

Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes.

Von

Professor Dr. **Hubert Ludwig** in Gießen.

Preisgekrönt von der kgl. Societät der Wissenschaften
zu Göttingen.

Mit Tafel I—VIII und 12 Holzschnitten.

I. Einleitung.

Die kgl. Societät der Wissenschaften zu Göttingen hat für das Jahr 1881 das folgende Preisausschreiben ergehen lassen: »Die kgl. Societät verlangt eine auf neue Untersuchungen gestützte Darstellung derjenigen Entwicklungsvorgänge, durch welche die Gestaltung des ausgebildeten Echinodermenleibes herbeigeführt wird. Es soll darin, im Anschluss an die gesicherten Kenntnisse von der Embryonalentwicklung der Echinodermen, besonders gezeigt werden, in welcher Weise das Thier aus der Larvenform bis zur völligen Anlage sämtlicher Organsysteme erwächst. Dabei bleibt es der Untersuchung überlassen, ob an einer charakteristischen Art der Entwicklungsvorgang in allen Einzelheiten erforscht wird, oder ob durch die Feststellung der Entwicklung verschiedener Formen ein für den ganzen Kreis geltendes Verhalten dargelegt wird; in letzterem Falle müsste aber die Untersuchung so weit eindringen, dass die hauptsächlichsten Übereinstimmungen und Abweichungen in der Ausbildung der Organsysteme bei den verschiedenen Echinodermenformen von ihrem frühesten Auftreten an gekennzeichnet werden.«

Dieses Ausschreiben hat die hier vorliegende Untersuchung angeregt, in welcher der Entwicklungsgang eines Seesternes, der *Asterina gibbosa* Forbes, vom Eie an bis zur Fertigstellung des ausgebildeten jungen Seesternes in ausführlicher Weise dargelegt wird. Der Haupt-

schwerpunkt musste nach der Forderung des Ausschreibens auf die Stadien der Metamorphose der Larve in den Stern gelegt werden; denn gerade hier brachen fast alle Untersuchungen, die wir über Echinodermenentwicklung besitzen, ab oder waren doch so fragmentarisch und unzulänglich, dass sich bis jetzt ein klares Bild von den Vorgängen der Metamorphose der Echinodermen kaum gewinnen ließ. Diese Lücke machte sich bei den erfreulichen und umfassenden Fortschritten, welche die letzten Jahre bezüglich der Anatomie, der Systematik, der geographischen und paläontologischen Verbreitung, so wie auch der Embryonalentwicklung der Echinodermen aufzuweisen haben, immer empfindlicher geltend. Es erklärt sich aber diese geringe Kenntnis der Metamorphose der Echinodermen aus den Schwierigkeiten, mit welchen die darauf gerichteten Untersuchungen zu kämpfen haben. Die Larven der meisten Echinodermen sind pelagische Thiere, die aber beim Übergang in das Echinoderm ihre pelagische Lebensweise aufgeben, auf den Meeresboden herabsinken und dort die Gestaltung des mütterlichen Thieres erreichen. Wenn es auch bei einer Reihe von Arten mit Hilfe gut eingerichteter Aquarien gelingt, die Larven aus den Eiern zu erziehen, so sterben dieselben doch fast immer in denjenigen Stadien ab, in welchen sich die Metamorphose vollzieht — offenbar, weil hier im freien Leben mit der Metamorphose ein Wechsel der Lebensverhältnisse Hand in Hand geht, den künstlich in Aquarien zu ermöglichen bis jetzt nicht gelungen ist.

Ich musste mich also zur Erreichung meines Zweckes nach den weniger zahlreichen Fällen umsehen, in welchen die Larven auch während der Metamorphose die Möglichkeit bieten sie in Aquarien zu züchten und so Schritt für Schritt in ihrer Entwicklung zu verfolgen. Dabei war ich selbstverständlich in der Wahl des Untersuchungsobjectes weiterhin beschränkt auf die an unseren europäischen Küsten vorkommenden Formen. Von diesen wieder glaubte ich von vorn herein die Holothurien ausschließen zu müssen, da man bei dem heutigen Stande unserer morphologischen Kenntnisse die Holothurien als die relativ am weitesten vom Grundtypus eines Echinoderms entfernte Formengruppe betrachten muss. Bei den Crinoideen war nur *Antedon rosacea* in Betracht zu ziehen. Nun aber sind gerade über diese Form neue Untersuchungen vorhanden, die sich auch, freilich nicht erschöpfend, auf die Metamorphose beziehen. Auch die Isolirtheit, in welcher sich die Comatuliden als letzte Ausläufer einer im Laufe der Zeiten vielfach umgebildeten und äußerst formenreichen Echinodermengruppe befinden, ließ mich daran zweifeln, ob man für die Erforschung der Metamorphose die *Antedon rosacea* als eine »charakteristische Art« bezeichnen könne. Ferner

leiden alle Ergebnisse, zu welchen man bei der Entwicklungsgeschichte der *Antedon rosacea* gelangt, unter dem Umstande, dass man für ihre vergleichende Benutzung sofort zu anderen Echinodermengruppen greifen muss ohne die Möglichkeit zu haben, sie durch Vergleichung mit der Entwicklung anderer Crinoideen ihres zu speciellen Charakters zu entkleiden. So blieben also noch die Echinoideen, Ophiuren und Asterien zur Auswahl übrig. Unter den Echinoideen unserer europäischen Küsten ist bis jetzt keine Art bekannt, welche die Möglichkeit giebt ihre Larven durch die ganze Zeit der Metamorphose hindurch zu züchten, vorausgesetzt, dass man nicht viel längere Zeit an der See verweilen kann als meine Verhältnisse es mir gestatteten. Unter den Ophiuren wäre einzig und allein die lebendig gebärende *Amphiura squamata* für unseren Zweck geeignet gewesen, hier aber konnte man mit Recht einwerfen, dass der Entwicklungsgang durch die eigenthümliche Brutpflege von seiner typischen Bahn abgelenkt worden sei. Die übrigen Ophiuren aber musste ich aus demselben Grunde bei Seite lassen wie die Echinoideen. Dafür aber bot sich unter den Asterien, die man ja ohnehin mit Recht als eine der typischsten Gestaltungsformen der Echinodermen betrachtet, eine Art dar, die *Asterina gibbosa* Forbes, welche nach den kurzen Notizen, die in den letzten Jahren über ihre Fortpflanzungsdauer und ihren Entwicklungsmodus durch LACAZE-DUTHIERS¹, BARROIS² und GIARD³ bekannt geworden sind, alle Gewähr dafür bot, dass man bei ihr mit Leichtigkeit alle Stadien der Embryonalentwicklung und der Metamorphose innerhalb einer verhältnismäßig kurzen Zeit und in beliebiger Menge durch Züchtung in Aquarien erhalten könne. Da *Asterina gibbosa* an den Küsten der Nord- und Ostsee nicht vorkommt, im Mittelmeere aber zu den gemeinsten Thieren der Strandfauna gehört, so begab ich mich im Frühling des Jahres 1880 in die zoologische Station zu Neapel, woselbst meine Erwartungen nicht getäuscht wurden.

Es gelang leicht die jungen Asterinen vom Eie an durch alle Stadien zu züchten. Dafür aber boten sich andere Schwierigkeiten dar, welche die Untersuchung zu einer langwierigen und mühevollen machten. Namentlich der Umstand, dass die Eier und Larven auf allen Stadien der Entwicklung mehr oder weniger undurchsichtig sind, wirkte sehr erschwerend und konnte nur durch geeignete Untersuchungsmethoden überwunden werden. Am lebenden Objekte ist verhältnismäßig nur äußerst wenig zu beobachten; fast Alles musste an aufgehellten,

¹ Comptes rendus. T. 78. 1874. p. 24.

² Journal de l'anat. et de la physiol. 45 année. 1879. p. 1. Pl. I, II.

³ Bulletin scientifique du département du nord. 2. Sér. 1 Année. 1878. Nr. 11. p. 297.

gefärbten oder ungefärbten, Exemplaren oder an Schnitten untersucht werden. Dazu kam, dass ich durch äußere Verhältnisse gezwungen wurde, früher als ich wünschte von Neapel zurückzureisen, und dadurch die Züchtung nicht weiter, namentlich nicht bis zur Anlage der Geschlechtsorgane, fortsetzen konnte. Dann kamen Wechsel von Wohnort und Amt, so dass die Zeit, die mir zur Verfügung stand, nur eine äußerst beschränkte und von Störungen aller Art erfüllte war. Man wird es also, wie ich hoffe, entschuldbar finden, dass ich in dieser Abhandlung manche Vorgänge der Entwicklung nicht so ausführlich und bis auf alle kleinen Einzelheiten eindringend zur Darstellung bringen konnte wie es mir selbst erwünscht gewesen wäre; an manchen Stellen musste ich mich für die Vergleichung mit den Entwicklungserscheinungen anderer Echinodermen auf kurze Andeutungen beschränken.

Diese einleitenden Bemerkungen kann ich nicht schließen, ohne an dieser Stelle dem kgl. preußischen Unterrichtsministerium für Bewilligung eines Arbeitsplatzes in der zoologischen Station zu Neapel, so wie der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin für Bewilligung einer Geldsumme zur Fortsetzung meiner Echinodermenstudien meinen tiefgefühlten Dank auch öffentlich auszusprechen.

II. Eiablage; Befruchtung; Furchung und Gastrulabildung.

Nachdem ich in Neapel in den Aquarien, in welche ich eine größere Anzahl von *Asterina gibbosa* eingesetzt hatte, schon einige Zeit hindurch vergeblich nach Eiern gesucht hatte, fand ich endlich am 21. April die ersten Eier. Nun ließ ich so viel Asterinen als in den nächsten Tagen aufzutreiben waren herbeischaffen und vertheilte dieselben in eine größere Anzahl größerer und kleinerer Wasserbehälter; zugleich gab ich in die Behälter einige Steine, da aus den Angaben von LACAZE-DUTHIERS¹ zu entnehmen war, dass die Thiere ihre Eier mit besonderer Vorliebe an Steine festkleben. Indessen beschränkten sich meine Thiere durchaus nicht nur auf die Steine, sondern benutzten auch die Wände der Wasserbehälter, so wie auch die Pflanzen, die sich in einigen Behältern befanden, zur Befestigung ihrer Brut. Auf solche Weise erhielt ich in den nächsten acht Tagen eine Menge von Eiablagen mit einer Unzahl von Eiern.

Die Eier werden von dem Weibchen, während dasselbe ganz allmählich über die Unterlage sich fortschiebt, an letztere festgeklebt. Als Klebstoff wird die Substanz der glashellen äußeren Hülle des Eies benutzt, welche beim Austritte der Eier aus den Genitalöffnungen eine

¹ Comptes rendus. T. 78. 1874. p. 24—30.

zähflüssige klebrige Beschaffenheit besitzt und erst später oberflächlich erhärtet. Die Eier werden meist dicht neben einander aber ohne bestimmte Ordnung abgelegt und zwar scheint jedes Weibchen, wenn es während der Eiablage nicht gestört wird, seinen gesamten Vorrath an reifen Eiern in continuo abzulegen. Die frischgelegten Eier haben durchschnittlich eine Größe von 0,5 mm und sind ihrer Form nach ziemlich genau kugelförmig, mitunter ein klein wenig länglich. Sie bestehen aus der völlig undurchsichtigen Dotterkugel und einer dieselbe umhüllenden glashellen Schicht, welche letztere einen Dickendurchmesser von durchschnittlich 0,09 mm besitzt. Die an das Deutoplasma gebundene Färbung der Dotterkugel ist bald ein reines Gelb, bald mehr orangefarben, bald ein Gelb mit einer deutlichen Beimischung von Rosa. Diese Farbendifferenz, die vielleicht mit Nahrungsverhältnissen in Zusammenhang steht, zeigt sich nur zwischen Eiern verschiedener Individuen; die Eier eines und desselben Individuums sind unter einander immer gleichmäßig gefärbt.

Von besonderem Interesse war mir die Beobachtung, dass bei *Asterina* etwas einer Begattung Ähnliches vorkommt. Während nämlich ein Weibchen mit der Eiablage beschäftigt ist, findet man stets in seiner Gesellschaft ein, zwei oder drei Männchen, welche sich so dicht an das Weibchen herandrängen und mit ihren Armen sich in solch' enger Weise über und unter die Arme des Weibchens schieben, dass der austretende Samen seinen Weg vorwiegend an die Unterseite des Weibchens und damit an die dort austretenden Eier nehmen muss. In Fig. 1 habe ich ein Weibchen und zwei Männchen genau in der eben erwähnten und häufig von mir beobachteten Haltung abgebildet. Männliche und weibliche Thiere unterscheiden sich in diesem Zeitpunkte gewöhnlich auch durch eine etwas verschiedene Färbung des Körpers. Während auf der Oberseite des Weibchens im Allgemeinen ein kräftiges Grün vorwaltet, ist der Grundton des Rückens beim Männchen ein fahles Blaugrün.

Derartige Fälle von Farbenverschiedenheit beider Geschlechter bei Echinodermen sind in geringer Zahl bereits bekannt. So macht A. AGASSIZ¹ darauf aufmerksam, dass bei *Asterias pallida* und *A. berylinus* so wie auch bei Seeigeln beide Geschlechter zur Zeit der Fortpflanzung verschieden gefärbt sind. Ferner hat STUDER² sexuelle Farbenverschiedenheiten bei *Oreaster turritus* und bei *Ophiothrix Petersi* wahrgenommen.

Wenn man in einem Zeitpunkte, wie er in der vorhin angeführten Abbildung (Fig. 1) festgehalten ist, die Eier unter das Mikroskop

¹ North American Starfishes. 1877. p. 3—4.

² Zoolog. Anzeiger. 1880. Nr. 68. p. 545—546.

bringt, so findet man sie von zahlreichen Zoospermien umschwärmt. Das Weibchen verweilt nun aber nicht über den abgelegten und befruchteten Eiern um dieselben schützend zu überdecken, etwa so wie es von *Echinaster sanguinolentus* bekannt ist, sondern verlässt den Eierhaufen. Eine eigentliche Brutpflege, wie wir sie in verschiedenartigster Weise bei vielen Echinodermen kennen gelernt haben¹, kommt also bei *Asterina* nicht vor.

Von dem Furchungsprocess der *Asterina*-Eier habe ich nur diejenigen Verhältnisse studirt, welche sich an dem lebenden Eie unmittelbar zur Anschauung bringen lassen. Auf eine Erforschung der feineren Vorgänge im Inneren der Eizelle und der Furchungskugeln habe ich ebenso wie auf eine Ermittlung des Befruchtungsvorganges verzichtet, einmal weil die Behandlung dieser Fragen mich von meiner nächsten Aufgabe zu weit abgeführt hätte, dann aber und besonders aus dem Grunde, weil die Eier der *Asterina* wegen ihrer Undurchsichtigkeit für derartige Studien ein verhältnismäßig so ungünstiges Objekt sind, dass die aufgewandte Mühe voraussichtlich in sehr schroffem Gegensatze zu dem etwaigen Resultate gestanden haben würde.

Was nun den Furchungsprocess selbst anbelangt, so verläuft derselbe, wenn wir von größeren und kleineren keineswegs seltenen Unregelmäßigkeiten absehen, in der Regel in folgender Weise. Die beiden ersten Furchungskugeln sind fast gleich groß; ihre geringe Größendifferenz ist oft so wenig ausgesprochen, dass sie kaum bemerkbar wird. Bezüglich ihrer Zusammensetzung verhalten sie sich ganz ähnlich. Niemals gelang es mir mit Sicherheit zu konstatiren, dass in der einen die Deutoplasmaelemente in größerer Menge angehäuft seien als in der anderen. Die etwas kleinere obere der beiden ersten Furchungszellen wollen wir mit *I*, die größere untere mit *II* bezeichnen. Beide theilen sich, jedoch die Zelle *I* etwas früher als *II*, so dass wir vorübergehend ein dreizelliges Furchungsstadium bekommen (vgl. Fig. 2). Die aus der Theilung von *I* entstandenen Zellen wollen wir *I*, ₁ nennen. Die Theilungsebene der beiden Zellen *I*, ₁ steht senkrecht zur Theilungsebene der beiden ersten Furchungskugeln. Bald theilt sich nun auch die Zelle *II* in zwei Hälften, die *II*, ₁ heißen mögen. Die Theilungsebene der beiden Zellen *II*, ₁ ist aber nicht etwa die auf die Zelle *II* übergreifende Theilungsebene der Zellen *I*, ₁, sondern bildet mit letzterer, so wie auch mit der Theilungsebene der beiden ersten Furchungskugeln einen rechten Winkel. Man muss also das Ei aus der Lage, welche es

¹ Über Brutpflege bei Echinodermen vgl. namentlich die Zusammenstellung, welche STÜDER im Zoolog. Anzeiger 1880, Nr. 67 und 68 gegeben hat.

in Fig. 2 hat, nach links oder rechts drehen um sich von der stattgefundenen Theilung der Zelle *II* zu überzeugen (Fig. 4). Dreht man das vierzellige Stadium nicht, sondern belässt man dasselbe in der Stellung der Fig. 2, so unterscheidet es sich von dem dreizelligen Stadium nur dadurch, dass die allein sichtbare der beiden Zellen *II*, 1 mehr abgerundet ist als es die ungetheilte Zelle *II* vorhin war (vgl. Fig. 3). An den vier Zellen, aus welchen das Ei nunmehr besteht, macht sich jetzt schon eine Lageverschiebung bemerklich, welche in der nächsten Zeit zu immer deutlicherem Ausdrücke gelangt. Es hört nämlich die Berührungsfläche zwischen *I* und *II* und deren Abkömmlingen *I*, 1 und *II*, 1, welche anfänglich eine horizontale Ebene war, immer mehr auf eine solche zu sein. Es geschieht dies dadurch, dass die beiden Zellen *I*, 1 mit dem ihrer gegenseitigen Berührungsfläche entgegengesetzten Theile sich immer mehr nach unten vorschieben und dass umgekehrt die beiden Zellen *II*, 1 gleichfalls mit dem ihrer gegenseitigen Berührungsfläche entgegengesetzten Theile sich immer mehr nach oben vordrängen. Auf solche Weise schieben sich (vgl. Fig. 4) die Zellen *I*, 1 rechts und links nach abwärts zwischen die Zellen *II*, 1, indem sie die gegenseitige Berührungsfläche der beiden Zellen *II*, 1 zugleich verkleinern, und umgekehrt schieben sich die beiden Zellen *II*, 1 vorn und hinten in die Furche zwischen den beiden Zellen *I*, 1. Dreht man in diesem Stadium das Ei aus der Lage, welche es in Fig. 3 hatte, so um eine quere Achse, dass man von oben auf die Zellen *I*, 1 blickt, so bekommt man das in Fig. 5 gezeichnete Bild. Dreht man das Ei um dieselbe Achse aber so, dass die Zellen *II*, 1 nach oben zu liegen kommen, so erhält man eine Ansicht wie in Fig. 6. Auch der Vergleich der Fig. 5 mit Fig. 6 lehrt, dass die immer kleiner werdende Berührungsebene zwischen den beiden Zellen *I*, 1 rechtwinklig steht zu der ebenfalls immer kleiner werdenden Berührungsebene der beiden Zellen *II*, 1. Weiterhin umgreifen sich die beiden aus je zwei Zellen bestehenden Zellengruppen (die beiden Zellen *I*, 1 und die beiden Zellen *II*, 1) gegenseitig immer mehr, bis schließlich ein Stadium erreicht wird (vgl. Fig. 7), in welchem man bei erster flüchtiger Betrachtung fast glaubt vier in gleichartiger Weise um die Achse des Eies gelegene Furchungszellen vor sich zu haben, die so angeordnet sind, dass sich ihre Berührungsebenen zur Kugelgestalt des Eies wie Meridianebenen verhalten. Die genauere Untersuchung lehrt aber, dass auch hier noch Differenzen in Form und Lagerung der Zellen *I*, 1 und *II*, 1 vorhanden sind. Die Zellen *I*, 1 ragen am oberen Pole des Eies über die Zellen *II*, 1 hervor, während umgekehrt am unteren Pole die Zellen *II*, 1 über die Zellen *I*, 1 hinausreichen. Ferner fällt die ungleiche Abrundung der vier Zellen an ihrem oberen und unteren Ende auf: sämtliche vier

haben von außen betrachtet eine eiförmige Gestalt; bei den beiden Zellen *I*, ₁ liegt aber das stumpfere Ende der Eiform nach dem oberen Pole des Eies gerichtet, das spitzere Ende nach dem unteren Pole, während umgekehrt das stumpfere Ende der beiden Zellen *II*, ₁ nach unten, das spitzere Ende nach oben liegt. Vom oberen Pole aus betrachtet sieht man, dass die beiden Zellen *I*, ₁ sich daselbst auch jetzt noch eine ganz kurze Strecke weit berühren, während am unteren Pole die beiden Zellen *II*, ₁ in ähnlicher Weise eine kurze und noch immer zur Berührungsfläche der Zellen *I*, ₁ rechtwinklig gestellte Berührungsfläche besitzen.

Das nächste Stadium des Furchungsprocesses wird dadurch erreicht, dass die vier vorhandenen Zellen sich quer zu ihrer Längsachse in je zwei unter sich ziemlich gleich große Zellen theilen; die neu auftretenden vier horizontalen Theilungsebenen liegen aber nicht in gleicher Höhe, sondern entsprechend den Lageverhältnissen der vier Mutterzellen liegen die beiden Theilungsebenen zwischen den Theilstücken der beiden Zellen *I*, ₁ etwas höher, d. h. näher zum oberen Pole des Eies, als die beiden Theilungsebenen zwischen den Theilstücken der beiden Zellen *II*, ₁. Die aus der Theilung der beiden Zellen *I*, ₁ entstandenen vier Zellen wollen wir *I*, ₂ und die aus der Theilung der beiden Zellen *II*, ₁ entstandenen vier Zellen *II*, ₂ nennen. In dem jetzt gebildeten achtzelligen Furchungsstadium, wie es Fig. 8 darstellt, bilden die vier Zellen *I*, ₂ einen unvollständigen nach unten nicht geschlossenen Ring; die vier Zellen *II*, ₂ bilden in ähnlicher Weise einen unvollständigen, aber nach oben nicht geschlossenen Ring, der zugleich rechtwinklig zu dem unvollständigen Ringe der Zellen *I*, ₂ gestellt ist. Beide Ringe greifen also, um ein Beispiel zu gebrauchen, so in einander wie zwei Glieder einer Kette oder wie zwei in einander gehakte Finger.

Aus diesem achtzelligen Furchungsstadium entsteht nunmehr ein sechzehnzeliges und zwar in der Weise, dass alle acht Zellen sich durch eine meridianale Theilungsebene theilen; die aus der Theilung der vier Zellen *I*, ₂ entstehenden acht Zellen nennen wir *I*, ₃ und die aus der Theilung der vier Zellen *II*, ₂ nennen wir *II*, ₃. Es entstehen also aus dem oberen vierzelligen Halbringe der Fig. 8 jetzt zwei neben einander gelegene Halbringe, von denen ein jeder vier Zellen zählt und ebenso bilden sich aus dem Halbringe der vier Zellen *II*, ₂ in Fig. 8 jetzt zwei neben einander gelegene, je vier Zellen zählende Halbringe. Die beiden oberen aus den Zellen *I*, ₃ zusammengesetzten Halbringe bleiben aber nicht parallel neben einander liegen, sondern weichen in der Mitte, in der Umgebung des oberen Poles des Eies etwas aus einander und ebenso verhalten sich die beiden unteren aus den Zellen *II*, ₃ gebildeten

Halbringe am unteren Pole. Denkt man sich jetzt das Ei aus der Stellung, welche es in Fig. 8 hatte, um 90° von links nach rechts oder von rechts nach links gedreht, so erhält man das in Fig. 9 wiedergegebene Bild. Während man in diesem 16zelligen Stadium meist noch deutlich wahrnehmen kann, dass die Zellen *I*, γ , also die Abkömmlinge der oberen mit *I* bezeichneten ersten Furchungskugeln, etwas kleiner sind als die Zellen *II*, γ , wird diese Größendifferenz von nun an immer unmerklicher. In Folge dessen ist es in den folgenden Stadien nicht mehr möglich die Abkömmlinge der beiden ersten Furchungszellen mit Bestimmtheit von einander zu unterscheiden.

Wenn durch weitere Theilung der sechzehn Zellen des zuletzt betrachteten Stadiums ungefähr die doppelte Anzahl von Zellen gebildet ist, so umgeben dieselben in einschichtiger Anordnung einen inneren Hohlraum, bilden also eine Blastosphaera (vgl. Fig. 10). Bezüglich des inneren Hohlraumes ist bemerkenswerth, dass derselbe schon sehr frühzeitig auftritt. Schon in dem vierzelligen Furchungsstadium lassen die Zellen in der Mitte des Eies einen kleinen Spaltraum zwischen sich frei, der von hier an durch alle folgenden Stadien wahrnehmbar bleibt und an Ausdehnung gewinnt. Ein solides Morulastadium ist also bei *Asterina* niemals vorhanden, sondern es entsteht durch den Furchungsprocess sofort eine Blastosphaera mit einschichtiger Wandung. Diese Entwicklungsstufe wird von den Eiern schon am ersten Tage nach der Eiablage und Befruchtung erreicht.

Am zweiten Tage vermehren sich die Zellen in der Wand der Keimblase immer mehr, bleiben aber in einschichtiger Lage neben einander liegen. An demselben Tage tritt das Ei über in das Gastrulastadium. Die Gastrula wird durch Einstülpung gebildet. Da in den späteren Furchungsstadien die Abkömmlinge der beiden ersten Furchungskugeln keine bemerkbaren Unterschiede zeigen, so konnte ich mich nicht unmittelbar überzeugen, ob der Ort der Einstülpung dem unteren Pole des Eies entspricht und ob der sich einstülpende Theil des Blastoderms lauter Abkömmlinge der unteren, größeren der beiden ersten Furchungskugeln enthält. Indessen lassen die Beobachtungen anderer Forscher an anderen Echinodermen kaum einen Zweifel daran aufkommen, dass es sich auch hier bei *Asterina* so verhalte. Bevor noch die Einstülpung zur Bildung der Gastrula beginnt, bedeckt sich die ganze Keimblase mit einem feinen Wimperkleide, welches bei beginnender Einstülpung besonders leicht und schön an dem Einstülpungsrande zu beobachten ist. Die Einstülpungsöffnung ist anfänglich (vgl. Fig. 11 und 12) viel weiter als später (vgl. Fig. 14). — Während der Gastrula-

bildung verändert das Ei auch seine Form; es nimmt eine längliche Gestalt an. Die Einstülpungsöffnung rückt während dieser Streckung des Eies immer mehr an den einen unteren Pol der Längsachse, ohne denselben jedoch zu erreichen. Anfänglich, wenn das Vorwalten einer Längsachse deutlich zu werden beginnt (Fig. 14), liegt die Gastrulaöffnung fast in gleichem Abstände von den beiden Polen der Längsachse. Nachher aber rückt dieselbe immer mehr in die Nähe des unteren¹ Poles, wo sie schließlich in subpolarer Lagerung Halt macht (vgl. Fig. 15, 19, 20).

Im Vorstehenden haben wir gesehen, dass der Furchungsprocess der Asterina ein inäqualer ist, bei welchem allerdings die Ungleichheit der Furchungszellen schon gleich Anfangs nur unbedeutend ist und später ganz verwischt wird. BARROIS² scheint die Größenunterschiede der Zellen in den ersten Furchungsstadien nicht beachtet zu haben, denn er bezeichnet die Furchung ohne Weiteres als eine reguläre. Vergleicht man das, was wir von der Furchung und Gastrulabildung der Asterina kennen gelernt haben mit demjenigen, was wir über die gleichen Verhältnisse bei anderen Echinodermen wissen, so ergibt sich das Folgende:

Bei Asterien beobachtete A. AGASSIZ den Furchungsprocess von *Asterias berylinus* und fand denselben, wie namentlich aus seinen Abbildungen hervorgeht, als einen totalen, bei welchem die einzelnen Furchungszellen nur unbedeutende Größenunterschiede aufweisen. Fernere Beobachtungen über die Furchung von Seesterneiern besitzen wir von GREEFF³ an *Asterias rubens*. Derselbe giebt aber nicht an, ob die Furchungszellen in diesem Falle von Anfang an genau gleich groß sind oder ob auch bei ihnen eine unbedeutende Inäqualität vorhanden ist. Noch vor AGASSIZ hat aber schon einer der ersten Forscher auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte der Echinodermen, M. SARS⁴, die ungleiche Größe der beiden ersten Furchungskugeln bei *Echinaster sanguinolentus* beobachtet, wie aus seiner Abbildung und der Bemerkung seines Textes hervorgeht: »Der Dotter des Eies war in zwei halbkugelige, durch eine Furche geschiedene, nicht völlig gleiche Theile getheilt.«

Zahlreicher sind die Beobachtungen über die Furchung des Seeigeleies. Nach SELENKA⁵ ist dieselbe auch hier eine totale und die Furchungs-

¹ Ich bezeichne diesen Pol als den unteren im Hinblick auf die Regionen, die wir an den späteren Larvenstadien zu unterscheiden haben.

² l. c. ³ Vierte Mittheil. 1876. p. 35.

⁴ M. SARS, Fauna littoralis Norvegiae. I. Christiania 1846. p. 50. Taf. 8, Fig. 12.

⁵ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 41—42.

zellen sind während der ersten Stadien meistens, aber nicht immer, von gleicher Größe. Aber auch bei anfänglich gleicher Größe machen sich doch bald Größenunterschiede bemerklich, so dass die schließlich aus der Furchung hervorgehende einschichtige Zellenblase an dem einen, sich später einstülpenden Pole höhere und breitere Zellen besitzt. Damit stehen auch die älteren Beobachtungen von A. AGASSIZ an *Strongylocentrotus droebachiensis* im Einklange¹. Auch aus den Untersuchungen von O. HERTWIG² und H. FOL³ geht hervor, dass bei *Strongylocentrotus lividus* schon in den ersten Furchungsstadien das eine Mal geringe Größendifferenzen auftreten, das andere Mal aber anscheinend eine völlige Gleichheit der ersten Furchungszellen vorhanden ist. Ferner scheinen bei *Toxopneustes variegatus* die beiden ersten Furchungskugeln von fast genau gleicher Größe zu sein⁴. Neuerdings hat R. S. BERGH⁵ die Furchung von *Echinus miliaris* untersucht; er betont, dass hier die Furchungszellen anfänglich alle von gleicher Größe sind.

Über die Furchung des Ophiureneies besitzen wir nur die Beobachtungen von METSCHNIKOFF⁶ an *Amphiura squamata*. Demnach ist die Furchung hier eine totale, welche anfänglich »regelmäßig abläuft, indem die einzelnen Segmente unter einander alle gleichartig sind«; bald aber werden sie an einer Seite des Eies kleiner als an der anderen, so dass die aus der Furchung entstehende einschichtige Zellenblase an einer Seite eine dickere Wand besitzt als an der anderen.

Unter den Holothuriern fand KOWALEVSKY⁷ bei der von ihm als *Psolinus brevis* bezeichneten Holothurie aus dem Golfe von Neapel eine totale Furchung, bei welcher die einzelnen Furchungszellen von fast genau gleicher Größe sind. Ganz ähnliche Verhältnisse beobachtete er auch bei *Pentacta doliolum* (= *Cucumaria Planci*)⁸. Bei der letztgenannten Art, so wie auch bei *Holothuria tubulosa* hat dann SELENKA⁹ die Furchung genauer verfolgt. Er bezeichnet dieselbe als eine nur scheinbar regelmäßige, in Wirklichkeit aber inäquale, da schon die beiden ersten Furchungskugeln Größendifferenzen zeigen, die allerdings häufig so unbedeutend sind, dass es nicht leicht gelingt, sie wahrzunehmen.

¹ A. AGASSIZ, Revision of the Echini. p. 710.

² Morphol. Jahrb. Bd. I. 1875. Taf. XII und XIII.

³ H. FOL, Recherches sur la fécondation etc. 1879. Pl. VI et VII.

⁴ E. SELENKA, Zoologische Studien. Bd. I. 1878. Taf. III.

⁵ Videnskab. Meddelels. Naturhist. Forening. Kjøbenhavn 1879—1880. p. 255 bis 264.

⁶ Mém. de l'Acad. Imp. St.-Petersbourg 1869. p. 14.

⁷ Mém. de l'Acad. Imp. St.-Petersbourg 1867. p. 2—3. Fig. 1—6.

⁸ l. c. p. 6.

⁹ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 159—160, 167—168.

Bei den Crinoideen ist nach den Angaben von W. THOMSON¹ die Furchung eine totale mit unbedeutenden Größendifferenzen der Furchungszellen.

Wenn wir Alles zusammenfassen, was wir demnach bis heute über den Furchungsprocess bei den Echinodermen wissen, so müssen wir denselben als einen totalen bezeichnen, der durch eine früher oder später auftretende und bald bedeutendere, bald geringere Größendifferenz der einzelnen Furchungszellen das Schema einer durchaus äqualen Furchung verlässt und sich als eine inäquale Furchung charakterisirt; diese Inäqualität des Furchungsprocesses der Echinodermen ist aber immer nur eine verhältnismäßig geringe.

Bezüglich der Anordnung der Furchungszellen ist zu betonen, dass ein eigentliches Morulastadium ebenso wie wir es bei Asterina vermissen, so überhaupt bei den Echinodermen niemals vorzukommen scheint. Bei allen bis jetzt darauf untersuchten Echinodermen ist das Resultat des Furchungsprocesses keine Morula, sondern eine echte Blastula mit einschichtiger Wandung, deren Hohlraum schon während der Furchung sich bildet.

