend Binnenfasern, Basalstäbchen, Keulenstäbchen, Wimpern.

Fig. 9. Degenerierender Wimperreifen.

Fig. 10. Desgl., etwas älteres Stadium.

Fig. 11. Plattenepithel einer jungen *Synapta*.

Fig. 12. Längsschnitt durch die longitudinale Wimpersechnur (vgl. Fig. 5).

Fig. 13. Längsschnitt durch den Vorderdarm mit adoraler Wimpersechnur. Eine Reihe von Zellen. Von den Kernen gehen Binnenfasern, Basalstäbchen usw. aus (vgl. Fig. 5), Längs- und Ringmuskeln von Mesenchymzellen gebildet.

Fig. 14. Querschnitt durch den Vorderdarm. Die Zellen bilden abwechselnd Wülste und Rinnen.

Fig. 15. Querschnitt durch die adorale Wimpersechnur (vgl. Fig. 13).

Fig. 16. Querschnitt durch die Nervenleiste der Aurikularia. Auf der Innenseite feine Fasern als Pünktchen sichtbar. Von den Kernen gehen kurze Fasern zu den Wimpern.

Fig. 17. Hydrocöl einer jungen Aurikularia mit zwei Tentakelanlagen, Steinkanal und Madreporenblase. Diesen anliegend Mesenchymzellen (Bildner der Madreporenplatte) mit Vakuolen.

Fig. 18. Querschnitt durch die orale Partie von Übergangsstadium A. Zeigt die Zellvermehrung der halbmondförmigen Nervenanlage (*na*) und des Mundschildes, sowie die Degeneration der Faserschichten der adoralen Wimpersechnur.

Fig. 19a. Mageneepithel der Aurikularia mit Plasmafortsätzen.

Fig. 19b. Mageneepithel von Übergangsstadium A.

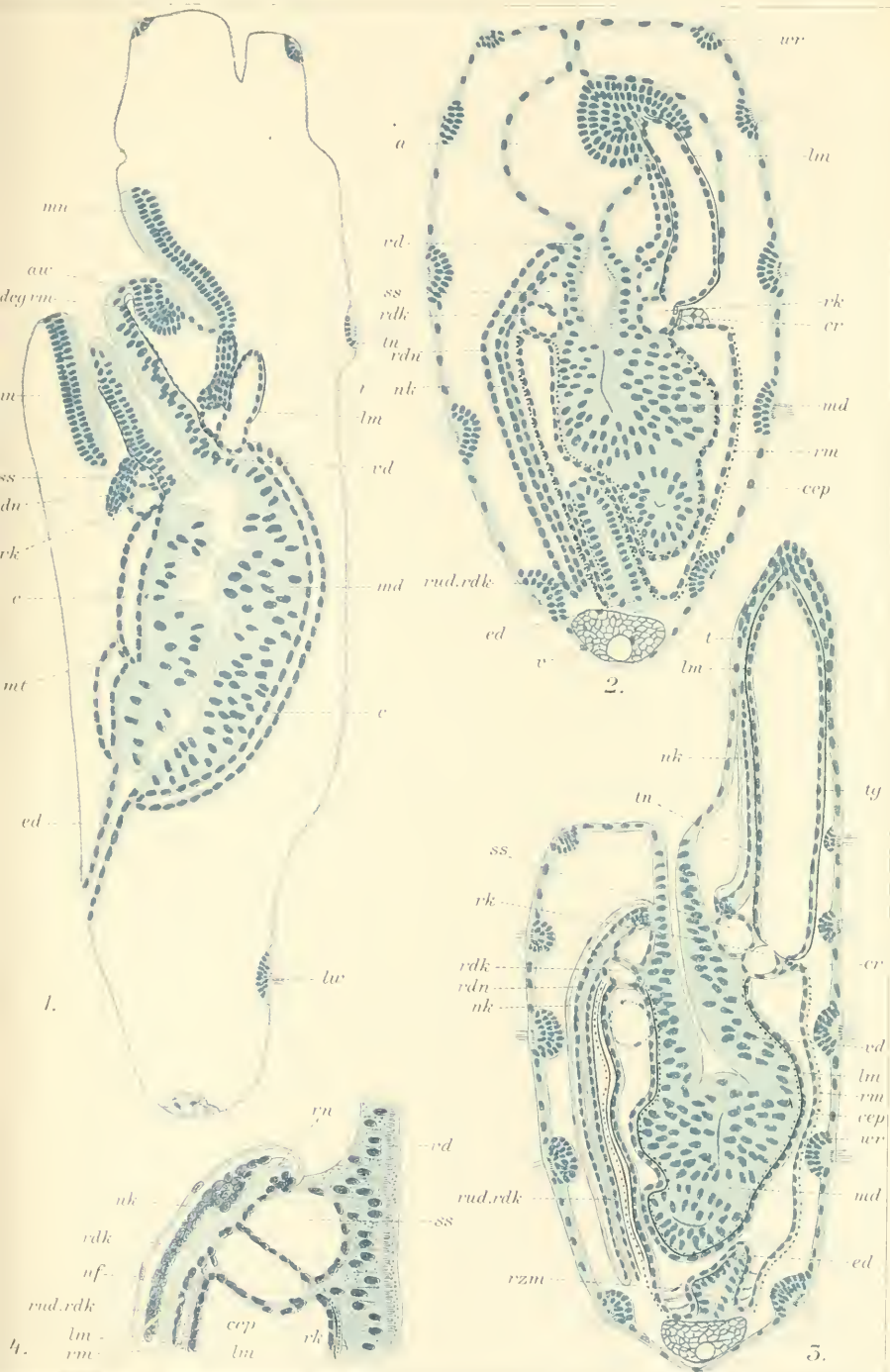
Fig. 20. Bildung einer Otocyste durch Ausstülpung der Cölomwand.

