

# Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen.

Von

**Ernst Haeckel.**

---

Mit Tafel XX.

Je mehr neuerdings wieder das Interesse der Zoologen dem wunderbaren Thierstamme der Echinodermen sich zugewendet hat, und je mehr wir durch die sorgfältigen Untersuchungen der neuesten Zeit über die schwierigsten Verhältnisse ihrer Anatomie und Ontogenie aufgeklärt worden sind, desto mehr ist auch wieder die dunkle Frage nach ihrer Phylogenie in den Vordergrund getreten. Fast alle neueren Bearbeiter der Sternthiere sind dieser Frage ausgewichen, und doch ist es klar, dass wir eine befriedigende Vorstellung von der eigenthümlichen Organisation und der natürlichen Verwandtschaft der Echinodermen nur dann gewinnen können, wenn wir irgend eine leitende Hypothese über ihren Ursprung uns für die Beurtheilung ihres Baues und ihrer systematischen Beziehungen zur heuristischen Richtschnur erwählt haben.

Es stehen sich augenblicklich drei grundverschiedene Ansichten über den Ursprung und die Verwandtschaft der Echinodermen gegenüber. Nach der ältesten Anschauung, die zuerst in dem grundlegenden System von CUVIER ihren präcisen Ausdruck fand, sind die Echinodermen echte Strahlthiere (*Radiata*), und der »strahlige oder radiale Typus« ihres Körperbaues hat dieselbe Bedeutung wie bei den *Acalephen* (Hydroiden, Medusen, Corallen, Ctenophoren). Diese Ansicht hat neuerdings ihren schärfsten und entschiedensten Ausdruck in den Arbeiten der beiden AGASSIZ, Vater und Sohn, gefunden (Literatur-Ver-

zeichniss, Nr. 4), und ist ausserdem besonders von METSCHNIKOFF vertreten worden (Nr. 5). Giebt man dieser systematischen Zusammenstellung der Acalephen und Echinodermen eine phylogenetische Bedeutung, so muss man sich vorstellen, dass die Sternthiere sich aus irgend einer Gruppe der Acalephen historisch entwickelt haben, und zwar sind es die Ctenophoren, welche demgemäss von verschiedenen Seiten als die nächsten Verwandten und die wirklichen Stammformen der Echinodermen in Anspruch genommen worden sind.

Dieser ältesten Anschauung gegenüber, welche die Echinodermen mit den Acalephen in der unnatürlichen Hauptgruppe der Radiaten vereinigte, hob zuerst LEUCKART 1848 die gänzliche Verschiedenheit der Organisation in jenen beiden radiären Hauptgruppen des Thierreichs hervor und sonderte die Echinodermen als eine ganz selbständige Hauptabtheilung, einen »Typus«, wie schon früher MECKEL und GOLDFUSS vorgeschlagen hatten (12). Indem LEUCKART so die Coelenteraten (oder Acalephen) mit Recht völlig von den Echinodermen schied, suchte er die morphologischen Anknüpfungspuncte für die letzteren unter den Würmern, und insbesondere bei den Gephyreen. Schon früher waren diese »Sternwürmer« mit echten Echinodermen vereinigt, und zwar in die Classe der Holothurien gestellt worden. Veranlassung dazu gab zunächst die auffallende Aehnlichkeit der äusseren Körperform, die zwischen gewissen Gephyreen (Sipunculiden) und gewissen Holothurien (Synapten) besteht. In beiden ist der langgestreckte, von einer derben nackten Haut umschlossene Körper walzenförmig wurmähnlich; in beiden ist die Mundöffnung am vorderen, die Afteröffnung am hinteren Pole der Längsachse gelegen, und erstere mit einem Tentakelkranze umgeben. Dazu kommt noch die grosse Aehnlichkeit, welche in einigen untergeordneten Organisationsverhältnissen, namentlich aber in einem Paar baumförmig verzweigten Drüsen besteht, die in den Mastdarm münden. Ein Paar solcher Darmkiewen oder »Wasserlungen« finden sich ebensowohl bei den gewöhnlichen Holothurien (Pentacta, Thelenota u. A.), als bei manchen Gephyreen, insbesondere den Echiuriden (Thalassema, Bonellia u. A.). Auf Grund dieser Vergleichen behielt die Annahme einer nahen Verwandtschaft zwischen Holothurien und Gephyreen auch dann noch Geltung, nachdem man letztere von den Echinodermen getrennt und zu den Würmern gestellt hatte. So hält LEUCKART (12) es für das einfachste, »die Strahlenform der Asteriden durch die Annahme einer Weiterentwicklung der Radien an die pentactaartigen Holothurien anzuknüpfen, und durch diese weiter auf die Gephyreen oder gephyreenartigen, individuell begrenzten Geschöpfe zurückzuführen.« Auch CLAUS

theilt diese Ansicht und hält (noch in der neuesten Auflage seiner »Grundzüge der Zoologie«, 1876) die nahe »Verwandtschaft der Holothurien mit den Gephyreen für offenbar begründet« (p. 273, 297, 388, 391).

Nach meiner Anschauung muss diese Ansicht vollständig aufgegeben werden. Ich kann die Aehnlichkeit, welche in mehreren, grösstentheils ganz äusserlichen Beziehungen zwischen den Holothurien und Gephyreen besteht, nur als die Folge der Anpassung an gleiche Lebensweise und gleiche Existenzbedingungen (vielleicht auch theilweise der »Mimicry«!) auffassen, nicht aber als Folge der Vererbung von gemeinsamen Stammformen. Alle jene Aehnlichkeiten haben für mich nur den Werth von Analogien, nicht von wirklichen Homologien. Das gilt insbesondere von den paarigen, baumförmig verzweigten Drüsen, die in den Enddarm bei beiden Classen einmünden, und auf deren Uebereinstimmung man irrthümlich so grossen Werth gelegt hat. Von diesen »Wasserlungen«, Darmkiemen oder Excretionsorganen finden sich ursprünglich bei den Holothurien fünf vor, wie sie noch heute *Caudina*, *Haplodactyla* und viele andere besitzen. Bei *Rhopalodina* sind nur vier vorhanden, eine ist rückgebildet. Die meisten anderen Holothurien besitzen nur zwei, indem drei verloren gegangen sind. Die ähnlichen büschelförmigen oder baumförmigen Excretionsorgane der Gephyreen sind dagegen ursprünglich paarig vorhanden und haben gar keine morphologischen Beziehungen zu denjenigen der Holothurien. Vielmehr sind die fünf ursprünglichen »Excretionsorgane« der letzteren wahrscheinlich von den entsprechenden verästelten interradialen Mastdarm-Blindschläuchen der Seesterne abzuleiten, welche ebenfalls bald zu fünf (*Archaster*), bald nur zu zwei (*Astropecten*) vorhanden sind. Noch weniger Gewicht kann natürlich der äusseren Aehnlichkeit in der Walzenform des Körpers bei Holothurien und Gephyreen beigelegt werden, oder dem Tentakelkranz, der den Mund umgiebt. Diese äussere Aehnlichkeit gilt nicht mehr als die der Hydroidpolypen und Bryozoen.

Uebrigens genügt, wie mir scheint, eine einfache tectologische und promorphologische Vergleichung der Holothurien und Gephyreen, um jede Annahme einer wirklichen Stammverwandtschaft zwischen beiden auszuschliessen. Der Körper der Gephyreen ist dipleurisch, aus einem Paar Antimeren zusammengesetzt, wie derjenige aller Würmer; der Körper der Holothurien hingegen ist fünfstrahlig oder pentactinot, aus fünf Paar Antimeren zusammengesetzt. Wie kann der letztere aus dem ersteren hervorgehen ohne eine Multiplication der Antimerenpaare, ohne individuelle »Vermeh-

« ohne Fortpflanzung? Wie können die fünf Nervenstränge der Holothurien aus dem einen Nervenstrang der Gephyreen ohne Multiplikation entstehen? Will man beide Gruppen wirklich vergleichen, so kann man tectologisch jede Gephyree nur als eine dipleure Wurm-person auffassen, jede Holothurie hingegen als einen pentactinoten Stock oder Cormus, der aus fünf innig verbundenen Gephyreen-personen zusammengesetzt ist. Wie wir aber überzeugt sind, müssen die Holothurien nicht als die ältesten Ausgangsformen, sondern umgekehrt als die jüngsten Descendenten des Echinodermenstammes aufgefasst werden!