Das Blastulastadium ist bis jetzt von folgenden Formen bekannt: 1) Asterien. *Asterias rubens* durch HENSEN² und durch GREEFF³; *Asterias berylinus* durch A. AGASSIZ⁴; *Asterina gibbosa* durch die oben mitgetheilten Beobachtungen. 2) Ophiuren. *Amphiura squamata* durch METSCHNIKOFF⁵. 3) Echinoideen. *Strongylocentrotus droebachiensis* durch A. AGASSIZ⁶; *Strongylocentrotus lividus* durch SELENKA⁷; *Echinus microtuberculatus* durch SELENKA⁸; *Echinus miliaris* durch BERGH⁹; *Sphaerechinus granularis* durch SELENKA¹⁰; *Arbacia pustulosa* durch SELENKA¹¹; *Echinocardium cordatum* durch SELENKA¹². 4) Holothurien. *Psolinus brevis* durch KOWALEVSKY¹³; *Cucumaria Planci* durch KOWALEVSKY¹⁴ und SELENKA¹⁵; *Holothuria tubulosa* durch SELENKA¹⁶.

¹ Philosoph. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 155: 1865. p. 513.

² Archiv für Naturgesch. 1863. p. 242.

³ Vierte Mittheil. 1876. p. 35.

⁴ North American Starfishes. 1877. p. 7—8. Pl. I.

⁵ l. c. p. 14. Taf. III, Fig. 3.

⁶ Revision of the Echini. p. 710.

⁷ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 32.

⁸ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. V, Fig. 4.

⁹ Vidensk. Meddelels. 1879/80. p. 257—258.

¹⁰ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VI, Fig. 20.

¹¹ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 34.

¹² Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 38.

¹³ l. c. 1867. Fig. 7.

¹⁴ l. c. p. 6.

¹⁵ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. Taf. XI, Fig. 16, 17.

¹⁶ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. Taf. IX, Fig. 1, 2.

Bei allen diesen Formen ist die Blastula in gleicher Weise gebaut. Wir finden stets eine einschichtige Zellenblase, deren Wand an einer Seite mehr oder weniger deutlich verdickt ist, entweder von Anfang an oder erst in den späteren Stadien. Die Oberfläche der Blastula ist mit einem Cilienkleide bedeckt, welches unter den oben aufgeführten Formen nur allein bei der Blastula von *Amphiura squamata* zu fehlen scheint. Auch die Art und Weise wie aus der Blastula die Gastrula entsteht, scheint allen Echinodermen gemeinsam zu sein. Wir sahen oben, dass bei *Asterina* die Gastrula sich durch Einstülpung bildet. Ganz derselbe Vorgang kehrt bei allen bis jetzt darauf untersuchten Echinodermen wieder. Nachdem die Gastrulabildung durch Einstülpung unter den Echinodermen zuerst von A. KROHN¹ bei *Strongylocentrotus lividus* aufgefunden worden war, beobachteten denselben Vorgang AGASSIZ bei *Asterias berylinus*, HENSEN und GREEFF bei *Asterias rubens*; ich selbst nach nicht veröffentlichten Beobachtungen bei *Asterias glacialis*, SELENKA bei *Echinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis*, *Arbacia pustulosa*, *Strongylocentrotus lividus*, *Echinocardium cordatum*; BERGH bei *Echinus miliaris*, AGASSIZ bei *Strongylocentrotus droebachiensis*; SELENKA bei *Cucumaria Planci* und *Holothuria tubulosa*; KOWALEVSKY bei »*Pso-linus brevis*«² und *Cucumaria Planci*. Ein anderer Modus der Gastrulabildung als der durch Einstülpung des mehr oder weniger verdickten Blastodermtheiles ist bis jetzt bei keinem einzigen Echinoderm konstatirt; wir dürfen annehmen, dass auch in denjenigen Fällen, in welchen wir nur die fertige Gastrula, nicht aber ihre Entstehungsgeschichte kennen, dieselbe sich durch Invagination gebildet habe.

Das fertige Gastrulastadium kennen wir bis heute von folgenden Echinodermen: 1) Asterien. *Asterias rubens* durch HENSEN³ und durch GREEFF⁴; *Asterias berylinus* durch AGASSIZ⁵; *Asterina gibbosa* durch obige Beobachtungen. 2) Ophiuren. *Amphiura squamata* durch METSCHNIKOFF⁶. 3) Echinoideen. *Strongylocentrotus lividus* durch KROHN⁷ und

¹ Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Heidelberg 1849 p. 18. Taf. I, Fig. 2, 3.

² Ich setze diesen Namen in Anführungszeichen, weil sich nicht mehr konstatiren lässt, welche der bei Neapel vorkommenden Holothuriern KOWALEVSKY unter dieser Bezeichnung versteht.

³ Archiv für Naturgesch. 1863. p. 242.

⁴ Vierte Mittheil. 1876. p. 35.

⁵ North American Starfishes. 1877. p. 8. Pl. I.

⁶ l. c. 1869. p. 14.

⁷ l. c. 1849. p. 18. Taf. I, Fig. 2, 3.

durch SELENKA¹; *Strongylocentrotus droebachiensis* durch AGASSIZ²; *Echinus microtuberculatus* durch JOH. MÜLLER³ und durch SELENKA⁴; *Echinus miliaris* durch BERGH⁵; *Sphaerechinus granularis* durch SELENKA⁶; *Arbacia pustulosa* durch SELENKA⁷; *Echinocardium cordatum* durch SELENKA⁸. 4) Holothuriën. »*Psolinus brevis*« durch KOWALEVSKY⁹; *Cucumaria Planci* durch KOWALEVSKY¹⁰ und durch SELENKA¹¹; *Holothuria tubulosa* durch SELENKA¹². 5) Crinoideën. *Antedon rosacea* durch GÖTTE¹³.

Der eingestülpte Theil des Blastoderms, der zum Gastruladarme wird, also das Entoderm, legt sich bei Asterina, wie auch bei den übrigen Echinodermen, nicht dicht an die Innenseite des nicht eingestülpten Blastoderms, d. h. des Ektoderms, an, sondern zwischen beiden primären Keimblättern bleibt ein Zwischenraum, welcher der Rest der Furchungshöhle ist und eben so wie die Furchungshöhle des Blastulastadiums von einer Flüssigkeit erfüllt ist. Diese Flüssigkeit bezeichnet bekanntlich HENSEN¹⁴ als den »Gallertkern«. Mir scheint aber diese Bezeichnung nur dann zulässig, wenn man eine gallertige Beschaffenheit der Substanz nachweisen könnte. Das ist aber bislang in keinem Falle geschehen. Im Gegentheil, man erhält bei Beobachtung lebender Echinodermenlarven durchaus den Eindruck als wenn die Substanz, welche die Furchungshöhle und später den Zwischenraum zwischen Ektoderm und Entoderm ausfüllt, viel dünnflüssiger sei als dass man sie als Gallerte bezeichnen könnte. Auch wenn man beobachtet wie die Mesodermzellen, die wir sogleich näher zu besprechen haben werden, mit größter Leichtigkeit hin und her zu kriechen vermögen, hält es schwer an eine gallertige Konsistenz jener Substanz zu glauben. Ich möchte also lieber die HENSEN'sche Bezeichnung »Gallertkern« überhaupt nicht in Anwendung bringen. Die Entstehung dieser flüssigen Substanz,

¹ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 33.

² Revision of the Echini. p. 744.

³ 1852. Vierte Abhandlung. p. 24. Taf. VI, Fig. 4. (JOH. MÜLLER nennt die Art: *Echinus pulchellus* Ag.)

⁴ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. V, Fig. 5, 6.

⁵ l. c. Videnskab. Meddelels. 1879/80. Figur auf p. 7 des Separatabdruckes.

⁶ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VI, Fig. 23, 24, 25.

⁷ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 35, 36.

⁸ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. Taf. VII, Fig. 40, 41.

⁹ l. c. 1867. Fig. 11.

¹⁰ l. c. 1867. Fig. 14.

¹¹ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. Taf. XI, Fig. 20.

¹² Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. Taf. IX, Fig. 3.

¹³ Archiv für mikroskopische Anatomie. 1876. Taf. XXV, Fig. 4.

¹⁴ l. c.

welche das Blastocoel der Blastula und später den Zwischenraum zwischen Ektoderm und Entoderm der Gastrula erfüllt, kann nur durch Abscheidung seitens der Furchungszellen erfolgt sein. Später, nach oder gleichzeitig mit der Entstehung der Gastrula, wird dann jene Flüssigkeit dadurch zu einem Bestandtheile des mittleren Keimblattes, dass Zellen in dieselbe einwandern, sich dort vermehren und vielleicht durch theilweise Aufsaugung die Flüssigkeit immer mehr verdrängen.

Es wäre von Interesse gewesen auch bei *Asterina* der Entstehung der einwandernden Mesodermzellen nachzuspüren. Leider ist auch hierfür das Ei der *Asterina* ein sehr ungünstiges Objekt; wirklich entscheidende Beobachtungen lassen sich bei der Undurchsichtigkeit des lebenden Embryo nicht anstellen. Ich muss mich desshalb darauf beschränken, dasjenige kritisch zusammenzustellen, was man überhaupt über die erste Anlage des Mesoderms bei den Echinodermen bis jetzt in Erfahrung gebracht hat. Dieselbe ist besonders in der neueren Zeit genauer verfolgt worden, während die Kenntniss der Mesodermzellen selbst schon älteren Datums ist. KROHN¹ ist der Erste gewesen, welcher die Mesodermzellen, bei dem sich entwickelnden *Strongylocentrotus lividus*, gesehen hat. Derselbe ist dabei allerdings, wie schon JOH. MÜLLER² bemerkte, in den Fehler verfallen, die Zellen nur als »Kerne« zu betrachten; er hat aber die Umwandlung dieser »Kerne« »in das feine, netzartig verflochtene Fadengewebe, das in späteren Perioden die ganze Leibeshöhle durchzieht und zur Befestigung des Nahrungsschlauches dient« richtig beobachtet. Eben so ist auch schon von KROHN gesehen worden, dass die Mesodermzellen sich anfänglich an derselben Stelle, dem »stumpfen Pole«, der Blastula befinden, die sich später einstülpt um den Urdarm zu bilden. Nachdem dann das Vorkommen der Mesodermzellen bei anderen Echinodermenlarven mehrfach konstatiert worden war, so durch JOH. MÜLLER³ und durch KROHN⁴, finden wir erst bei HENSEN⁵ wieder eine Angabe über die

¹ l. c. 1849. p. 17. Taf. I, Fig. 1, 2.

² 1852. Vierte Abhandlung. p. 25.

³ Zweite Abhandl. 1849. p. 8. Taf. I, Fig. 7; Beschreibung der Mesodermzellen der Bipinnaria von Helsingör. — Dritte Abhandl. 1850. p. 7. Taf. I, Fig. 2, 8; Beschreibung der Mesodermzellen bei Auricularien, wozu auch zweite Abhandl. 1849, Taf. V, Fig. 1—3 zu vergleichen ist. — Vierte Abhandl. 1852. p. 8. Taf. II, Fig. 1—3; Mesodermzellen von Auricularien. — Vierte Abhandl. 1852. Taf. III, Fig. 8 und Taf. V, Fig. 1; Mesodermzellen von Bipinnarien. — Sechste Abhandl. 1853. p. 4. Mesodermzellen der Holothuriolenlarven.

⁴ MÜLLER's Archiv für Anat. und Physiol. 1851. p. 345; Mesodermzellen von Auricularien; KROHN bezeichnet auch hier die Zellen nur als »Kerne«.

⁵ Archiv für Naturgesch. 1863. p. 242.

Entstehung derselben. Er beobachtete, dass bei *Asterias rubens* die Mesodermzellen sich von der inneren Oberfläche des sich einstülpenden Urdarmes abschnüren. Auch AGASSIZ¹ sind die Mesodermzellen der Asterien- und Echinienlarven nicht entgangen; er nennt sie »Dotterzellen«. Glücklicherweise ist diese höchst unzutreffende Bezeichnung von keinem anderen Forscher acceptirt worden. Weitere Mittheilungen über die Mesodermzellen der Larven der Holothurien, Ophiuren, Asterien und Echiniden verdanken wir METSCHNIKOFF²; auch er fand, dass die Mesodermzellen, seine »Cutiszellen«, auf der inneren Oberfläche des Larvendarmes ihren Ursprung nehmen. Noch bestimmter lauten die Angaben SELENKA's³. Nach ihm schnüren sich die Mesodermzellen schon vor der Einstülpung des Urdarmes oder wenigstens gleichzeitig damit von den Blastodermzellen ab und gelangen so in das Blastocoel; dieser Vorgang findet stets an der etwas verdickten Stelle des Blastoderms statt, welche sich später zum Urdarm einstülpt. Zu dem gleichen Ergebnisse ist derselbe Forscher später auch für die Echinoideen gelangt⁴. Bei *Echinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis* und *Arbacia pustulosa* findet die Bildung der Mesodermzellen schon vor der Einstülpung des Urdarmes statt, jedoch stets an der sich später einstülpenden Partie des Blastoderms, d. h. dem späteren Entoderm. Eine Betheiligung der übrigen, das Ektoderm darstellenden Zellen des Blastoderms an der Bildung der Mesodermzellen wird von SELENKA auf das Bestimmteste in Abrede gestellt. Er bezeichnet die gegentheiligen Befunde von GREEFF⁵, welcher bei *Asterias rubens* die Erzeugung von Mesodermzellen an beliebigen Stellen des Blastoderms vor sich gehen sah, als Produkte pathologischer Vorgänge. Dem steht aber entgegen, dass neuerdings auch R. S. BERGH⁶ die Bildung der Mesodermzellen bei *Echinus miliaris* nicht nur von dem Entodermabschnitte, sondern auch von allen anderen Punkten des Blastoderms, also auch dem Ektoderm, ausgehen sah und demzufolge die Angaben GREEFF's gegen SELENKA in Schutz nimmt.

Eine ganz andere Auffassung über die Entstehung des Mesoderms vertritt KOWALEVSKY⁷. Nach ihm soll sich dasselbe bei »*Psolinus brevis*«

¹ North American Starfishes, an verschiedenen Stellen.

² l. c.

³ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 160—164. Taf. IX, Fig. 3; p. 168. Taf. XI, Fig. 18.

⁴ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 45—47. Taf. V, Fig. 2—4; Taf. VI, Fig. 24, 22; Taf. VII, Fig. 39.

⁵ Sechste Mittheil. 1879. p. 51—52.

⁶ l. c. p. 264—264. Abbildung auf p. 264.

⁷ l. c. 1867. p. 3. Fig. 10.

in der Weise bilden, dass die Blastodermzellenschicht sich in zwei übereinander gelegene Zellschichten spaltet, deren innere das Mesoderm ist. Indessen Angesichts der sämtlichen vorhin erwähnten Beobachtungen scheint mir, dass man KOWALEVSKY's Ansicht könne auf sich beruhen lassen, und das um so mehr als Niemand im Stande ist die KOWALEVSKY'sche Angabe zu kontrolliren, so lange man nicht weiß, was für eine Holothurie mit seinem »*Psolus brevis*« gemeint ist.

Aus dem Vorstehenden können wir als allgemeines Resultat entnehmen, dass die Mesodermzellen der Echinodermen zwar im Allgemeinen Abkömmlinge des Entoderms sind, aus dessen Zellenlage sie sich abschnüren und als Wanderzellen in die Flüssigkeit des Blastocoels eindringen, dass aber auch aus dem Ektoderm sich Zellen abschnüren und zu Mesodermzellen werden können.

In ein neues Stadium ist die Frage nach der ersten Anlage des Mesoderms der Echinodermen durch die Angabe SELENKA's getreten, dass bei Echinoideen das sich entwickelnde Mesoderm, der »Mesodermkeim«, ein bilateralsymmetrisches Gebilde ist¹. »In der Mitte des verdickten Theiles des Blastoderms, sagt SELENKA, entsteht, zusammenfallend mit der Längsachse der späteren Gastrula, von innen her eine trichterartige Vertiefung, welche sich nach ungefähr einer Stunde in eine spaltartige Rinne verlängert, die erst nach erfolgter Bildung des Mesodermkeimes wieder verstreicht. Durch diese Rinne ist auch die seitliche Symmetrie des Larvenkörpers fixirt; beiderseits nämlich von diesem Spalt entstehen durch Theilung einer geringen Anzahl von Entodermzellen die Mesodermkeime in Form von zwei, je vier bis acht Zellen umfassenden Zellhaufen, die sich bald vom Mutterboden abtrennen um endlich als amöboide noch mehrfachen Theilungen unterworfenen Zellen den Gallertkern zu durchwandern.« BERGH² schließt sich für *Echinus miliaris* diesen Angaben von SELENKA an, bemerkt aber, dass er »die Bildung der trichterförmigen Rinne oder Spalte nicht mit so großer Bestimmtheit wie SELENKA habe verfolgen können«. Noch weiter scheint HATSCHKE³ in die ersten Entstehungsverhältnisse des Mesoderms eingedrungen zu sein, indem es ihm gelang »bei *Toxopneustes lividus* das Mesoderm auf zwei in der Medianebene einander berührende Zellen am Entodermpole der

¹ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 45—46. Taf. V, Fig. 4—5; Taf. VI, Fig. 24; Taf. VII, Fig. 38—39.

² l. c. p. 260.

³ Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. 1880. p. 30.

Blastula zurückzuführen, welche unter Theilungsvorgängen in die Furchungshöhle rücken«.

Bei dem großen Interesse, welches eine bilateral-symmetrische Anlage des Mesoderms, wenn sie sich als eine bei den Echinodermen allgemein verbreitete herausstellen sollte, für den Vergleich mit der bilateralen Mesodermanlage anderer Thiergruppen haben würde, werden sich spätere Untersuchungen auf diesen Punkt hinlenken müssen. Vor der Hand aber scheint es mir noch verfrüht, die Angaben von SELENKA, BERGH und HATSCHKE, die sich ja alle nur auf Seeigel beziehen, zu verallgemeinern und schon jetzt allen Echinodermen eine bilateral-symmetrische Anlage des Mesoderms zuzusprechen.

III. Bildung des Larvendarmes, des Enterocoels und der Anlage des Hydrocoels.

Wir haben den Embryo der *Asterina* verlassen in dem Stadium, in welchem er sich am Schlusse des zweiten Entwicklungstages befindet. Die verengerte Gastrulaöffnung hat sich dem unteren Pole genähert und dort ihre subpolare Lagerung eingenommen. Diejenige Seite des Embryo, auf welcher sich die Gastrulaöffnung befindet, ist die Vorder- oder Bauchseite der Larve. Der Gastruladarm selbst setzt sich aus zwei Haupttheilen zusammen, dem kurzen cylindrischen Anfangstheile, in welchen die Gastrulaöffnung zunächst hineinführt und dem geräumigen blasenförmigen, blindgeschlossenen Endabschnitt. In diesem Stadium ist die Wandung beider Theile des Gastruladarmes von ziemlich gleicher Dicke. Am dritten Tage aber treten Veränderungen an dem Gastruladarme auf, welche die Bildung des eigentlichen Larvendarmes und des Enterocoels einleiten. Zum besseren Verständnis will ich vorgreifend gleich bemerken, dass aus dem blasenförmigen Endtheile des Gastruladarmes das Enterocoel entsteht, indem sich dasselbe von dem Anfangstheile abschnürt; Letzterer aber wird zum Mitteldarm und Enddarm der Larve. Als erstes Anzeichen der beginnenden Enterocoelbildung legt sich der blasenförmige Theil des Gastruladarmes, da wo er sich mit dem Anfangstheil verbindet, mit einer rechten und einer linken Ausbuchtung über die Verbindungsstelle hinüber (vgl. Fig. 20). Wie man in derselben Figur, welche die linke Ausbuchtung des blasenförmigen Endabschnittes des Gastruladarmes in ihrem ersten Beginne darstellt, bemerkt, fängt gleichzeitig die Wand des blasenförmigen Theiles des Gastruladarmes an sich im Vergleich zu der Wand des nicht erweiterten, cylindrischen Anfangstheiles zu verdünnen. Diese Verdünnung wird von da an, wie aus den folgenden Figuren hervorgeht, immer bedeutender und augenscheinlicher. Die beiden rechts und links von dem An-

fangstheil des Gastruladarmes befindlichen Ausbuchtungen werden immer tiefer, indem gleichzeitig das innere Ende des Anfangstheiles des Gastruladarmes immer höher in das Lumen des blasenförmigen Endabschnittes hinaufrückt. Die beiden Aussackungen des letzteren wollen wir als linke und rechte Enterocoeltasche unterscheiden, indem wir die Bezeichnung Enterocoel überhaupt auf den ganzen blasenförmig aufgetriebenen Theil des Gastruladarmes anwenden. Die Berechtigung zu dieser Bezeichnung folgt, wie wir später zur Genüge erkennen werden, aus dem Umstande, dass aus diesem Theile des Gastruladarmes die Leibeshöhle (und als Abspaltung davon auch das Wassergefäßsystem) des Seesterns entsteht. Den nicht erweiterten cylindrischen Anfangstheil des Gastruladarmes wollen wir einfach den Larvendarm nennen, dabei aber im Auge behalten, dass aus demselben, wie der weitere Verlauf der Entwicklung zeigen wird, nicht der ganze Larvendarm, sondern nur der Magendarm (Mitteldarm) und Afterdarm (Enddarm) der Larve daraus hervorgeht, während der Munddarm der Larve durch eine besondere neue Einstülpung gebildet wird. Die Enterocoelblase steht also, wie aus dem Gesagten ohne Weiteres erhellt, anfänglich in offenem Zusammenhang mit dem Larvendarme; sie ist ja eigentlich nichts Anderes als eine blasige Auftreibung des blind geschlossenen Endes desselben. Die linke und rechte Enterocoeltasche sind Ausweitungen der Enterocoelblase, welche sich an der linken und rechten Seite des Larvendarmes in der Richtung nach dem unteren Pol des Embryo verschieben. Je höher der Larvendarm nun weiterhin in dem Körper der Larve nach dem oberen Pole aufsteigt, desto tiefer senken sich die beiden Enterocoeltaschen links und rechts am Larvendarm herab. Die Übergangsstelle des Larvendarmes in das Enterocoel erweitert sich gleichzeitig; anfänglich besitzt das Lumen des Larvendarmes an dieser Stelle einen kreisförmigen Querschnitt.

Der Bau des Embryo ist jetzt noch immer in allen Stücken bilateral-symmetrisch. Eine durch die Gastrulaöffnung und die Längsachse des Embryo gelegte Ebene zerlegt den Körper des letzteren in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften, eine linke und eine rechte. Sehr bald aber beginnt diese Symmetrie einem unsymmetrischen Baue Platz zu machen. Die erste Spur davon giebt sich an den beiden Enterocoeltaschen zu erkennen. Schon am Abend des dritten Tages sind die beiden Taschen nicht mehr von gleicher Größe, sondern die linke zeigt ein stärkeres Wachsthum. Am vierten Tage ist die Ungleichheit in den beiden Enterocoeltaschen noch erheblicher geworden und auch an dem Larvendarm treten am vierten Tage erhebliche Umänderungen auf, die schließlich eine vollständige Abschnürung des Enterocoels von dem

Larvendarme zur Folge haben. Um uns diese Vorgänge klar zu machen, wollen wir zunächst die Fig. 22—24 ins Auge fassen. Fig. 23 zeigt uns den Embryo am vierten Tage von der linken Seite, Fig. 24 denselben Embryo von der rechten Seite. Fig. 22 stellt einen Längsschnitt dar, der quer zur Medianlinie so geführt ist, dass die Gastrulaöffnung in die Schnittebene fällt. Man erkennt vor Allem in diesen drei Figuren, dass die linke Enterocoeltasche stärker entwickelt ist als die rechte und dass sie weiter nach unten reicht. Damit ist also die bilaterale Symmetrie bezüglich der inneren Organisation aufgegeben. An den drei Figuren ist ferner zu beachten, dass die Übergangsstelle des Larvendarmes in das Enterocoel in den beiden Seitenansichten (Fig. 23 und 24) einen größeren Durchmesser besitzt als in der Vorderansicht (Fig. 22). Daraus, so wie auch an Schnitten, welche genau quer durch die Übergangsstelle des Larvendarmes in das Enterocoel hindurchgehen, ist ersichtlich, dass jene Übergangsstelle jetzt nicht mehr wie am dritten Tage ein kreisförmiges Lumen besitzt, sondern ein elliptisches; die Längsachse dieser Ellipse fällt in die Medianebene des Embryo.

Auch die äußere Körperform ist im Vergleich zum vorhergehenden Tage eine andere geworden. Von der Seite betrachtet hat der Embryo nunmehr eine dreiseitige Körperform mit abgerundeten stumpfen Ecken (vgl. Fig. 23 und 24); von vorn betrachtet ist der Kontur des Körpers ungefähr birnförmig (vgl. Fig. 22). Die dreiseitige Körperform des Embryo (in der Seitenansicht) kommt dadurch zu Stande, dass das Enterocoel unter fortschreitender Verdünnung seiner Wandung nach oben und hinten sich ausweitet und so den oberen Theil der Hinterseite des Embryo buckelförmig vortreibt.

An der Vorderseite des Embryo tritt am vierten Tage eine neue Einstülpung auf, welche wir bis jetzt noch nicht beachtet haben (Fig. 23 und 24). Über der Mitte der Vorderseite senkt sich das Ektoderm in Gestalt eines hohlen Zapfens ins Körperinnere und buchtet die anstoßende Wand des Entoderms, da wo Larvendarm und Enterocoel in einander übergehen, ein. Diese Einstülpung des Ektoderms ist die Anlage des Mundes und des Munddarmes der Larve, wie die nächsten Stadien zeigen.

Sobald der Embryo diese Entwicklungsstufe erreicht hat, mitunter aber auch schon vor der Bildung der Mundeinstülpung, verlässt er die Eihülle, welche ihn bis dahin noch schützend umgab und schwimmt mit Hilfe des Cilienkleides, welches seine gesamte Oberfläche überzieht, frei im Wasser umher. In Fig. 16, 17 und 18 habe ich eine Larve, die soeben ausgeschlüpft ist, abgebildet. Fig. 16 stellt die Larve von der Hinterseite, Fig. 17 von der Vorderseite und Fig. 18 in der Seiten-

ansicht dar. In Fig. 17 und 18 ist die subpolar gelegene Gastrulaöffnung, welche zum After der Larve wird, deutlich zu sehen. Die Mundeinstülpung auf der Bauchseite war an diesem Exemplar beim Ausschlüpfen noch nicht gebildet; in anderen Fällen ist sie aber vorhanden und leicht wahrnehmbar; als kleine kreisförmige Grube, deren Durchmesser aber den Durchmesser des Larvenafters immer bedeutend übertrifft, liegt sie an der Bauchseite (Vorderseite), genau in der Mittellinie unterhalb der wulstförmigen Verdickung, welche das Oberende der Larve umgiebt (vgl. auch Fig. 23 und 24).

Die eben erwähnte wulstförmige Verdickung am oberen Ende der jungen Larve umgiebt ein in der Mitte vertieftes Feld, welches schief zur Längsachse der Larve steht; aus diesem schief abgestutzten und umwulsteten Oberende der Larve, dessen Form im Übrigen am besten aus den Abbildungen erhellt, entwickelt sich der zum Kriechen bestimmte Lokomotionsapparat der Larve, der eigentliche Larvenapparat, den wir besonders in vergleichend-anatomischer Hinsicht später noch zu betrachten haben werden.

Gegen Ende des vierten Tages, häufig auch erst am fünften Tage erfolgt die vollständige Abschnürung des Enterocoels von dem Larvendarme und der Durchbruch des Munddarmes in den letzteren. Schon in dem vorhin besprochenen Stadium sahen wir, dass die Übergangsstelle des Larvendarmes in das Enterocoel ein elliptisches Lumen angenommen hatte. Dadurch dass der Querdurchmesser dieser Ellipse sich immer mehr verkürzt, werden die seitlichen Ränder der Übergangsstelle einander mehr und mehr genähert; aus der Ellipse ist dann eine feine Längsspalte geworden, die schließlich durch Verwachsung der Ränder völlig verschlossen wird. Ist das geschehen, so stellt das Enterocoel einen zwar vom Urdarme aus entstandenen, nun aber vollständig von ihm abgetrennten Hohlraum dar, welcher im Allgemeinen eine hufeisenförmige Gestalt hat; der mittlere Theil des Hufeisens erfüllt den oberen Theil des Larvenkörpers, die beiden Schenkel des Hufeisens aber, von welchen der linke länger ist als der rechte, liegen links und rechts vom Darme im mittleren und unteren Theile der Larve. Fig. 29 stellt einen Längsschnitt durch eine Larve dar, bei welcher das Enterocoel noch in offenem Zusammenhang mit dem Larvendarm steht, während der Schnitt Fig. 30 einer Larve entnommen ist, bei welcher das Enterocoel sich vom Larvendarme durchaus abgeschnürt hat. In beiden Abbildungen ist auch wieder die schon oben besprochene stärkere Entwicklung der linken Enterocoeltasche zu bemerken. Sobald die Abschnürung des Enterocoels vom Larvendarme beendigt ist, bildet sich auch der Munddarm der Larve. Die Mundein-

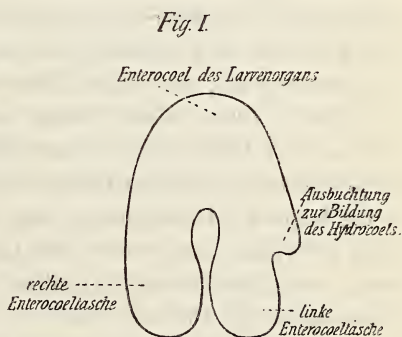
stülpung legt sich mit ihrem blinden Ende (vgl. Fig. 26) an den jetzt nach oben ganz geschlossenen Larvendarm und bricht hier schließlich in den letzteren durch.

Wir können dann eine kurze Zeit hindurch drei Theile an dem Darne der freischwimmenden Larve unterscheiden, die den drei Abschnitten, die wir von dem Larvendarme anderer Echinodermen kennen, ähnlich sind: erstens den Munddarm, der durch eine besondere Einstülpung seitens des Ektoderms gebildet wurde, zweitens den Mitteldarm und drittens den kurzen Enddarm, der mit dem After nach außen mündet; Mitteldarm und Enddarm sind aus dem Gastruladarme entstanden; alle drei Abtheilungen des Darmes, so wie übrigens auch das Enterocoel tragen auf ihren Zellen Cilien. Der After bleibt jedoch nur kurze Zeit bestehen; manchmal fällt es schon am fünften Tage an den lebenden Larven schwer desselben ansichtig zu werden; in anderen Fällen konnte ich denselben aber noch am sechsten Tage erkennen. An den in Weingeist konservirten Individuen gelang es mir nach dem vierten Tage niemals mehr die Afteröffnung mit Sicherheit zu sehen. Auch in dem konservirten Individuum, von welchem die Abbildung Fig. 26 herrührt, war keine Afteröffnung aufzufinden, wohl aber lagen an derjenigen Stelle, wo sich bei anderen gleich alten oder wenig jüngeren Larven die Afteröffnung als ganz feiner Porus zu erkennen gab, Enddarm und Körperwand dicht an einander. Es tritt nach meinen Beobachtungen gewöhnlich am fünften, seltener erst am sechsten oder schon am vierten Tage eine Obliteration des Afters ein.

An dem fünften Entwicklungsstage, demselben, an welchem gewöhnlich die Afteröffnung verschwindet, treten an den beiden Enterocoeltaschen wichtige Veränderungen auf. Während dieselben bis dahin links und rechts vom Darne lagen, dagegen sich weder in der vorderen noch hinteren Mittellinie der Larve berührten (vgl. auch Fig. 27), umgreifen sie nunmehr in immer fortschreitendem Maße von vorn, hinten und unten den Larvendarm. Schon Fig. 28 zeigt den Beginn der Umwachsung des Darmes durch die beiden Enterocoeltaschen. Man bemerkt auch hier wieder, dass die linke und rechte Enterocoeltasche sich nicht gleichmäßig verhalten. Die linke Tasche erreicht früher das untere Ende des Larvendarmes und besitzt ein größeres Lumen als die rechte Tasche. Durch die stärkere Entwicklung der linken Tasche wird jetzt schon der Darm ein wenig aus seiner medianen Lage heraus und nach rechts hinübergedrängt; ein Verhalten, welches in den späteren Entwicklungsstadien immer deutlicher wird. Vorn und hinten berühren sich sehr bald die beiden Enterocoeltaschen und zwar scheint das hinten etwas früher aufzutreten als vorn. Vorn bleibt es nicht bei

einer bloßen Berührung, sondern die beiden Enterocoelsäcke vereinigen dort ihre Lumina und bilden so an der Vorderseite des Darmes einen einzigen Hohlraum. An der Hinterseite des Darmes aber fließen die Hohlräume der beiden Enterocoeltaschen nicht zusammen, sondern bleiben durch eine von der Körperwand zum Darne hinziehende Scheidewand, eine Art Mesenterium, von einander getrennt. Diese Scheidewand besteht aus den sich berührenden Wänden der linken und rechten Enterocoeltasche, zwischen welche sich eine dünne Mesodermlage einschiebt. Sie liegt nicht etwa in der Medianebeane, sondern nach rechts verschoben (vgl. Fig. 403 und 405). Auf den eigenthümlichen Verlauf und die Bedeutung dieser Scheidewand werden wir später näher einzugehen haben. Auch die Berührungs- und spätere Durchbruchsstelle der beiden Enterocoeltaschen an der Vorderwand des Darmes liegt nicht in der Medianebeane, sondern ist nach links verschoben. Diese Abweichungen der vorderen, vergänglichen und der hinteren dauernden Scheidewand zwischen linker und rechter Enterocoeltasche stehen mit dem Umstande in Zusammenhang, dass die rechte Enterocoeltasche sich vorzugsweise über die Vorderwand des Darmes hinüberschiebt, die linke Enterocoeltasche aber über die Hinterwand des Darmes.