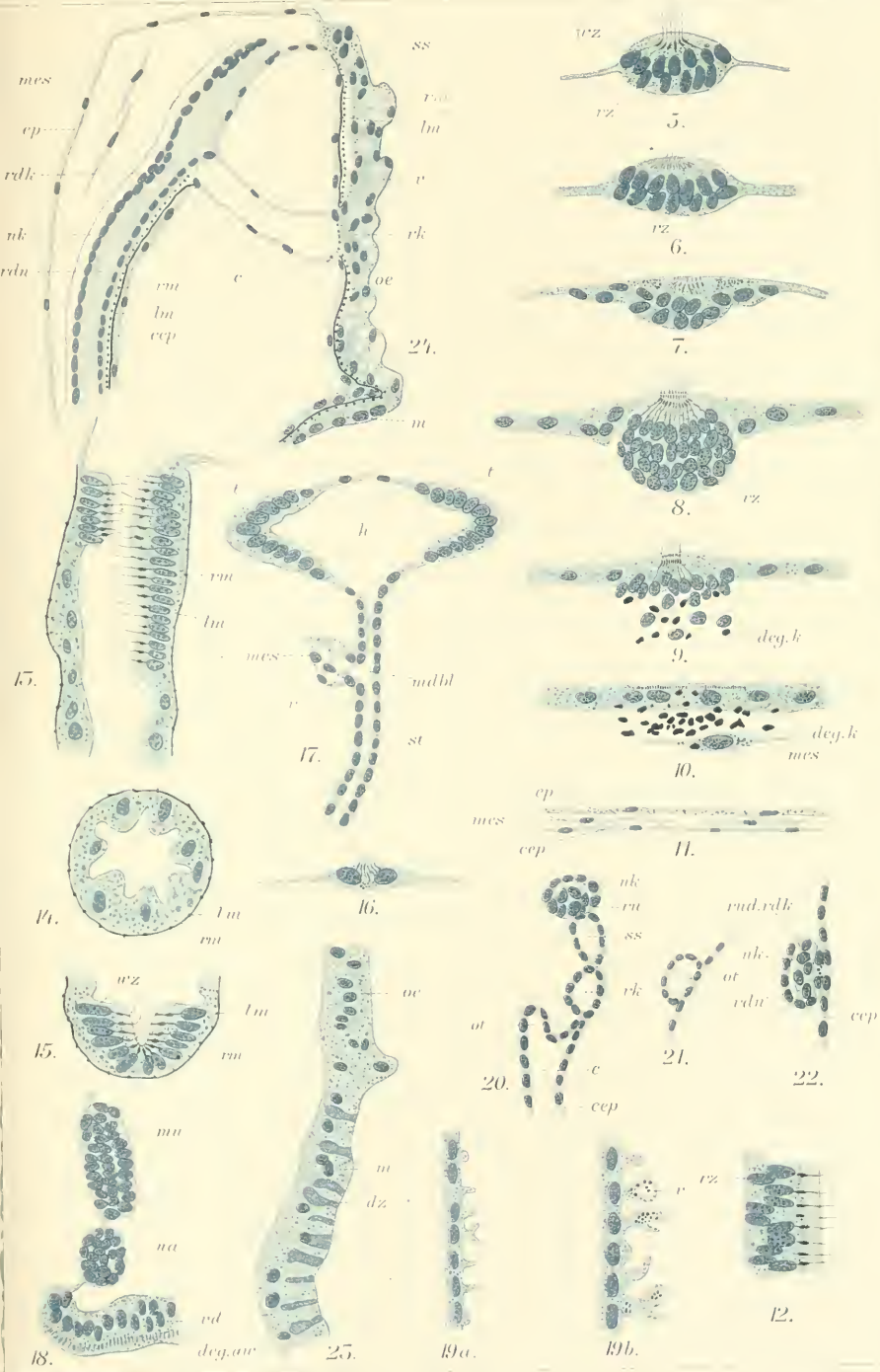
Fig. 21. Eben gebildete Otocyste der Cölomwand noch anliegend.

Fig. 22. Querschnitt durch den Radius eines Tönnchens. Radiärnerv mit Neuralkanal. Ferner sieht man die Zellschicht, welche das Rudiment des Radiärkanales darstellt, mit den quergeschnittenen Längsmuskeln.

Fig. 23. Mageneepithel einer jungen *Synapta* mit Drüsenzellen. Am Ösophagus noch ein einfaches Zylinderepithel.

Fig. 24. Längsschnitt durch den oralen Teil des Radius einer jungen *Synapta*. Das Epithel hat sich abgeflacht. Der Neuralkanal durch eine Membran vom Mesenchym getrennt. Der Schlundsinus hat am Vorderdarm Ring- und Längsmuskeln abgeschieden. Die Zellen des Ösophagus sind von Vakuolen durchsetzt. Im Mageneepithel sind die Drüsenzellen verschwunden.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [NF_41](#)

Autor(en)/Author(s): Reimers Karl

Artikel/Article: [Zur Histogenese der Synapta digitata. 263-314](#)