Gegenüber diesen beiden älteren Auffassungen, die ich für gleich unrichtig halten muss, habe ich zuerst vor zwölf Jahren in der generellen Morphologie (Bd. II, p. LXII—LXXVI) die Hypothese aufgestellt, dass die Echinodermen ursprünglich Würmerstöcke sind, und dass wir als die gemeinsamen Stammformen des ganzen Stammes die Seesterne betrachten müssen: als sternförmige Cormen, die aus fünf (oder mehr) gegliederten, Anneliden vergleichbaren, wurmartigen Personen zusammengesetzt sind. In ähnlicher Weise wie bei den zusammengesetzten Ascidien mehrere ungegliederte wurmartige Personen sternförmig gruppiert um eine gemeinsame Cloake herumsitzen, stehen bei den Seesternen mehrere gegliederte wurmartige Personen um eine gemeinsame Magenöhle und Mundöffnung herum. Die gewöhnliche Keimungsform der Echinodermen wäre demnach nicht als Metamorphose, sondern als Generationswechsel zu betrachten, ihre Jugendform nicht als Larve, sondern als Amme. Diese Auffassung, welche natürlich alle morphologischen Verhältnisse der Echinodermen in einem gänzlich verschiedenen Lichte erscheinen lässt, ist von GEGENBAUR in seinem »Grundriss der vergleichenden Anatomie« (1) angenommen und weiter ausgeführt worden; sie hat ferner die werthvollste Unterstützung durch zwei ausgezeichnete Zoologen gefunden, die zugleich zu den genauesten Kennern der Echinodermen gehören, durch die beiden Sars, Vater und Sohn. Insbesondere hat der jüngere G. O. Sars in seiner interessanten Monographie der *Brisinga* eine Reihe weiterer Beweise für die Richtigkeit dieser Auffassung geliefert (2). Auch WICHARD LANGE hat derselben durch seine anatomische und histologische Untersuchung der Seesterne werthvolle neue Stützen zugeführt (3).

Neben den drei vorstehend angeführten phylogenetischen Hypothesen ist bisher keine weitere Hypothese über Ursprung und Verwandtschaft der Echinodermen aufgestellt worden, und scheint auch kaum eine andere möglich. Eine solche könnte nur, von allen bekann-

ten Thierformen absehend, auf eine Reihe von völlig unbekanntem, gänzlich ausgestorbenen Stammformen sich berufen, und würde also vollständig haltlos in der Luft schweben. Will man aber die Echinodermen von bekannten Thierformen ableiten, wozu wir zunächst bei solchen phylogenetischen Hypothesen verpflichtet sind, so bleibt nur die Wahl zwischen den drei angeführten Annahmen. Entweder sind die Echinodermen einfache radiäre *Aculephen*-Personen, wie die *Medusen*, und stammen von *Ctenophoren* ab, wie *AGASSIZ* (4) und *METSCHNIKOFF* (5) behaupten, — oder sie sind einfache *Wurm*-Personen und stammen von *Gephyreen* ab, wie *LEUCKART* und *CLAUS* annehmen (12), — oder die Echinodermen sind *Stöcke*, ursprünglich aus fünf (oder mehr) gegliederten Personen zusammengesetzt, und stammen von ausgestorbenen Würmern ab, wie *GEGENBAUR* (1), *SARS* (2) und ich annehmen. Ein neuer, schlagender Beweis für die Richtigkeit dieser letzteren Annahme scheint mir durch die sogenannten »*Kometenformen*« der Seesterne geliefert zu werden, deren phylogenetische Bedeutung zu Gunsten meiner Hypothese nachstehend kurz erläutert werden soll.

Als »*Kometenformen*« bezeichnen wir ausschliesslich solche Seesterne, bei denen ein abgelöster Arm den ganzen Seesternkörper, d. h. die centrale Scheibe sammt den übrigen Armen neu gebildet hat. Diese *Kometen-Reproduction* der Asterien ist sehr wesentlich verschieden von den gewöhnlichen Formen der *Reproduction*, für welche zahlreiche Beispiele in allen Sammlungen zu finden sind. Diese letzteren Fälle von *Regeneration*, bei welchen stets die centrale Scheibe direct oder indirect theilhaftig ist, zerfallen in zwei Gruppen, nämlich erstens Fälle von spontaner Theilung und Ergänzung der Theilhälften, und zweitens Fälle von *Regeneration* einzelner Arme, welche ganz oder theilweise zufällig verloren gegangen sind. Dieser Ersatz von theilweise verstümmelten oder ganz abgerissenen Armen, der sehr häufig bei verschiedenen Asterien und Ophiuren beobachtet wird, bietet kein besonderes Interesse. Merkwürdiger schon ist die *Schizogonie* oder die Vermehrung der Seesterne durch spontane Theilung, wobei die Scheibe des Seesterns durch eine mittlere Einschnürung in zwei Hälften zerfällt und jede Hälfte alsbald die andere reproducirt. *LÜTKEN* (Nr. 6) beobachtete dieselbe an zahlreichen Exemplaren von mehreren Arten des Genus *Asteracanthion* (oder *Uraster*), nämlich *A. tenuispinus* (J. M.), *A. problema* (*STEENSTRUP*), *A. acutispina* (*STIMPSON*), *A. macrodiscus* (*STIMPSON*), *A. muricatus* (*VERR.*), *A. atlanticus* (*VERR.*). Den Process der spontanen Theilung selbst sah sodann in kürzester Zeit *KOWALEVSKY* (7) an dem mediterranen *Asteracanthion* (*Ura-*

ster) *tenuispinus* sich vollziehen. »Um den Process der Theilung zu beobachten, braucht man nur einige Exemplare mit vollständig entwickelten Armen in ein Gefäss zu setzen. Höchstens nach einem Tage fangen sich die Seesterne an zu theilen; die sechsarmigen theilen sich gewöhnlich in zwei dreiarmlige; besass aber ein Individuum ihrer sieben, so entstand ein dreiarmliges und ein vierarmiges, und letzteres theilte sich dann nicht selten weiter in zwei zweiarmlige Individuen.« Eine sehr ausführliche Darstellung hat sodann SIMROTH (8) von der ähnlichen Schizogonie der *Ophiactis virens* gegeben. Diese sechsarmige Ophiure des Mittelmeeres zerfällt bei der sehr häufig zu beobachtenden Theilung fast immer in zwei dreiarmlige Hälften, von denen jede die andere reproducirt.

Von allen diesen Reproductionsfällen sehr wesentlich verschieden ist der merkwürdige Process der Kometenbildung. Hier lösen sich die einzelnen Arme des Seesterns spontan von der centralen Scheibe ab, und jeder einzelne Arm ergänzt sich zu einem vollständigen Seestern, indem er die ganze Scheibe sammt allen übrigen Armen reproducirt. An einigen Exemplaren von *Linckia multiforis* aus dem rothen Meere sah MARTENS (1866) »klar, dass ein abgetrennter Arm allein, ohne Scheibe, im Stande ist, eine neue Scheibe und neue Arme durch Sprossen zu entwickeln. Dies ist die sogenannte Kometenform« (Nr. 9, p. 68). Ferner fand KOWALEVSKY »im rothen Meere, in der Umgebung von Tur, *Ophidiaster Ehrenbergii* mit ungemein unregelmässig entwickelten Armen. Es war nicht möglich, auch nur ein einziges Exemplar mit gleich grossen, regelmässig entwickelten Armen zu finden; entweder war ein Arm stark entwickelt, die übrigen im Gegensatz zu diesem sehr klein; oder es fanden sich Exemplare mit einigen grossen Armen, wogegen die anderen wie abgerissen erschienen. Ein längeres Nachforschen brachte schliesslich einzelne Arme zu Gesicht, bei denen man die übrigen vier Arme kaum gewahr werden konnte; endlich fanden sich Exemplare, bei denen die Arme eben im Begriff waren, sich abzutrennen. Die Abtrennung der Arme findet regelmässig, einer nach dem andern statt. Beim abgetrennten Arme verdickt sich der centrale Stumpf, aus dem schliesslich vier neue Arme hervorsprossen; anfangs als kleine Papillen, die bei wenigen in vollständige Arme auswachsen« (Nr. 7, p. 283).