Von der linken Enterocoeltasche aus bildet sich im Laufe des fünften Tages die Anlage des Wassergefäßsystemes des Seesternes. Es buchtet sich nämlich die der Körperwand anliegende Außenwand der linken Enterocoeltasche zur Bildung einer besonderen Tasche aus; so dass dann das gesammte Enterocoel auf einem quer zur Medianebeane der Larve geführten Längsschnitte von vorn gesehen die in obenstehendem Holzschnitt gezeichnete Form hat (vgl. Fig. 404, 402). Mit Ausnahme der Porenkanäle der Madreporenplatte entsteht das gesammte Wassergefäßsystem des Seesternes aus dieser taschenförmigen Ausbuchtung der linken Enterocoeltasche; zur bequemen Bezeichnung wollen wir für diese Ausbuchtung und für ihre späteren Umbildungen den Terminus Hydrocoel in Anwendung bringen. In Fig. 25 ist die Hydrocoeltasche als Aussackung der Außenwand der linken Enterocoeltasche deutlich zu erkennen; ebenso in Fig. 404. Die Hydrocoeltasche



reicht vorn bis an die linke Seite des Munddarmes, hinten bis nahe zur Mittellinie des Rückens ohne aber diese letztere zu erreichen. Nach oben steht sie in offenem Zusammenhang mit dem Enterocoel. Nach unten hat sie anfänglich einen einfach bogenförmigen mit der Konvexität nach unten gerichteten Kontur. Das ändert sich aber sehr bald. Schon am sechsten Tage findet man den unteren Rand der Hydrocoeltasche nicht mehr einfach bogenförmig, sondern fünfflappig; das Hydrocoel hat fünf anfänglich nur sehr seichte bald aber tiefer werdende Ausbuchtungen gebildet, welche nichts anderes sind als die ersten Anlagen der fünf radiären Hauptgefäße des Wassergeäßsystemes (vgl. Fig. 104).

Gleichzeitig mit der Bildung des Hydrocoels von der linken Enterocoeltasche aus, hat sich auch der Rückenporus der Larve angelegt. Es entsteht derselbe in der Weise, dass auf der Hinterseite der Larve ungefähr gegenüber dem Larvenmunde, jedoch nicht genau in der Medianebene, sondern ein wenig links von derselben, eine Einstülpung des Ektoderms sich in das Innere des Körpers einsenkt und sobald sie in Berührung mit der linken Enterocoeltasche gekommen ist, in diese sich öffnet. Durch diesen Porus wird also eine offene Kommunikation zwischen der Außenwelt und dem gesamten Enterocoel, mit Einschluss des von letzterem sich ausbuchtenden Hydrocoel, hergestellt. In Fig. 25 ist die Lage der Einstülpung, aus welcher sich der Rückenporus der Larve entwickelt, angedeutet; für die Lage und Verbindung des Rückenporus, nach Durchbruch desselben, vergleiche man die Fig. 31 und 36 so wie auch Fig. 103 und 104.

Um die Entwicklungsvorgänge des fünften Tages zu erledigen, wäre noch der äußeren Form der Larve zu gedenken. Dieselbe unterscheidet sich von der eben ausgeschlüpften Larve des vierten Tages vorzugsweise durch die stärkere Entwicklung des oberen Körperabschnittes; die schiefe Fläche, welche das vordere Körperende von vorn und unten nach hinten und oben abstützt, vergrößert sich und ragt bald vorn und hinten über den übrigen Larvenkörper hinaus; die Larve geht allmählich über in eine Form, wie wir sie am nächsten Tage finden (vgl. Fig. 33, 34, 35). An dem schief abgestutzten oberen Körperende können wir in der Seitenansicht einen vorderen kurzen Lappen, den wir den vorderen Kopflappen nennen wollen und einen hinteren längeren Lappen, den hinteren Kopflappen unterscheiden. Vorderer und hinterer Kopflappen bilden zusammen das Larvenorgan, welches später, beim Übergange in die Seesterngestalt, resorbiert wird. Das Thierchen ist nach wie vor auf seiner gesamten Körperoberfläche mit einem feinen Cilienkleide bekleidet und schwimmt mit Hilfe des letzteren gewöhnlich in

bogenförmigen Touren, bei welchen die Kopflappen vorausgehen; das Cilienkleid bleibt durch alle folgende Stadien erhalten und wird in den Seestern hinüber genommen.

Die bis jetzt geschilderten Entwicklungsstadien der *Asterina gibbosa* sind von BARROIS¹ ganz wesentlich anders dargestellt worden. Ich bin deshalb genöthigt auf die Angaben dieses Forschers näher einzugehen.

Nach BARROIS soll dem Gastrulastadium ein Entwicklungszustand folgen, in welchem die Gastrulaöffnung ganz geschwunden ist und die Larve einen allseitig geschlossenen länglichen Sack darstellt und von außen nach innen aus folgenden Schichten zusammengesetzt ist: 1) einem mit Cilien bekleideten Ektoderm, von dem aus sich die Zellen der skelettgebenden Schicht (Mesoderm) zu bilden scheinen; 2) dieser skelettbildenden Schicht; 3) einem aus platten kleinen Zellen zusammengesetzten Entoderm, welches eine strukturlose eiweißartige Masse umschließe. Ich bedaure behaupten zu müssen, dass dieses BARROIS'sche Stadium des »sac cilié fermé de toutes parts« überhaupt nicht vorkommt. Ich kann mir seine Beschreibung und Abbildung nur so erklären, dass er nur einige vereinzelte Schnitte untersucht hat, die allerdings, je nachdem sie das Thier getroffen hatten, etwas seiner Schilderung Ähnliches zeigen können. Die Gastrulaöffnung wird, wie ich BARROIS gegenüber auf das Entschiedenste behaupten muss, zuerst auf einige Zeit zum Larvenafter und verschwindet dann erst, nachdem sich das Enterocoel abgeschnürt und die Mundöffnung gebildet hat. Am fünften Tage sind fast immer drei Öffnungen auf der Oberfläche der Larve wahrzunehmen: 1) die jetzt erst verschwindende Gastrulaöffnung = After der Larve; 2) die Mundöffnung der Larve und 3) der Rückenporus. In Bezug auf den letzteren will ich gleich hier bemerken, dass derselbe in diesen und allen späteren Stadien BARROIS vollständig unbekannt geblieben ist.

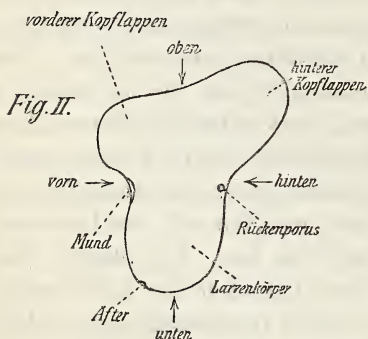
Auch in Bezug auf die Schichten, aus denen BARROIS den »sac cilié fermé de toutes parts« zusammengesetzt sein lässt, bin ich nicht mit ihm einverstanden. Schon die Meinung, dass die skelettgebende Schicht (das Mesoderm) sich von dem Ektoderm aus, und zwar von einem besonders differenzirten inneren Abschnitte der ektodermalen Zellenlage, sich bilde, ist durch keine genügende Beobachtung gestützt; das Objekt ist gerade für die Frage nach der Abstammung des Mesoderms so ungünstig, dass es eine beweisende Beobachtung gar nicht zulässt. Ganz unverständlich aber ist mir, wie BARROIS dazu gekommen ist in dem Entoderm eine Lage platter Zellen zu sehen. Die Zellen des Entoderms

¹ l. c.

sind ebenso deutliche, langgestreckte Cylinderzellen, wie diejenigen des Ektoderms.

Aus dem in Wirklichkeit gar nicht existirenden Stadium des »*sac cilié fermé de toutes parts*« entsteht nach BARROIS das dreilappige Stadium »*le stade trilobé*«. BARROIS meint damit die Larve nach Bildung des vorderen und hinteren Kopflappens, welche ja in der Seitenansicht eine dreilappige Form hat. BARROIS orientirt die Larve so, dass er sich die beiden Kopflappen nach unten gerichtet denkt. Allerdings von dem Zeitpunkte an, in welchem die Kopflappen sich zum Kriechorgan der Larve ausgebildet haben, ist ein scheinbarer Grund für diese Orientirung vorhanden. Die Lage des Larvenmundes aber, so wie ferner die Lage von Larvenafter und Rückenporus lassen gar keinen Zweifel über die Art und Weise, in welcher man die Asterina-Larve im Vergleich zu anderen Echinodermenlarven aufstellen muss. Aber nicht nur in Bezug

auf das oben und unten, sondern auch in Bezug auf vorn und hinten hat BARROIS die Larven falsch orientirt. Wie aus nebenstehender übersichtlichen Darstellung ersichtlich, nennt BARROIS den vorderen Kopflappen den hinteren und den hinteren Kopflappen den vorderen. Ich weiß nicht ob BARROIS die Larven beim Schwimmen beobachtet hat. Er hätte dann schon bemerken können,



dass sein »*lobe postérieur*« beim Schwimmen vorausgeht. Ganz gewiss aber wäre BARROIS nicht zu seiner verkehrten Orientirung der Larven gekommen, wenn er nicht durch alle Stadien der Entwicklung in völliger Unbekanntschaft mit dem Rückenporus geblieben wäre.

Auch die Entstehung des Larvendarmes und des Enterocoels ist von BARROIS irrthümlich aufgefasst. An seiner Darstellung ist nur die allgemeine Auffassung richtig, dass Larvendarm und Enterocoel sich vom Gastruladarm ableiten; im Einzelnen aber ist seine Darstellung durchaus falsch. In dem Stadium seiner Fig. 2, in welchem nach meinen Beobachtungen (vgl. Fig. 22, 23 und 24) die beiden Enterocoeltaschen schon angelegt sind und sich der spätere Larvendarm, wenn auch noch in offenem Zusammenhang mit dem Enterocoel, doch schon deutlich von demselben unterscheiden lässt, ist nach BARROIS noch nichts von dem späteren Larvendarm vorhanden. Derselbe soll sich erst später durch Einstülpung an dem unteren (nach BARROIS' Orientirungsweise oberen)

Bezirke der Entodermblase bilden. BARROIS fasst das Verhältniß des Enterocoels und des Larvendarmes zum Gastruladarm so auf, dass er nach dem fälschlich von ihm angenommenen Verschluss der Gastrulaöffnung den ganzen Gastruladarm zu einer Enterocoelblase werden lässt, an welcher sich später durch Invagination der Larvendarm bilde, während in Wirklichkeit der Gastruladarm zu einem Theile unmittelbar den Larvendarm liefert und zum anderen Theile das Enterocoel bildet, welches dann in zwei seitlichen Aussackungen den Darm überwächst. An dem Larvendarm beschreibt BARROIS richtig die Zellen als Cylinderzellen, giebt aber nicht an, wie dieselben aus den von ihm im vorigen Stadium beschriebenen platten Entodermzellen entstanden sind. Diese Schwierigkeit besteht übrigens in Wirklichkeit nicht, denn wir haben ja oben gesehen, dass das Entoderm auch im vorigen Stadium aus cylindrischen Zellen aufgebaut ist.

Auch die Lage der Hydrocoelanlage ist in den BARROIS'schen Abbildungen¹ und in seiner Beschreibung unrichtig angegeben. Nach ihm liegt dieselbe nach oben (in seiner Orientirungsweise nach unten) von dem Larvenmunde. Bei all' den Hunderten von Larven, die ich untersucht, konnte ich auch nicht ein einziges Mal diese Lagerung der Hydrocoelanlage beobachten; immer liegt dieselbe nach unten vom Larvenmunde. Auch ist die Hydrocoelanlage in der BARROIS'schen Figur 5 verhältnismäßig viel zu klein gezeichnet.

So viel über die BARROIS'schen Angaben über die Bildung des Larvendarmes, des Enterocoels und der Anlage des Hydrocoels bei *Asterina*. Bevor wir in der Schilderung der weiteren Entwicklung unseres Seesternes fortfahren, wollen wir noch die Angaben, die wir von anderer Seite über die zuletzt besprochenen Stadien bei anderen Echinodermen besitzen, kritisch zusammenzustellen versuchen. Nach dem Vorhergehenden brauche ich wohl kaum noch vorzuschicken, dass ich an Stelle der gebräuchlichen Ausdrücke: Peritonealblasen und Wassergefäßblase die Bezeichnungen: Enterocoel und Hydrocoel vorziehen zu müssen glaube.

Bei den übrigen Asterien geht, so weit bekannt, die Bildung des Enterocoels und des Hydrocoels in etwas anderer Weise vor sich als wir es von *Asterina* kennen gelernt haben. Es schnürt sich das Enterocoel bei ihnen nicht in Gestalt einer einzigen quer gelagerten Blase vom Gastruladarme ab, sondern es lösen sich von letzterem zwei Blasen, eine rechte und eine linke, von denen die letztere durch eine neue Abschnürung eine dritte Blase, das Hydrocoel, erzeugt. Dieser Vorgang ist

¹ Pl. I, Fig. 5, 6, 7.

zuerst von AGASSIZ¹ bei *Asterias berylinus*, dann von METSCHNIKOFF² bei der von ihm untersuchten *Bipinnaria*, von GREEFF³ bei *Asterias rubens* und endlich von GÖTTE⁴ an *Bipinnarien* und bei *Asterias glacialis* beobachtet worden. Indessen sind bei den Asterien auch schon Fälle bekannt geworden, die sich ganz an das Verhalten der *Asterina* anschließen. So fand GÖTTE⁵, dass bei *Asterias glacialis* das Enterocoel zwar gewöhnlich als zwei paarige Blasen gebildet wird, dass aber mitunter auch nur eine unpaare Enterocoelblase sich abschnürt, die dann später erst in eine linke und eine rechte Blase zerfällt. Das was also bei *Asterina* konstant ist, die Ablösung eines einzigen Enterocoelsackes vom Gastruladarme, kann auch bei *Asterias glacialis* als Ausnahmefall auftreten.

Auch bei den Echinoideen ist die Bildung des Enterocoels zuerst von AGASSIZ⁶ beobachtet worden und zwar bei *Strongylocentrotus droebachiensis*. Die Anlage des Enterocoels besteht auch hier aus einer rechten und linken Blase. Indessen äußert sich AGASSIZ nicht ganz bestimmt darüber, ob beide Blasen sich durchaus getrennt vom Gastruladarme abschnüren oder ob sie anfänglich durch ein queres Zwischenstück mit einander verbunden sind, also anfänglich ein unpaares Gebilde darstellen, welches erst nach der Abschnürung vom Gastruladarme in eine linke und eine rechte Anlage zerfällt; nach seinen Abbildungen hat es den Anschein als ob Ersteres der Fall sei. Bei den von SELENKA⁷ untersuchten Seeigeln hingegen wurde übereinstimmend die Abtrennung des Enterocoels vom Urdarme in Gestalt eines unpaaren quergelagerten Sackes beobachtet, der sich erst nachher in eine linke und rechte Blase theilt. Es beziehen sich diese Beobachtungen auf *Echinus microtuberculatus*, den SELENKA irrtümlich *E. miliaris* nennt, *Sphaerechinus granularis* = *Toxopneustes brevispinosus* bei SELENKA, *Strongylocentrotus lividus*, *Arbacia pustulosa* und *Echinocardium cordatum*. Bei all' diesen Seeigeln finden wir also eine Art der Enterocoelabschnürung, welche an diejenige von *Asterina* erinnert.

Bei den Ophiuren ist zwar der Entstehungsvorgang des Enterocoels noch nicht unmittelbar beobachtet worden. Jedoch ist durch METSCHNIKOFF

¹ Embryology of the Starfish. 1864.

² p. 33. Taf. XI, Fig. 1, 3.

³ Vierte Mittheilung. 1876. p. 36.

⁴ Entwicklungsgeschichte der Comatula. p. 610. Taf. XXVII, Fig. 24. — Zoolog. Anzeiger Nr. 59. 1880. p. 324—325.

⁵ l. c. Zoolog. Anzeiger Nr. 59.

⁶ On the Embryology of Echinoderms. 1864. p. 4 sqq.

⁷ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879.

KOFF¹ konstatirt, dass das Enterocoel der Ophiuren anfänglich in Gestalt zweier Blasen rechts und links vom Larvendarme sich befindet. Es kann kein Zweifel sein, dass dasselbe auch hier durch Abschnürung vom Urdarme entsteht; zweifelhaft aber ist, ob diese Abschnürung sofort zur Bildung eines Blasenpaares führt, oder ob sich erst eine unpaare Enterocoelblase bildet, die sich später theilt.

Genauere Kenntnisse besitzen wir über die Bildung des Enterocoels bei den Holothuriern. Hier hat SELENKA² bei *Holothuria tubulosa* und *Cucumaria Planci* (= *doliolum*) die Entstehung des Enterocoels Schritt für Schritt verfolgt und den Nachweis geführt, dass dasselbe sich als eine unpaare Blase vom Urdarme abschnürt.

Eine andere Form der Enterocoel- und Hydrocoelbildung beobachtete GÖTTE³ bei *Antedon rosacea*. Hier sollen sich nämlich vom Gastruladarme drei Blasen, jede für sich, abschnüren, von denen zwei rechts und links ihre Lage haben und die Enterocoelblasen darstellen, die dritte unpaare Blase aber, welche bei allen anderen Echinodermen nicht direkt vom Darme, sondern erst von dem Enterocoel sich abschnürt, ist das Hydrocoel. Ich will hier die Gründe nicht aus einander setzen, wesshalb mir die GÖTTE'schen Angaben einer Revision bedürftig erscheinen, sondern nur darauf hinweisen, dass, wenn wirklich, wie ich zunächst nicht bezweifeln will, bei *Antedon rosacea* das Enterocoel und das Hydrocoel in der von GÖTTE angegebenen Weise entstehen, doch keine Veranlassung vorhanden ist, darin ein ursprüngliches Verhältniss zu erkennen, auf welches die Enterocoel- und Hydrocoelbildung der übrigen Echinodermen zurückzuführen sei. Gerade bei *Antedon* und überhaupt den Comatuliden wissen wir, dass wir es mit relativ jungen Thiergestalten zu thun haben, die einen letzten Ausläufer einer einst mannigfaltig entwickelten Thierklasse darstellen. Hier ohne Weiteres ursprüngliche Verhältnisse annehmen zu wollen, scheint mir nicht gestattet zu sein gegenüber der Thatsache, dass andere Echinodermen-gruppen, so die Asteriden, Ophiuriden und Echinoideen sich in ihrem Gesamtbaue verhältnismäßig reiner und weniger verändert auf ältere Perioden zurückführen lassen als die Comatuliden.

Doch sei dem für den Augenblick wie ihm wolle — das Eine können wir mit Bestimmtheit aussprechen, dass bei allen Echinodermen, so weit zuverlässige Beobachtungen reichen, das Enterocoel und indirekt

¹ l. c. 1869. p. 45. Taf. III B, Fig. 6 von *Amphiura squamata*. — p. 24. Taf. V, Fig. 2 von *Ophiothrix fragilis*. — Taf. V, Fig. 3 von *Pluteus paradoxus*.

² Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 162—163, 170—171. Taf. IX, Fig. 5; Taf. XI, Fig. 21.

³ Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XII. 1876. p. 590.

(oder direkt bei Antedon) auch das Hydrocoel durch eine Abschnürung vom Gastruladarme entsteht. Nur in einem einzigen Falle ist bis jetzt eine damit nicht vereinbare Behauptung aufgestellt worden. KOWALEVSKY¹ will beobachtet haben, dass das Wassergefäßsystem des »*Psolinus brevis*« sich durch eine Einstülpung des Ektoderms anlege. Bei dem fundamentalen Gegensatze, in welchem diese Angabe zu Allem steht, was wir bei anderen Echinodermen zuverlässig wissen, und bei der schon oben hervorgehobenen Unmöglichkeit die KOWALEVSKYschen Behauptungen kontrolliren zu können, verdienen dieselben weiter keine Beachtung.

Wenn nun aber auch bei allen Echinodermen die Abstammung des Enterocoels und des Hydrocoels vom Gastruladarme als feststehend gelten kann, so sind doch im Einzelnen mancherlei Differenzen gegeben, die mir aber alle von keiner einschneidenden Bedeutung zu sein scheinen. Schon vorhin sahen wir, dass bei den einen Echinodermen das Enterocoel sich als unpaares, bei den anderen als paariges Gebilde ablöst und dass Beides bei einer und derselben Species: *Asterias glacialis* vorkommen kann. Andere Differenzen beziehen sich auf die zeitliche Aufeinanderfolge in der Bildung einer rechten und linken Enterocoelblase und der Abschnürung eines Hydrocoels. Immer aber entwickelt sich das Hydrocoel an der linken Seite, sei es von einer unpaaren oder paarigen Enterocoelblase aus (wenn wir die oben besprochene Entstehung des Hydrocoels bei Antedon als besondere Abweichung außer Acht lassen) und falls das Enterocoel die Gestalt zweier von einander abgeschlossener Blasen annimmt, kommt später doch immer wieder eine Vereinigung beider Blasen zu einem gemeinsamen Hohlraume zu Stande. So haben wir bei den bis jetzt darauf untersuchten Asterien meistens eine rechte und eine von jener gänzlich getrennte linke Enterocoelblase; letztere geht zum Theil auf in der Bildung der Hydrocoelblase, zum anderen Theil vereinigt sie sich mit der rechten Enterocoelblase zur Bildung des Enterocoels (Leibeshöhle) der Larve und des Seesterns. Bei Asterina aber kommt es niemals, wie uns auch die weitere Entwicklung bestätigen wird, zur Bildung einer gesonderten rechten und linken Enterocoelblase, sondern von Anfang an ist das Enterocoel ein einziger Raum, der zwar zwei Taschen (die beiden Enterocoeltaschen) bildet und von der linken Tasche aus auch das Hydrocoel entstehen lässt, aber niemals in zwei völlig getrennte und sich später wieder vereinigende Räume zerfällt.

Bei den Echinoideen kommt es wieder zur Bildung zweier getrennten

¹ l. c. 1867. p. 4.

Enterocoelblasen, die aber später, nachdem sich von der linken das Hydrocoel abgeschnürt hat, wieder zusammenfließen. Dieser Vorgang wurde namentlich von SELENKA¹ bei den von ihm untersuchten Echinoideen genau festgestellt. Und auch die älteren Beobachtungen von METSCHNIKOFF² stehen damit im Einklange. Nur bei Spatangoidlarven, die wahrscheinlich zu *Schizaster canaliferus* gehören, macht METSCHNIKOFF³ eine Angabe, die mit seinen übrigen eigenen und auch mit den Angaben von SELENKA nicht stimmen will. METSCHNIKOFF giebt nämlich an bei diesen Larven zwei rechts und links vom Larvendarm liegende Bläschen gefunden zu haben, von welchen das linke sich in die Wassergefäßanlage, das Hydrocoel, verwandele, das rechte aber sich zurückbilde; später beschreibt er dann bei älteren Larven noch eine rechte und linke »Lateralscheibe«, d. h. Enterocoelblase. Es scheint mir fast zweifellos, dass die hier von METSCHNIKOFF behauptete Rückbildung des rechten Bläschens nicht stattfindet, sondern dass dasselbe nichts Anderes ist als die rechte Enterocoelblase und dass das linke Bläschen nicht nur das Hydrocoel, sondern auch die linke Enterocoelblase liefert. Zur Stütze meiner Deutung kann ich mich auf GÖTTE⁴ berufen, der im Wesentlichen dieselbe Erklärung der betreffenden METSCHNIKOFF'schen Angaben gegeben hat.

Für die Ophiuren bedürfen wir noch genauerer Untersuchungen über die erste Anlage des Hydrocoels als wir sie zur Zeit besitzen. Während man nämlich erwarten sollte, dass auch hier das Hydrocoel lediglich von den linken Enterocoelblasen gebildet werde, giebt METSCHNIKOFF⁵ an, dass auch von der rechten Enterocoelblase sich eine Hydrocoelblase abschnüre. Allerdings werde dies rechts gelegene Hydrocoel gewöhnlich rückgebildet, so dass das Wassergefäßsystem der Ophiure gleichfalls nur eine Weiterbildung der linken Hydrocoelanlage sei, in selteneren Fällen aber, sagt METSCHNIKOFF⁶, entwickle sich auch die rechte Hydrocoelanlage weiter. Nach METSCHNIKOFF hätten wir also bei den Ophiuren eine paarige Wassergefäßanlage. Von späteren Forschern ist auf diese Angabe METSCHNIKOFF's mehrmals hingewiesen worden um die sonst völlig haltlose Behauptung zu stützen, dass die Wassergefäßanlage der Echinodermen überhaupt eine paarige Bildung sei, die sich

¹ l. c. 1879. p. 49.

² l. c. 1869. p. 42. Ich will bei der Gelegenheit nicht unbemerkt lassen, dass das, was METSCHNIKOFF die »Lateralscheiben« nennt, dieselben Gebilde sind, die ich Enterocoelblasen nenne, und dass seine »Wassergefäßanlage« identisch ist mit meinem »Hydrocoel«.

³ l. c. p. 46—47.

⁴ l. c. 1876. p. 609.

⁵ l. c. 1869. p. 16, p. 21 sqq.

⁶ l. c. p. 16, p. 62.

erst durch Rückbildung der rechts gelegenen Anlage zu dem unpaaren Gebilde umgewandelt habe, welches wir konstant an der linken Seite des Larvendarmes aller Echinodermen finden. Eine Angabe, welche JOH. MÜLLER in der ersten seiner sieben Abhandlungen über die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen gemacht hat, wird gleichfalls in jenem Sinne zu verwerthen gesucht. Es will mir aber so vorkommen als wenn man hier, wie leider nur noch zu oft, zur Begründung einer phylogenetischen Vermuthung gerade auf solche Angaben sich stütze, die nichts weniger als hinreichend sichergestellt sind. Was zunächst die erwähnte Behauptung von JOH. MÜLLER anbelangt¹, so rührt dieselbe aus der allerersten Zeit, in welcher MÜLLER sich mit der Entwicklung der Echinodermen beschäftigte; MÜLLER hat damals in verschiedenen Punkten irrthümliche Auffassungen geäußert, welche theils noch von ihm selbst, theils von anderen Forschern korrigirt worden sind. Schon desshalb scheint mir diese Angabe von JOH. MÜLLER weniger Gewicht zu haben; ferner aber ist auch die betreffende Abbildung MÜLLER's, namentlich wenn man den damaligen Stand der Kenntnis der Echinodermenentwicklung mit in Anschlag bringt, nicht klar und beweisend genug. Ich will nicht bestreiten, dass eine rechte und linke Hydrocoelanlage vorkommen könne, aber auch den METSCHNIKOFF'schen Angaben gegenüber muss ich behaupten, dass eine genauere Untersuchung derartiger Fälle unbedingt nöthig ist, bevor man darauf weittragende Schlüsse bauen will — auch bleibt festzustellen, in wie weit hier pathologische Verhältnisse eingreifen. METSCHNIKOFF² hat dann später auch einen Fall von einer Seesternlarve beschrieben, in welcher zwei Hydrocoelanlagen, eine rechte und eine linke, vorhanden waren. Dieser Fall ist der am genauesten bekannt gewordene, aber auch er scheint mir nur die Bedeutung einer Monstrosität zu haben und in seiner Isolirtheit keiner allgemeineren Verwendung fähig zu sein. Jedenfalls ist das Material, welches bezüglich einer paarigen Hydrocoelbildung bei Echinodermen bis jetzt vorliegt, noch ein so außerordentlich kärgliches, dass irgend eine sichere Auffassung der etwaigen phylogenetischen Bedeutung jener Fälle nicht möglich ist. Hier ist erst eine Lücke in den Beobachtungen auszufüllen, bevor man sich in einer Deutung, und wäre dieselbe auch nur ein »Nothbehelf«³, versucht.

Bei den Holothuriern sahen wir das Enterocoel in Gestalt einer unpaaren Blase entstehen. Dieselbe zerfällt aber nicht wie die unpaare

¹ JOH. MÜLLER, Erste Abhandl. 1848. p. 5—6. Taf. I, Fig. 2.

² Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschrift. Bd. XXIV. 1874. p. 75 mit Fig. 7 auf ders. pag.

³ SELENKA, Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. p. 50.

Enterocoelblase der Echinoideen zunächst in eine rechte und eine linke. Sie rückt vielmehr in toto an die linke Seite des Larvendarmes und theilt sich hier in zwei über einander gelegene Blasen, von denen die obere das Hydrocoel darstellt, die untere aber theilt sich dann wieder in zwei, von denen die eine an der linken Seite des Larvendarmes verbleibt = die linke Enterocoelblase; und die andere über die hintere Seite des Larvendarmes hinüber auf die rechte Seite rückt = die rechte Enterocoelblase. Die Theilung des Enterocoels in eine rechte und linke Blase wird also bei den Holothuriern zeitlich überholt von der Abschnürung des Hydrocoels von dem Enterocoel. Der hier für die Holothuriern kurz geschilderte Vorgang wurde in wesentlich übereinstimmender Weise von METSCHNIKOFF¹ bei *Synapta* und von SELENKA² bei *Holothuria tubulosa* und *Cucumaria Planci* beobachtet.

Auch diejenigen Differenzen müssen noch erörtert werden, welche sich für die einzelnen Echinodermengruppen ergeben, wenn wir die zeitliche Beziehung der Enterocoelbildung zur Bildung des Larvenmundes ins Auge fassen. Bei *Asterias berylinus* fand AGASSIZ³, dass die Bildung der Mundeinstülpung und der Durchbruch derselben in den Gastruladarm stattfindet, bevor noch die Absonderung des Enterocoels von dem letzteren geschieht. Eben so fand METSCHNIKOFF⁴ bei den von ihm untersuchten Asterienlarven den Larvenmund bereits gebildet, bevor noch das Enterocoel sich vom Darne völlig abgeschnürt hat. Das Gleiche beobachtete GÖTTE⁵ bei *Asterias glacialis*. Umgekehrt geht nach AGASSIZ⁶ und SELENKA⁷ die Abschnürung des Enterocoels bei den Echinoideen der Bildung des Mundes voraus. Ähnlich wie die Echinoideen verhalten sich nach den Beobachtungen des letztgenannten Forschers⁸ auch die Holothuriern. Bei den Ophiuren besitzen wir keine genaue Angabe über das zeitliche Verhältnis zwischen der Bildung des Enterocoels und derjenigen des Larvenmundes. Bei den Crinoideen bildet sich nach GÖTTE's Beobachtungen an *Antedon rosea* der Mund erst nach der Abschnürung des Enterocoels.

Bei den meisten Echinodermen scheint demnach die Ablösung des Enterocoels von dem Gastruladarme der Bildung des Larvenmundes voranzugehen. Eine Ausnahme machen die Asterien. Doch kommt auch bei den Asterien das Verhalten

¹ l. c. 1869. p. 4—5. Taf. I, Fig. 5—7.

² Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 163—164. Taf. X, Fig. 10, 12—14. — p. 174. Taf. XII, Fig. 22.

³ North Americ. Starfishes.

⁴ l. c. 1869. p. 33.

⁵ Zoolog. Anzeiger. 1880. p. 324—325.

⁶ Revision of the Echini. p. 712.

⁷ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 50.

⁸ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 163, 174.

der übrigen Formen vor, denn wir sahen oben, dass bei *Asterina* die Mundeinstülpung erst dann in den Darm sich öffnet, wenn das Enterocoel sich abgeschnürt hat.

Was die zeitliche Beziehung im Auftreten des Rückenporus zur Enterocoel- und Hydrocoelanlage, so wie auch die anfängliche Verbindung des Rückenporus mit dem Enterocoel und Hydrocoel anbelangt, so sahen wir bei *Asterina*, dass dort der Rückenporus erst nach der ersten Anlage des Hydrocoels auftritt, dass derselbe aber nicht direkt in das Hydrocoel hineinführt, sondern in die linke Enterocoeltasche, welche das letztere liefert; und da die linke Enterocoeltasche mit der rechten in offenem Zusammenhang steht, so führt der Rückenporus der *Asterina* anfänglich in den Gesamttraum von Enterocoel und Hydrocoel. Bei anderen Asterien, bei welchen es zur Bildung einer getrennten linken und rechten Enterocoelblase kommt, führt der Rückenporus nach den übereinstimmenden Beobachtungen von AGASSIZ, METSCHNIKOFF, GREEFF und GÖRTE in die linke Enterocoelblase und zwar schon zu einer Zeit, in welcher die letztere die Hydrocoelblase noch nicht abgeschnürt hat. In selteneren Fällen tritt bei *Asterias glacialis* nach GÖRTE sogar ein ähnliches Verhalten auf, wie wir es bei *Asterina* kennen lernten; es führt dann der Rückenporus in die unpaare Enterocoelblase, die erst später in linke und rechte Enterocoelblase und in die Hydrocoelblase zertheilt wird.

Bei den Echinoideen setzt sich nach AGASSIZ, METSCHNIKOFF und SELENKA der Rückenporus mit der linken Enterocoelblase in Verbindung und zwar auch hier wieder früher als sich von letzterer das Hydrocoel abschnürt. Dasselbe ist der Fall nach METSCHNIKOFF bei den Ophiuren. Anders aber liegen die Verhältnisse bei den Holothuriern nach den Beobachtungen von J. MÜLLER, BAUR, METSCHNIKOFF und SELENKA; dort verbindet sich der Rückenporus schon mit der unpaaren Enterocoelblase, bevor dieselbe irgend eine weitere Umbildung in die beiden Enterocoelblasen und das Hydrocoel erfahren hat.

Man hat sich daran gewöhnt den Rückenporus der Echinodermenlarven als die primäre Kommunikationsöffnung der Außenwelt mit dem Wassergefäßsystem zu betrachten. Diese Auffassung halte ich nicht für ganz zutreffend. Man hat dabei einen Umstand nicht in Betracht gezogen, der eine größere Beachtung verdiente — ich meine den Umstand, dass, wie aus allen vorhin angeführten Beobachtungen hervorgeht, der Rückenporus anfänglich **niemals** nur mit dem Hydrocoel in Verbindung steht, sondern in einen Raum führt, der zugleich die linke Hälfte des Enterocoels oder das gesammte Enterocoel repräsentirt. Mir scheint es demnach den Thatsachen besser zu entsprechen, wenn man

den Rückenporus in seiner primären Bedeutung als einen in das **Enterocoel** führenden Porus betrachtet, welcher erst sekundär in engere Beziehung zu dem von dem Enterocoel abgespaltenen Wassergefäßsysteme tritt.

Das primäre Verhalten des Rückenporus als Enterocoelporus wird festgehalten von den Crinoideen. Hier führt, wie ich früher¹ gezeigt habe, der primäre Porus der Larve in das Enterocoel und eben so verhalten sich alle die zahlreichen Kelchporen, welche sich bei den erwachsenen Comatuliden finden², so wie auch die fünf Kelchporen des *Rhizocrinus*³. Der Einwurf, dass auch in diesem Falle das Verhalten der Crinoideen nicht als ein ursprüngliches betrachtet werden könne, da ja nach meiner oben bei einer anderen Gelegenheit (vgl. p. 29) geäußerten Ansicht, die Comatuliden verhältnismäßig zu junge Formen seien, lässt sich leicht zurückweisen: einmal durch den Hinweis auf *Rhizocrinus*, der ja einer zweifellos älteren Crinoideengruppe angehört als die Comatuliden; zweitens ist kein Grund vorhanden die Kelchporen der noch älteren rein fossilen Crinoideen für etwas Anderes als für eine den Kelchporen der Comatuliden und des *Rhizocrinus* durchaus homologe Einrichtung zu halten.

Auch bei den erwachsenen Holothurien besteht eine Einrichtung, welche man im ersten Augenblick für eine recht alte und ursprüngliche halten könnte; ich meine die Kommunikation zwischen dem Wassergefäßsystem und der Leibeshöhle, also dem Enterocoel. Dieselbe kommt aber bei den Holothurien nicht etwa dadurch zu Stande, dass die bei der Larve, vor vollständiger Abtrennung der Hydrocoelblase, vorhandene Verbindung zwischen Enterocoel und Hydrocoel erhalten bleibt. Es tritt vielmehr erst eine völlige Trennung des Hydrocoels von dem Enterocoel ein, welche, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, bei einzelnen Holothurien⁴ in ähnlicher Weise das ganze Leben hindurch erhalten bleibt, wie es bei den Asterien, Ophiuren⁵ und Echinoideen⁶

¹ Über d. primären Steinkanal d. Crinoideen etc. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. p. 345. (Morphol. Stud. II. p. 39.)

² Beiträge zur Anat. d. Crinoideen. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. p. 309 sqq. (Morphol. Studien. I. p. 55 sqq.)

³ Zur Anat. d. *Rhizocrinus lofotensis*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. p. 63. (Morph. Stud. I. p. 117.)

⁴ Bei *Kolga hyalina* nach DANIELSSEN und KOREN: Fra den Norske Nordhavs-expedition. Echinoderm. Nyt. Mag. f. Naturvid. 25. Bd. 1879.

⁵ Über den Mangel einer von Anderen behaupteten Kommunikation zwischen Wassergefäßsystem und Leibeshöhle der Asterien und Ophiuren vgl. meine Beiträge zur Anat. d. Asteriden und Neue Beiträge zur Anat. d. Ophiuren.

⁶ Nach neuen eigenen Untersuchungen.

der Fall ist. Bei den meisten Holothuriern aber löst sich während des Jugendlebens der Rückenporus mit dem sich daran ansetzenden, in das Hydrocoel führenden Steinkanal von der Körperwand ab und kommt frei in das Enterocoel zu liegen, um nunmehr eine durchaus sekundäre Verbindung zwischen diesem und dem Hydrocoel herzustellen. Ein interessantes Übergangsstadium zwischen dem anfänglichen und dem definitiven Verhalten des Steinkanals der meisten Holothuriern habe ich neuerdings bei den Jungen der lebendiggebärenden Chirodota zu beobachten Gelegenheit gehabt¹.

IV. Weitere Entwicklung des Hydrocoels; Anlage des Blutgefäßsystemes und des Munddarmes des Seesternes.

Wir haben die Larve der Asteriina am Schlusse des fünften Entwicklungstages verlassen. Am sechsten und siebenten Tage sind es namentlich die weitere Umbildung der Hydrocoelanlage und die Entstehung des Blutgefäßsystemes, welche unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Die Hauptzüge der jetzt näher zu beschreibenden Entwicklungsstufen des Hydrocoels habe ich schon oben kurz angedeutet. Für die Einzelheiten wird es sich empfehlen die betreffenden Abbildungen Fig. 34—55 zu betrachten. Wir beginnen mit Fig. 36. Dieselbe zeigt uns die Larve in der Ansicht von links. Das Hydrocoel bildet eine nach oben mit dem Enterocoel zusammenhängende Tasche, welche sich an ihrem Rande in fünf Buchten ausgelappt hat. Von diesen fünf Buchten liegt eine, welche wir mit Nr. 1 bezeichnen wollen, dicht an der linken Seite des Munddarmes der Larve. Die vier anderen folgen nach hinten in bogenförmiger Anordnung; die zweite von ihnen, also Nr. 5 der ganzen Reihe, nimmt die unterste Lage ein. Nr. 1 und Nr. 5, so wie Nr. 2 und Nr. 4 liegen manchmal auf ziemlich gleicher Höhe; meistens aber liegen Nr. 4 und Nr. 5 etwas höher als Nr. 2 und Nr. 1. Die fünf Buchten sind, wie wir bereits wissen, die Anlagen der fünf radiären Wassergefäße des Seesternes. Hinter der fünfklappigen Wassergefäßanlage, zwischen ihr und dem Rückenporus, befindet sich, gleichfalls an der linken Seite des Larvendarmes, ein Theil der linken Enterocoeltasche, welcher an dieser Stelle die Kommunikation des Enterocoels, welches den Darm umgiebt, mit dem Enterocoel in dem Kopflappen herstellt. In dieses Verbindungsstück zwischen dem links vom Darm gelegenen Enterocoel mit dem Enterocoel des Kopflappens führt der Rückenporus hinein. Dreht man die Larve so, dass Hydrocoel und Rückenporus über einander zu liegen kommen, so kann man jetzt schon bemerken, dass letzterer in Bezug auf seine Lage zu den fünf Ausbuch-

¹ Über eine lebendiggebärende Synapt. Taf. III, Fig. 8.

tungen des Hydrocoels zwischen die vierte und fünfte (nach der oben gewählten Numerirung) fällt. Der Rückenporus ist, wie wir uns überzeugen werden, die Anlage der Madreporenöffnung des jungen Seesternes. Bekanntlich liegt die Madreporenöffnung bei allen Echinodermen ausnahmslos in einem Interradius. Diese typische Lage zu den die Radien bestimmenden radiären Wassergefäßen besitzt also der Rückenporus der *Asterina* von seinem allerersten Auftreten an. In Fig. 31 ist gleichfalls die Verbindung des Rückenporus mit dem Enterocoel an derjenigen Stelle zu erkennen, an welcher das Enterocoel des Kopflappens mit dem Enterocoel, welches den Darm umgiebt, communicirt. In Fig. 32 blickt man von vorn auf die durchsichtig gemachte Larve und erkennt links vom Larvenmunde die beiden Lappen Nr. 1 und Nr. 2 der dort befindlichen Wassergefäßanlage, welche nach oben in der Richtung des Pfeiles mit dem Enterocoel des Kopflappens in offenem Zusammenhang steht. Nach unten aber ist das Hydrocoel vollständig gegen das Enterocoel abgeschlossen, wie man besonders dann mit Leichtigkeit konstatiren kann, wenn man die Larve so aufstellt, dass man auf ihr unteres Körperende blickt. Die Figur 37 ist einer derartig aufgestellten Larve entnommen und lässt den vollkommenen Abschluss des Hydrocoels, von welchem man bei relativ hoher Einstellung, wie die Abbildung zeigt, nur die unteren Enden der Hydrocoellappen Nr. 2 und 3 sieht, mit aller Sicherheit erkennen. Trennt man an einer Larve dieses Stadiums durch einen Flächenschnitt die Körperwand der linken Seite ab, so erhält man einen besonders deutlichen Überblick über die fünf Buchten oder Lappen des Hydrocoels (vgl. Fig. 38). An all' den zuletzt erwähnten Figuren ist übrigens zu beachten, dass die Zellschicht der Hydrocoelwand bedeutend höher ist als die niedrige Zellenlage des Enterocoels; an der Übergangsstelle des Hydrocoels in das Enterocoel gehen beide Zellschichten ganz allmählich in einander über. An dieser Übergangsstelle hat es mitunter den Anschein, als wenn jetzt schon durch eine vom oberen Rande der Bucht Nr. 1 zum oberen Rande der Bucht Nr. 5 hinüberstreichende dünne Enterocoelfalte einen Abschluss des Hydrocoels auch gegen das Enterocoel des Kopflappens bewerkstellige; so zum Beispiel in Fig. 38. Genauere Untersuchung zeigt aber, dass diese Falte nur sehr niedrig ist und zwar eine Einschnürung an der Übergangsstelle, nicht aber eine völlige Abschnürung bewirkt (vgl. auch Fig. 47). Die vollkommene Abschnürung des Hydrocoels von dem Enterocoel tritt vielmehr erst bedeutend später ein. Für den jetzt noch bestehenden weiten Zusammenhang des Hydrocoels mit dem Enterocoel sind auch die Abbildungen Fig. 48, 51 und 55 sehr instruktiv. Es ist übrigens zu bemerken, dass die Weite der anfänglichen Kommunikationsöffnung,

so wie auch später der Grad, bis zu welchem die allmähliche Abschnürung des Hydrocoels fortgeschritten ist, zur selben Zeit bei durchaus gleichalterigen Larven nicht immer genau derselbe ist. Die Dauer in den Entwicklungsstadien der einzelnen Organe sowohl wie auch der ganzen Thiere ist mannigfaltigen Schwankungen unterworfen, so dass auch die von mir angegebenen Zeiten immer nur als Durchschnittsangaben gelten können.

Von besonderem Interesse ist am siebenten Tage die Abschnürung eines Kanales an der dem Körperinneren der Larve zugekehrten Seite des Hydrocoels. In der Richtung auf den in das Enterocoel einmündenden Rückenporus bildet sich an der dem Körperinneren der Larve zugekehrten Wand des Hydrocoels eine Rinne aus, welche sich sehr bald zu einem Kanal schließt. Dieser Kanal mündet mit dem einen Ende in das Hydrocoel und zwar zwischen der Basis der vierten und fünften Ausbuchtung des letzteren (vgl. Fig. 47). Mit dem anderen dem Rückenporus zugekehrten Ende mündet der Kanal in das Enterocoel. Seine Einmündungsstelle und die Einmündungsstelle des Rückenporus in das Enterocoel liegen in unmittelbarer Nachbarschaft dicht neben einander und es bedarf genauer Untersuchung, um sie als zwei differente Öffnungen wahrzunehmen (vgl. Fig. 45). Der in Rede stehende Kanal ist der Steinkanal des zukünftigen Seesternes. Steinkanal und Rückenporus setzen sich also bei *Asterina* nicht sofort — später geschieht dies allerdings — in geschlossene Verbindung mit einander, so dass alles durch den Rückenporus aufgenommene Wasser direkt in das Hydrocoel gelangen müsste, sondern beide führen anfänglich dicht neben einander in das Enterocoel und die Kommunikation zwischen dem Seewasser und dem Hydrocoel ist keine direkte, sondern eine indirekte durch Vermittelung des Enterocoels. Damit haben wir bei der Larve der *Asterina* ein Verhältnis zwischen Rückenporus und Steinkanal wie wir es bis jetzt einzig und allein bei den Crinoideen sowohl in den Jugendstadien als auch bei den Erwachsenen kennen¹. Bei *Asterina* besteht dieses Verhältnis allerdings nur vorübergehend; später tritt eine direkte und geschlossene Verbindung zwischen Steinkanal und Rückenporus auf, in seltenen Fällen kann diese geschlossene Verbindung sogar schon am siebenten Tage (vgl. Fig. 39) auftreten. (Ich bin übrigens zweifelhaft, ob nicht diese verfrühte geschlossene Verbindung zwischen Rückenporus und Steinkanal bei der für die Fig. 39 benutzten Larve pathologisch ist.)

Verfolgt man die Veränderungen, welche das Hydrocoel nach dem

¹ cf. LUDWIG, Beiträge zur Anat. der Crinoid.; — Zur Anat. d. Rhizocrinus; — Über den primären Steinkanal d. Crinoideen.

siebenten Tage erfährt, so bemerkt man zunächst, dass die fünf Buchten oder Lappen ihre einfach abgerundete Form nicht behalten, sondern erst dreilappig und dann fünfklappig werden. Es erfahren aber die fünf Lappen oder Buchten die Umgestaltung nicht etwa gleichzeitig, sondern so, dass die Bucht Nr. 3, also die mittelste, den übrigen vorausgeht, dann folgen Nr. 2 und Nr. 4, und schließlich auch Nr. 1 und Nr. 5. So findet man Nr. 3 schon dreilappig, während die vier übrigen noch gar keinerlei Ausbuchtungen zeigen, und wenn Nr. 3 schon fünfklappig geworden ist, sind Nr. 2 und Nr. 4 gewöhnlich erst auf dem dreibuchtigen Stadium angelangt, während Nr. 1 und Nr. 5 noch gar nicht geändert sind. Die fünf Buchten, die sich so allmählich an jeder der fünf primären Buchten des Hydrocoels entwickeln, sind immer so angeordnet, dass eine unpaare das blinde Ende der primären Bucht einnimmt, die vier anderen aber sich paarig an den Seiten der primären Bucht gegenüber liegen. Die beiden Paare seitlicher Buchten können wir als das proximale und das distale Paar unterscheiden; letzteres grenzt an die unpaare terminale Bucht. Ihre Bedeutung für die Weiterentwicklung ist diejenige, dass die terminale unpaare Bucht die Anlage des Fühlers ist, die beiden paarigen Buchten aber sind die Anlagen der ersten beiden Füßchenpaare. So wie am jungen Seesterne neue Füßchenpaare immer zwischen dem Fühler und dem nächst gelegenen und zuletzt gebildeten Füßchenpaare entstehen, so verhalten sich auch schon die Anlagen der beiden ersten Füßchenpaare zu einander: Das proximale Paar ist das ältere, zuerst gebildete, das distale Paar das jüngere. Alle später bei dem jungen Seestern auftretenden Füßchenpaare bilden sich zwischen dem distalen der beiden ersten Paare von Füßchenanlagen und der terminalen Ausbuchtung. Letztere ist also streng genommen nicht nur die Anlage des Fühlers, sondern auch des radiären Wassergefäßes und aller Füßchenpaare desselben vom zweiten Füßchenpaare an bis zur Armspitze. Für die dreibuchtige und fünfklappige Umgestaltung der fünf primären Hydrocoelbuchten bitte ich namentlich Fig. 73, 77, 78, 86 und 95 zu vergleichen. Ganz ähnliche Umformung der fünf primären Hydrocoelbuchten in eine erst dreitheilige, dann fünftheilige Form sind ja auch schon von anderen Echinodermen hinlänglich bekannt; so z. B. bei Asterien durch AGASSIZ¹ und METSCHNIKOFF², bei Ophiuren durch METSCHNIKOFF³.

Während das Hydrocoel die eben beschriebenen Umbildungen erleidet, schreitet auch die Weiterentwicklung der äußeren Gestalt der

¹ North American Starfishes. Pl. VI, Fig. 7, 8.

² l. c. 1869. p. 38. Taf. XI, Fig. 11.

³ l. c. 1869. p. 17. Taf. IV, Fig. 10, 12—14; p. 23. Taf. VI, Fig. 8—11.

Larve lebhaft vorwärts. Indessen wollen wir die äußeren Formveränderungen der Larve vom siebenten Tage an lieber erst im nächsten Kapitel, im Zusammenhang mit der Bildungsgeschichte des Skelettes behandeln. Hier braucht nur darauf aufmerksam gemacht zu werden, dass das Hydrocoel in seiner weiteren Entwicklung die Körperwand der Larve, so weit sie das Hydrocoel überdeckt, nach außen vorwölbt. In Folge dessen ragt schon am achten Tage (vgl. Fig. 62) an der linken Seite der Larve eine fünfklappige Erhebung über das Niveau der Körperoberfläche hervor. Jeder der fünf Lappen entspricht einer darunter gelegenen primären Bucht des Hydrocoels. Weiterhin prägt sich auch die Dreitheilung und noch später die Fünfteilung der Hydrocoelbuchten auch in der Form der oberflächlichen Erhebungen aus (vgl. Fig. 66, 67, 69, 70).

Bevor wir uns jetzt zu einem anderen wichtigen Ereignisse des sechsten und siebenten Entwicklungstages, nämlich zur Anlage des Blutgefäßsystemes wenden, bedarf die Form, welche der Darm der Larve unterdessen angenommen hat, noch einer kurzen Besprechung. Oben habe ich schon erwähnt, dass der Darm frühzeitig aus seiner medianen Lage heraus nach der rechten Körperhälfte hinüber gedrängt wird. Der Larvendarm wird in seiner Lage gehalten 1) durch den Munddarm (eine Afteröffnung oder ein Rest einer solchen ist am siebenten Tage niemals mehr wahrzunehmen); 2) durch die Scheidewand zwischen linker und rechter Enterocoeltasche an der Hinterseite des Darmes, welche wir der Einfachheit halber kurzweg das Mesenterium nennen wollen und nachher noch genauer ins Auge fassen müssen; 3) dadurch, dass die Darmwand dort, wo sie dem Hydrocoel zugekehrt ist, eine demgemäß nach links gerichtete Ausbuchtung bildet, welche sich mit Hilfe einer dünnen Mesodermlage dem Hydrocoel anlagert. Diese letzterwähnte an der linken Seite des Larvendarmes auftretende Ausbuchtung ist, wie ich bemerken will, die Anlage des Munddarmes des Seesternes. Man erkennt Form und Lage derselben in Fig. 39, 42, 43, 54 und 55.

An dem unteren Rande dieser Darmausbuchtung nun bemerkt man die ersten Spuren des Blutgefäßsystemes. An dieser Stelle nämlich tritt in der zwischen der Wand des Hydrocoels, der Wand des Enterocoels und der Wand des Darmes befindlichen Mesodermsschicht eine Spalte auf, welche eine sehr niedrige Zellenauskleidung aufweist. Damit ist, wie die späteren Stadien zeigen, die Anlage des Blutgefäßsystemes und zwar speciell des oralen Blutgefäßringes gegeben. Die Lage der Spalte ist auf Fig. 402 mit $\times$ bezeichnet; auch in Fig. 54 ist sie deutlich zu erkennen. Da das Mesoderm ja dadurch entsteht, dass sich die ursprüngliche Furchungshöhle, das Blastocoel, durch Ein-

wanderung von Zellen in die dieselbe erfüllende Flüssigkeit (« Gallertkern» HENSEN) in eine zellige Gewebsschicht umwandelt, so kann man mit Recht vermuthen, dass die Spalte, welche als erste Anlage des oralen Blutgefäßringes bemerkbar wird, eine unmittelbare Fortsetzung der ursprünglichen Furchungshöhle ist, gewissermaßen der letzte Rest derselben. Den genauen Nachweis aber, ob die Mesodermspalte wirklich ein Überbleibsel des Blastocoels ist oder ob sie eine Neubildung ist, vermochte ich nicht zu führen. Da aber bisher überhaupt von keinem einzigen Echinoderm die Entstehung des Blutgefäßsystemes bekannt geworden ist und sich aus meinen Beobachtungen wenigstens das Eine mit Sicherheit ergibt, dass das Blutgefäßsystem als eine Mesodermspalte auftritt, also als eine Art von Schizocoel, so glaube ich doch nach dieser Richtung einen erheblichen Schritt weiter gekommen zu sein als meine Vorgänger. Die Spalte, welche an der vorhin besprochenen Stelle als Anlage des oralen Blutgefäßringes auftritt, steht nirgends in Zusammenhang mit den anderen Hohlräumen des Larvenkörpers. Nach vorn (vgl. Fig. 50 und 53) hört sie blindgeschlossen auf, nach hinten und oben aber (vgl. dieselben Figuren so wie auch Fig. 54, 55 und 42) setzt sie sich in einen Spaltraum fort, welcher neben dem Steinkanal hinzieht, dann umbiegt und in das Mesenterium eindringt, in welchem er schließlich gleichfalls blindgeschlossen sein Ende findet. Der neben dem Steinkanal und dann in dem Mesenterium verlaufende Spaltraum ist die Anlage des Centralgeflechtes des Blutgefäßsystemes. Um die Lagebeziehung der Centralblutgeflechthanlage namentlich zu dem Steinkanal richtig aufzufassen, müssen wir jetzt auch die Lage des schon mehrmals erwähnten Mesenteriums genauer betrachten. Wie Fig. 403 und 405 deutlich zeigen, verläuft in den vorhergehenden Stadien das Mesenterium so, dass es rechts von dem Rückenporus ungefähr in der Medianebene beginnt und von da aus schief nach unten und rechts an der hinteren und rechten Wand des Darmes herunterzieht. Die obere Grenze des Mesenteriums liegt in derselben Höhe, in welcher Rückenporus und Steinkanal dicht neben einander in das Enterocoel einmünden. Die untere Grenze des Mesenteriums entspricht der Stelle, an welcher früher der Darm mit der jetzt geschwundenen Afteröffnung nach außen führte. Das Mesenterium bleibt bei den in den späteren Stadien auftretenden Verkrümmungen des Larvendarmes in seiner Lage, wird aber kürzer, so dass sein unteres Ende dem oberen näher rückt. Da es an seinem oberen Ende rechts neben dem Rückenporus und dem Beginn des Steinkanales liegt, so ist damit schon die erste Andeutung eines konstanten Lageverhältnisses gegeben, welches wir bei allen erwachsenen Asterien wieder finden. Wie nämlich zuerst

SIEBOLD¹ und später ich selbst² hervorgehoben haben, liegen Steinkanal und Centralblutgeflecht der Asterien stets so neben einander, dass bei der Ansicht von der Dorsalseite das Centralblutgeflecht rechts vom Steinkanal sich befindet und auch bei den Ophiuren kehrt dieselbe konstante Lagerung wieder³. Am besten erkennt man dieses schon in der ersten Anlage des Centralblutgeflechtes ausgesprochene Verhältniss in Fig. 54.

Von den Veränderungen, welche wir schon oben während des siebenten Tages an dem Larvendarme vorübergehend kennen lernten, sind einige noch einer näheren Besprechung werth. Was zunächst die Anlage des Munddarmes des späteren Seesternes anbelangt, so bildet sich dieselbe, wie wir sahen, durch eine Ausbuchtung an der linken Seite des Darmes. Dieselbe geht niemals von dem Munddarme der Larve aus, sondern stets von dem oberen Theile des aus dem Gastruladarme entstandenen Hauptabschnitte des Darmes. Sehr bald nach ihrem Entstehen nimmt diese Ausbuchtung eine deutlich dreilappige Form an (vgl. Fig. 43). Legt man dann einen Querschnitt durch die Ausbuchtung, so erkennt man, dass auch ihr inneres Lumen in drei Buchten zerfällt. Beachtet man die Richtung der drei Buchten der Anlage des Seestern-Munddarmes, so ergiebt sich ein Lageverhältniss, welches fast ausnahmslos bei allen darauf untersuchten Larven nachgewiesen werden konnte. Blickt man nämlich von der linken Seite auf die Larve, so liegt die Anlage des Seestern-Munddarmes stets dicht hinter der Hydrocoelanlage und ihre drei Buchten sind im Vergleich zu den fünf primären Buchten des Hydrocoels fast ausnahmslos so gerichtet, dass die eine vordere Darmbucht in die Richtung der ersten Hydrocoelbucht, die zweite untere Darmbucht zwischen die zweite und dritte Hydrocoelbucht und die dritte hintere Darmbucht in die Richtung der vierten Hydrocoelbucht fällt (vgl. Fig. 53). Es ist nun interessant zu bemerken, dass diese Lagebeziehung zwischen den Buchten der Munddarmanlage des Seesternes und den Anlagen der fünf radiären Wassergefäße (= den primären Buchten des Hydrocoels) sich durch die ganze Metamorphose hindurch verfolgen und auch noch an dem jungen fertig gebildeten Seesternen nachweisen lässt (vgl. Fig. 95).

Eine andere Veränderung, die bei manchen Larven schon am siebenten Tage, bei den meisten aber erst später, am achten und neunten Tage, auftritt, ist die Rückbildung des Larvenmunddarmes.

¹ MÜLLER'S Archiv. 1836. p. 293.

² Beiträge zur Anat. d. Asterien. p. 168 und Holzschnitt p. 166.

³ LUDWIG, Neue Beiträge zur Anat. d. Ophiuren. Taf. XIV, Fig. 3.

Man findet schon am siebenten Tage neben solchen Larven, bei welchen der Munddarm noch intakt ist, mitunter solche, bei welchen die Verbindung zwischen Munddarm und Haupttheil des Darmes unterbrochen ist und ersterer sich zu einer blindgeschlossenen Grube, in welche die Mundöffnung hineinführt, umgebildet hat. In diesen Fällen kehrt der Munddarm gewissermaßen auf sein Anfangsstadium, in welchem er als blindgeschlossene Ektodermeinstülpung dem Gastruladarme entgegenwuchs, zurück. Fig. 54 ist einer derartigen Larve mit frühzeitig reducirtem Munddarme entnommen; da wo früher der Munddarm zum Magen hinüberzog, ist jetzt nur noch eine von der Zellenlage des Entero-coels überkleidete Mesodermplatte vorhanden.

V. Die äußere Körperform; das Larvenorgan; Anlage der Skeletttheile.

Die äußere Körperform der Larve hat während der im vorigen Kapitel geschilderten Entwicklungsvorgänge gleichfalls eine Weiterentwicklung erfahren. Wir wollen uns bei Besprechung derselben aber nicht auf den sechsten und siebenten Tag beschränken, sondern auch die nächstfolgenden Stadien gleich mit in Betracht ziehen. Ich gehe aus von dem uns bereits bekannten Stadium der Fig. 33, 34 und 35. Die beiden Kopflappen, der vordere kleinere und der hintere größere, bilden zusammen ein besonderes Lokomotionsorgan der Larve, welches am siebenten, achten und neunten Tage seine stärkste Entwicklung erlangt. Wir wollen das ganze Gebilde, da es ausschließlich der Larve angehört und später bei der Verwandlung der Larve in den Seestern vollständig rückgebildet wird ohne in ein bestimmtes Organ des Seesternes überzugehen, einfach »das Larvenorgan« nennen. Die Wand des Larvenorgans besteht (vgl. Fig. 74) aus den drei Körperschichten der Larve: zu äußerst findet sich eine hohe Ektodermis, zu innerst eine niedrige Entodermis, zwischen beiden eine Mesodermis, welche hier wie an anderen Körperstellen aus einer Zwischensubstanz und darin eingelagerten verzweigten Zellen besteht. Auf der Außenseite der Entodermis hat sich eine dünne Lage von neben einander gelagerten feinen Muskelfasern gebildet. Die Entodermis umschließt den geräumigen Innenraum des Larvenorganes, welcher ein Theil des Entero-coels ist und sowohl mit dem den Darm umgebenden Entero-coel als auch mit dem Hydrocoel in offener Verbindung steht. In Folge der Muskulatur der Wandung vermögen sich die beiden Lappen des Larvenorganes zu verkürzen und nach rechts und links, oben und unten zu krümmen. Einstromung von Entero-coelflüssigkeit vermag die verkürzten Lappen wieder zu verlängern. Die Larve benutzt, wie das schon von dem ersten

Beobachter, LACAZE-DUTHIERS¹, richtig gesehen worden ist, das Larvenorgan in ganz ähnlicher Weise, wie der Seestern seine Saugfüßchen. Da die Larve die beiden Lappen des Organes abwechselnd oder auch gleichzeitig zu bewegen und sich damit anzusaugen vermag, so dienen ihr dieselben sowohl zur Fortbewegung als auch um sich an irgend einer Stelle längere Zeit festhalten zu können. Beachtenswerth erscheint mir der Umstand, dass mitunter bei einzelnen Larven einer der beiden Kopflappen sich gegabelt hat und zwar ist das dann immer der vordere, über dem Larvenmunde gelegene. Wenn schon die Lage, die Funktionsweise und die Beziehung des Larvenorganes zu dem Entero-coel keinen Zweifel daran aufkommen lassen kann, dass das Larvenorgan der Asterina den Armen einer Brachiolaria im Allgemeinen homolog ist, so lässt sich diese Homologie dann, wenn der vordere Lappen sich gegabelt hat, also in ein Lappenpaar getheilt ist, auch im Einzelnen durchführen. Betrachten wir z. B. eine Brachiolaria, wie sie uns AGASSIZ² oder JOH. MÜLLER³ abbilden, so finden wir auch dort über dem Munde die drei Arme so orientirt, dass zwei von ihnen paarig angeordnet sind und dem Munde zunächst liegen, der dritte unpaare aber weiter von dem Munde entfernt ist. Ein ganz ähnliches Larvenorgan, wie wir es hier von Asterina kennen gelernt haben, ist übrigens in wesentlich gleicher Form schon von einigen anderen Seesternen bekannt. So beschreibt Sars schon im Jahre 1844⁴ und dann wieder ausführlicher im Jahre 1846⁵ bei Echinaster (Sarsii) sanguinolentus und Asteracanthion Mülleri besondere Anheftungsorgane der Larven, welche sich nur dadurch von dem Larvenorgan der Asterina unterscheiden, dass sie nicht nur dreitheilig, sondern viertheilig und schließlich sogar fünfteilig werden. Sars hat bei einer späteren Gelegenheit auch schon die morphologische Identität der Arme der Brachiolaria mit den Haftorganen von Echinaster Sarsii und Asteracanthion Mülleri ausgesprochen⁶. Noch früher aber und wohl zuerst von allen Autoren hat J. MÜLLER⁷ das Larvenorgan des Echinaster (Sarsii) sanguinolentus als homolog mit den Armen der Brachiolaria erkannt. Derselben Ansicht ist auch AGASSIZ⁸ und W. THOMSON⁹. Letzterer hat bei Asteracanthion

¹ Comptes rendus. T. 78. Paris 1874. p. 26.

² l. c. Pl. VII. Fig. 8.

³ Zweite Abhandl. Taf. III, Fig. 4—4.

⁴ Archiv f. Naturgesch. 1844. Bd. I. p. 169 sqq.

⁵ Fauna littoralis Norvegiae. Bd. I. 1846.

⁶ Nyt Magazin for Naturvidenskab. XII. 1863. p. 324—337.

⁷ J. MÜLLER, Über den allgemeinen Plan in der Entwicklung der Echinodermen. Berlin 1853. p. 12.

⁸ North American Starfishes.

⁹ W. THOMSON, On the Embryology of Asteracanthion violaceus. (Quart. Journ. Micr. Soc. 1864; so wie auch in:) Natural History Review July 1863. p. 14. Fig. 3 A.

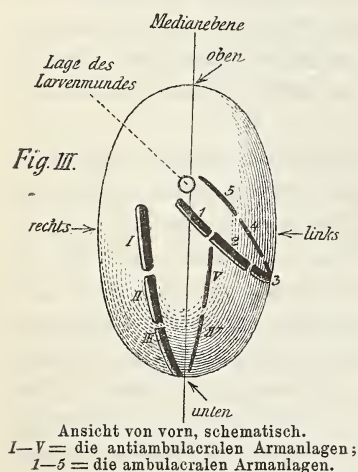
violaceus ein Larvenorgan wahrgenommen, welches sich ganz so verhält wie das Larvenorgan der *Asterina*; doch ist es bei *Asteracanthion* stets dreitheilig, während es bei *Asterina* gewöhnlich nur zweitheilig bleibt. Die obere Fläche des Larvenorganes besitzt bei *Asterina* anfänglich (vgl. Fig. 17) eine ungefähr eiförmige Vertiefung, welche Veranlassung dazu gegeben hat, dass LACAZE-DUTHIERS, welchem alle wirklichen, dauernd oder zeitweilig vorhandenen Öffnungen am Larvenkörper entgangen sind, an dieser Stelle eine Mundöffnung beschrieb. Schon in dem Stadium der Figuren 33—35 erhebt sich vom Grunde jener Vertiefung eine buckelförmige Erhebung und in späteren Stadien werden diese Erhebungen immer zahlreicher ohne eine bestimmte Regelmäßigkeit in Form, Zahl oder Anordnung erkennen zu lassen; auch wechselt die Konfiguration der oberen Fläche wie überhaupt des ganzen Larvenorganes sehr mannigfaltig je nach dem Kontraktionszustande desselben. Um eine Anschauung davon zu geben, stellt Fig. 58 eine Ansicht des Larvenorganes von einer achttägigen Larve von oben betrachtet dar. Eben so alt ist die Larve, welche in Fig. 56 von der linken Seite und in Fig. 57 von unten gezeichnet ist.

Bei anderen Larven, die kaum älter sind, haben sich an der linken Seite schon fünf eine Rosette bildende Buckel hervorgewölbt, welche den darunter gelegenen Ausbuchtungen des Hydrocoels, also den Anlagen der fünf radiären Wassergefäße entsprechen. Ich habe dieselben in Fig. 62 mit Nr. 1 bis 5 bezeichnet. Fast gleichzeitig sind aber noch fünf andere Vorwölbungen der Körperoberfläche zu Stande gekommen, die mit der Bildung der Arme des Seesternes in engstem Zusammenhange stehen und nichts Anderes darstellen als die Anlagen der dorsalen Bezirke der Seesternarme. Während aber die fünf über den Hydrocoelbuchten gelegenen Vorwölbungen weniger durch eine Verdickung der Körperwand als vielmehr durch eine Vordrängung derselben nach außen durch das von innen andrängende Hydrocoel zu Stande kommen, bilden sich jene fünf anderen Vorwölbungen durch Verdickungen der Körperwand, welche dadurch entstehen, dass an den betreffenden fünf Stellen sich die Mesodermelemente lebhafter vermehren. Es sind also jene Vorwölbungen nur der äußere Ausdruck von fünf Mesodermverdickungen. Da aus ihnen die dorsalen, d. h. antiambulacralen Bezirke der Arme des Seesternes hervorgehen, so wollen wir sie die antiambulacralen Armanlagen nennen; die fünf Vorwölbungen über dem Hydrocoel aber werden dann, da aus ihnen die ambulacralen Bezirke der Arme ihre Entstehung nehmen, passend als die ambulacralen Armanlagen bezeichnet werden können. Während ich die letzteren in den Abbil-

dungen mit den arabischen Ziffern von 1 bis 5 numerirt habe, habe ich den ersteren die lateinische Bezifferung I bis V gegeben.