Derselbe Vorgang scheint nach OSSIAN SARS bei der merkwürdigen *Brisinga* (sowohl bei *Brisinga coronata*, als bei *Brisinga endecacnemos*) sehr häufig vorzukommen. Er sagt darüber (Nr. 2, p. 76): »Ich bin im Stande gewesen, mich durch directe Experimente zu überzeugen, dass die einzelnen Arme der *Brisinga*, von der Scheibe abgelöst, fortfahren

zu leben und ihre gewöhnlichen Lebensfunctionen auszuführen, selbst lange nachdem die Scheibe selbst zu leben aufgehört hat; und dass daher auch sehr grosse Wahrscheinlichkeit dafür existirt, dass sie fähig sind, unter günstigen Umständen ihr Leben fortzuführen, indem jeder Arm für sich, nach und nach, die anderen Theile reproducirt, welche zu einer vollständigen Colonie gehören, die Scheibe sowohl als der Rest. Ich habe mich sogar zu der Annahme gedrungen gefühlt — als zu etwas, was den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit für sich hat, — dass eine solche successive Ablösung der Arme im normalen Zustande als ein freiwilliger Act des Thieres stattfindet, der zu einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung führt, durch *divisio radialis*«.

Endlich hat neuerdings STUDER von einem ganz anderen Seestern, von *Labidiaster radiosus* berichtet, dass sich die Arme regelmässig von der Scheibe freiwillig ablösen (Nr. 40, p. 458). »Bei grösseren Exemplaren ist die verschiedene Länge der Arme auffallend. Man findet neben grossen, wohlentwickelten Armen nur halb so lange und ganz kleine, kaum entwickelte. Während diese sehr fest an der Scheibe haften, lösen sich jene sehr leicht, schon bei derbem Aufassen des Thieres, und wohl auch freiwillig ab. Die losgelösten Arme werden durch neue, an der Scheibe hervorknospende ersetzt. Bei kleinen Exemplaren sind alle Arme gleich lang«. STUDER glaubt, dass diese spontane Ablösung der Arme bei *Labidiaster radiosus* zum Zwecke der Fortpflanzung geschehe, indem die in den Armen eingeschlossenen Eierschläuche durch Platzen die Eier in die Armhöhle entleeren und so die Eier durch die offene Wunde des abgelösten Armes nach aussen gelangen. Es ist aber daneben auch sehr wohl möglich, dass die spontan abgelösten Arme von *Labidiaster* als Kometenformen weiter leben und die ganze Scheibe nebst den übrigen Armen reproduciren, wie es bei *Brisinga* höchst wahrscheinlich und bei *Ophidiaster* festgestellt ist.

Uebrigens scheinen auch verschiedene Species des Genus *Asteracanthion* (oder *Uraster*), insbesondere *A. glacialis*, Kometenformen zu bilden, sei es, dass der reproducirende Arm sich freiwillig abgelöst hat oder gewaltsam abgerissen worden ist. Einen Fall davon finde ich verzeichnet in SCHLEIDEN, »Das Meer« (Berlin 1874. 2. Aufl. p. 353). Es ist daselbst (in Fig. 443) eine Kometenform abgebildet, die zu *Asteracanthion glacialis* zu gehören scheint, und dazu bemerkt: »Selbst ein einziger, nur ganz vollständig abgeschnittener Strahl lässt nach wenigen Tagen schon am abgeschnittenen Ende vier kleine neue Strahlen hervorkeimen, wie die Abbildung eines Seesterns aus dem Aquarium zu Concarneau zeigt (Fig. 443)«. »JOHN DALYELL fand am 10. Juni einen einzelnen, kürzlich von einem Seestern getrennten Strahl; schon am

45. Juni erschienen am Grunde vier neue, rudimentäre Strahlen; am Abend desselben Tages begann auch die Bildung eines neuen Mundes, und am 48. Juni war das Thier wieder ganz vollständig ausgebildet; nur blieben die vier neuen Strahlen sehr klein. Einen Monat später warf das Thier freiwillig den alten Strahl ab, und an dessen Stelle spross ein neuer, ganz vollständiger Seestern hervor« (RYMER JONES). Besonders diese letztere Beobachtung ist sehr wichtig und interessant.

Die Kometenformen von Seesternen, welche ich selbst untersuchen konnte, gehören sämmtlich dem Genus *Ophidiaster* (MÜLL. TR.) an (= *Linckia*, NARDO, p. p.). Die Zahl der untersuchten Exemplare beträgt 54 und diese gehören vier verschiedenen Arten an, welche im »System der Asteriden« von JOHANNES MÜLLER und TROSCHEL folgende Namen führen: 1) *Ophidiaster diplax* M. TR. (= *Linckia diplax*) aus dem indischen Ocean, meistens von Mauritius: 40 Exemplare. 2) *Ophidiaster ornithopus*, VAL. (= *Linckia ornithopus*) von den Antillen: 8 Exemplare. 3) *Ophidiaster multiforis*, M. TR. (= *Asterias multifora* LAM.) aus dem rothen Meer und dem indischen Ocean: 27 Exemplare. 4) *Ophidiaster Ehrenbergii* M. TR., aus dem rothen Meer: 6 Exemplare. Beiläufig sei bemerkt, dass diese vier *Ophidiaster*-Arten nichts weniger als »gute Arten« sind, und dass die von MÜLLER und TROSCHEL für dieselben gegebenen Diagnosen nichts weniger als sicher sind. Namentlich sind *Ophidiaster multiforis* und *Ophidiaster Ehrenbergii* kaum zu unterscheiden, ebenso *Ophidiaster diplax* und *Ophidiaster ornithopus*. Alle angegebenen Species-Characteres sind sehr variabel. Die totale und die partielle Körpergrösse, das Verhältniss des Scheibenradius zum Armradius, und ebenso das Verhältniss der Breite der Arme zu ihrer Länge ist oft bei den fünf oder sechs Armen eines und desselben Exemplares sehr verschieden; die Zahl und Anordnung der Furchenpapillen variirt ebenso, selbst an verschiedenen Abschnitten eines und desselben Arms; ebenso die Zahl und Form der Plattenreihen und der Porenfelder. Nur der westindische *Ophidiaster ornithopus* zeigt mehr constante Characteres. Die übrigen drei Arten, welche sämmtlich im indischen Ocean und theilweise zugleich im rothen Meer wohnen, könnten ganz gut als Varietäten einer Art gelten, für die wir als passendsten Speciesnamen »*multiformis*« (nicht *multiforis*) vorschlagen möchten. Denn die ungewöhnliche Variabilität und Vielgestaltigkeit, nicht die grosse Porenzahl ist es, welche diese Seesterne auszeichnet (MARTENS, Nr. 9).

Das reiche Material, welches ich so vergleichen konnte, befindet sich in den zoologischen Museen von Berlin, München, Jena, im Museum Godeffroy in Hamburg und in der Naturalienhandlung von G. SCHNEIDER in Basel. Den Directoren jener Sammlungen, Herrn Professor PETERS

in Berlin, Herrn Professor v. SIEBOLD in München, Herrn Custos SCHMELZ in Hamburg, nicht minder Herrn Naturalienhändler SCHNEIDER in Basel, bin ich für die Liberalität, mit welcher sie mir die Benutzung des werthvollen Materials gestatteten, zu herzlichem Danke verpflichtet; ausserdem habe ich auch Herrn Professor v. MARTENS in Berlin, Herrn Dr. v. KOCH in Darmstadt und Herrn Naturalienhändler SCHILLING in Hamburg für gütige Zusendung von einigen besonders interessanten Exemplaren meinen freundlichen Dank abzustatten. Da die allermeisten geliehenen Exemplare getrocknet waren, und die drei einzigen Spiritusexemplare selbstverständlich nicht zerschnitten werden durften, so musste ich auf die Untersuchung des inneren Baues der Kometenformen verzichten und mich auf die genaue Untersuchung der äusseren Formverhältnisse beschränken.

Eine ausführliche Beschreibung und Vergleichung aller untersuchten Exemplare scheint überflüssig. Ich beschränke mich daher auf die Abbildung und Beschreibung von sechs der interessantesten Formen. Die einzelnen Arten brauchen nicht getrennt behandelt zu werden, da die Verhältnisse der Kometenbildung und der Regeneration bei den vier untersuchten Arten durchaus gleichartig zu sein scheinen. Auch die Zahl der Arme ist bei allen vier Arten wechselnd. JOHANNES MÜLLER und TROSCHEL sahen zwar von *Ophidiaster diplax*, *Ophidiaster ornithopus* und *Ophidiaster Ehrenbergii* nur Exemplare mit fünf Armen, während sie bei *Ophidiaster multiforis* vier, fünf oder sechs Arme angeben. Allein auch bei den drei ersteren Arten kommen neben der herrschenden Fünffzahl Exemplare mit vier und sechs Armen vor, wie nachstehende Uebersicht zeigt:

Species	Fünf A.	Sechs A.	Vier A.	Summa
<i>O. diplax</i>	6 Expl.	4 Expl.	—	10
<i>O. ornithopus</i>	5 »	2 »	4 Expl.	8
<i>O. multiforis</i>	19 »	6 »	2 »	27
<i>O. Ehrenbergii</i>	5 »	4 »	—	6

Die echte Kometenform (Fig. 5, 7, 9, 11) ist stets durch einen vollkommen entwickelten Arm ausgezeichnet, welcher an seinem centralen Ende die neugebildete Scheibe mit vier oder fünf anderen Armen trägt. Eine deutliche Ringnath (die Fissionsstrictur) begrenzt die vernarbte Wundfläche des abgelösten Arms, von welcher die Regeneration der abgelösten Scheibe ausgeht. An den jüngsten Exemplaren (Fig. 9 bis 12) sieht man, dass eine eigentliche Scheibe noch gar nicht existirt, sondern dass die neugebildeten Arme unmittelbar

aus der Wundfläche des Arms hervorsprossen. Die Mundöffnung wird zunächst nur durch das offene centrale Ende des Specialdarms des regenerirenden Armes gebildet. Eine Madreporenplatte fehlt ganz. Die Zahl der neugebildeten Arme beträgt bald vier, bald fünf. Beide Fälle dürften einen wesentlich verschiedenen Verlauf des Reproductionsprocesses bezeichnen.

Wenn der regenerirende Hauptarm vier neue Arme bildet (Fig. 9—12), steht die Achse des ersteren zunächst senkrecht auf der Achse der beiden benachbarten jungen Arme, während die beiden übrigen Arme unter gleichen Winkeln (von  $60^{\circ}$ ) von den letzteren und von einander divergiren. Erst bei weiterem Wachsthum entwickelt sich im Centrum eine kleine Scheibe, und damit verändern die vier regenerirten Arme ihre Stellung, indem sie weiter auseinander treten und der rechte Winkel zwischen dem Hauptarm und dem benachbarten Nebenarm kleiner wird. Alsdann treten auch zuerst die Anfänge der Madreporenplatte auf, und zwar meistens zwei, beiderseits des Hauptarms. Da die Vierzahl der Arme meist nur bei jungen Individuen, selten bei älteren gefunden wird, so dürfte zu vermuthen sein, dass der regenerirende Hauptarm gewöhnlich später abgestossen wird, und dass an seiner Stelle ein fünfter junger Arm hervorsprosst.

Wenn der regenerirende Hauptarm an seinem centralen Ende nicht vier, sondern fünf neue Arme bildet (Fig. 5—8), so wächst meistens der den Hauptarm gegenüberstehende junge Arm genau in der Verlängerung von dessen Achse hervor, während die vier übrigen jungen Arme unter gleichen Winkeln (von  $60^{\circ}$ ) paarweise zwischen letzteren und dem Hauptarm hervorwachsen. Jedoch stehen bei einer der vorliegenden Kometenformen von *Ophidiaster diplax* (Fig. 5, 6) die fünf neuen Arme in zwei Gruppen unsymmetrisch vertheilt, zwei Arme dicht bei einander auf der einen, drei auf der andern Seite des Hauptarms. Auch hier fehlt eine selbständige Mittelscheibe nebst Madreporenplatte zunächst ganz, und die letztere tritt erst auf — und zwar wieder paarweise zu beiden Seiten des Hauptarms —, nachdem die kleine Mittelscheibe im Centrum des Armkranzes sich bis zu einer gewissen Ausdehnung entwickelt hat. Wenn sich später der regenerirte Hauptarm von der sechsarmigen Scheibe ablöst, wird entweder die Ablösungsstelle sich schliessen und der Seestern fünfarmig bleiben, oder es wird an Stelle des abgelösten Hauptarms ein neuer Arm sich bilden und der Seestern sechsarmig werden.

Sehr interessant und wichtig ist die leicht zu constatirende Thatsache, dass bei ganz jungen Kometenformen, d. h. bei solchen, wo eben erst die vier oder fünf Arme aus der Wundfläche des abge-

lösten Hauptarms hervorsprossen, die centrale Scheibe nebst der Madreporenplatte noch völlig fehlt, und die Mundöffnung durch das offen bleibende Ende des Specialdarms gebildet wird, d. h. des radialen Darmanhangs, der sich im Arm alsbald in zwei Aeste gabelt. Erst nachdem die neugebildeten vier oder fünf Arme eine gewisse Grösse erreicht haben, gestaltet sich ihre centrale Verbindung zu einer ganz kleinen Mittelscheibe, der Mund rückt in die Mitte, und beiderseits des Hauptarms tritt eine kleine Madreporenplatte auf, in dem Winkel zwischen letzterem und dem benachbarten neugebildeten Arm. Es scheint, dass zwei dorsale Porenfelder den Ausgangspunct für die Bildung der beiden neuen Madreporenplatten liefern. Bei der grossen Mehrzahl der von mir untersuchten älteren Kometenformen waren zwei Madreporenplatten sichtbar, ganz symmetrisch in dem Interbrachialraum zwischen dem Hauptarm und den benachbarten Nebenarmen gelegen; anfangs sehr tief in der Mitte der Höhe gelegen — später erst auf die dorsale Fläche hinaufrückend.

Die merkwürdigen, sehr variablen Verhältnisse der Madreporenplatte bei dem indischen *Ophidiaster multiforis* hat MARTENS (Nr. 9, p. 66 bis 68) so ausführlich und sorgfältig erörtert, dass ich hier einfach darauf verweisen kann. Er fand unter 56 untersuchten Exemplaren 49, — also gerade  $\frac{7}{8}$  der Gesamtzahl —, bei denen zwei Madreporenplatten in zwei Interbrachialräumen lagen, bisweilen eine Platte wieder in zwei kleinere zerfallen. Unter jenen 56 Exemplaren waren 44 fünfarmige, 8 sechsarmige, 3 vierarmige und 4 siebenarmiges. Obgleich auch MARTENS die Entstehung der Kometenform durch Reproduction aus einem abgelösten Arm für unzweifelhaft hält, glaubt er doch auch theilweise die auffallende Ungleichheit der Arme bei dieser Art durch ungleiches Wachsthum derselben erklären zu können, wobei die Lage der Madreporenplatte von ursächlichem Einflusse sei. Er sagt (l. c. p. 67): »Der von zwei Madreporenplatten umgebene Arm ist oft stärker entwickelt als die anderen, länger oder doch dicker, als die anderen. Da die Madreporenplatte zugleich die Communication des Wassergefässsystems mit dem umgebenden Meerwasser vermittelt, so kann man annehmen, dass der Stoffwechsel durch die doppelte Communication vermehrt werde, und diese Vermehrung am meisten dem Wachsthum des den beiden Oeffnungen benachbarten Arms zu Gute komme. — Aber *Linckia multiforis* besitzt zugleich ein ungewöhnliches Reproductionsvermögen, und so mögen die kleineren Arme oft nur jüngere sein.«

Obgleich die Möglichkeit, dass die Ungleichheit der Arme durch ungleiche Ernährung und ungleiches Wachsthum derselben bedingt ist,

sicher von vornherein zugegeben ist, und obgleich in vielen anderen Fällen dies auch wirklich stattfinden mag, so scheint sie mir doch gerade für die Kometenformen nicht zu gelten. Denn das Merkwürdigste an diesen letzteren ist ja eben, dass an den ganz jungen Kometenformen eine Mittelscheibe und eine Madreporenplatte überhaupt nicht existirt, vielmehr die ganz kleinen Anfänge der neuen Arme unmittelbar aus dem centralen Ende eines abgelösten Armes (ohne jede Betheiligung der Scheibe!) hervorzurücken. Auch ist besonders hervorzuheben, dass bei diesen echten Kometenformen die vier oder fünf neuerzeugten Arme stets von Anfang an ganz gleiche Grösse und Beschaffenheit besitzen.