Wie die Abbildungen Fig. 62 und 63, welche dieselbe Larve von links und von rechts gesehen darstellen, lehren, liegen die erste und zweite der antiambulacralen Armanlagen ganz an der rechten Seite der Larve; auch Nr. III liegt noch vorzugsweise rechts; Nr. IV und V aber befinden sich links von der hinteren Mittellinie der Larve. Betrachtet man die Larve von vorn und hinten, so zeigt sich, was übrigens auch schon die Seitenansichten lehren, dass die drei rechts gelegenen antiambulacralen Armanlagen der Vorderseite, die zwei links gelegenen aber der Hinterseite angehören. Alle fünf antiambulacralen Armanlagen haben also zusammen eine bogenförmige Anordnung; die Konkavität des Bogens ist nach oben gerichtet; der Bogen ist nach oben offen, nicht zu einem

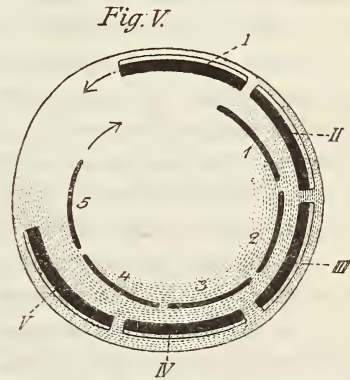
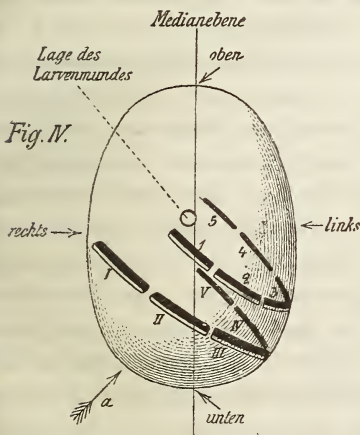
Kreise geschlossen. Der Bogen liegt in Bezug auf die Mediane Ebene der Larve schief und zwar so, dass er rechts und nach unten von dem Larvenmunde beginnt, dann nach unten und zugleich nach hinten unter allmählicher Annäherung an die Mediane Ebene sich fortsetzt, dann am unteren Ende des Larvenkörpers die Mediane Ebene überschreitet und nach oben und hinten aufsteigt. Der Bogen der antiambulacralen Armanlagen liegt aber auch nicht parallel mit dem Bogen der ambulacralen Armanlagen, sondern macht einen viel spitzeren Winkel mit der Mediane Ebene als jener. Das Lagever-



hältnis beider Bogen zu einander kann man sich schematisch ungefähr in obenstehender Weise denken, wobei die Larve ohne Berücksichtigung des Larvenorganes einfach als Ellipsoid gedacht ist. In dieser schematischen Figur sind die auf der Vorderseite gelegenen Theile des antiambulacralen und des ambulacralen Bogens mit doppeltem Kontur gezeichnet; die fünf Stücke, aus denen sich jeder Bogen zusammensetzt, sind in so fern übereinstimmend numerirt, als wir als erstes Stück das vorderste, dem Larvenmunde zunächst gelegene bezeichnen und von diesem aus der Reihe nach weiterzählen.

Die Lage des antiambulacralen und des ambulacralen Bogens zu einander bleibt nun aber nicht dauernd dieselbe, sondern sie rücken einander allmählich näher, bis die Ebenen beider Bogen fast parallel zu

einander liegen. Gewöhnlich tritt diese Verschiebung am achten Tage ein. Sie geht Hand in Hand mit der immer kräftiger werdenden Entwicklung der ambulacralen und antiambulacralen Armanlagen. So finden wir denn am Ende des achten Tages (vgl. Fig. 66—70) die beiden Bogen in einer gegenseitigen Lage zu einander, wie sie sich schematisch ungefähr in der untenstehenden Weise (Fig. IV) ausdrücken lässt. Man bemerkt jetzt schon, dass die gleichnumerirten Stücke beider Bogen nicht genau über einander zu liegen kommen, dass namentlich die antiambulacrale Armanlage Nr. I nicht unter die ambulacrale Anlage Nr. 1 rückt, sondern weiter nach rechts geschoben wird, dass dagegen Nr. II unter Nr. 1 und Nr. III unter Nr. 2 zu liegen kommen. Noch deutlicher



I—V die antiambulacralen Armanlagen; 1—5 die ambulacralen Armanlagen; letztere sind in Fig. V unter, erstere über der Ebene des Papiers zu denken.

wird das, wenn man in einer Richtung, wie sie in derselben Figur durch den Pfeil *a* angedeutet ist, auf die Larve blickt. Man erkennt dann ein Lageverhältnis der antiambulacralen und der ambulacralen Armanlagen zu einander, wie es sich schematisch etwa in obenstehender Fig. V ausdrücken lässt. Wir werden später bei der Metamorphose der Larve in den jungen Seestern sehen, dass die hier schon auftretende Verschiebung des ambulacralen Bogens 1 bis 5 gegen den antiambulacralen Bogen I bis V eine wichtige Rolle spielt. Wir werden dann auf das Stadium des achten Tages zurückgreifen müssen.

Für die Betrachtung der Entwicklung des Skelettes müssen wir zwei Gruppen von frühzeitig auftretenden Skeletttheilen unterscheiden, von denen die eine die primären Anlagen der Wirbelstücke oder Ambulacralstücke der zukünftigen Seesternarme umfasst, die andere

aber die Anlagen der primären Skelettstücke der Dorsalseite des Seesternes in sich begreift.

A. *Entstehung der Ambulacralstücke der Seesternarme.* Sobald an dem fünfbuchtigen Hydrocoel die einzelnen Buchten sich etwas zu verlängern und dann dreilappig zu werden beginnen, bemerkt man, dass rechts und links von der Basis einer jeden Hydrocoelbucht ein winziges Kalkkörperchen auftritt; ja selbst noch vor der Dreitheilung der Hydrocoelbuchten sind meist schon die ersten Spuren der Kalkkörperchen wahrzunehmen. So bekommen wir also an dem ganzen Hydrocoel fünf Paare derartiger Kalkbildungen. Das erstgebildete dieser fünf Paare ist dasjenige, welches zu der Hydrocoelbucht Nr. 3 gehört, die ja, wie wir sahen, in ihrer Entwicklung den vier anderen Buchten etwas voraus ist; dann folgen sehr bald die Paare, welche zu den Hydrocoelbuchten Nr. 2 und 4 gehören und schließlich auch diejenigen zu Nr. 1 und 5. In Fig. 38 habe ich in der einer Larve vom siebenten Tage entnommenen Abbildung an der Hydrocoelbucht Nr. 1 eines jener Kalkkörperchen, welches in der Schnittebene lag, eingezeichnet. Dass man bei einem Schnitte, wie dem dort gezeichneten, nicht alle fünf Paare von Kalkkörperchen zur Ansicht bekommt, hängt mit der Lage derselben zusammen. Sie liegen nämlich nicht neben den Hydrocoelbuchten, sondern nach innen von ihnen. Bei der durch eine Falte (vgl. Fig. 101) eingeleiteten Abschnürung des Hydrocoels vom Enterocoel gelangt eine Mesoderm-schicht an die untere und innere, d. h. dem Körperinnern der Larve zugekehrte Wand des Hydrocoels; in dieser Mesoderm-schicht ist die Matrix für die Entstehung der uns beschäftigenden Kalkkörper gegeben. Jedes derartige Kalkkörperchen ist die Anlage für ein Ambulacral- oder Wirbelstück des späteren Armskelettes. Durch alle Stadien vom siebenten Tage an kann man die ersten jungen Ambulacralstücke erkennen; stets und immer liegen sie rechts und links von den fünf primären Hydrocoelbuchten und zugleich tiefer nach innen als diese und ausnahmslos lässt sich konstatiren, dass sie in der Mesoderm-platte entstanden sind, welche das Hydrocoel an seiner unteren und inneren Seite von dem Enterocoel trennt. In den Abbildungen der Taf. III, IV und V, welche sämtlich Stadien angehören, in welchen die jungen Ambulacralstücke schon angelegt sind, habe ich absichtlich unterlassen sie einzuzichnen, um die Abbildungen nicht zu complicirt zu machen. Um die anfängliche Lage der Ambulacralstücke klar zu machen, wird es, denke ich, genügen, dass ich sie in eine Abbildung, welche dem neunten Tage entnommen ist (Fig. 77), in der Ansicht von der Fläche, ferner in eine Abbildung einer zehntägigen Larve gleichfalls von der Fläche (Fig. 91), und in einen Schnitt durch

eine gleichfalls zehntägige Larve (Fig. 90) in der Seitenansicht eingetragen habe. Namentlich die letzterwähnte Figur giebt eine deutliche Vorstellung von der Lage der jungen Ambulacralstücke nach innen von den Anlagen der radiären Wassergefäße. Bekanntlich haben die Ambulacralstücke bei den erwachsenen Seesternen ganz dieselbe Lagebeziehung zu den Wassergefäßen. So lange die primären Hydrocoelbuchten auf dem Stadium der dreilappigen Form verharren, oder auch dasselbe noch nicht ganz erreicht haben, findet man einer jeden entsprechend auch immer nur ein Paar von ambulacralen Skelettanlagen (vgl. in Fig. 77 die beiden Hydrocoelanlagen Nr. 4 und 5). Sobald aber die Hydrocoelbucht anfängt fünflappig zu werden, tritt zwischen dem proximalen und dem distalen Paare der Lappen, d. h. der Füßchenanlagen, ein zweites Paar von ambulacralen Skelettanlagen auf. So zeigt sich also in Zeit und Ort des Entstehens von Anfang an dieselbe Beziehung der ambulacralen Skelettstücke zu den Füßchen, welche wir bei den erwachsenen Asterien als ein charakteristisches Verhalten kennen. Füßchenpaare und Paare von ambulacralen Skelettstücken alterniren mit einander; jedem Füßchenpaare entspricht ein Paar von ambulacralen Skelettstücken und zwar immer dasjenige Paar, welches proximal von dem betreffenden Füßchenpaare liegt; zunächst am Munde liegt also in jedem Radius ein Paar von ambulacralen Skelettstücken, dann folgt ein Füßchenpaar u. s. w.

Zu dem Vorstehenden will ich noch hinzufügen, dass wir damit überhaupt zum ersten Male die primäre Anlage der Asterienwirbel kennen gelernt haben; so weit meine Kenntnisse reichen, sind dieselben bisher noch in keinem Falle erkannt worden. Bei den Ophiuren aber treten die Wirbel in ganz ähnlicher Weise auf, wie wir das soeben von *Asterina* gesehen haben. In Bezug auf die Entstehung der Ophiurenwirbel erlaube ich mir auf meine Mittheilungen zur Entwicklungsgeschichte des Ophiurenskelettes zu verweisen¹.

B. *Entstehung der primären Skelettstücke des dorsalen Perisoms des Seesternes.* Wir wenden uns nunmehr zu einer Besprechung der übrigen Skelettstücke, welche wir bei den Larven des siebenten bis neunten Tages bemerken. Dieselben treten sammt und sonders in demjenigen Theile des Mesoderms auf, welches dicht unter dem Ektoderm liegt, also mit anderen Worten im Mesoderm der Körperwand. Es sind im Ganzen elf Skelettstücke des späteren Seesternes, welche sich schon am siebenten Tage anlegen (vgl. Taf. III). Unter diesen elf Skelettstücken, welche man an aufgehellten Larven bei entsprechender Orientirung alle auf einmal übersehen kann (natürlich bei verschiedenen Einstellungen des Mikroskopes), ist doch eines, welches den übrigen zehn fast immer

¹ Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. p. 181—187. (Morphol. Studien. II. p. 91—97.)

etwas voraus ist in Bezug auf die Zeit seines ersten Auftretens. Es ist das dasjenige, welches in der citirten Abbildung, so wie auch in den Abbildungen späterer Stadien mit *JR₅* bezeichnet ist (vgl. auch Fig. 84, 85). Dasselbe besitzt eine höchst bemerkenswerthe Konstanz seiner Lage in Bezug auf den Rückenporus; es liegt nämlich immer und unabänderlich rechts von demselben. Schnitte durch die Gegend, in welcher es sich befindet, zeigen, dass es seiner Lage nach ziemlich genau dem oberen Ende des Mesenteriums entspricht. Aus diesem Skelettstück wird die Madreporenplatte des Seesternes. Der Rückenporus liegt also ursprünglich nicht in der späteren Madreporenplatte, sondern links von derselben. Erst später wird er von dem linken Rande der Madreporenplatte umwachsen und so in dieselbe aufgenommen. Diese Beziehung des Rückenporus zu der jungen Madreporenplatte entspricht einigen eigenthümlichen Verhältnissen bei anderen Echinodermen, auf welche ich neuerdings die Aufmerksamkeit gelenkt habe. Bei Ophiuren¹ konnte ich nämlich feststellen, dass auch dort die Öffnung der Madreporenplatte nicht in der Mitte der letzteren liegt, sondern immer am linken Rande (links bei der Ansicht vom Rücken der Ophiure her). Ferner fand ich, dass auch bei den Pentacrinus-förmigen Jugendstadien der Comatulcn der primäre Kelchporus nicht in der Mitte eines Orale liegt, sondern am linken Rande eines solchen².

Die zehn übrigen Skelettstücke, die sich am siebenten Tage anlegen, treten nicht alle auf einmal auf; man vermisst anfänglich das eine oder andere, auch zeigen die jungen Anlagen verschiedenes schnelles Wachstum; es gelang mir aber nicht bestimmte Gesetzmäßigkeiten in dieser Hinsicht aufzufinden. Sind alle elf uns hier interessirenden Skelettstücke angelegt, so lässt sich leicht erkennen, dass fünf von ihnen in den Mesodermverdickungen entstanden sind, die sich als die uns bereits bekannten fünf antiambulacralen Armanlagen über die Körperoberfläche der Larve erheben. In der Mitte einer jeden derartigen antiambulacralen Armanlage liegt ein kleines ästiges Kalkgebilde. Die spätere Entwicklung liefert den zweifellosen Beweis, dass diese fünf Kalkgebilde nichts Anderes sind als die Anlagen der »Radialia« oder wie ich sie lieber nennen möchte der »Terminalia« der Arme des Seesternes. Entsprechend der Numerirung der antiambulacralen Armanlagen, in denen sie entstehen, bezeichne ich sie in den Abbildungen mit *T₁* bis *T₅*. Die fünf Terminalia liegen in ziemlich gleichen Abständen von einander mit

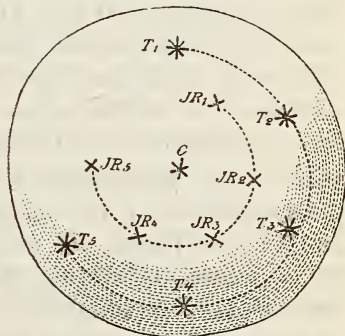
¹ Neue Beiträge zur Anat. d. Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. p. 336. (Morphol. Stud. II. p. 60.)

² Über d. primären Steinkanal d. Crinoideen etc. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV p. 318. (Morphol. Stud. II. p. 42.)

Ausnahme von Terminale 1 und Terminale 5, welche einen größeren Abstand haben. Nach innen von dem nach oben nicht geschlossenen Kreise der Terminalia liegen sechs andere Skelettanlagen, von welchen wir eine, nämlich die Anlage der Madreporenplatte, schon kennen. Diese letztere liegt rechts von dem Terminale 5 und links von dem Terminale 1, jedoch dem ersteren viel näher als dem letzteren. Zwischen Terminale 1 und 2, ferner zwischen 2 und 3, 3 und 4, 4 und 5 finden wir jedes Mal eine junge Skelettplatte; dieselben sind in den Abbildungen mit *JR*₁, *JR*₂, *JR*₃, *JR*₄ bezeichnet. Es sind das die Anlagen der primären Interradialplatten des Seesternrückens, die bekanntlich aus vergleichend-anatomischen Gründen mit den Genitalplatten am Apex der Echinoideen und meiner Ansicht nach¹ auch mit den Mundschildern der Ophiuren gleichzustellen sind. Zu ihnen gehört auch die junge Madreporenplatte *JR*₅. Die fünf primären Interradialplatten bilden

einen ganz ähnlichen nach oben offenen Kreisbogen, wie ihn die fünf jungen Terminalia bilden; nur ist der Radius des Bogens der Interradialia kleiner als der des Bogens der Terminalia; der Bogen der Interradialia liegt innerhalb des Bogens der Terminalia. Das elfte Skelettstück bildet sich ungefähr in der Mitte der beiden Bogen der Terminalia und Interradialia; es ist die Anlage der Centralplatte des Seesternrückens und in den Abbildungen mit *C* bezeichnet. Ähnlich wie die junge Madreporenplatte *JR*₅ eine bestimmte Beziehung zum oberen Ende des Mesenterium erkennen lässt, so auch das Centrale; dasselbe entspricht der Stelle, an welcher an der Innenseite der Körperwand das Mesenterium sein unteres Ende besitzt. Zeichnet man in eine schematische Figur die elf primären Skelettstücke ein und nimmt man dabei an, dass man auch hier wieder die Larve in einer Richtung betrachtet, wie sie der Pfeil *a* in Fig. IV auf p. 47 bezeichnet, so erhält man die obestehende Übersicht. In diesem Schema sind die Terminalia durch achtstrahlige, die Interradialia durch vierstrahlige und das Centrale durch einen sechsstrahligen Stern angedeutet; die fünf Terminalia und die fünf Interradialia sind durch eine punktirte Bogenlinie mit einander verbunden.

Fig. VII.



¹ Neue Beiträge zur Anat. d. Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. p. 358. (Morphol. Stud. II. p. 79.)

Nachdem wir so die Entstehung der Ambulacralstücke und der Skelettstücke des Seesternrückens kennen gelernt haben, müssen wir noch einen Augenblick bei einigen allgemeinen Verhältnissen der Skelettbildung verweilen. Wir sehen bei *Asterina* alle Skelettstücke — auch diejenigen, denen wir erst später begegnen werden — im Mesoderm entstehen. Es fragt sich, ob das eine den Echinodermen gemeinsame Erscheinung ist. Die älteste Angabe über die Gewebsschicht, von welcher die Bildung von Skeletttheilen bei Echinodermen ausgeht, findet sich bei JOH. MÜLLER¹. Derselbe bemerkt im Anschlusse an die Beobachtungen KROHN's, dass die Ablagerung der Kalkleisten des Larvenskelettes von *Echinus microtuberculatus* von Zellen ausgeht, welche zwischen der »aus Zellen bestehenden Rindenschicht des Embryo« (d. h. Ektoderm) und der »gleichfalls aus Zellen bestehenden Wand des Verdauungsschlauches« (d. h. Entoderm) gelegen sind. Damit sind offenbar die Zellen des Mesoderms gemeint, wie namentlich auch die MÜLLER'schen Abbildungen bestätigen. »Diese Zellen sind um die Kalkleisten gruppiert« und sind »über die Kalkleisten hinaus verbreitet da, wohin sich die Kalkleisten demnächst vergrößern; man sieht die fernere Ablagerung des Kalkes schon durch die Zellen vorbereitet.« Ganz übereinstimmende Beobachtungen machte AGASSIZ² an den Larven von *Strongylocentrotus droebachiensis*. Ein ganz besonderes Augenmerk aber richtete METSCHNIKOFF³ auf die Herkunft der Skeletttheile. Seine Untersuchungen an den Larven von Seeigeln, Holothurien, Ophiuren und Asterien führten ihn zu dem allgemeinen Resultate, dass bei allen Echinodermen die Bildung der Skeletttheile von Zellen des Mesoderms (METSCHNIKOFF's »Cutiszellen«) ausgehe. Mit Bezug auf die Echinoideen ist SELENKA⁴ zu demselben Ergebnisse gelangt, ebenso GREEFF⁵ für *Asterias rubens* und GÖTTE⁶ für *Antedon rosacea*. Demnach scheinen alle Beobachtungen, zu denen nun auch diejenigen an *Asterina* hinzukommen, übereinzustimmen. Nur von einer Seite aus ist eine gegentheilige Behauptung aufgestellt worden; SELENKA⁷ hat nämlich behauptet, dass bei Holothurien, speciell bei *Cucumaria Planci*, »die Kalkplatten der Haut nicht in den »Cutiszellen« METSCHNIKOFF's, sondern im eigentlichen Ektoderm entstehen«. SELENKA hat aber diese Behauptung auch auf die

¹ Vierte Abhandlung. 1852. p. 24—25. Taf. VI, Fig. 1, 2.

² Revision of the Echini. p. 742, 743.

³ l. c.

⁴ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 46.

⁵ Sechste Mittheilung. 1879. p. 52.

⁶ Archiv für mikr. Anatomie. 1876. p. 595.

⁷ Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 169.

anderen Echinodermen auszudehnen versucht, denn er setzt hinzu: »Dasselbe gilt ganz gewiss auch von sehr vielen (vielleicht allen?) Echinodermen. Man vergleiche nur die Figuren von JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF u. A., um die Überzeugung zu gewinnen, dass ein Kalkskelett sich auch an jenen Stellen bilden kann, zu welchen gar keine Mesodermzellen gelangt waren.« Nun stehen aber diese Behauptungen SELENKA's nicht allein im Widerspruch zu der Ansicht aller anderen Forscher, sondern auch zu dem Resultate, zu welchem er selbst einige Jahre später bei Echinoideen gelangt ist. Bei Echinoideen bestätigt er die Auffassung der anderen Forscher; um so auffälliger ist es, dass er bei dieser Gelegenheit seine eigene frühere, allerdings zunächst nur für die Holothurien, aber mit aller Bestimmtheit ausgesprochene, durchaus entgegengesetzte Ansicht gar nicht mehr erwähnt, sondern stillschweigend übergeht. Demnach darf man wohl annehmen, dass SELENKA sich unterdessen selbst von der Unrichtigkeit seiner ersten Ansicht überzeugt hat. SELENKA giebt übrigens auch bei den Holothurien keinerlei näheren Nachweis für die Richtigkeit seiner Behauptung; es wäre doch eine sonst noch von Niemanden gesehene Kalkkörperbildung im Ektoderm eines Echinoderms eines genauen Beweises sehr bedürftig gewesen. SELENKA beruft sich auch auf die Abbildungen von JOH. MÜLLER, METSCHNIKOFF und Anderen, giebt aber leider die betreffenden Abbildungen nicht genau an — ich habe sämtliche Abbildungen der beiden genannten Forscher darauf angesehen, kann mir aber aus keiner einzigen irgend eine Stütze für die Richtigkeit der SELENKA'schen Behauptung holen. Demnach glaube ich es als sichergestellt betrachten zu dürfen, dass die Skeletttheile der Echinodermen überhaupt im Mesoderm die Stätte ihrer Entstehung haben.

In Betreff des histologischen Vorganges bei der Bildung der Skeletttheile besitzen wir nur die Angaben von SELENKA¹. Derselbe betrachtet diesen Vorgang als einen der Cuticularbildung ähnlichen Abscheidungsprocess. Die Mesodermzellen erzeugen »unter Beibehaltung der amöboiden Natur, das Kalkskelett als Cuticularbildung. Man kann deutlich wahrnehmen, wie innerhalb zweier lateral-symmetrisch gelagerter Zellen zuerst ein Kalkkörnchen sich ablagert, wie jedes zu einem regelmäßigen Dreistrahler auswächst, und wie die skeletogene Zelle sich dann auf einen Strahl zurückzieht, um unter steter Ablagerung von Kalksalzen (und organischer Achsensubstanz) an der weiterwachsenden Spitze sich fortzuschieben. Neue Mesodermzellen lagern sich an und bewirken das Wachsthum der anderen beiden Strahlen,

¹ Diese Zeitschrift. Bd. XXXIII. 1879. p. 46.

wieder andere erzeugen die Seitenäste.« Die wenigen Beobachtungen, welche ich selbst in Neapel an verschiedenen Echinodermenlarven nach dieser Richtung anstellen konnte — die Asterinalarven sind dafür zu undurchsichtig — bestätigen die Angaben von SELENKA.

VI. Rückbildung des Larvenorganes; Bildung des Seesternes; Entstehung des Nervensystems.

Wir haben in dem letzten Kapitel gesehen, dass an der sieben- und achttägigen Larve schon eine ganze Anzahl von Theilen angelegt sind, welche dem aus der Larve entstehenden Seestern angehören: Die Metamorphose der Larve in den jungen Stern ist durch die ambulacralen und antiambulacralen Armanlagen eingeleitet und wird am neunten und zehnten Entwicklungstage vollendet. Eine bestimmte Grenze zwischen einem besonderen Larvenstadium und einem Stadium der Metamorphose lässt sich bei Asterina überhaupt nicht ziehen. Der Übergang aus der aus der Gastrula entstandenen Larve in den jungen Seestern geht allmählich unter Betheiligung fast sämtlicher Organe der Larve vor sich. Es giebt nur zwei Organe der Larve, welche sicher nicht in den jungen Seestern herübergenommen werden, nämlich das Larvenorgan und der Munddarm der Larve; auch von dem After der Larve steht fest, dass er nicht direkt zum After des Seesternes wird, indessen scheint sich letzterer doch an derselben Körper- und Darmgegend zu bilden, an welcher ersterer geschwunden ist.

Was zunächst das Larvenorgan betrifft, so beginnt dasselbe schon am neunten Tage in einen Rückbildungsprocess einzutreten, der sich dadurch geltend macht, dass das Gesamtvolumen des Larvenorganes abnimmt. Insbesondere werden die beiden Lappen desselben immer mehr verkürzt unter gleichzeitiger Verengerung des inneren vom Entero-coel gebildeten Hohlraumes. Schließlich, am Ende des zehnten, manchmal aber auch erst am elften Tage, ist statt des vorher so mächtig entwickelten Larvenorgans nur noch ein kurz gestielter kolbenförmiger Fortsatz an dem jungen Thiere vorhanden. Form und Lagerung des reducirten Larvenorganes ist aus Fig. 94 und 94 ersichtlich. In dieser Form ist das rückgebildete Larvenorgan auch noch an den jungen, im Übrigen durchaus fertigen Seesternen vorhanden, wird aber immer rudimentärer bis zum schließlichen vollständigen Schwunde. Sein innerer Hohlraum, der früher, so lange das Hydrocoel sich noch nicht vollständig geschlossen hatte, mit letzterem in Verbindung stand, steht nach dem Verschluss des Hydrocoels nur noch mit dem übrigen Entero-coel in Verbindung. Wir werden darauf bei Besprechung der Art und Weise, wie sich der Ringkanal des Wassergefäßsystemes bildet, näher

eingehen müssen. Hier interessirt uns zunächst mehr das Verhalten des reducirten Larvenorganes in so weit es äußerlich sichtbar wird. Wie die beiden Figuren, die ich vorhin citirte (Fig. 94 und 94), erkennen lassen, liegt der Rest des Larvenorganes schließlich an der Bauchseite des jungen Seesternes und ist mit seinem kurzen Stiele in der Umgebung der später durchbrechenden definitiven Mundöffnung befestigt. Er liegt stets und immer in einem Interradius und es ist dieses ausnahmslos derselbe Interradius, in welchem, wie wir sehen werden, der Schluss des Wassergefäßringes zu Stande kommt. Mit Bezug auf die Lage der Madreporenplatte ist der Interradius, welcher den Larvenrest beherbergt, stets derjenige, welcher, wenn man den Stern von seiner Rückseite betrachtet (vgl. Fig. 94), nach rechts auf den Interradius der Madreporenplatte folgt.

In der reducirten Form, in welcher wir das Larvenorgan bei den jungen Asterinen finden, ist dasselbe auch schon von einer Anzahl anderer Asterien beschrieben worden. Da aber die vorhergehenden Entwicklungsstadien den betreffenden Forschern entweder gar nicht oder nur unzureichend bekannt waren, so ist begreiflich, dass sich eine gewisse Unsicherheit in der Beurtheilung des kolbenförmigen Restes des Larvenorganes geltend macht. So z. B. hat DESOR¹ bei *Echinaster* sp. einen »eigenthümlichen Pedunkel« auf der Mundseite des jungen Sternes beobachtet, der offenbar der Rest eines ganz ähnlichen Larvenorganes war, wie wir dasselbe bei *Asterina* kennen lernten und wie es Sars ja auch schon früher gerade bei einer *Echinaster*art, *Echinaster* (Sarsii) *sanguinolentus*, und bei *Asteracanthion* *Mülleri* bekannt gemacht hat. DESOR ist der irrthümlichen Meinung, es habe das von ihm gesehene Gebilde die Bedeutung eines Dottersackes. Ähnliche Stadien, wie die von DESOR beobachteten sind auch von BUSCH² in aller Kürze erwähnt worden. Ferner beobachtete auch schon L. AGASSIZ³ an einem nach Gattung und Art nicht näher bezeichneten Seesterne, dass die jungen Sterne an der Bauchseite ein stiel förmiges Organ besitzen. Das gleiche Gebilde hat dann später W. THOMSON auch noch von den Jungen von *Asteracanthion violaceus* beschrieben und abgebildet⁴; nach ihm soll auch bei dem jungen Sterne eine Kommunikation zwischen dem Hohlraum des Larvenorganes und dem nunmehr ringförmig geschlossenen Wassergefäßringe bestehen; das ist bei *Asterina* sicher niemals der

¹ MÜLLER's Archiv. 1849. p. 79—83.

² W. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie u. Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1854. p. 77—80. Taf. XII.

³ MÜLLER's Archiv. 1854. p. 422.

⁴ Natur. Hist. Review. 1863. p. 44. Fig. B.

Fall und scheint mir nach der die innere Anatomie nur sehr flüchtig behandelnden Darstellung von W. THOMSON auch bei *Asteracanthion violaceus* mindestens sehr zweifelhaft. Schließlich habe ich hier noch einer Beobachtung zu gedenken, welche PHILIPPI¹ gelegentlich der Beschreibung einiger neuen Seesterne aus Chile mitgetheilt hat. Bei *Asteracanthion varium* fand er eine ähnliche Brutpflege wie sie bei *Echinaster* vorkommt. Das Thier hatte »den Rücken der Scheibe fast beutelförmig in die Höhe gehoben, den Ursprung der Arme genähert und auf diese Weise einen Brutsack gebildet. Die Jungen hatten die Gestalt eines Fünfeckes. Es ist noch kein Mund, keine Furche für die Füßchen, kein Füßchen, kein Stachel zu sehen und vom Centrum der Unterseite (Mundseite) entspringt ein langer Strang, der das junge Thier an das Mutterthier befestigt«. Ich zweifle nicht, dass wir in diesem Strange ein dem Larvenorgan der *Asterina* entsprechendes Gebilde vor uns haben. Ich kann mich demnach PHILIPPI nicht anschließen, wenn er weiter dem Strange die Bedeutung eines »Nabelstranges, durch den das junge Thier wahrscheinlich seine Nahrung von der Mutter erhält« zuspricht; ich bin vielmehr der Ansicht, dass wir es hier ebenso wie in all' den aufgezählten Fällen lediglich mit einem Bewegungs- und Haftorgan der Larven zu thun haben, welches beim Übergang der Larve in den Seestern früher oder später funktionslos wird und dann der Reduktion und schließlichem Schwunde anheimfällt.

Das andere Organ der Larve, welches bei *Asterina* ebenfalls mit Bestimmtheit nicht in den jungen Seestern aufgenommen wird, ist der Munddarm der Larve. Wir haben schon bei den Larven des siebenten Tages gesehen, dass mitunter der Munddarm die Verbindung mit dem Magen aufgegeben hat und sich zu einem dem Larvenmunde nach innen aufsitzenden blindgeschlossenen Rudimente umgebildet hat. Das Gleiche findet in der Regel am neunten und zehnten, manchmal auch erst am elften Tage bei allen Larven statt. Da aber die neue Mundöffnung, die Mundöffnung des Seesterns, jetzt noch nicht nach außen durchbricht, so besitzt die Larve in diesem Entwicklungszustande keinerlei Öffnungen für den Verkehr des Darmes mit der Außenwelt. Der aus dem Gastrulamunde entstandene Larvenafer ist schon früher obliterirt und wenn auch das dem Larvenmunde zunächst liegende Stück des Larvenmunddarmes, so wie auch die Larvenmundöffnung oft noch am zehnten Tage vorhanden ist, so besitzt doch der Magen keinen Zusammenhang mehr mit dem Reste des sich rückbildenden Larvenschlundes. Eine Nahrungsaufnahme kann also

¹ R. A. PHILIPPI, Neue Seesterne aus Chile. Arch. f. Naturgesch. 4870. p. 273. Taf. III, Fig. c.

auch in diesem Stadium nicht stattfinden. Ähnlich wie also beim Schmetterlinge während des Puppenstadiums die Nahrungsaufnahme sistirt, so auch beim Seesterne in dem Stadium, welches der Vollendung des jungen Sternes unmittelbar vorausgeht.

Der Mund des Seesternes bildet sich in der Weise, dass die Ausbuchtung, welche wir schon in den früheren Stadien links am oberen Theile des Magens auftreten sahen, die Körperwand erreicht und schließlich nach außen durchbricht. METSCHNIKOFF¹ hat ähnliche Verhältnisse bei der von ihm untersuchten *Bipinnaria*, jedoch nur sehr unvollständig beobachtet und ist der Meinung, dass die Bildung des definitiven Mundes eine Durchbrechung des Hydrocoels bedinge. Er glaubt nämlich sich überzeugt zu haben, dass bei seiner *Bipinnaria* das Hydrocoel von Anfang an keine bogenförmige Gestalt hat, welche später erst sich zu einem Ringe schließt, sondern dass dasselbe hier die Form einer Rosette habe, welche in ihrer Mitte von dem sich neubildenden Schlunde des Seesternes durchbrochen werde. Der Wassergefäßring des Seesternes bildet sich nach METSCHNIKOFF nicht so, wie er es selbst bei *Holothurien* und *Ophiuren* konstatirte, durch Umwachsung des Schlundes seitens einer anfänglich bogenförmigen und erst später ringförmigen Wassergefäßanlage, sondern durch eine centrale Durchbrechung einer rosettenförmigen Wassergefäßanlage durch den neuen Schlund. Ich habe diesem Punkte bei *Asterina* mein ganz besonderes Augenmerk zugewendet und konnte mit aller Sicherheit verfolgen, wie hier im Gegensatze zu METSCHNIKOFF's Ansicht keine Durchbrechung des Hydrocoels durch den entstehenden Seesternschlund stattfindet, sondern eine Umwachsung des letzteren von Seiten des anfänglich bogenförmigen Hydrocoels. METSCHNIKOFF's Auffassung ist zwar mit großer Bestimmtheit von ihm ausgesprochen worden, doch wird sie schon abgeschwächt durch den Umstand, den er selbst anführt, dass er nämlich »die Neubildung des Schlundes nicht direkt beobachten konnte«; er ist also zu seiner Auffassung nur auf indirektem Wege gelangt, wobei die Möglichkeit eines Irrthumes eine relativ große ist. Auch bin ich nicht der Einzige, welcher sich genöthigt sieht, betreffs der Bildung des Wassergefäßringes der Seesterne auf Grund eigener Beobachtungen anderer Ansicht zu sein als METSCHNIKOFF. So beobachtete Sars², — METSCHNIKOFF scheint von dieser Beobachtung keine Kenntniss gehabt zu haben — dass bei einer neuen *Brachiolaria*, die er 1862 bei Christiansund auffischte, die fünfklappige Hydrocoelanlage nicht (wie es nach METSCHNIKOFF sein müsste) von Anfang an einen geschlossenen Kreis darstellt, sondern einen

¹ l. c. p. 37—38.

² M. Sars, *Nyt. Magaz. f. Naturvidensk.* Bd. XII. 1863. p. 334, 335—336.

Kreis, der an einer Stelle offen ist. Ganz übereinstimmend damit sind die Angaben, welche neuerdings GÖTTE¹ gleichfalls mit Bezug auf eine *Brachiolaria* gemacht hat. Demnach glaube ich zu der Annahme berechtigt zu sein, dass ebenso wie ich es bei *Asterina* genau verfolgen konnte, so auch bei den übrigen Seesternen der sich bildende definitive Schlund von dem sich bildenden Wassergefäßringe umwachsen wird.

Bevor aber noch diese Umwachsung bei *Asterina* zu Stande kommt, hat sich das Hydrocoel vollständig von dem Enterocoel abgeschnürt. Allerdings hat sich schon früher die Hydrocoelbucht Nr. 1 nach vorn vor den Larvenschlund gelegt und reicht mit ihrem blinden Ende hinüber auf die rechte Seite des Larvenkörpers (vgl. Fig. 73, 74 und 60); weiter aber ist die Umwachsung nicht vorgeschritten. Die Abschnürung des Hydrocoels vom Enterocoel geschieht nun in der Weise, dass sich an der bisherigen Übergangsstelle des Hydrocoels in das Enterocoel des Larvenorganes eine Scheidewand erhebt, welche ihren Ausgangspunkt an derjenigen Wand des Hydrocoels nimmt, welche dem Darne und dem Körperinneren, oder einfacher der früheren Medianebene der Larve, zugekehrt ist. Diese Scheidewand springt allmählich immer mehr in der Richtung nach der der Körperwand anliegenden Hydrocoelwand vor um diese endlich zu erreichen und so schließlich das Hydrocoel vollständig von dem Enterocoel abzuschneiden. In einem Schnitt, der parallel mit der Hydrocoelanlage dicht unter der Haut die Larve schneidet, wird man also in einem mittleren Stadium der Hydrocoelabschnürung noch eine Kommunikation zwischen Hydrocoel und Enterocoel auffinden, während ein etwas tieferer Schnitt die abschnürende Wandung getroffen hat und demnach Hydrocoel und Enterocoel ganz von einander abgeschlossen zeigt (vgl. Fig. 76, 77, 78). Figur 76 zeigt bei stärkerer Vergrößerung recht deutlich den Verlauf der abschnürenden Wand. Dieselbe umgreift von hinten, unten und vorn die zum Seesternschlunde werdende Darmausbuchtung, jedoch so, dass zwischen ihr und der letzteren noch ein Zwischenraum übrig bleibt, der mit dem Enterocoel in Zusammenhang bleibt. Dieser Raum, den wir mit Bezug auf den später auftretenden Mund des Seesternes das orale Enterocoel nennen wollen, umgreift aber nicht nur anfänglich den sich bildenden Seesternschlund, sondern überdeckt auch dessen nach der Körperwand der Larve gerichtete Oberfläche. Der Seesternschlund wächst also in das orale Enterocoel hinein und erst dann, wenn der junge Schlund die gegenüber liegende Körperwand erreicht hat und sich mit derselben verbindet, erst dann hat das orale Enterocoel eine ringförmige Gestalt. Es verhält sich also das orale Enterocoel zum sich entwickelnden Seesternschlunde

¹ Archiv f. mikr. Anat. 1876. Taf. XXVI, Fig. 22.

genau so wie sich nach METSCHNIKOFF bei *Bipinnaria* das Hydrocoel verhalten soll.

Die Verbindung des Larvenschlundes mit der Körperwand erfolgt bei *Asterina* erst am elften oder zwölften Tage; der Durchbruch des Seesternmundes aber noch später, am dreizehnten oder vierzehnten Tage. Die Schließung der Wassergefäßanlage zu einem den Seesternschlund rings umgebenden Ringe kommt am elften und zwölften Tage zu Stande. Unmittelbar vor dem Schlusse des Ringes hat die Wassergefäßanlage die in Fig. 95 gezeichnete Gestalt. Die Anlagen des ersten und fünften radiären Wassergefäßes haben sich einander genähert und an ihrer Basis bildet die Anlage des Wassergefäßringes zwei einander entgegenwachsende, jetzt noch blindgeschlossene Buchten, welche sich in den nächsten Stunden verbinden und ihre Lumina mit einander vereinigen. Diese Schlussstelle des Wassergefäßringes liegt immer in demselben Interradius, in welchem sich der Rest des Larvenorganes befindet und verhält sich zu dem Stiel des letzteren so, dass sie denselben umgreift; der Stiel des Larvenorgans kommt also nach innen von dem durch das Wassergefäß gebildeten Ringe zu liegen und verdeckt, bei der Ansicht von der Mundseite des Seesternes, die Schlussstelle des Wassergefäßringes.

In diesem Stadium hat sich auch eine andere wichtige Veränderung an dem Wassergefäßsystem vollzogen. Wir haben früher gesehen, dass der Rückenporus und der junge Steinkanal anfänglich nicht in direkter und geschlossener Verbindung mit einander stehen, sondern dicht neben einander in das Enterocoel münden. Jetzt aber vereinigen sich die inneren Mündungen des Steinkanals und des Rückenporus, so dass nunmehr das durch den Rückenporus aufgenommene Wasser nur noch allein in den Steinkanal und weiter in die übrigen Theile des Wassergefäßsystemes gelangen kann (vgl. Fig. 84 und 88). Es hat dann das Wassergefäßsystem das Stadium völliger Abgeschlossenheit von dem Enterocoel erreicht, wie ich es früher für die erwachsenen Asterien überhaupt feststellen konnte¹.

An derjenigen Stelle, an welcher sich die inneren Öffnungen des Steinkanals und des Rückenporus verbinden, finde ich bei den Asterinalarven eine kleine Ausbuchtung, in welcher ich die erste Andeutung der Ampulle zu erkennen glaube, welche GREEFF² und ich³ an der Innenseite der Madreporenplatte der Seesterne beschrieben haben.

Von großem Interesse sind die Umbildungen, welche der Darm während der Metamorphose erleidet. Dieselben be-

¹ Vgl. Beiträge z. Anat. d. Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 103 sqq. (Morphol. Stud. I. p. 154 sqq.)

² Dritte Mittheilung. p. 100.

³ l. c. p. 159 sqq.

ginnen mit einer eigenthümlichen Verkrümmung des schon in den früheren Larvenstadien in die rechte Körperhälfte der Larve hinübergedrängten Magens. Dieselben sind schwer zu beschreiben, auch nicht so regelmäßig, dass sie sich schematisch leicht wiedergeben ließen. Ich muss deshalb auf die Abbildungen verweisen, namentlich auf die Fig. 74 und 75. Hand in Hand mit dieser Verkrümmung geht die Bildung von fünf Buchten des Darmes und schließlich wird so der Darm in einen fünfbuchtigen Sack umgeformt, der in einer Fläche ausgebreitet ist, welche parallel der antiambulacralen Oberfläche des jungen Seesternes liegt. Blickt man also auf die letztere, so erhält man bei durchsichtig gemachten Larven (vgl. Fig. 84) einen Überblick über die fünf Darmbuchten und erkennt sofort, dass jede primäre Darmbucht sich der Mittellinie einer Armanlage zuwendet, also mit Bezug auf die Körperregionen des Seesternes radiär gestellt ist. So unregelmäßig auch mitunter die Verkrümmungsstadien des Darmes aussehen, immer ist das Resultat das Gleiche: die Bildung eines mit fünf radiär gestellten Buchten versehenen Darmsackes. Dabei verschiebt sich der Darm auch mit Bezug auf den sich entwickelnden Seesternschlund. Letzterer, der bei seinem ersten Auftreten oben links am Magen der Larve entstand, kommt schließlich in die Mitte des fünfbuchtig gewordenen Darmes zu liegen. In Bezug auf die linke und rechte Seite des Larvendarmes in den Stadien des vierten und fünften Entwicklungstages konnte ich durch eine nur sehr schwierig anzustellende Beobachtungsreihe feststellen, dass die beiden radiären Darmbuchten, welche unter die antiambulacralen Armanlagen Nr. 1 und 5 zu liegen kommen, der ursprünglich rechten Seite des Larvendarmes, die drei anderen Darmbuchten aber, welche unter die antiambulacralen Armanlagen Nr. 2, 3 und 4 gerathen, der ursprünglich linken Seite des Larvenmagens entsprechen.

Diejenige Stelle des Larvendarmes, welche früher mit der Afteröffnung der Larve nach außen führte, gelangt auf diese Weise in eine Region, welche zwischen den Darmbuchten Nr. 1 und 5 einerseits und Nr. 2, 3 und 4 andererseits liegt; gleichzeitig bleibt sie rechts neben dem unteren Ende des Mesenteriums und gelangt so schließlich an die rechte Seite des sich dort entwickelnden centralen Skelettstückes des Seesternrückens. Genau an derselben Stelle, in dem Interradius, welcher zwischen der antiambulacralen Armanlage Nr. 1 und 2 liegt, bildet sich der dauernde After des jungen Seesternes, wie wir später sehen werden.

Während alle die im Vorstehenden geschilderten Vorgänge am Wassergefäßsystem und Darm sich abspielen, hat sich auch die äußere

Körperform der Larve zu derjenigen des jungen Seesternes umgeformt. Wir haben die äußere Körperform unserer Larven auf dem Stadium des achten Tages verlassen. Die weitere Entwicklung am neunten und zehnten Tage besteht nun einmal in der uns schon bekannt gewordenen Rückbildung des Larvenorganes, dann aber auch darin, dass die beiden Bogen der fünf ambulacralen und der fünf antiambulacralen Armanlagen ihren Abstand immer mehr verkürzen (vgl. Fig. 79—81), bis schließlich das distale Ende einer jeden ambulacralen Armanlage mit dem distalen Ende einer antiambulacralen Anlage in Berührung kommt. Entsprechend der unterdessen stattgefundenen Weiterentwicklung des gesamten Hydrocoels ragen jetzt auch alle Füßchen- und Fühleranlagen in Gestalt kugeligter Wärzchen über die Körperoberfläche empor (vgl. Fig. 79—81 sowie auch Fig. 91). Durch die Berührung einer jeden ambulacralen Armanlage mit einer antiambulacralen erhalten wir die Anlagen für die fünf Arme des Seesternes. Die Metamorphose der *Asterina* lehrt uns also, dass die antiambulacrale und die ambulacrale Region eines Seesternarmes sich getrennt von einander anlegen und erst später mit einander in enge Verbindung treten. Diese primäre gegenseitige Unabhängigkeit der ambulacralen und der antiambulacralen Region eines Seesternarmes findet einen noch viel schärferen, geradezu überraschenden Ausdruck in einem anderen Verhältnisse. Wir haben die ambulacralen und antiambulacralen Armanlagen von ihrem ersten Auftreten an so bezeichnet, dass wir die zumeist nach vorn und neben dem Munde der Larve gelegene Anlage mit Nr. 1 (I) bezeichneten. Wir sahen, dass jede der beiden Gruppen von Armanlagen einen nach oben offenen Bogen bildet, dessen Öffnung bei der von uns gewählten Numerirung zwischen Nr. 1 (I) und Nr. 5 (V) zu liegen kommt. Bei der Bildung des jungen Seesternes schließen sich nun beide Bogen und man sollte erwarten, dass die Verschlussstellen beider Bogen über einander zu liegen kommen, dass also auch die gleichnumerirten antiambulacralen und ambulacralen Anlagen über einander liegen, z. B. Nr. 1 über Nr. 1, Nr. 5 über Nr. 5 u. s. w. Das ist nun aber merkwürdigerweise nicht der Fall. Schon bei dem Stadium des achten Tages (vgl. p. 47) habe ich an der dort gezeichneten schematischen Figur V darauf aufmerksam gemacht, dass eine Verschiebung der beiden Bogen der Armanlagen eintritt, in Folge deren die gleichnumerirten Anlagen nicht mehr genau über einander liegen; auch die Öffnungen der beiden Bogen liegen nicht genau über einander. Der Verschluss beider Bogen geschieht nun so, dass sich die Enden beider Bogen in entgegengesetztem Sinne über einander schieben, wie ich das in der schematischen Figur V p. 47 durch die beiden Pfeile anzudeuten

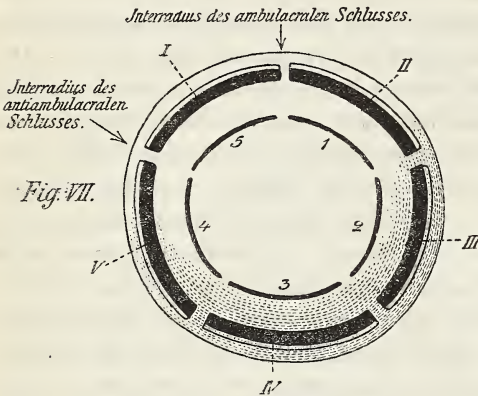
versucht habe. Der Bogen der antiambulacralen Armanlagen schließt sich also in der Weise, dass die Anlage Nr. I sich immer mehr bis zur schließlichen Berührung der Anlage Nr. V nähert; der Bogen der ambulacralen Armanlagen aber gelangt dadurch zum Schlusse, dass Nr. 5 immer

weiter nach Nr. 1 hinüber rückt. Das Resultat des ganzen Vorganges habe ich in nebenstehendes Schema eingetragen, wozu ich auch Fig. 94 zu vergleichen bitte. Die beiden Verschlussstellen sind in dem Schema, welches sich in allem Übrigen an dasjenige auf p. 47 anschließt, mit einem ↓ bezeichnet. Man sieht, dass die Verschiebung

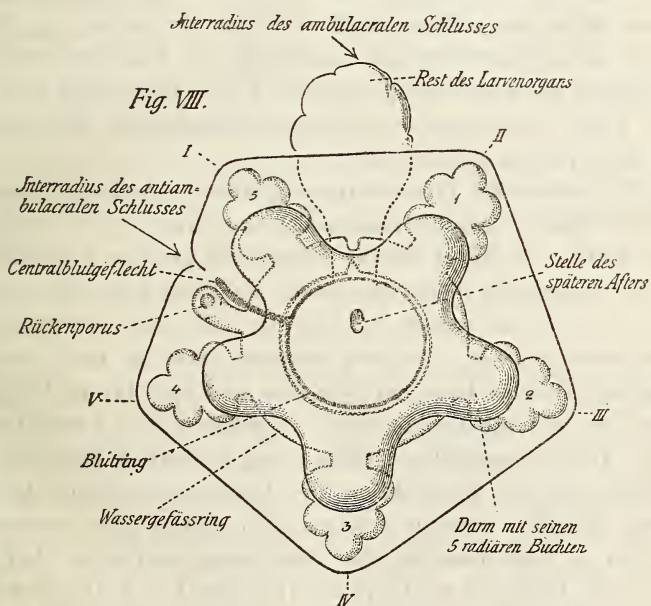
beider Bogen gegen einander genau einen Radius des Seesternes beträgt, dass demnach die ambulacrale Armanlage Nr. 1 sich mit der antiambulacralen Anlage Nr. II verbindet, Nr. 2 mit Nr. III, Nr. 3 mit Nr. IV, Nr. 4 mit Nr. V und Nr. 5 mit Nr. I. Die beiden Interradien, in welchen sich der Schluss der beiden Bogen der Armanlagen vollzieht, können wir passend als den Interradius des ambulacralen und den Interradius des antiambulacralen Schlusses bezeichnen.

Wie aus den früher betrachteten Entwicklungsvorgängen, welche Darm und Wassergefäßsystem durchlaufen, ohne Weiteres klar sein wird, ist der Interradius des ambulacralen Schlusses derselbe, in welchem der Schluss der bogenförmigen Wassergefäßanlage zu einem den Schlund umgreifenden Ringe stattfindet, ferner liegt in diesem Interradius, wie ich schon früher erwähnte, der Rest des Larvenorganes, so wie auch diejenige Stelle des Darmes, welche später als After des Seesternes sich nach außen öffnet. Der Interradius des antiambulacralen Verschlusses aber ist identisch mit demjenigen Interradius, in welchem der Steinkanal, der Rückenporus mit der Madreporenplatte, so wie auch das Centralblutgeflecht hineinfallen. Alle diese Lagebeziehungen kann man sich in einer schematischen Figur, etwa wie die nachstehende Fig. VIII, übersichtlich zur Anschauung bringen, wobei man sich das Thier durchsichtig und in der Rückenansicht denken möge.

So hätten wir denn den jungen Seestern in allen seinen Beziehungen



zur Larve, aus welcher er durch allmähliche Umbildung entsteht, kennen gelernt. Man könnte nun die Frage aufwerfen, ob denn nicht am jungen Seesterne irgend eine Symmetrieebene aufzufinden sei, welche der Medianebene der Larve entspreche, gewissermaßen deren Fortsetzung sei? Die Entwicklung zeigt aber, dass keine derartige Ebene am Seestern vorhanden ist und vorhanden sein kann. Man muss ein für allemal darauf verzichten eine entwicklungsgeschichtlich begründbare Symmetrieebene in den Seestern hineinzulegen. Es ist für den Seestern, und wie wir gleich hinzufügen können, für die Echinodermen überhaupt, gerade das Asymmetrische ein charakteristischer Grundzug des ganzen



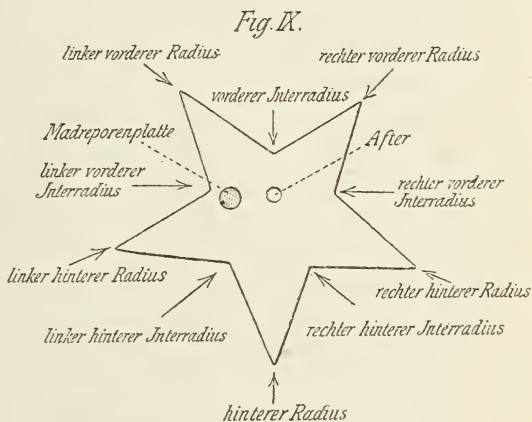
Baues. Die Asymmetrie ist aber darum keine regellose, sondern sie ist ebenso bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfen, wie die Symmetrie im Aufbaue anderer Thiere. Wenn wir nun aber auch die Medianebene der Larve nicht mehr im Seesterne wiederfinden, so können wir natürlich auch das rechts und links der Larve in den Regionen des Seesterns nicht mehr festhalten. Es ist einfach unmöglich irgend eine Ebene — ich bemerke, dass ich nur von geraden, nicht von gekrümmten Ebenen spreche — in den Seestern zu legen, welche nach der einen Seite nur Theile liegen lässt, die ursprünglich der linken Körperhälfte der Larve, und auf der anderen Seite Theile, die ursprünglich der rechten Körperhälfte der Larve angehörten.

Wohl aber giebt uns die Entwicklung der Asterina die Möglichkeit auch noch am ausgebildeten Seesterne eine bestimmte Region zu bezeichnen, welche bei der Larve oben war; es ist das derjenige Interradius, welcher den Rest des Larvenorganes beherbergt — aber auch von diesem Interradius lehrt uns die Metamorphose, dass wir ihn nicht in toto als eine Fortsetzung der oberen Region der Larve betrachten können, sondern dass das nur in so weit von ihm gilt als er der Mundseite des Seesternes angehört; in so fern er aber der Rücken-seite des Seesternes angehört, lag er an der Larve nicht oben, sondern vorn und rechts. In demselben Interradius entwickelt sich aber auch der After des Seesternes und zwar höchst wahrscheinlich genau an derselben Stelle, an welcher auch der After der Larve lag. Der After der Larve lag aber ursprünglich vorn unten. So finden wir also in derselben Region des Seesternes, nämlich in dem Interradius des Larvenorganes, Theile, von denen der eine ursprünglich oben, der andere vorn rechts, der dritte vorn unten lag.

Es ist bekanntlich öfters darüber gestritten worden, ob man einen bestimmten Radius oder Interradius der Seesterne als den vorderen bezeichnen könne. In Bezug auf die Lokomotion giebt es bekanntlich kein vorn und hinten bei einem Seestern. Es kann sich hier nur darum handeln, ob sich aus morphologischen Gründen eine bestimmte Region des Seesternes als die »vordere« erweisen lasse, so dass man für die systematische Beschreibung der Seesterne und auch für die Vergleichung derselben mit anderen Echinodermen wenigstens den Vortheil einer im Baue der Thiere begründeten Orientirung derselben gewonnen hätte. Mir scheint nun die Entwicklung der Asterina zu zeigen, dass, wenn überhaupt bei dem fertigen Seesterne ein Radius oder Interradius als der vordere zu bezeichnen ist, dies dann einzig und allein der Interradius sein kann, in welchem sich der Rest des Larvenorgans befindet und der zugleich der Interradius des Afters und des ambulacralen Verschlusses ist. Demnach schlage ich vor, die Asterien in Zukunft so aufzustellen, dass dieser Interradius nach vorn gerichtet ist. Derselbe ist am ausgebildeten Seesterne stets leicht aufzufinden. Denn, wenn auch keine Spur des Larvenorganes mehr vorhanden ist, so ist er doch durch die Lage des Afters gekennzeichnet. Und fehlt auch der After oder ist er schwer aufzufinden, so kann der vordere Interradius immer noch durch sein konstantes Lageverhältniss zum Interradius der Madre-porenplatte gefunden werden; er folgt stets als erster Interradius nach rechts auf den Interradius der Madre-porenplatte, wenn man den Seestern vom Rücken betrachtet. Wenn also nach der hier von mir auf

Grund der Metamorphose der *Asterina* vorgeschlagenen Orientirungsweise der Seesterne ein einzelner Seestern richtig aufgestellt ist, so ist er mit einem Radius genau nach hinten, mit einem Interradius genau nach vorn gerichtet und die Madreporenplatte liegt im vorderen linken Interradius. In untenstehendem Schema habe ich einen Seestern in der vorgeschlagenen Orientirung gezeichnet.

Kehren wir aber zu unserer *Asterina* zurück, so haben wir noch ein Organsystem zu berücksichtigen, von welchem wir bislang noch gar nicht gesprochen haben, das sich aber schon während der letzten Stadien der Metamorphose anlegt und demnach noch an dieser Stelle zu besprechen ist; es ist das Nervensystem. Schon in den letzten Stadien der Metamorphose, sobald sich der Wassergefäßring schließt, bemerkt man auf vertikalen Schnitten durch den jungen Seestern, dass das Körperepithel über dem Wassergefäßringe sich verdickt und dass diese Verdickung dadurch zu Stande kommt, dass die Cylinderzellen des Epithels noch länger werden als sie vorhin schon waren und dass zu gleicher Zeit Zellen, die in der Tiefe des Epithels liegen und wahrscheinlich durch Theilung aus den cylindrischen Epithelzellen entstanden sind, sich lang spindelförmig ausziehen und sich mit ihrer Längsachse parallel zur Oberfläche der Haut lagern. In diesen Spindelzellen glaube ich die ersten Anfänge des Nervensystems zu erkennen. Bei jungen Seesternen, etwa acht Tage nach der Metamorphose, findet man an der Stelle der Spindelzellen die feinfaserige mit eingelagerten Kernen versehene Nervensubstanz, wie ich¹ sie früher von den ausgebildeten Seesternen beschrieben habe. Das Nervensystem der Seesterne legt sich also, wie *Asterina* zeigt, ursprünglich an in Gestalt eines die Stelle der späteren Mundöffnung umkreisenden epithelialen Ringwulstes. Damit stehen die



¹ Beiträge zur Anatomie d. Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 132 sqq. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 183 sqq.)

ganz fragmentarischen Notizen¹, welche wir bis jetzt in der Litteratur über die Entstehung des Nervensystemes der Echinodermen überhaupt besitzen, im Einklange.

Um das Kapitel über die Metamorphose der Larve in den Seesternen zu beendigen, möchte ich mir noch einige kritische Bemerkungen gegen BARROIS' Angaben gestatten. Nach ihm geht die Larve dadurch in den Seesternen über, dass sich ihr Körper von vorn nach hinten abplattet². Die Unrichtigkeit dieser Behauptung ist aus meinen oben mitgetheilten Beobachtungen und den beigegeführten Abbildungen ersichtlich. — An der Bildung des antiambulacralen Theiles der Arme theilhaftig sich nicht, wie es nach einer knappen Angabe von BARROIS³ scheinen könnte, nur das Ektoderm, sondern auch und zwar in ganz hervorragender Weise als skelettgebende Schicht das Mesoderm. Ebenso ist das Mesoderm auch bei dem Aufbau der ambulacralen Armanlagen theilhaftig, während BARROIS die letzteren nur aus Ektoderm und Entoderm entstehen lässt. — Die Verschlussstelle des Bogens der antiambulacralen Armanlagen ist von BARROIS nicht ganz unbeachtet gelassen worden, er giebt aber ihre Lagebeziehung zur Verschlussstelle des Wassergefäßringes falsch an und hat überhaupt die höchst eigenthümliche Verschiebung der beiden Bogen der ambulacralen und antiambulacralen Armanlagen nicht erkannt. Er meint die antiambulacrale Schlussstelle, wenn er sagt⁴: »La jeune étoile porte souvent une profonde échancrure; cela ne répond pas du tout à une torsion, mais correspond simplement à un étranglement général produit par la fermeture du collier du système aquifère; l'on ne doit donc pas ajouter grande importance à ce caractère.«

VII. Weitere Entwicklung des jungen Seesternes.

Es verlohnt sich den nunmehr fertig gebildeten Seesternen noch eine Zeit lang zu verfolgen, um die Grundzüge in der weiteren Entwicklung desselben festzustellen. Ich will dabei die einzelnen Organsysteme der Reihe nach vornehmen und zu zeigen versuchen, welche hauptsächlichsten Veränderungen an ihnen in den ersten Wochen des Seesternenlebens auftreten, und beginne mit dem Skelette.

¹ Vgl. METSCHNIKOFF's unbestimmte Angabe über das sich entwickelnde Nervensystem eines aus einer Bipinnaria sich entwickelnden Seesternes, l. c. p. 38, so wie desselben Forschers nicht minder unbestimmte Angaben über die Entwicklung des Nervenringes der Holothurien, ibidem p. 8, 12.

² BARROIS, l. c. p. 3: »l'aplatissement du corps embryonnaire se fait constamment d'avant en arrière«.

³ l. c. p. 4.

⁴ l. c. p. 4; vgl. auch BARROIS' Abbildung Pl. I, Fig. 12.

1) Das Skelett. Am Schlusse der Metamorphose besteht das Skelett erstens aus den zweimal fünf Paaren von Wirbelstückanlagen, zweitens aus den elf Skelettanlagen des Rückens, nämlich dem Centrale, den fünf Interradialia und den fünf Terminalia. Noch bevor zu diesen Skelettstücken weitere Anlagen von Wirbelstücken oder dorsalen Skelettplatten hinzutreten, beginnt die erste Entstehung der Stachel. Dieselbe reicht sogar zurück bis in die letzten Stadien der Metamorphose. Die ersten Stachelanlagen treten in paariger Anordnung in den antiambulacralen Armanlagen auf; in jeder der beiden Spitzen, in welche sich am zehnten Tage eine jede antiambulacrale Armanlage an ihrem peripherischen Rande auszieht (vgl. Fig. 94), entsteht ein junger Stachel. Die Zahl der Stachel vermehrt sich aber bald und so finden wir schon am 16. Tage (vgl. Fig. 99) über einem jeden nun bedeutend gewachsenen Terminale nicht weniger als sechs junge Stachel in paariger Anordnung; dieselben sind in der eben angeführten, schematisch gehaltenen Figur, entsprechend der Form ihrer ersten Anlage als kleine Kreise eingezeichnet. Unterdessen haben sich aber auch über dem Centrale und über den Interradialia, wie dieselbe Figur zeigt, Stachelanlagen entwickelt. Über dem Centrale zählen wir deren fünf, über jedem der Interradialia mit Ausnahme desjenigen, welches Madreporenplatte ist, zwei und über der Madreporenplatte vier. Diese Zahlen stellen aber keine konstanten Verhältnisse dar. Konstant ist nur die paarige Anordnung über den Terminalia und die größere Anzahl der Stachel über der Madreporenplatte als über den vier anderen Interradialien.

Wenn wir nun aber die Entwicklung der Stachel etwas näher ins Auge fassen, so bemerken wir zunächst, dass auch sie gleich den schon vorhandenen Skelettstücken im Mesoderm entstehen, jedoch in einer oberflächlicheren Schicht des Mesoderms, so dass sie also niemals auf gleichem Niveau oder gar tiefer als die dorsalen Skelettplatten auftreten, sondern stets über den letzteren. Als allererste Anlage eines Stachels findet man einen winzigen dreistrahligem Kalkkörper, der durch Theilung seiner drei Strahlen sehr bald sechsstrahlig wird. Alsdann bildet jeder Strahl des kleinen sechsstrahligen Sternes an seinem freien Ende einen linken und einen rechten Fortsatz, mit welchem er seinem Nachbarn entgegenwächst. Im nächsten Stadium erreichen sich die Fortsätze, verschmelzen mit einander und bilden so aus dem sechsstrahligen Sterne ein sechsspeichiges Rädchen (vgl. Fig. 400). Dieses sechsspeichige Rädchen ist die Basalplatte des künftigen Stachels. Dasselbe erinnert lebhaft an die Basalplatte der sog. »Stühlchen« in der Haut der Holothurien und an die Rädchen der Chirodoten. Von den letzteren wissen wir, dass sie in der äußeren Cutisschicht entstehen und, wie ich

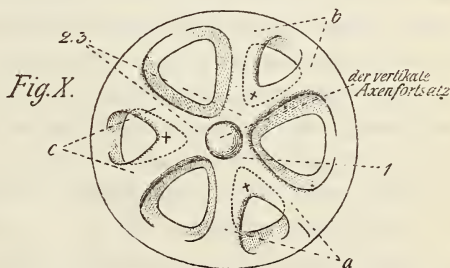
auch selbst¹ neuerdings nachweisen konnte, sich auf ganz übereinstimmende Weise entwickeln, wie die Basalplatten der jungen Seesternstachel. Es scheint mir demnach keinem Zweifel zu unterliegen, dass die Chirodotarädchen den Basalplatten der Seesternstachel gleichzusetzen sind, gewissermaßen rudimentäre Stachel darstellen, bei denen sich die ganze Ausbildung auf die Entwicklung einer Basalplatte reducirt hat. Interessant ist, dass auch die Stachel der Echinoideen sich über einer sechsstrahligen Basis aufbauen. Ich habe zwar selbst noch keine Gelegenheit gefunden darüber eingehendere Beobachtungen anzustellen, glaube aber in der nachfolgenden Mittheilung von JOH. MÜLLER Beweis genug dafür zu haben. Derselbe äußert sich über die jungen Stachel der Echinoideen²: »Das Kalkgerüst der jungen Stachel stellt ein sechskantiges Prisma dar, welches aus regelmäßig gefensterter Gitterwerk von Kalk besteht, das am Ende in einige winzige Zacken ausläuft. In der Dicke des Stachels ist die Anordnung des Balkennetzes radial, so dass das Ende des Stachels, vertikal angesehen, einen sechsarmigen Stern darstellt. Ehe das Gerüst des Stachels so weit ausgebildet ist, hat es bei seiner ersten Erscheinung ganz die Gestalt eines Kandelabers. Die Basis des Stachelgerüsts ist nämlich ein Stern von sechs Strahlen, aus dessen Mitte sich ein einfacher Balken erhebt, der sich sogleich in einige sich wieder vereinigende Balken theilt. Hierdurch wird ein Knopf gebildet, der einige Zacken nach außen ausschickt. Aus dem Knopfe erhebt sich die Fortsetzung in der Längsrichtung wieder, indem von hier sechs lange Arme ausfahren, welche parallel in die Höhe steigen und nach außen Zacken abwerfen.« Wir werden gleich sehen, dass die jungen Seesternstachel auch in ihrer weiteren Entwicklung in Manchem an das erinnern, was JOH. MÜLLER hier von den jungen Echinoideenstacheln mittheilt, dass sich aber bei ihnen eine merkwürdige Gesetzmäßigkeit in der Wachstumsrichtung konstatiren ließ, die vielleicht auch bei den Seeigelstacheln vorhanden ist, aber von JOH. MÜLLER übersehen wurde. Damit aus dem sechsspeichigen Rädchen ein Stachel werde, erhebt sich zunächst aus dem Centrum desselben und zwar auf der der Körperoberfläche zugewandten Fläche ein kleiner dreispitziger Fortsatz, der in der Mitte der drei horizontal gestellten Spitzen eine vierte vertikale Spitze in die Höhe treibt. Mitunter tritt dieser Fortsatz schon auf, wenn die Basis noch nicht die Rädchen-, sondern erst die Sternform hat, meist aber erst nach Bildung des Rädchens. Untersucht man die Stellung der drei horizontalen Spitzen des Fortsatzes genauer, so bemerkt man, dass dieselben nicht in eine und dieselbe horizontale

¹ Über eine lebendiggeb. Synaptide. Arch. de Biol. Vol. II. 1884. p. 54. Fig. 5, 6, 7.