So ist denn jetzt die wichtige Thatsache, dass bei verschiedenen Arten des Genus *Ophidiaster* abgelöste Arme — ohne jede Betheiligung der centralen Scheibe — im Stande sind, eine ganze Scheibe nebst den übrigen Armen zu reproduciren, wohl unzweifelhaft festgestellt. Daran knüpft sich zunächst die weitere Frage, ob dieser Vorgang ein zufälliger, abnormer, durch äussere Verletzung und gewaltsame Trennung eines Armes bedingter Reproductionsprocess, oder ein normaler, spontaner, durch freiwillige Ablösung eines Armes bewirkter Zeugungsprocess ist. Soweit ich nach dem mir vorliegenden Material zu urtheilen vermag, zweifle ich nicht mehr, dass die Frage in letzterem Sinne zu bejahen ist, wie sie auch bereits durch Sars (2), Kowalevski (7) und Studer (10) bejaht worden ist. Bei gewissen Seesternen lösen sich die Arme freiwillig von der Scheibe ab und jeder abgelöste Arm reproducirt die ganze Scheibe nebst den übrigen Armen.

Zur Begründung dieser Anschauung stütze ich mich theils auf die bereits angeführten Angaben von Sars, Kowalevsky, Studer und Rymer Jones, theils auf meine eigenen Beobachtungen an *Ophidiaster diplax* und *O. ornithopus*. Bei diesen beiden Arten zeigt sich am deutlichsten, wie sich die Arme spontan von der Scheibe abschnüren. An denjenigen reifen Exemplaren derselben nämlich, welche nicht Kometenformen sind, kann man gewöhnlich die Abschnürungsstelle des Armes von der Scheibe deutlich erkennen (Fig. 1—4). Diese Fissionsstrictur (*f*) liegt stets etwas von der Scheibe entfernt. Die Distanz der Fissionsstrictur von dem Scheibenrande (oder dem Winkel des Interbrachialraumes) beträgt bei dem in Fig. 1 und 2 (in natürlicher Grösse) abgebildeten Exemplare von *O. diplax* 3—5 Mm.; bei dem in Fig. 3 und 4 abgebildeten Exemplare 2—6 Mm. Es bleibt also gar kein Theil der Scheibe an dem sich ablösenden Arm zurück; vielmehr bleibt umgekehrt ein Theil des Armes an der Scheibe

zurück! Und an dieser Fissionsstrictur kann aus der Scheibe — oder vielmehr aus dem zurückgebliebenen Armstummel! — wieder ein neuer Arm hervorwachsen, wie Fig. 3 und 4 deutlich zeigen. Nach diesen Thatsachen halte ich es auch für möglich, dass eine Scheibe, von der alle Arme sich abgelöst haben, alle Arme zu reproduciren vermag, ja dass sich dieser Vorgang öfter wiederholt! Doch habe ich noch kein Exemplar gesehen, welches diesen Vorgang eben so unzweifelhaft erläuterte, wie die ersteren jetzt feststehen. Es ist dringend zu wünschen, dass in den zoologischen Stationen und Aquarien zahlreiche, auf diese Fragen bezügliche Regenerationsexperimente mit verschiedenen Seesternen angestellt werden. Nach einer Notiz von KOWALEVSKY scheinen dieselben sehr gute Erfolge zu versprechen. Auch ist an frischen und gut eingelegten Spiritusexemplaren der innere Bau der Reproductionsformen und namentlich der Kometenformen genau zu untersuchen.

Es handelt sich hier offenbar um einen wirklichen Generationswechsel der Seesterne, um eine ungeschlechtliche Vermehrung, welche alle Charactere der echten Metagenesis trägt. Da wir nun auch die sogenannte »Metamorphose« der Echinodermen — wenigstens die palingenetische Keimungsform derselben in ihrer ältesten, ursprünglichen Gestalt — als wirkliche Metagenesis auffassen müssen, so hätten wir im Stamme der Sternthiere zwei verschiedene Formen des Generationswechsels: Erstens die gewöhnliche Form der Metagenesis, wo die sogenannte »Larve« (*Pluteus*, *Brachiolaria* u. s. w.) als Amme fungirt und durch innere Knospung das ganze Echinoderm erzeugt (bei den meisten Asterien, Ophiuren, Echinen und vielen anderen Echinodermen) — und zweitens die seltner Form der Metagenesis, wo der spontan abgelöste Seesternarm als Amme fungirt und durch äussere Knospung den Stern erzeugt (*Ophidiaster*, *Labidiaster*, *Brisinga* u. a. Asterien).

Diese Thatsachen der Asteridenreproduction, und vor Allem die jetzt unleugbar festgestellte Thatsache, dass abgelöste Seesternarme ohne jede Betheiligung der Scheibe den ganzen Seestern reproduciren, scheint mir zu den stärksten Stützen für meine Cornustheorie der Echinodermen zu gehören und mit der entgegengesetzten AGASSIZ'schen Auffassung völlig unvereinbar zu sein. Nach dieser letzteren wäre der Seesternarm bloß eine Extremität des Seesterns, wie dies am entschiedensten von METSCHNIKOFF (Nr. 5, p. 70) ausgesprochen worden ist: »das Organisationsprincip eines Echinoderms will ich viel lieber mit dem eines Cephalopoden vergleichen, da wir hier von dem entwickelten Rumpfe mehrere Arme ausgehen sehen, welche sich nicht nur durch hohe Organisation, sondern durch eventuelle Selbständig-

keit auszeichnen.« Wenn man auch nicht aus vielen andern Gründen diesen Vergleich als gänzlich unhaltbar bezeichnen müsste, so würde schon die Kometenform der Seesterne allein hinreichen, ihn zu widerlegen. Denn bei keinem Cephalopoden ist ein abgelöster Arm im Stande, den ganzen Körper zu reproduciren. Ueberhaupt ist kein einziger Fall bekannt, dass bei irgend einem Thiere eine abgelöste Extremität das Vermögen besäße, den ganzen Körper zu reproduciren. Im Gegentheil, gerade die Extremitäten sind überall diejenigen Körpertheile, welche der Reproduction des Ganzen am wenigsten fähig sind. Bei den Hydren reproducirt jedes Stück des Rumpfes den ganzen Körper; aber kein Tentakel und kein Stück eines Tentakels ist dazu im Stande! Bei den höheren Thieren vollends wird Niemand erwarten oder für möglich halten, dass eine abgelöste Extremität den ganzen Körper reproducirt, selbst wenn das Reproductionsvermögen im Uebrigen ein sehr hohes ist, wie bei den Crustaceen und Reptilien. Während hier abgerissene Beine und selbst Schwänze sehr leicht durch Regeneration ersetzt werden, ist kein einziges Beispiel bekannt, dass ein abgeschnittenes Bein einen ganzen Krebs oder eine ganze Eidechse gebildet hätte. Das würde aber bei der Kometenform der Seesterne wirklich der Fall sein, wenn der Seesternarm blos den morphologischen Werth einer Extremität besäße.

Absichtlich habe ich hier die Echinodermen mit höheren Thieren verglichen, weil ich selbst sie für »höhere Thiere« halte. Dass man die Sternthiere meistens zu den »niederen Thieren« rechnet, hat seinen Grund vorzugsweise in dem niederen Grade ihrer physiologischen Leistungen, und dieser ist wieder in erster Linie durch die niedere Entwicklungsstufe des Centralnervensystems und der höheren Sinnesorgane bedingt. Im Gegensatze dazu ist aber die morphologische Entwicklung der Echinodermen eine sehr hohe, ja mit Bezug auf die Bildung des ganzen Locomotionsapparates die allerhöchste! Wie unendlich complicirt ist bei einem Seestern, bei einem Crinoid, das ganze Skeletsystem mit seinen Tausenden von verschieden geformten Knochen, Platten, Stacheln, Pedicellarien, Gelenken, Bändern, Muskeln, wie verwickelt ist die Ausbildung des Gefässsystems! Ein Weichthier, ein Gliederthier, selbst ein Wirbelthier, damit verglichen, scheint in dieser Beziehung eine weit niedere Bildungsstufe erreicht zu haben. Insbesondere kann kein Zweifel sein, dass die tausendfach gegliederten Echinodermen in Bezug auf morphologische Differenzirung viel höher stehen, als die ungliederten Mollusken.

Für die ganze Auffassung des Echinodermen-Organismus und sein Verhältniss zu anderen Thierformen ist in erster Linie die Beurtheilung

seiner Individualität von höchster Wichtigkeit. Nach der älteren Auffassung und nach den Anschauungen von AGASSIZ, METSCHNIKOFF, CLAUS u. s. w. ist das ganze Echinoderm überall eine einfache Person, durch Metamorphose aus einer Larve entstanden; nach meiner Auffassung hingegen ist das ganze Echinoderm ein wahrer Stock oder Cormus, aus fünf Personen zusammengesetzt, und durch Generationswechsel aus einer Amme erzeugt.