² Erste Abhandlung. 1848. p. 14. Taf. VI, Fig. 9—12, 4 und 4++.

Ebene fallen, sondern in verschiedener Höhe liegen. Die drei Spitzen haben unter einander gleichen Abstand, bilden also Winkel von 120° mit einander. Geht man von derjenigen Spitze aus, deren Ebene der Ebene der Basalplatte am nächsten liegt, es ist dies diejenige, welche in der Abbildung Fig. 100 *f* direkt auf den Beschauer gerichtet ist, so findet man die nächst höher gelegene Spitze links von ihr, die dritte höchstgelegene aber rechts. Man muss also die mittlere, vertikale Achse, von welcher die drei Spitzen ausstrahlen, wenn man von der untersten der Spitzen zur nächst höheren und von dieser zur höchsten aufsteigen will, im Sinne einer rechts gewundenen Spirale (rechts gewunden im Sinne der Mechaniker, = Deltaspirale) umwandern. Im nächsten Stadium der Stachelentwicklung erhebt sich auf der Peripherie der der Körperoberfläche zugekehrten Seite der rädchenförmigen Basalplatte jeder Speiche entsprechend ein kurzer Fortsatz. Von diesen sechs Fortsätzen verbinden sich je zwei an ihrer Spitze mit einander so wie auch mit dem äußersten Ende einer der drei von der vertikalen Achse der Stachelanlage ausstrahlenden horizontalen Spitzen. So bekommen wir dann die erste Bildung aufrecht stehender Maschen über der Basalplatte und zugleich die Anlage der drei Kanten,

die wir von nun an am jungen Stachel wahrnehmen. Um das Gesagte verständlicher zu machen möge nebenstehende schematische Figur dienen. Der weitere Aufbau des Stachels geschieht nun in der Weise, dass über jeder der drei horizontalen Spitzen, die jetzt mit je zwei Erhebungen des Rädchenrandes verwachsen sind, und zwar an den in der nebenstehenden Abbil-



Ansicht von außen auf die junge Stachelanlage; a, b, c, die sechs Erhebungen auf dem Randtheile des Rädchen, welche sich paarweise mit einander verbinden und zugleich sich verbinden mit 1, 2, 3, den drei horizontalen Spitzen der Achse. In der Tiefe die sechs Maschen und sechs Speichen des Rädchen; +, +, +, die drei Stellen, an welchen sich im nächsten Stadium ein senkrechter Stachel erhebt.

dung mit + bezeichneten Stellen sich ein senkrecht aufsteigender Stachel erhebt. Wir haben dann im Ganzen vier senkrecht aufsteigende Stachel, einen centralen und drei peripherische. Diese vier Stachel bleiben aber nicht isolirt von einander, sondern es bilden sich an dem centralen in der Richtung auf jeden peripherischen Stachel und an jedem peripherischen Stachel in der Richtung auf den centralen Stachel je ein horizontaler Fortsatz. Die einander zugekehrten Fortsätze des centralen und der peripherischen Stachel wachsen auf einander los, berühren sich und verwachsen schließlich mit einander; auf diese Weise bilden sich zwei-

schen den vier Stacheln drei senkrecht gestellte Maschen. Unterdessen sind die Stachel weiter gewachsen und sobald sie eine gewisse Höhe erreicht haben, wird der Process der Maschenbildung wiederholt. So bauen sich schließlich um den mittleren Achsenstachel drei aus über einander gestellten Maschen formirte, und im Winkel von 120° von einander gestellte senkrechte Wände auf, deren Außenränder dem jungen Seesternstachel eine dreikantige Form verleiht. Wir haben vorhin gesehen, dass die drei ersten horizontalen Spitzen, die an dem centralen Achsenstachel auftreten, im Sinne einer rechts gewundenen Spirale angeordnet sind. Ganz das Gleiche trifft für die Maschen zu. Auch sie ordnen sich in solcher Weise um den centralen Achsenstachel, dass man, um von der ältesten und der Basalplatte zunächst gelegenen Masche successive zu den nächst jüngeren und nächst höheren Maschen aufzusteigen, die mittlere Achse im Sinne einer rechts gewundenen Spirale umwandern muss. Auch die drei peripheren Spitzen, welche die Kanten des jungen Seesternstachels bilden, sind immer im gleichen Sinne angeordnet; immer sind sie von ungleicher Höhe, so dass ihre Spitzen nicht in eine horizontale Ebene, sondern in eine rechts gewundene Schraubenebene hineinfallen. Die hier erörterte Gesetzmäßigkeit in der Wachstumsrichtung lässt sich also kurz so ausdrücken: der Stachel wächst in einer rechtswindenden Spirale.

Die Weiterentwicklung des antiambulacralen Skelettes besteht theils in der Größenzunahme der schon vorhandenen elf Kalkplatten, theils im Hinzukommen neuer Platten. Wenn wir z. B. den jungen Seestern am 16. Tage vom Rücken her betrachten (vgl. Fig. 406 oder die schematisch gehaltene Fig. 99), so finden wir außer dem Centrale, den fünf Interradialia und den fünf Terminalia noch 15 andere Platten. Von diesen 15 neu hinzugekommenen Platten liegen fünf in der Richtung der Radien und zehn andere paarweise in der Richtung der Interradien. Die fünf in der Richtung der Radien gelegenen sind die Vorläufer einer immer größer werdenden Menge von Kalkplatten, welche sich nach und nach zwischen die elf primären Platten des Seesternrückens einschieben und am besten als intermediäre Platten zu bezeichnen sind; sie bilden später am erwachsenen Seesterne die Hauptmasse des dorsalen Kalkskelettes der Scheibe und der Arme. Vergleichend-anatomisch viel wichtiger scheinen mir die fünf Paare von Skelettstücken zu sein, die wir bei unserem 16tägigen Seesterne in den Interradien finden. Sie schließen sich an den adoralen Rand der primären Interradialia an und behalten diese Lage durch die nächsten zwei bis drei Wochen hindurch. Dann erst werden auch sie von den primären Interradialien getrennt durch die Zwischenlagerung intermediärer Skeletttafeln.

Wenn es, wie kaum zu bezweifeln, richtig ist, dass die primären Interradialia der Seesterne homolog sind mit den Genitaltafeln der Echinoideen, so eröffnet sich auch für jene fünf Paare von Skeletttafeln, die am adoralen Rande der Interradialia des Seesternes auftreten, eine Vergleichung — sie entsprechen nach ihrer Lagerung den paarigen Interambulacralplatten der Echinoideen, stellen gewissermaßen ein erstes Paar von Interambulacralplatten dar. Adoralwärts von ihnen, auf der Bauchseite des jungen Seesternes finden wir in jedem Interradius noch eine vorher nicht vorhandene Skelettplatte. Dieselbe liegt genau in der Medianebene des Interradius und lässt sich in ihrer ersten Anlage schon am 13. Tage wahrnehmen (vgl. Fig. 97). Sie liegt ferner über der interradiären Berührungsstelle der ersten Wirbelstücke. Sie ist die Anlage desjenigen Skelettstückes, welches man bei erwachsenen Seesternen stets an dieser Stelle findet und welches neuerdings von VIGUIER¹ unter dem, wie ich aus einander gesetzt habe², sehr unglücklich gewählten, Namen »Odontophor« von einer ganzen Menge von Arten abgebildet und beschrieben worden ist. Im Gegensatze zu meiner früheren Auffassung, wonach dieses Skelettstück als die erste intermediäre Skelettplatte bezeichnet werden müsste, bin ich jetzt zu der Ansicht gelangt, dass dasselbe mit den vorhin besprochenen paarigen Interambulacralplatten in eine Reihe gehöre und demnach als unpaare Interambulacralplatte aufzufassen sei. Wir sehen ja auch bei Echinoideen die Reihe der Interambulacralplatten in vielen Fällen, so bei den Spatangiden und Clypeastriden³ am Peristom mit einer unpaaren Platte beginnen, auf welche dann erst weiter aboralwärts die paarigen Interambulacralplatten folgen.

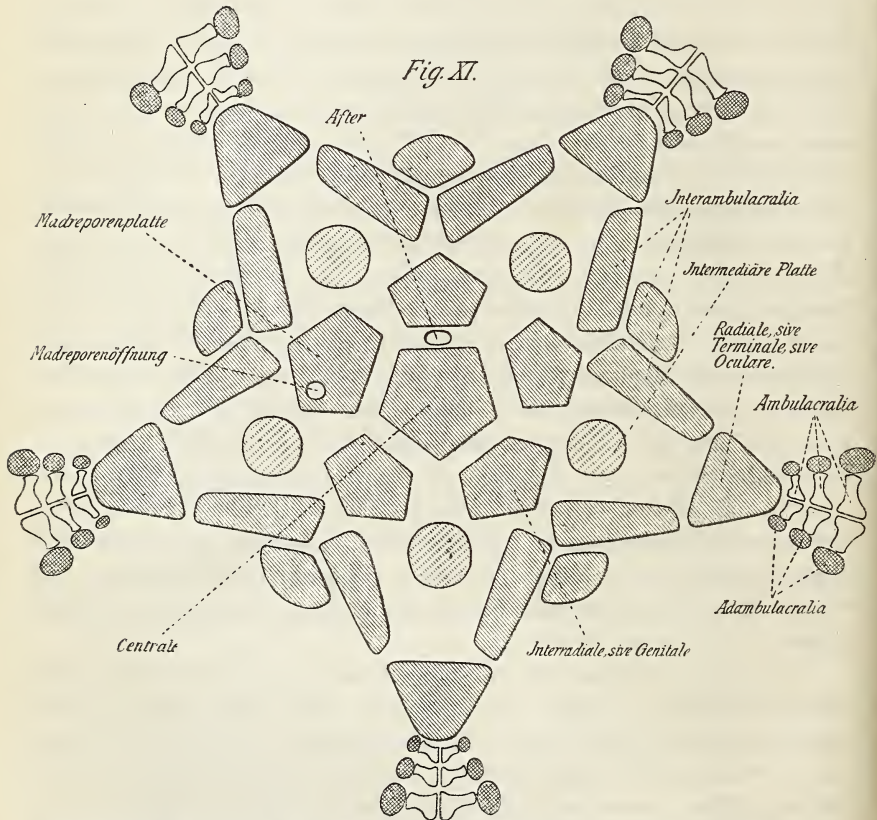
Betrachten wir nun die Weiterentwicklung der ambulacralen Skeletttheile, so haben wir auch jetzt, am 16. Tage, noch in jedem Ambulacrum nur zwei Paare von Wirbelstücken, deren erste Anlage wir ja früher kennen gelernt haben. Sie sind jetzt oberhalb des radiären Wassergefäßes paarweise in Berührung und gelenkige Verbindung mit einander gekommen. Rechts und links von dem radiären Wassergefäße entwickeln die jungen Wirbelstücke einen ventralwärts gerichteten Fortsatz, an welchen sich der untere Quermuskel der Wirbel ansetzt; dieser untere Quermuskel ist am ersten Wirbel schon am 13. Tage zu erkennen (vgl. Fig. 97). Die ersten Wirbelstücke verbinden sich aber auch in den

¹ VIGUIER, Anat. comparée du squelette des Stellérides 1879. Arch. zool. expér. et gén. T. 7.

² Das Mundskelett der Asterien und Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. p. 673. (Morph. Stud. Bd. II. p. 11.)

³ Vgl. LOVÉN, Études sur les Échinoidées.

Interradien, nachdem sie sich dort bis zur Berührung einander genähert haben, durch einen Muskel mit einander. Später verschmelzen das erste und zweite Paar der Wirbelstücke mit einander und bilden den sog. ersten Wirbel der erwachsenen Asterie, wie ich das bei einer früheren Gelegenheit¹ des Näheren beschrieben habe. In die feste Verbindung des



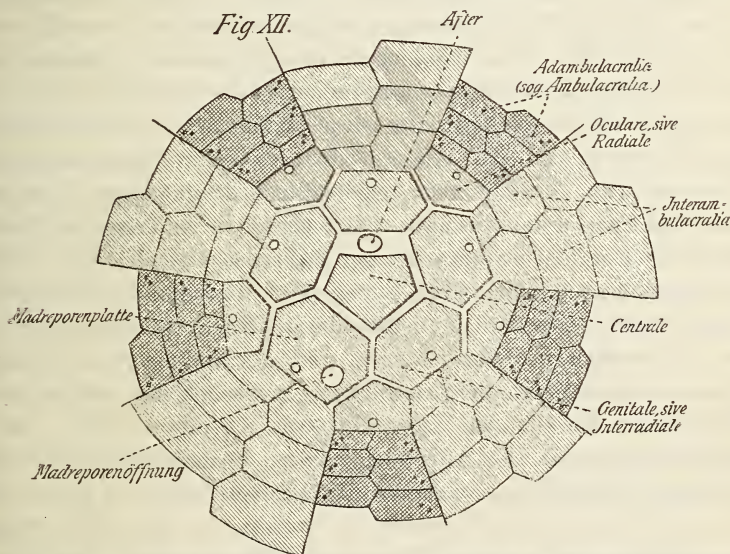
Übersicht über das Skelett eines Seesternes vom Rücken gesehen; die ventralen Skelettstücke der Ambulacralrinnen sind in die Figur im Anschluss an die Terminalia eingetragen.

ersten und zweiten Ambulacralstückes zur Bildung des »ersten« Wirbels geht aber noch eine andere Skelettplatte ein, nämlich die erste Adambulacralplatte. Schon im Stadium des 16tägigen Seesternes sind zwei Paare von Adambulacralplatten angelegt (vgl. Fig. 98), von denen das erste Paar dem lateralen Ende der ersten Ambulacralstücke anliegt und das zweite Paar dem lateralen Ende der zweiten Ambulacralstücke.

¹ Beiträge zur Anat. d. Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 110. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 161.)

In älteren Stadien bemerkt man an der adoralen Seite der Terminalplatte eines jeden Armes die Anlage eines dritten Paares von Adambulacralplatten; untersucht man dann noch genauer, so findet man, dass dann stets weiter in der Tiefe das dritte Paar der Ambulacralstücke angelegt ist. Ambulacralia und Adambulacralia entstehen also so, dass sie immer am adoralen Rande des Terminale ihren Ursprung nehmen.

Ich habe oben wahrscheinlich zu machen gesucht, dass bestimmte Platten des Seesterne sich mit den Interambulacralplatten der Seeigel vergleichen lassen. Auch die »Ambulacralplatten« der Seeigel scheinen



Übersicht über das Skelett eines regulären Seeigels zum Vergleich mit dem Skelett eines Seesterne (Fig. XI); der Interradius des Afters (= Interradius des ambulacralen Schlusses) ist als vorderer angenommen.

mir bei dem Seesterne ihre ganz bestimmten Homologa zu haben, aber nicht, wie von manchen Autoren angenommen wird, in den Ambulacralplatten der Seesterne, sondern in deren Adambulacralplatten. Die weitere und eingehendere Begründung meiner Auffassung, dass die »Ambulacralplatten« der Seeigel homolog sind mit den Adambulacralplatten der Seesterne und, wie ich hinzufügen will, auch mit den Seitenplatten am Arme der Ophiuren würde über die nächste Aufgabe dieser Abhandlung zu weit hinausführen. Ich beschränke mich also hier auf die im Vorstehenden gegebene Andeutung und erlaube mir nur noch meine Auffassung der Homologien zwischen den Skeletttafeln der Echinoideen und Asterien in den beiden Fig. XI und XII übersichtlich zu fixiren. Es geht daraus hervor, dass

wir für alle Sorten von Skeletttafeln der Echinoideen bei den Asterien Homologa finden. Es fehlen aber den Echinoideen die Ambulacralia und die intermediären Platten des Seesternes. Indessen sind wahrscheinlich die Aurikulen der Echinoideen aus einer Umbildung von Ambulacralstücken abzuleiten und die intermediären Platten des Seesternes finden sich in den Platten angedeutet, welche bei den meisten erwachsenen Seeigeln an die Stelle des Centrale treten.

2) Der Darmkanal. Wie ich schon oben p. 59 erwähnte, bricht der Mund des jungen Seesternes erst am 13. oder 14. Tage nach außen auf, so dass also an den ersten Tagen, welche unmittelbar auf die Metamorphose folgen, eine Verbindung des Darmkanals mit der Außenwelt nicht vorhanden ist. Die anfänglich dreibuchtige Form des Munddarmes und die ziemlich konstanten Lagebeziehungen der drei Buchten zu den fünf radiären Wassergefäßen habe ich gleichfalls schon früher erwähnt. Sobald der Munddarm sich außen geöffnet hat und in Funktion getreten ist, bemerkt man an Stelle jener regelmäßigen dreibuchtigen Form eine je nach dem Kontraktionszustande sehr wechselnde und regellose Faltenbildung der Munddarmwandung. Der äußere Kontur des Munddarmes ist dann gewöhnlich genau kreisförmig. Der After bildet sich später als die Mundöffnung, gewöhnlich am 15. oder 16. Tage. Derselbe liegt stets in dem Interradius des Larvenorganes und des ambulacralen Schlusses und zwar an dem Rande der Centralplatte, zwischen ihr und der Interradialplatte des betreffenden Interradius (vgl. Fig. 99 und 106). Da wo die Darmwandung an den After sich ansetzt, buchtet sie sich im Laufe der dritten Entwicklungswoche aus und bildet so die Anlage für einen interradiären Blindsack, welcher an dem sechs Wochen alten Seesterne, die in Fig. 107 dargestellte Form besitzt. Wo im ausgebildeten Seesterne mehrere interradiäre Blindsäcke vorkommen, dürfen wir annehmen, dass sie durch Seitenbuchten dieses erst angelegten interradiären Blindsackes entstehen. Die fünf Buchten, welche wir während der Metamorphose an dem Haupttheile des Darmes auftreten sahen, entwickeln sich lebhaft weiter und werden schon nach wenigen Tagen lange Blindsäcke, die sich an ihrer Spitze gabeln und so die Anlage für die fünf Paare radiärer Blindsäcke bilden, wie wir sie von den erwachsenen Seesternen kennen. Den Beginn der Gabelung einer jeden der fünf primären Darmbuchten zeigt Fig. 107 von einem sechswöchentlichen Sterne. In diesen Stadien bemerkt man auch bindegewebige Fäden und Stränge, welche von der Körperwand an den Darm herantreten, um denselben in seiner Lage zu halten. Diese Mesenterialfäden treten theilweise als einzelne Fäden ohne bestimmte Regelmäßigkeit manchmal schon an den Larven vor und während der Metamorphose

auf (vgl. z. B. Fig. 38 und 40); zum anderen Theile aber entwickeln sie sich in regelmäßiger Weise zwischen den fünf primären Darmbuchten, als je ein bandförmiger Strang, welcher den Darm in der Richtung eines späteren Interradius an die Körperwand befestigt (vgl. Fig. 73, 74, 75, 89 und 90).

3) Das Wassergefäßsystem. An dem Ringkanale des Wassergefäßsystemes findet man bei jungen Asterinen, welche etwa fünf Wochen alt sind, die Anlagen der TIEDEMANN'schen Körperchen in Gestalt kleiner Aussackungen, von welchen in jedem interradialen Bezirke ein Paar an der adoralen Wandung des Wassergefäßringes ansitzt. Es wird dadurch auch entwicklungsgeschichtlich bewiesen, dass die schon aus anatomischen Gründen von mir¹ bestrittene Auffassung SEMPER's², wonach die TIEDEMANN'schen Körperchen ursprünglich Anhangsgebilde des Blutgefäßringes sein sollen, unhaltbar ist. — Die Füßchen des jungen Seesternes erhalten sehr rasch in allen Hauptzügen diejenige Organisationsstufe, in welcher wir sie am erwachsenen Seesterne zu finden gewohnt sind. Anfänglich besitzen sie noch keine Saugscheibe an ihrer Spitze, aber schon in der fünften und sechsten Woche sind deutliche Saugscheiben vorhanden. In ihrer Wandung entwickelt sich eine dünne Schicht von Längsmuskelfasern. An ihrer Ursprungsstelle aus dem radiären Wassergefäße erkennt man bei 13tägigen Larven eine Einschnürung (vgl. Fig. 97) als erste Andeutung der Taschenventile, die man schon von der vierten Woche an an dieser Stelle findet. Bei fünf Wochen alten Seesternen sind auch die Füßchenampullen vorhanden und in ihrer Wandung mit einer deutlichen Muskelschicht ausgestattet.

4) Das Nervensystem. Ebenso wie wir einen ringförmigen Epithelwulst aus seiner tieferen Zellschicht die Anlage für den Nervenring bilden sahen, verdickt sich auch das Epithel über dem radiären Wassergefäße und lässt hier aus seiner tieferen Schicht den radiären Nerven aus sich hervorgehen. Die Anlage für den radiären Nerven geht adoralwärts unmittelbar über in die Anlage des Nervenringes und setzt sich aboralwärts bis auf den Fühler fort. Bevor sie aber den Fühler erreicht, schwillt sie dicht vor der Basis des letzteren an und erzeugt so die erste Andeutung des nervösen Polsters, in welchem sich die Augen des ausgebildeten Seesternes befinden (vgl. Fig. 96). Schon am 14. Tage bemerkt man in diesem Polster ein junges Auge in Gestalt eines äußerst kleinen trichterförmigen lebhaft rothen Pigmentfleckes; die Spitze

¹ Beiträge zur Anat. d. Asteriden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 144. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 162.)

² SEMPER, Holothurien. p. 148.

des Trichters ist nach innen gerichtet und die nach außen gerichtete Öffnung desselben umschließt einen ungemein kleinen hellen Körper, über dessen Beschaffenheit ich auch mit Anwendung von Reagentien und stärksten Vergrößerungen nichts Näheres ermitteln konnte. Der Fühler unterscheidet sich stets dadurch von den Füßchen, dass er an seiner Spitze niemals eine Saugscheibe erhält und auch eine nur geringe Ausstreckungsfähigkeit besitzt, während die Füßchen sich oft bis zu einer Länge ausstrecken, die dem Durchmesser des ganzen jungen Sternes gleichkommt.

5) Das Blutgefäßsystem. Von dem Blutgefäßsysteme habe ich noch nachzutragen, dass sich der orale Blutgefäßring, der ja eben so wenig wie der Wassergefäßring von Anfang eine geschlossene Ringform, sondern die Gestalt eines Bogens besitzt, sich gleichzeitig mit dem Schlusse des Wassergefäßringes zu einem den Mund umkreisenden Ringe schließt. Der Ring des Blutgefäßsystemes hat einen etwas kleineren Radius als der Wassergefäßring, so dass man ihn oft bei ventraler Ansicht des jungen Seesternes am inneren Rande des Wassergefäßringes erkennen kann; häufig aber wird er bei dieser Ansicht ganz oder theilweise vom Wassergefäßringe verdeckt und kann dann erst auf Schnitten gesehen werden. — Die Anlage des aboralen Blutgefäßringes habe ich nicht erkennen können; meine ältesten Seesterne hatten ein Alter von sieben Wochen, besaßen aber noch keine Spur des aboralen Blutrings, wenigstens konnte ich trotz aller darauf gerichteten Bemühungen Nichts finden, was ich als Anlage des aboralen Blutrings hätte ansprechen können. Derselbe scheint demnach erst in späterem Jugendalter gebildet zu werden. — Die konstante Lagerung des Centralblutgeflechtes in Bezug auf den Steinkanal lässt sich bei den jungen Seesternen mit Leichtigkeit konstatiren.

6) Die Körperwand. So weit die Körperwand Skeletttheile umschließt, verweise ich auf das oben über das Skelett des jungen Seesternes Gesagte. Das äußere Epithel des Körpers trägt auch beim jungen Seesterne noch aller Orten dieselbe feine Wimperbekleidung, welche von der Blastula und Gastrula an durch alle Entwicklungsstadien hindurch vorhanden ist. — An der Innenseite der Körperwand bildet sich von der dritten Woche an in jedem Interradius eine Leiste, welche in die Körperhöhle vorspringt und bekanntlich an derselben Stelle bei allen ausgebildeten Seesternen vorhanden ist. Diese fünf sogenannten interradiälen oder interbrachialen Septen beginnen ventralwärts über dem unpaaren und interambulacralen Skelettstücke und verlieren sich, allmählich auslaufend, an der dorsalen Wand des Seesternes. Es ist von den erwachsenen Seesternen bekannt, dass eines

dieser fünf interradialen Septen dadurch ausgezeichnet ist, dass es aus zwei neben einander stehenden Wänden besteht, zwischen welchen Steinkanal und Centralblutgeflecht liegen. Ganz dasselbe Verhalten zeigt auch schon eine junge *Asterina* von sechs Wochen (vgl. Fig. 107). Die vorhergehenden Entwicklungsstadien aber lehren, dass die eine jener beiden Wände nichts Anderes ist als eine Umbildung des Larvenmesenteriums, während die andere Wand allein den einfachen Septen in den vier übrigen Interradien entspricht. Wenn man den Seestern vom Rücken betrachtet, so liegt in dem Interradius des Steinkanals das eigentliche interradiäre Septum links von dem Steinkanal, die Wandung aber, welche aus dem Larvenmesenterium entstanden ist, liegt rechts vom Steinkanal. Das »doppelte« Septum im Interradius des Steinkanals bei den erwachsenen Asterien ist also nicht etwa so von den einfachen Septen, wie sie in den vier übrigen Interradien liegen, abzuleiten, dass man eine Spaltung oder Verdoppelung eines einfachen Septums anzunehmen hat, sondern es ist nur scheinbar »doppelt« und besteht in Wirklichkeit aus dem Homologon der übrigen Septen und einer aus dem Larvenmesenterium entstandenen Wandung.

Damit beschließe ich die Besprechung der wichtigsten Entwicklungszustände, welche sich in den ersten Wochen des Jugendlebens bei der *Asterina squamata* abspielen. Nur von einem einzigen Organsysteme lassen sich auch bei den siebenwöchentlichen Jungen noch gar keine Spuren nachweisen; es sind das die Geschlechtsorgane. In dieser Hinsicht lassen meine Untersuchungen eine vollständige Lücke, da ich meine Züchtungen nicht länger als bis zum Ende der siebenten Woche fortsetzen konnte.

VIII. Allgemeines über den Entwicklungsmodus der *Asterina* im¹ Vergleiche zu demjenigen anderer Echinodermen.

Die Entwicklungsgeschichte der *Asterina*, wie ich sie im Vorstehenden mitgeteilt habe, fordert zu einem Vergleiche mit den Entwicklungsweisen anderer Echinodermen auf. Die nahen Beziehungen, welche die Entwicklung der *Asterina* zu derjenigen von *Echinaster sanguinolentus* und *Asteracanthion Mülleri* besitzt, habe ich schon weiter oben mehrfach hervorgehoben. Derselbe Entwicklungsmodus scheint nach den kurzen Mittheilungen von KOREN und DANIELSEN¹ und M. SARS² auch bei *Pteraster militaris* vorzukommen. Leider besitzen wir von all' diesen Arten nur eine Kenntniss der äußeren Formentwicklung, während die innere Organi-

¹ Fauna littoralis Norvegiae. II. Bergen 1856. p. 55—59. Pl. VIII.

² Oversigt af Norges Echinodermes. Christiania 1864. p. 57—62. Tab. VI, Fig. 3 bis 13.

sation nur sehr unvollständig bekannt ist. Die einzigen Beobachtungen darüber rühren von JOH. MÜLLER her und beziehen sich auf *Echinaster sanguinolentus* (= *Sarsii* M. & Tr.)¹. Es lässt sich aber aus ihnen nicht mehr als der ganz allgemeine Eindruck gewinnen, dass auch bezüglich der inneren Organisation die Entwicklung des *Echinaster* sich sehr eng an diejenige von *Asterina* anschließt. Wie unzulänglich im Übrigen die JOH. MÜLLER'schen Angaben sind, geht am besten daraus hervor, dass er den *Echinaster*larven einen Mund und Schlund ganz abspricht und auch den Rückenporus, der sicher auch bei ihnen vorhanden sein wird, nicht erkannt hat. Mir scheint, dass eine erneuerte eingehende Untersuchung der Entwicklung von *Echinaster sanguinolentus*, *Asteracanthion Mülleri* und *Pteraster militaris* in allen Hauptpunkten Übereinstimmungen mit *Asterina* ergeben wird.

Andere Seesterne entwickeln sich bekanntlich in der Weise, dass bei ihnen zunächst das als *Bipinnaria* bezeichnete Larvenstadium auftritt, welches sich dann entweder direkt, so ist es bei der von METSCHNIKOFF² beobachteten Form der Fall, in den Seestern umwandelt oder aber erst die *Brachiolaria*form annimmt, um dann aus dieser in den Seestern überzugehen. Die *Brachiolaria* ist durch den Besitz eines dreiarmligen Haftapparates gekennzeichnet, welcher, wie ich früher bemerkte, dem Larvenorgan von *Asterina gibbosa*, *Echinaster sanguinolentus*, *Asteracanthion Mülleri* und *Pteraster militaris* homolog ist. Die Aufeinanderfolge des *Brachiolariastadiums* auf das *Bipinnariastadium* ist namentlich durch HENSEN³ und GREEFF⁴ von *Asteracanthion rubens* und durch AGASSIZ⁵ von *Asteracanthion pallidus* bekannt geworden. Die *Bipinnaria* unterscheidet sich dadurch von der *Brachiolaria*, dass bei ihr das Homologon des Larvenorganes der *Asterina* überhaupt nicht vorhanden ist. Die *Bipinnaria* und *Brachiolaria* haben das Übereinstimmende und sie von der *Asterinalarve* Unterscheidende, dass sie an eine pelagische Lebensweise angepasst sind. Bei ihnen ist nämlich an Stelle des auch hier anfänglich, jedoch bei *Asterina* die ganze Entwicklung hindurch vorhandenen allgemeinen Wimperkleides eine Wimperschnur ausgebildet, welche den freien Rand besonderer Körperanhänge überzieht. Derartige von einer Wimperschnur umsäumte Körperanhänge fehlen bei *Asterina* ganz und gar. Die die Wimperschnur tragenden Körperanhänge der *Bipinnarien* und *Brachiolarien* sind nicht etwa selbst besondere Schwimmwerkzeuge, die wie

¹ Sechste Abhandlung. 1853. p. 9—11. Taf. I, Fig. 1—14.

² l. c. 1869. p. 32—40. Taf. XI und XII, A.

³ Archiv f. Naturgesch. 1863. p. 242—246, 363—364.

⁴ Vierte Mittheil. 1876. p. 34—37.

⁵ l. c. (1864) 1877. Pl. III u. IV.