Zur kritischen Beurtheilung dieser Individualitätsverhältnisse muss man die tectologische und promorphologische Zusammensetzung der beiden Generationen schärfer ins Auge fassen, als dies gewöhnlich geschieht. Ich bezeichne daher die erste ungeschlechtliche Generation der Echinodermen, die sogenannte »Larve«, als Sternnamme oder *Astrotithene* (αστροτίθηνη = Amme); hingegen die zweite geschlechtliche Generation, welche aus der ersten durch Knospung entsteht, als Sternstock oder *Astrocormus* (αστροκόμος = Stock). Den Generationswechsel, der zwischen beiden besteht, habe ich schon in der Gener. Morphol. (Bd. II, p. 95) als *Metagenesis successiva* bezeichnet, im Gegensatze zu der gewöhnlichen Form des Generationswechsels, der *Metagenesis productiva*. Bei ersterer ist der amphigene Zeugungskreis nur aus zwei, bei letzterer aus mehr als zwei Bionten oder physiologischen Individuen zusammengesetzt.

Die Sternnamme (*Astrotithene*) oder die sogenannte »Echinodermenlarve« besitzt keine Spur von radialem Bau, von einer Zusammensetzung aus mehr als zwei Antimeren. Die Versuche von AGASSIZ, schon hier eine radiäre Structur nachzuweisen und die Sternnamme mit einer vierstrahligen Meduse zu vergleichen, sind so verfehlt, dass sie keiner Widerlegung bedürfen. Vielmehr ist in allen Fällen die charakteristische Sternnamme, mag sie nun die Form der *Bipinnaria* oder *Brachiolaria*, des *Pluteus* oder der *Auricularia* besitzen, unzweifelhaft aus zwei symmetrisch gleichen Antimeren zusammengesetzt, wie bei allen zweiseitigen oder dipleuren Thieren; bei allen Thieren, welche »bilateral-symmetrisch« in der vierten Bedeutung dieses fünfdeutigen Begriffes sind (Gener. Morphol. Bd. I, p. 549). Wie bei allen dipleuren Thieren, bei allen Wirbelthieren, Gliedertieren, Weichthieren, Würmern, wird die geometrische Grundform des dipleuren Körpers (die halbe Rhombenpyramide) durch drei Richtachsen bestimmt, von denen zwei ungleichpolig sind, die dritte gleichpolig ist: die Longitudinalachse mit oralem und aboralem Pol, die Sagittalachse mit dorsalem und ventralem Pol, und die Lateralachse mit rechtem und linkem Pol. Die Sternnamme ist, tectologisch und pro-

morphologisch betrachtet, eine dipleure Person und zwar eine dipleure ungliederte Person, ohne Metamerenbildung.

Der Sternstock hingegen (*Astrocormus*) oder »das ausgebildete Echinoderm«, hat in seiner ursprünglichen, regulär fünfstrahligen Gestalt, die geometrische Grundform der fünfseitigen regulären Pyramide, um deren Hauptachse (mit oralem und aboralem Pole) fünf congruente Parameren in gleichen Abständen herumstehen, in der gemeinsamen Hauptachse sich berührend. So finden wir das Verhältniss bei allen fünfstrahligen Asterien und Ophiuren, bei den »regulären« Seeigeln u. s. w. Die excentrisch gelegene Madreporplatte, in der man früher eine »Andeutung bilateraler Symmetrie« finden wollte, hat für diese promorphologischen Verhältnisse gar keine Bedeutung, und bleibt ausser Betracht. Denn ihre unsymmetrische Lage ist ohne jeden Einfluss auf die symmetrische Grundform der fünf congruente Parameren; sie ist ja blos von der Bildung des Rückenporus in der Haut der Astrotithene abhängig und besitzt keine constante Relation zur radiären Grundform des *Astrocormus*. Ausserdem finden sich ja auch bei vielen Asterien mehrere Madreporplatten neben einander, ohne jede beständige Beziehung zur Grundform des *Astrocormus*.

Die »fünf Strahltheile«, aus denen jeder reguläre *Astrocormus* zusammengesetzt ist, bezeichne ich als Parameren, nicht als Antimeren, weil jeder dieser fünf Strahltheile wieder die gleichen promorphologischen Verhältnisse zeigt, wie jeder dipleure Körper; jedes Paramer ist also wieder aus zwei symmetrisch gleichen Antimeren zusammengesetzt. In meinem Aufsätze über »die Individualität des Thierkörpers« (Jena. Zeitschr. 1878, Bd. XII, p. 4) habe ich kürzlich diese Verhältnisse näher erläutert und kann daher darauf verweisen. Am zweckmässigsten wird überhaupt der Ausdruck »Paramer« nicht in demjenigen Sinne gebraucht, in welchem ich ihn ursprünglich eingeführt habe (Gener. Morphol. Bd. I, p. 344), sondern in demjenigen Sinne, welchen ihm zuerst GUSTAV JAEGER in seiner allgemeinen Zoologie beigelegt hat (44). Demnach besteht jede vierstrahlige Meduse aus vier Parameren und acht Antimeren, jedes fünfstrahlige Echinoderm aus fünf Parameren und zehn Antimeren, jede achtstrahlige Alcyonarie aus acht Parameren und sechzehn Antimeren. Die Grenzlinien oder Meridianebenen zwischen je zwei Parameren sind interradiär; die Achsen der letzteren hingegen, oder die Meridianebenen, in denen sich die beiden symmetrisch gleichen Antimeren jedes Paares (oder die beiden Hälften jedes Paramers) berühren, sind periradiär. Wenn die ganze »Strahlform« eine sogenannte »reguläre« ist, so sind die sämtlichen Parameren congruent; jedes Paramer aber besteht aus zwei symmetrisch gleichen Antimeren.

Um nun die fundamentale tectologische und promorphologische Verschiedenheit zwischen den beiden Generationen der Echinodermen richtig zu verstehen, muss man schärfer als bisher die centrale Scheibe und die fünf peripherischen Arme bei den Seesternen — als der Urform aller anderen Echinodermen — unterscheiden. Wir wollen die centrale »Scheibe« ein für allemal als Sternscheibe oder *Astrodiscus*, hingegen die fünf peripherischen Arme als Sternarme oder *Astrotenae* (ὀλένη = Arm) bezeichnen. Die geometrische Grundform des »fünfstrahligen« *Astrodiscus* ist die reguläre fünfseitige Pyramide, aus fünf congruenten Parameren oder fünf Paar Antimeren zusammengesetzt. Die geometrische Grundform der *Astrotenen* hingegen ist der Halbkeil oder die halbe Rhombenpyramide, die nur aus einem Paar Antimeren zusammengesetzt ist.

Fassen wir nun die bekannte Ontogenese der Echinodermen scharf in's Auge, so müssen wir bei Vergleichung aller verschiedenen Fälle derselben diejenigen als die ursprünglichsten und rein palingenetischen betrachten, wo im Inneren der dipleuren *Astrotithene* sich selbständig (um deren Magen herum) der fünfseitig pyramidale *Astrodiscus* anlegt und sodann aus dessen Peripherie in gleichen Abständen die fünf dipleuren *Astrotenen* hervorsprossen. Unmöglich können wir diesen Knospungsprocess, wie gewöhnlich geschieht, als blosse Verwandlung oder Metamorphose auffassen, sondern nur als echten Generationswechsel oder Metagenese; denn unstreitig geschieht dabei eine Multiplication des Organismus: aus einem einzigen Antimerenpaare gehen fünf Antimerenpaare hervor; diese Thatsache der individuellen Multiplication ist unvereinbar mit dem Begriffe der Metamorphose, nur erklärbar als Metagenese. Der Weg, auf dem der fünfstrahlige *Astrocormus* dergestalt aus der zweiseitigen *Astrotithene* hervorgeht, ist kein anderer, als bei den meisten anderen Formen des Generationswechsels, derjenige der echten Knospung oder Gemmation. Wie bei den Salpen die ungeschlechtliche solitäre Salpe durch innere Knospung die ganze geschlechtliche Salpenkette erzeugt, und wie aus den befruchteten Eiern dieser Ketten-salpen wieder die geschlechtslosen solitären Salpen sich entwickeln, so erzeugt bei den Echinodermen die ungeschlechtliche *Astrotithene* durch innere Knospung den ganzen geschlechtlichen *Astrocormus*, und aus den befruchteten Eiern dieses Sternstockes entwickelt sich wieder die geschlechtslose solitäre Sternname. Nur sind die morphologischen Differenzen der beiden alternirenden Generationen bei den Echinodermen ungleich grösser als bei den Salpen. (Vergl. auch Victor CAUS, System der thier. Morphol. p. 340.)

Gegenüber dieser palingenetischen Keimungsform der Echinodermen, bei welcher das Verhältniss der beiden verschiedenen Generationen die ursprüngliche Phylogenese der Echinodermen in das hellste Licht stellt, müssen wir alle anderen Formen ihrer vielgestaltigen Ontogenese als cenogenetische beurtheilen, die durch abgekürzte Vererbung, durch Zusammenziehung und Unterdrückung vieler Zwischenstadien aus jener ersteren, primären Keimungsform secundär entstanden sind. Durch solche Abkürzung und Vereinfachung des ursprünglichen Entwicklungsganges wird bei vielen Echinodermen aus der palingenetischen Metagenese eine cenogenetische Metamorphose, und in vielen Fällen geht diese letztere wieder in einfache Hypogenese über, in Fortpflanzung ohne Generationswechsel und ohne Metamorphose (Gener. Morphol. Bd. II, p. 99). Das ist bei vielen lebendig gebärenden Echinodermen der verschiedensten Gruppen der Fall, wo aus dem Ei sich direct die Form des Mutterthieres entwickelt. Diese sogenannte »directe« Entwicklung ist aber in Wirklichkeit die indirecteste, durch Abkürzung und Zusammenziehung ebenso später aus der Metamorphose entstanden, wie diese letztere früher aus der Metagenese entstand.

Dass die nächsten wirklichen Verwandten der Sternthiere demnach die Würmer und nicht die Acalephen sind, scheint mir angesichts dieser ontogenetischen Thatsachen und ihrer phylogenetischen Deutung keines weiteren Beweises zu bedürfen. Die Sternname oder Astrotithene ist ein einfacher ungegliederter Wurm, der die nächste Verwandtschaft zu den Räderthierchen und den Wimperlarven der Anneliden besitzt, wie GEGENBAUR in seiner trefflichen phylogenetischen Beleuchtung der verschiedenen, mit »Wimperschntren« versehenen Wurmformen bereits dargethan hat (Nr. 1, p. 146, 208). Der Sternstock hingegen oder der Astrocormus ist ein wirklicher Stock oder Cormus, der aus fünf gegliederten Wurm-Personen sternförmig zusammengesetzt ist. Die Vergleichung dieser gegliederten Sternwürmer mit Anneliden lässt sich in den meisten Beziehungen der Metamerenbildung streng durchführen, wie Sars in seiner schönen Monographie der *Brisinga* gethan hat (Nr. 2). Natürlich wollen wir damit nicht sagen, dass die Stammformen der Echinodermen wirkliche Anneliden waren, sondern Würmer, aus denen eine Anneliden-ähnliche Organisationsform sich entwickelte. Als fossile Ueberreste derselben sind vielleicht die merkwürdigen silurischen Panzerwürmer oder Phractelminthen zu betrachten (*Crosso-podia*, *Phyllodocites* etc.), welche die grösste Aehnlichkeit mit isolirten skeletirten Astrolenen besitzen.

Die sogenannten Radialnerven der Echinodermen, welche in der ventralen Mittellinie der Astrolenen verlaufen, sind demnach morphologisch wirkliche »Ambulacral-Gehirne«, wie JOHANNES MÜLLER bereits sagte; sie sind vergleichbar dem Bauchmark der Anneliden; dagegen ist der Schlundring dieser letzteren nicht dem fünfseitigen Mundring der Sternthiere zu vergleichen; denn dieser ist nur ein »Colonial-Nervensystem«, eine secundäre Commissur, welche die fünf Bauchmarkstränge der Astrolenen mit einander verbindet. Wie weit im Einzelnen die Organisation jeder Astrolene derjenigen der Anneliden zu vergleichen ist, ob z. B. die Ambulacral-Füsschen der Sternthiere den Parapodien der Ringelwürmer entsprechen, bleibt noch den weiteren Fortschritten der vergleichenden Anatomie und Ontogenie festzustellen überlassen.

Die Asterien sind unter allen uns bekannten Echinodermen die ältesten, und stehen der gemeinsamen hypothetischen Stammform der ganzen Classe am nächsten. Diese Stammform, der Urstern oder die *Archestrella*, dürfte manche Characterere mit der uralten *Brisinga*, andere mit dem *Ophidiaster* getheilt haben. Vielleicht war diese *Archestrella* dem untersilurischen *Helminthaster Ruthveni* nahe verwandt; vielleicht war sie auch mit der aboralen Fläche am Meeresboden durch einen Stiel befestigt, gleich den Crinoiden. Wenigstens lässt sich die sternförmige Art der Knospung durch diese Annahme am leichtesten erklären. Da neuerdings fossile Asterien in untersilurischen und cambrischen Formationen entdeckt sind, da mithin keine älteren Echinodermen als Asterien bekannt sind, so wird unsere Hypothese auch palaeontologisch bestätigt.

Wie aus den Asterien, als der ursprünglichen Stammform der Echinodermen, alle übrigen Classen dieses merkwürdigen Thierstammes abgeleitet werden können, hatte ich bereits in der gener. Morphol. (I. c.) entwickelt. Indessen möchte ich die einzelnen dort entwickelten phylogenetischen Hypothesen jetzt grösstentheils nach den Verbesserungen berichtigen, welche GEGENBAUR und SARS (I. c.) gegeben haben. Das Hauptmoment für die weitere Entwicklung des Echinodermens-Typus ist die fortschreitende Centralisation. Während wir bei vielen heute noch lebenden Seesternen, vor Allen bei *Brisinga*, *Ophidiaster*, *Chaetaster*, *Labidiaster* eine sehr vollkommene Autonomie der Astrolenen antreffen, verlieren sie diese bei anderen Asterien mehr und mehr (so bei *Solaster*, *Echinaster*, *Scytaster*, *Uraster*) und zuletzt gehen die Astrolenen, wenigstens äusserlich, so sehr in dem Astrodiscus auf, dass dieser allein den ganzen Astrocormus zu bilden scheint (*Oreaster*, *Astrogonium*, *Goniodiscus*, *Culcita*).

Von diesen phylogenetischen Gesichtspuncten aus betrachtet, dürfte es vielleicht am naturgemässesten erscheinen, den ganzen Stamm der Echinodermen oder Estrellen in drei Hauptclassen oder Subphylen und in sechs Classen folgendermassen einzutheilen:

I. Erste Hauptklasse: *Protostrellae*. Sternthiere ohne innere Centralisation, mit totaler morphologischer Autonomie der Astrolenen, ohne Uebergewicht des centralen Astrodiscus. Darmsystem aus einem einfachen Centraldarm und fünf (oder mehr) entwickelten gabelspaltigen Specialdärmen zusammengesetzt. 4. Classe: *Asteriae*.

II. Zweite Hauptklasse: *Anthestrellae*. Sternthiere mit partieller innerer Centralisation. Der proximale Theil der Astrolenen nebst dem ganzen Darmsystem ist in der Bildung des centralen Astrodiscus aufgegangen, während ihr distaler Theil freie Arme bildet. Centraldarm einfach, ohne Specialdärme. 2. Classe: *Ophiuræ*. 3. Classe: *Crinoidea*.

III. Dritte Hauptklasse: *Thecestrellae*. Sternthiere mit totaler innerer und äusserer Centralisation. Die fünf Astrolenen sind vollständig in der Bildung eines einfachen kapselförmigen oder schlauchförmigen Astrodiscus aufgegangen. Centraldarm einfach, ohne Specialdärme. 4. Classe: *Blastoidea*. 5. Classe: *Echinida*. 6. Classe: *Holothuriae*.

Aus der gemeinsamen Stammgruppe aller Echinodermen, aus den Asterien, sind wahrscheinlich als drei divergirende Zweige die drei Classen der Ophiuren, Crinoiden und Echiniden — unabhängig von einander — hervorgegangen. Die Blastoiden stammen vermuthlich entweder von den Ophiuren, oder von den Crinoiden ab. Als jüngere Descendenten der Echiniden betrachten wir die Holothurien.

Jena, im December 1877.

### Citirte Schriften.

1. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. 1878. p. 205 —240.
2. G. O. SARS, Researches on the structure and affinity of the genus *Brisinga*. Christiania 1875.
3. WICHARD LANGE, Beitrag zur Anatomie und Histologie der Asterien und Ophiuren. Morphol. Jahrb. 1876, Bd. II, p. 279.
4. A. AGASSIZ, Revision of the Echini, 1874, p. 761. North American Starfishes 1877, p. 83.

5. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874. Bd. XXIV, p. 68.
6. LÜTKEN, Description de quelques Ophiurides nouveaux ou peu connus avec quelques remarques sur la division spontanée chez les Rayonnés. Oversigt over d. k. D. Selsk. Forhandl. O. S. V. Nr. 2. Kjöbenhavn. 1872.
7. A. KOWALEVSKY, Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXII, 1872, p. 283.
8. SIMROTH, Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1877, Bd. XXVIII, p. 449.
9. E. v. MARTENS, Ueber ostasiatische Echinodermen. Arch. f. Naturg. 1866, Jahrg. XXXII, Bd. I, p. 66—69.
10. STUDER, Echinodermen aus dem antarctischen Meere. Monatsber. der Berlin. Akad. 1877, p. 457.
11. GUSTAV JAEGER, Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, 1874, Bd. I, p. 85.
12. LEUCKART, Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848. Jahresber. im Arch. f. Naturg. 1869, Bd. 34, II, p. 208.
13. VICTOR CARUS, System der thierischen Morphologie. 1853, p. 340.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XX.

Fig. 1. Ophidiaster diplax. Ein fünfarmiger Astrocormus, dessen fünf Personen (oder Astrolenen) von der centralen Scheibe (oder Astrodiscus) durch ringförmige Einschnürungen (*s*) mehr oder weniger getrennt sind; von der Bauchseite. Natürl. Grösse.

Fig. 2. Derselbe Astrocormus von der Rückenseite, *s, s* die Fissionsstricturen. *m, m, m* die drei Madreporenplatten. Natürl. Grösse.

Fig. 3. Ophidiaster diplax. Ein fünfarmiger Astrocormus, dessen fünf Personen von sehr ungleicher Länge sind. Die drei kleineren Astrolenen scheinen aus Stümpfen des Astrodiscus hervorgesprosst zu sein, von welchen sich schon früher Astrolenen abgelöst hatten; die zwei grösseren Astrolenen scheinen sich abzuschnüren (*s*). Von der Bauchseite. Natürliche Grösse.

Fig. 4. Derselbe Astrocormus, von der Rückenseite, *m, m* die beiden Madreporenplatten. *ss* Fissionsstricturen. Natürliche Grösse.

Fig. 5. Ophidiaster diplax. Kometenform. Ein abgelöster Hauptarm (*h*) hat die Scheibe mit fünf Armen reproducirt. Von der Bauchseite. Natürl. Grösse.

Fig. 6. Dieselbe Kometenform, von der Rückenseite, *m, m* die beiden Madreporenplatten. Natürl. Grösse.

Fig. 7. Ophidiaster ornithopus. Kometenform. Ein abgelöster Arm (*a*) hat die Scheibe nebst fünf Armen reproducirt, *m, m* die beiden Madreporenplatten, neugebildet in dem jungen Astrodiscus, zu beiden Seiten der reproducirenden Astrolene. Von der Rückenseite. Natürliche Grösse.

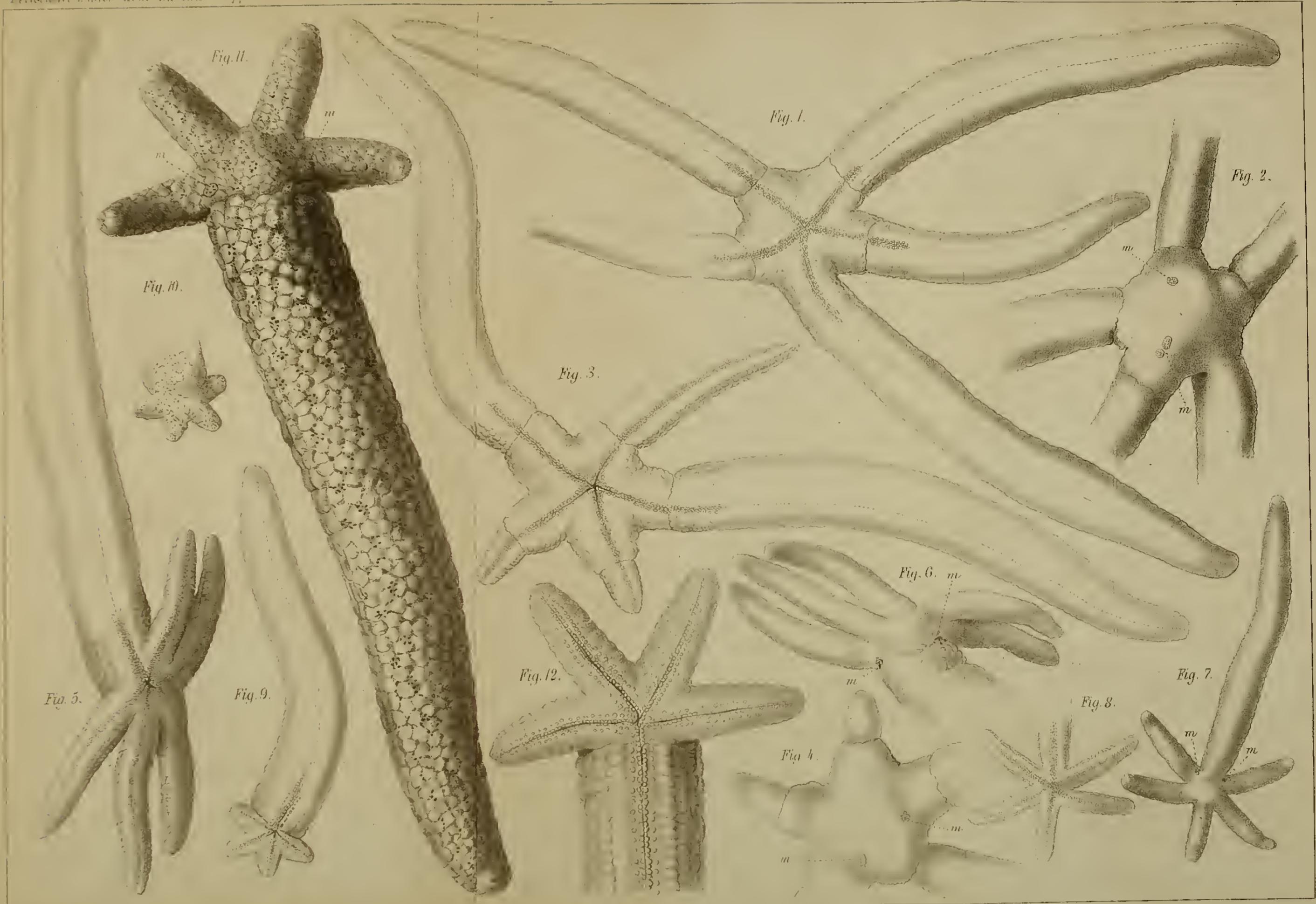
Fig. 8. Dieselbe Kometenform, von der Bauchseite. Natürliche Grösse

Fig. 9. *Ophidiaster multiforis*. Kometenform. Ein abgelöster Arm (*a*) beginnt die Scheibe mit vier Armen zu reproduciren. Von der Scheibe ist nur der erste Anfang sichtbar. Madreporenplatten fehlen noch ganz. Von der Bauchseite. Doppelte natürliche Grösse.

Fig. 10. Dieselbe Kometenform, von der Rückenseite. Der grösste Theil des reproducirten Arms ist weggelassen. Doppelte natürliche Grösse.

Fig. 11. *Ophidiaster Ehrenbergii*. Kometenform. Ein abgelöster Arm beginnt die Scheibe mit vier Armen zu reproduciren. Die Scheibe ist aber weiter entwickelt als bei den vorigen Formen, und der Anfang der beiden Madreporenplatten (*m, m*) ist zu beiden Seiten des reproducirenden Armes sichtbar. Von der Rückenseite. Fünfmal vergrössert.

Fig. 12. Dieselbe Kometenform, von der Bauchseite. Fünfmal vergrössert.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [30 Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Haeckel Ernst Heinr. Phil. Aug.

Artikel/Article: [Die Kometenform der Seesterne und der Generations-Wechsel der Echinodermen 424-445](#)