Flossen wirken, sondern sie sind lediglich die Träger der Schwimmwerkzeuge, welche bei ihnen eben so gut wie bei den jungen eben auschlüpfenden Asterinalarven durch die Wimpern des Ektoderms gegeben sind. Die Seesternlarven besitzen alle sammt und sonders, wie auch alle anderen Echinoderm-larven, als Hauptbewegungsorgan, namentlich zum Schwimmen, ein Wimperkleid; dieses Wimperkleid ist anfänglich immer über den ganzen Larvenkörper verbreitet, kann sich aber später auf bestimmte Stellen, das sind die Wimperschnüre der Bipinnarien und Brachiolarien, beschränken. Außer diesem Schwimmapparate können dann noch besondere Haftorgane auftreten: Larvenorgan von *Asterina* etc., Arme der Brachiolaria. Die Brachiolaria vereinigt in ihren Charakteren die Eigenthümlichkeiten der Bipinnaria und der Asterinalarve. Die Bipinnaria lehrt, dass ein besonderes larvales Haftorgan nicht aufzutreten braucht und die Asterinalarve lehrt, dass das Wimperkleid nicht in Wimperschnüre umgewandelt zu werden braucht und dass zugleich auch die besonderen Körperanhänge, wie wir sie zur Stütze der Wimperschnüre bei Bipinnaria und Brachiolaria sehen, in Wegfall kommen können. Demnach sind also weder besondere Haftorgane noch auch Wimperschnüre und larvale Körperanhänge etwas für die Asterienentwicklung Durchgreifendes und Charakteristisches; alle diese Gebilde sind nur vorübergehende Anpassungserscheinungen an die Lebensverhältnisse der Larve. Übereinstimmend für alle ist nur die anfänglich ellipsoide Grundform mit **allseitiger** Wimperbekleidung und der Lagerung von Larvenmund und Larvenafter (= Gastrulamund) an derselben dadurch als »Vorder«- oder »Bauch«-Fläche bezeichneten Seite des Larvenkörpers. —

Bezüglich der inneren Organisation und der Vorgänge der Metamorphose zeigen alle bekannten Asterienlarven, so weit sich auf Grund der vorliegenden in Bezug auf die Metamorphose nur kärglichen und unzureichenden Beobachtungen ein Urtheil gewinnen lässt, in den wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit den Erscheinungen bei *Asterina*; die eine tiefgreifende Differenz, in welcher nach METSCHNIKOFF die Bildung des Wassergefäßringes bei der von ihm untersuchten Asterienlarve zu *Asterina* stehen soll, existirt, wie ich oben gezeigt habe, nicht. Im Zusammenhang mit der Anpassung der Bipinnarien und Brachiolarien an das pelagische Leben steht es auch, dass bei ihnen derjenige Theil des Larvenkörpers, welcher vorzugsweise den Seestern aus sich hervorgehen lässt, so wie auch der junge Seestern selbst, auffällig viel kleiner ist als der der Resorption anheimfallende Theil des Larvenkörpers. Bei *Asterina* ist die Größendifferenz zwischen dem jungen Sterne und dem zur Resorption gelangenden Larvenorgan viel weniger auffallend. Dieses Miss-

verhältnis in der Größe zwischen dem jungen Stern und der Bipinnaria- und Brachiolarialarve lässt es begreiflich erscheinen, dass einzelne Forscher auf die Meinung kamen, der Stern verhalte sich zur Larve wie eine Knospe; er löse sich später ab, während die Larve weiter lebe und vielleicht nach einiger Zeit einen neuen Stern aus sich hervorknospen lasse. Diese Auffassung ist aber nur so lange möglich gewesen, so lange man aus der Seesternentwicklung nur Bruchstücke und auch diese nur unvollständig kannte. Jetzt aber, nach den Beobachtungen von JOH. MÜLLER, AGASSIZ und METSCHNIKOFF, wozu meine obigen Angaben über Asterina hinzukommen, noch von einer Knospung des Seesternes an der Larve sprechen zu wollen, ist rein unmöglich — dass es dennoch von einigen Seiten aus noch immer geschieht, um einer später noch einmal zu erwähnenden Vermuthung über die Abstammung der Echinodermen von Ringelwürmern zu einigem Rechte zu verhelfen, beweist nur noch, dass es Naturforscher giebt, deren Liebe zu den Erzeugnissen ihrer Phantasie mächtiger auf sie einwirkt als alle Thatsachen der Wirklichkeit. Es hat aber gar keinen Zweck sich mit jener Ansicht, die von Niemandem, der sich ernstlich mit Echinodermenentwicklung beschäftigt hat, vertreten wird, hier ausführlich und eingehend aus einander zu setzen, denn die Vertheidiger der »Knospung« des Echinoderms an der Larve werden gegen die von mir beigebrachten Thatsachen sich konsequenterweise ebenso taub und blind verhalten wie gegen meine Vorgänger. Überlassen wir also dieses Phantasiegebilde seinen Verehrern und wenden wir uns wieder thatsächlichen Dingen zu.

Wir haben vorhin nur erst Angaben zum Vergleiche herangezogen, welche sich auf andere Asterien beziehen. Bei den Ophiuren und Echinoideen begegnen wir aber noch complicirter gestalteten Larvenformen. Bei ihnen bildet sich bekanntlich ein besonderes Larvenskelett aus, das der Larve sowohl in ihrem eigentlichen Körpertheile als auch besonders in ihren die Wimperschnur tragenden Körperanhängen zur Stütze dient. Auch dieses Larvenskelett wird, wie namentlich METSCHNIKOFF gezeigt hat, bei der Umwandlung der Larve in die Ophiure oder in das Echinoid resorbirt; auch in ihm vermag ich nur eine höchst bemerkenswerthe und eigenthümliche Anpassungserscheinung zu erblicken. In allen wesentlichen Dingen aber verfolgt auch die Ophiuren- und Echinoideenentwicklung, so weit man bis jetzt darüber Kenntnisse besitzt, eine Richtung, welche auf Schritt und Tritt verwandtschaftliche Beziehungen zu den Asterien zu erkennen giebt. Was zunächst die Ophiuren anbetrifft, so stützt sich meine Ansicht, dass ihr Larvenskelett nur eine Anpassungserscheinung ist, vorzugsweise auf den Umstand, dass KROHN¹ bei einer

¹ MÜLLER's Archiv 1857. p. 369—373.

leider nicht näher bezeichneten Ophiurenart beobachtete, dass der das Ei verlassende Embryo mit einem gleichmäßigen Wimperkleide bekleidet ist und sich direkt ohne Pluteusstadium und auch ohne das Rudiment eines Larvenskelettes, wie es bei *Amphiura squamata*¹ vorkommt, zum Schlangensterne entwickelt. Hier kann natürlich von einer Knospung eben so wenig die Rede sein wie bei den Asterien. Jene von KROHN in Funchal beobachtete Ophiure scheint nach den kurzen Notizen dieses Forschers in ihrer Entwicklung die größten Ähnlichkeiten mit dem Entwicklungsmodus der *Asterina* zu besitzen² und demnach für zukünftige Untersuchungen eine besondere Aufmerksamkeit zu verdienen.

Unter den Echinoideen erreichen alle bis jetzt bekannten Larven die Pluteusform mit Wimperschnüren, mit innerem Larvenskelett, mit oder ohne Wimperepauletten, mit oder ohne Scheitelstab des Larvenskelettes. Wir kennen bis jetzt keine einfacher geformten Echinoideenlarven, obschon nach dem, was wir von Asterien und Ophiuren wissen, die Vermuthung gestattet ist, dass auch unter den Echinoideen Arten vorkommen, welche sich auf direkterem Wege, ohne dass es zur Bildung von Wimperschnüren und Larvenskelett kommt, zum Seeigel entwickeln. Es ist insbesondere zu erwarten, dass wir derartige einfachere Entwicklungsverhältnisse bei denjenigen Echinoideen auffinden werden, bei welchen eine mehr oder minder ausgeprägte Brutpflege das pelagische Pluteusstadium überflüssig erscheinen lässt. — Bezüglich der inneren Entwicklungsvorgänge wird von METSCHNIKOFF³ für die Echinoideen derselbe principielle Gegensatz in der Bildung des Wassergefäßringes gegenüber dem, was wir von anderen Echinodermen wissen, behauptet, wie bei den Asterien. Ich besitze allerdings keine eigenen Beobachtungen über Echinoideenentwicklung, möchte aber dennoch mir die Vermuthung auszusprechen erlauben, dass neue Untersuchungen bei den Echinoideen die Unhaltbarkeit der METSCHNIKOFF'schen Ansicht in ähnlicher Weise darthun werden wie es für die Asterien durch Sars, GÖTTE und mich geschehen ist; ich will nur darauf hinweisen, dass METSCHNIKOFF die »Durchbrechung« der Wassergefäßanlage durch den neuentstehenden Schlund des jungen Seeigels eben so wenig direkt beobachtet hat wie bei den Asterien.

¹ Vgl. KROHN, MÜLLER'S Archiv 1851. p. 338. Taf. XIV, Fig. 4. — M. SCHULTZE, MÜLLER'S Archiv 1852. p. 37. Taf. I. — METSCHNIKOFF, l. c. 1869. p. 43—20. Taf. III B, IV.

² So sagt KROHN l. c. p. 370: »An der Umbildung in den Stern theilnimmt sich zunächst nur die massive, beim Schwimmen nach hinten sehende Abtheilung des Embryoleibes, der übrige Theil wird nachgehends verbraucht, schwindet so immer mehr und geht zuletzt ganz ein.«

³ l. c. 1869. p. 45, 60.

In der Entwicklungsgeschichte der Holothurien beschränkt sich die Bildung eines Larvenskelettes auf einige kugelige oder rädchenförmige Kalkgebilde, in denen man Rudimente eines Larvenskelettes um so eher erblicken kann als auch sie durchaus nicht bei allen Holothurien vorkommen und bei der Metamorphose resorbiert werden. Die Holothurien scheinen mir ganz besonders geeignet zu sein um meine Auffassung zu stützen, dass die verschiedenen Formen des Wimperapparates der Echinodermenlarven: Wimperschnüre, Wimperepauletten, Wimperschöpfe, Wimperreifen, keine allgemeinere Bedeutung für den Typus des sich entwickelnden Echinoderms besitzen, sondern dass ihnen als Anpassungserscheinungen an bestimmte Lebensverhältnisse nur eine auf kleinere Echinodermengruppen beschränkte Bedeutung zukommt, dass ferner namentlich dann, wenn es sich um die Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen der Echinodermen zu anderen Gruppen des Thierreiches handelt, jene Wimperapparate so wie die sie tragenden und stützenden Körperanhänge und Larvenskelette keinen Werth haben. Wir haben bei den Holothurien stets beginnend mit einem allseitig bewimperten Larvenstadium entweder direkte Entwicklung, wie bei »*Psolinus brevis*«, *Phyllophorus urna*¹ und den vielleicht zu *Holothuria tremula* gehörigen Eiern², oder aber indirekte Entwicklung, bei welcher sich eine Wimperschnur, sog. Auricularien, oder Wimperreifen, sog. tonnenförmige Puppen, ausbilden. Bei den Auricularien der *Synapta digitata* folgt auf das Auriculariastadium ein tonnenförmiges Stadium mit fünf Wimperreifen. Bei *Cucumaria Planci* wird das Auriculariastadium übersprungen und es bildet sich sofort aus der allseitig bewimperten primären Larvenform die tonnenförmige Gestalt. Vergleicht man das Tonnenstadium der *Cucumaria* mit dem der *Synapta*, so zeigen sich so große fundamentale Differenzen, dass man sofort erkennt, dass man es auch hier mit keiner auch nur für den Typus der Holothurien signifikanten und descendenztheoretisch verwertbaren Larvenform zu thun haben kann. Das Tonnenstadium der *Synapta* hat, wie gesagt, fünf Wimperreifen; Mund und sämtliche Tentakel liegen nach vorn von dem ersten, vordersten Wimperreifen, der After aber liegt zwischen dem vierten und fünften Wimperreifen³. Ganz anders bei *Cucumaria Planci*. Hier haben wir

¹ KOWALEVSKY. 1864.

² KOREN und DANIELSEN, *Fauna littoralis Norvegiae*. II. 1856. p. 47—54. Tab. VII u. VIII.

³ cf. JOH. MÜLLER, Dritte Abhandlung. 1850.

ein vorderes Wimperfeld, dann folgen vier Wimperkränze und zu hinterst wieder ein kleines Wimperfeld¹. Der Mund liegt zwischen vorderem Wimperfeld und dem ersten der vier Wimperreifen; die fünf primären Tentakel sind so angeordnet, dass zwei von ihnen rechts und links vom Munde, zwei andere zwischen erstem und zweitem Wimperreifen, und der fünfte zwischen zweitem und drittem Wimperreifen sich erheben; der After endlich liegt hinter dem letzten vierten Wimperreifen in dem kleinen hinteren Wimperfelde. Die Ähnlichkeit zwischen dem Tonnenstadium, welches sich aus dem Auriculariastadium der Synapten entwickelt, und der tonnenförmigen Larve der *Cucumaria Planci* scheint mir hiernach eine rein äußerliche zu sein.

Werfen wir schließlich noch einen Blick auf die Crinoideen, so treffen wir bei der einzigen bezüglich ihrer Embryologie bekannten Form, *Antedon rosacea*, eine anfänglich allseitig bewimperte Larve, die dann eine tonnenförmige Gestalt mit vier Wimperreifen annimmt. Die Beziehung der vier Wimperreifen zum Gastrulamund (Larvenafter) und Larvenmund ist aber hier wieder eine andere als bei den tonnenförmigen Stadien der Holothurien. Der Gastrulamund liegt zwischen drittem und viertem Wimperreif und der Larvenmund zwischen erstem und zweitem².

Wenn wir Alles zusammenfassen, was wir überhaupt über die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen wissen, so haben wir überall einen Entwicklungsmodus, den man als eine Metamorphose bezeichnen muss. Die Grundform der Larve ist ein Ellipsoid, welches auf seiner Oberfläche allseitig bewimpert ist und an einer Seite hinter einander eine Mundöffnung und eine aus dem Munde der durch Einstülpung entstandenen Gastrula hervorgegangene Afteröffnung besitzt. Durch Anpassung an besondere Lebensverhältnisse sind aus dieser Grundform verschiedenartig gestaltete Larven (*Bipinnaria*, *Brachiolaria*, *Pluteus*, *Auricularia*, tonnenförmiges Stadium, Larven mit Haftorganen) entstanden, die wir als sekundäre Larvenformen jener primären Grundform gegenüber stellen können. Das ausgebildete Echinoderm entsteht entweder sofort aus der primären Larve oder aber erst aus einer sekundären Larvenform, ja es kann sogar auf die eine sekundäre Larvenform erst noch eine zweite sekundäre Larvenform folgen (z. B. *Bipinnaria* — *Brachiolaria*; *Auricularia* — tonnenförmiges Stadium), bevor das Echinoderm gebildet wird. Die Umbildung der Larve in das Echinoderm erleidet aber durch die Einschiebung sekundärer Larvengestalten in den Entwicklungsgang keine durchgreifenden Abänderungen. Die Vor-

¹ cf. SELENKA, Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1876. Taf. XII, Fig. 23, 25.

² Vgl. GÖTTE, l. c. Taf. XXVII, Fig. 27, 28.

gänge, durch welche sich die primäre Larve in das Echinoderm verwandelt, sind nach Allem, was wir wissen, wesentlich dieselben, durch welche aus einer sekundären Larve das Echinoderm entsteht, nur kommt bei den letzteren hinzu, dass die Metamorphose verbunden ist mit einer Resorption gerade derjenigen Larventheile, welche aus der primären Larve eine sekundäre gemacht hatten. Die sekundären Larvencharaktere sind also nicht etwa Vorläufer bestimmter Organe des Echinoderms, sind nicht gewissermaßen in das Larvenleben anticipirte Eigenthümlichkeiten des Echinoderms, sondern sind Anpassungserscheinungen, die lediglich dem Larvenleben angehören, die verschwinden, sobald das Larvenleben aufhört, und die im Übrigen die wesentlichen Vorgänge in der Umbildung der primären Larve in das Echinoderm unbeeinflusst lassen. Diese letzteren besitzen bei allen Echinodermen die typische Eigenthümlichkeit, dass sie sich an die Symmetrieverhältnisse der Larve nicht anschließen, sondern in asymmetrischer, aber, wie wir bei *Asterina* des Näheren gesehen haben, darum doch nicht regelloser Weise, die Larve in das Echinoderm überführen. Ob die Gesetzmäßigkeiten dieses asymmetrischen Aufbaues für alle Echinodermen ganz dieselben sind, oder ob sie bei den einzelnen Echinodermengruppen verschieden sind und in welchem Grade — das sind Fragen von hohem Interesse für die Morphologie. Sie zu beantworten wird aber noch eine Reihe von Untersuchungen über die Metamorphose anderer Echinodermen nöthig sein. Es scheint mir aber schon ein kleiner Fortschritt dadurch gegeben zu sein, dass wir an der Hand der für *Asterina* nachgewiesenen Gesetzmäßigkeiten in der Metamorphose in den Stand gesetzt sind, bestimmte Fragen formuliren zu können.

Im Zusammenhang mit der oben schon von mir als gänzlich haltlos bezeichneten und einer ernsthaften Erörterung nicht mehr werthen Ansicht, dass das Echinoderm als Knospe an der Larve entstehe, oder wie man zu sagen pflegt, aufgeammt werde, steht die von HAECKEL¹ auch neuerdings wieder mit gewohnter Lebhaftigkeit verfochtene Hypothese, dass die Echinodermen Thierstöcke seien, deren Einzelindividuen von Anneliden-ähnlichen Urformen abstammen. Wenn wir hier absehen von der HAECKEL'schen Behauptung einer verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Echinodermen und Anneliden, für welche ich nebenbei gesagt nirgends irgend einen Beweis zu finden vermag, und uns nur zu dem anderen Theile seiner Hypothese wenden, dass die Echinodermen

¹ Die Kometenform und der Generationswechsel der Echinodermen. Diese Zeitschrift. XXX. Bd. Supplem. p. 424—445. Taf. XX.

Thierstücke seien, so ist zunächst einmal zu bemerken, dass diese Ansicht in ihrer allgemeinen Form gar nicht erst von HAECKEL herrührt, sondern viel älter ist; dieselbe findet sich schon bei DUVERNOY¹ und GAUDRY²; ja sogar schon CUVIER³ lässt Andeutungen dieser Auffassung durchblicken. Es wird der DUVERNOY-HAECKEL'schen Ansicht zwar von den Schülern HAECKEL's eine besondere Geistreichigkeit nachgerühmt und selbst in Konversationslexiken die »geistvolle Anschauung« HAECKEL's vorgetragen — nur schade, dass eine »geistreiche« Anschauung darum noch keine richtige Anschauung ist. Um den größeren oder geringeren Grad von »geistreich« handelt es sich ja hier überhaupt nicht, sondern nur um richtig oder unrichtig. HAECKEL behauptet nun des Näheren, die Entwicklung der Echinodermen sei überhaupt keine Metamorphose, sondern ein Generationswechsel, die Larve sei die Ammengeneration, an welcher die geschlechtliche Generation durch Knospung entstehe, jeder Arm eines Seesternes entstehe durch eine besondere Knospe und durch die Verbindung dieser die Individuen darstellenden Knospen bilde sich der Seestern. Er behauptet seinen Lesern, dass alle Thatsachen der Ontogenie mit dieser Auffassung im schönsten Einklang ständen. Dem gegenüber ist es doch an der Zeit endlich einmal darauf hinzuweisen, dass auch nicht einer von allen Forschern, die sich mit Echinodermenentwicklung eingehend beschäftigt haben, irgend eine Thatsache feststellen konnte, die zu Gunsten der HAECKEL'schen Behauptungen spricht. Nur bei geradezu erstaunlicher Ignorirung alles dessen, was JOH. MÜLLER, SARS, KOREN & DANIELSEN, AGASSIZ, BAUR, METSCHNIKOFF, SELENKA, GÖTTE, die sich alle mehr oder weniger bestimmt gegen einen Generationswechsel aussprechen, durch ihre Untersuchungen zu Tage gefördert haben, kann

¹ Mémoire sur l'analogie de composition et sur quelques points de l'organisation des Échinodermes. Mém. de l'Acad. des sciences de l'institut de France. T. XX. Paris 1849. p. 587: »Il résulte de ces considérations que les Échinodermes pédi-cellés, qui sont de véritables animaux rayonnés, pourraient être envisagés comme composés d'animaux symétriques, dont les corps sans tête seraient réunis dans toute leur longueur (les Oursins, les Holothuries) ou libres dans une étendue plus ou moins grande de leur partie postérieure (les Astéries)«.

² Ann. scienc. nat. 3. sér. Zoologie. T. XVI. Paris 1854. p. 355: »chaque bras d'une Stelléride correspond à un individu; une Stelléride entière correspond à un groupement d'individus«.

³ Es findet sich bei CUVIER die Bemerkung: »l'animal, que BOHADSCH nomme hydra, est absolument ovnisé comme l'une des branches d'une astérie; et une astérie n'est qu'un composé de cinq de ces hydres, réunis par la tête. Ceci nous indique l'affinité des échinodermes avec les vers«. Mémoire sur la structure interne et externe des animaux auxquels on a donné le nom des Vers. Decades philos., litt. et polit. T. V, an III (= 1795). p. 385. Neu abgedruckt in: Malacozoologische Blätter. XXV. 1878. p. 37.

man von einer durch die Ontogenie bewiesenen Knospenbildung und einem Generationswechsel bei Echinodermen sprechen. In der Ontogenie hat die HAECKEL'sche Ansicht, dass die Echinodermen durch Knospung an einer Ammengeneration entstandene Thierstücke seien, bis jetzt auch nicht den allergeringsten Boden.

Gießen, 34. December 1884.

Verzeichnis der von mir benutzten Litteratur (alphabetisch geordnet).

1. AGASSIZ, L., Über die Entwicklung eines Seesternes. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1854. p. 122—125 (übersetzt aus: The American Traveller 1848).
2. AGASSIZ, A., On the Embryology of Echinoderms. Memoirs of the American Academy. 1864. Vol. IX.
3. — Revision of the Echini. Illustrat. Catal. of the Mus. of Compar. Zool. at Harvard College, Cambridge, Mass. No. 7. 1872—74.
4. — North American Starfishes. Memoirs of the Mus. of Comp. Zool. etc. Vol. V. No. 4. 1877. (Darin wieder abgedruckt: Embryology of the Starfish; zuerst publicirt in: Contributions to the Natur. Hist. of the United States, Vol. V. December 1864.)
5. BARROIS, J., Embryogénie de l'Asteriscus verruculatus. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. par ROBIN et POUCHET. 1879. p. 4 (Separatabdruck, 8 Seiten mit 2 Tafeln).
6. BAUR, ALBERT, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Drei Abhandlungen. Zweite Abhandl.: Metamorphose und Entwicklung der Synapta digitata. Dresden 1864. Auch in: Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Vol. XXXI. Dresden 1864.
7. BENEDEN, P. J. VAN, Sur deux larves d'Echinodermes de la côte de l'Ostende. Bull. Acad. roy. de Belgique. T. XVII. 1850. p. 508—515.
8. BERGH, R. S., Bidrag til Opfattelsen af Klevning og Kimbladdannelse hos Echini-derne. Vidensk. Meddelels. fra den naturh. Foren. i Kjøbenhavn 1879—80. p. 255—264.
9. BUSCH, W., Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1851.
10. CUVIER, G., Mémoire sur la structure interne et externe des animaux auxquels on a donné le nom des Vers. Décades philos., litt. et polit. T. V, an III (= 1795). p. 385. (Auch in: Malacozoologische Blätter. XXV. 1878. p. 37.)
11. DESOR, E., Über die Entwicklung der Asterien. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1849. p. 79—83. Taf. II, Fig. 1—12 (übersetzt aus: Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. 1848).

12. DUVERNOY, Mémoire sur l'analogie de composition et sur quelques points de l'organisation des Échinodermes. Mém. de l'Acad. des scienc. de l'institut de France. T. XX. Paris 1849. p. 579—640. Pl. I—III.
13. FOL, H., Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Genève 1879. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. T. XXVI.
14. GAUDRY, ALB., Mémoire sur les pièces solides chez les Stellérides. Ann. scienc. nat. 3. sér. Zool. Paris 1854. p. 339—379. Pl. 12—16.
15. GIARD, A., Particularités de reproduction de certains Echinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux. Bulletin scientifique du département du nord. 2 Sér. 1 Année. Nr. 11. p. 296—304. 1878.
16. GÖTTE, AL., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea. Archiv f. mikrosk. Anat. XII. 1876. p. 583—648. Taf. XXV—XXVIII.
17. ——— Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Zoolog. Anzeiger. III. Jahrgang. 1880. Nr. 59. p. 324—326.
18. GREEFF, R., Über den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Dritte Mittheilung. Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförder. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg 1872. Nr. 11. p. 158—172.
19. ——— Vierte Mittheilung. Ebendort. 1876. Nr. 1. p. 34—37.
20. ——— Sechste Mittheilung. Ebendort. 1879. Nr. 4. p. 47—52.
21. HAECKEL, E., Die Kometenform und der Generationswechsel der Echinodermen. Diese Zeitschrift. Bd. XXX, Supplem. p. 424—445. Taf. XX.
22. HATSCHKE, B., Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Wien. 1880. Bd. III. p. 4—44. Taf. I—III.
23. HENSEN, V., Über eine Brachiolaria des Kieler Hafens. Archiv f. Naturgesch. 1863. p. 242—246. Nachtrag dazu. Ebendort. p. 363—364.
24. HERTWIG, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. I. 1875. p. 347—434. Taf. X bis XIII.
25. HUXLEY, TH. H., Report upon the Researches of Prof. MÜLLER into the Anatomy and Development of the Echinoderms. Ann. and Mag. Nat. Hist. 2 Ser. Vol. VIII. 1854. p. 4—49. Pl. I.
26. KOWALEVSKY, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothuriern. Mém. de l'Acad. Impér. de St.-Pétersbourg. 7. Sér. T. XI. No. 6. St.-Pétersbourg 1867.
27. KROHN, A., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Seeigellarven. Heidelberg 1849.
28. ——— Über die Entwicklung einer lebendig gebärenden Ophiure. MÜLLER's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854. p. 338—343. Taf. XIV, Fig. 4.
29. ——— Über einen neuen Entwicklungsmodus der Ophiuren. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1857. p. 369—375. Taf. XIV B.
30. LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Sur une forme nouvelle et simple du proembryon des Échinodermes (Stellérides, Asteriscus verruculatus M. et Tr.). Comptes rendus. T. 78. Paris 1874. p. 24—30. (Auch in: Archives de zool. expér. et gén. T. III. 1874. p. 18—23.)
31. LOVÉN, S., Etudes sur les Echinoidées. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar. Bdt. 11. Nr. 7. Stockholm 1875.

32. LUDWIG, H., Beiträge zur Anatomie der Crinoideen. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877. p. 253—353. Taf. XII—XIX. (Auch in: Morphol. Stud. an Echinodermen. Bd. I. p. 4—100.)
33. — Zur Anatomie des Rhizocrinus lofotensis. Diese Zeitschrift. Bd. XXIX. 1877. p. 47—76. Taf. V—VI. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 104—130.)
34. — Beiträge zur Anatomie der Asteriden. Diese Zeitschrift. Bd. XXX. 1877. p. 99—162. Taf. V—VIII. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 150—212.)
35. — Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschrift. Bd. XXXI. 1878. p. 346—394. Taf. XXIV—XXVII. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 241—289.)
36. — Über die Genitalorgane der Asterina gibbosa. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878. p. 395—400. Taf. XXVIII. (Morphol. Stud. Bd. I. p. 290—295.)
37. — Das Mundskelett der Asterien und Ophiuren; kritische und ergänzende Bemerkungen. Diese Zeitschrift. Bd. XXXII. 1878. p. 672—688. (Morph. Stud. Bd. II. p. 4—16.)
38. — Neue Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIV. 1880. p. 333—365. Taf. XIV—XVI. (Morphol. Stud. Bd. II. p. 57—89.)
39. — Über den primären Steinkanal der Crinoideen, nebst vergleichend-anatomischen Bemerkungen über die Echinodermen überhaupt. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIV. 1880. p. 310—332. Taf. XII—XIII. (Morphol. Stud. Bd. II. p. 34—56.)
40. — Über eine lebendig gebärende Synaptide und zwei andere neue Holothuriarten der brasilianischen Küste. Archives de Biologie. Vol. II. 1884. p. 44—58. Pl. III.
41. — Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiuren skelettes. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1884. p. 184—200. Taf. X—XI. (Morphol. Stud. Bd. II. p. 94—110.)
42. METSCHNIKOFF, EL., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mit 12 Taf. Mém. de l'Acad. Impér. de St.-Petersbourg. 7 sér. T. XIV. No. 8. St.-Petersbourg 1869.
43. MÜLLER, JOH., Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Sieben Abhandlungen. Berlin 1848—1855. — I. Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abhandl. d. k. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1846. Berlin 1848. Mit 7 Tafeln.
44. — II. Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Ebendort, aus dem Jahre 1848. Berlin 1849. Mit 5 Tafeln.
45. — III. Über die Larven und die Metamorphose der Holothurien. Ebendort, aus d. Jahre 1849. Berlin 1850. Mit 7 Tafeln.
46. — IV. Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Ebendort, aus d. Jahre 1850. Berlin 1852. Mit 9 Tafeln.
47. — V. Über die Ophiurenlarven des adriatischen Meeres. Ebendort, aus d. Jahre 1851. Berlin 1852. Mit 8 Tafeln.
48. — VI. Über den allgemeinen Plan in der Entwicklung der Echinodermen. Ebendort, aus d. Jahre 1852. Berlin 1853. Mit 8 Tafeln.
49. — VII. Über die Gattungen der Seeigellarven. Ebendort, aus d. Jahre 1854. Berlin 1855. Mit 9 Tafeln.
50. PHILIPPI, R. A., Neue Seesterne aus Chile. Archiv f. Naturgesch. 1870. Bd. I. p. 268—275. Taf. III, Fig. a—c.
51. SARS, M., Über die Entwicklung der Seesterne. Archiv f. Naturgesch. 1844. Bd. I. p. 169—178. Taf. VI, Fig. 4—22.

52. SARS, M., J. KOREN und D. C. DANIELSEN, Fauna littoralis Norvegiae. I. Christiania 1846. II. Bergen 1856.
53. ——— Geologiske og zoologiske Jagttagelser, anstillede paa en Reise i en Deel of Trondhjems Stift i Sommeren 1862. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. Bd. XII. Christiania 1863. p. 253—540.
54. SCHNEIDER, A., Über die Entwicklung der Echinodermen. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin im Jahre 1869. Berlin 1870. p. 4.
55. SCHULTZE, M., Über die Entwicklung von *Ophiolepis squamata*, einer lebendig gebärenden Ophiure. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1852. p. 37 bis 46. Taf. I.
56. SELENKA, E., Zur Entwicklung der Holothurien (*Holothuria tubulosa* und *Cucumaria doliolum*). Ein Beitrag zur Keimblättertheorie. Diese Zeitschrift. Bd. XXVII. 1876. p. 155—178. Taf. IX—XIII.
57. ——— Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung. Mit 3 Tafeln. Leipzig 1878.
58. ——— Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1879. p. 39—54. Taf. V—VII.
59. SEMPER, C., Reisen im Archipel der Philippinen. II. 4. Holothurien. Leipzig 1868.
60. SIEBOLD, C. TH. E. VON, Zur Anatomie der Seesterne. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1836. p. 294—297. Taf. X, Fig. 14—18.
61. STUDER, TH., Über Geschlechtsdimorphismus bei Echinodermen. Zoolog. Anzeiger 1880. Nr. 67 u. 68. p. 523—527, 543—546.
62. THOMSON, W., On the Embryology of the Echinodermata. I. Natural History Review 1863. Part II. Ebendort 1864. (Part II ist mir nicht zugänglich.)
63. ——— On the Embryogeny of *Antedon rosaceus*. Philosoph. Transact. London. Vol. 155. 1865. p. 543—544. Pl. XXIII—XXVII.
64. VIGUIER, C., Anatomie comparée du squelette des Stellérîdes. Archiv. Zool. expérîm. et génér. T. 7. 1879. p. 32—250. Pl. V—XVI.

Erklärung der Abbildungen.

Liste der allgemein gültigen Bezeichnungen (alphabetisch geordnet).

- A*₁, erstes Ambulacrale ;
- A*₂, zweites Ambulacrale ;
- Ad*₁, erstes Adambulacrale ;
- Ad*₂, zweites Adambulacrale ;
- Bl*, Anlage des Blutgefäßsystemes ;
- C*, Centrale ;
- D*, Darm ;

EC, Enterocoel;
Ect, Ektoderm;
Eh, Eihülle;
Ent, Entoderm;
Gm, Gastrulamund;
HC, Hydrocoel;
IA, Interambulacrale;
Im, intermediäre Platten;
JR1, JR2, JR3, JR4, JR5, erstes bis fünftes Interradiale;
lEC, linke Enterocoeltasche;
Lm, Larvenmund;
Ls, Larvenschlund;
M, Mesenterium;
Ms, Mesoderm;
P, Rückenporus;
rEC, rechte Enterocoeltasche;
Ss, Seesternschlund;
St, Steinkanal;
T1, T2, T3, T4, T5, erstes bis fünftes Terminale. —

Mit 1, 2, 3, 4, 5 sind die Hydrocoelbuchten und ambulacralen Armanlagen, mit I, II, III, IV, V sind die antiambulacralen Armanlagen bezeichnet.

Zur leichteren Orientirung ist an den meisten Figuren das: oben, unten, rechts, links, vorn, hinten, angegeben durch Buchstaben, die ohne Hinweisungsstriche an den Figuren stehen; es bedeutet O, oben, U, unten, V, vorn, H, hinten, L, links, R, rechts, VL, vorn links, HU, hinten unten etc. Ferner sind zum leichteren Verständnis der Figuren einzelne Haupttheile in bestimmten Farbentönen gehalten:

Blau = Wassergefäßsystem und seine Anlage;

Roth = Blutgefäßsystem;

Gelbbraun = Darm.

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Asterina gibbosa*. Die feine Wimperung der Körperoberfläche ist nur in Fig. 15 angedeutet, sonst weggelassen. Auch das Larvenorgan ist in den meisten Figuren weggelassen. Alle Abbildungen, deren Vergrößerung 110/1 oder mehr beträgt, sind mit der Camera gezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Ein Weibchen während der Eiablage mit zwei die Eier befruchtenden Männchen.

Fig. 2—9. Furchungsstadien des ersten Tages.

Fig. 2. Drei Furchungszellen sind gebildet; die beiden Zellen I, 1 sind aus der Theilung der oberen der beiden ersten Furchungszellen entstanden; II die untere etwas größere der beiden ersten Furchungszellen.

Fig. 3. Auch die untere der beiden ersten Furchungskugeln hat sich in die beiden Zellen II, 1 getheilt, von denen in der Figur nur die eine zu sehen ist, während die zweite hinter dieser liegt.

Fig. 4. Dasselbe Stadium, etwas nach links gedreht um alle vier Zellen zu zeigen.

Fig. 5. Dasselbe Stadium um eine quere Achse so gedreht, dass man von oben auf die beiden Zellen *I*, 1 blickt.

Fig. 6. Dasselbe Stadium um dieselbe Achse so gedreht, dass man von unten auf die beiden Zellen *II*, 1 blickt.

Fig. 7. Das vierzellige Stadium in einem späteren Zeitpunkte als in Fig. 3, 4, 5 und 6. Die Orientirung ist dieselbe wie in Fig. 3.

Fig. 8. Achtzelliges Furchungsstadium in derselben Orientirung wie Fig. 3 u. 7. *I*, 2 die aus den beiden Zellen *I*, 1 des vierzelligen Stadiums hervorgegangenen Zellen. *II*, 2 die aus den beiden Zellen *II*, 1 des vierzelligen Stadiums hervorgegangenen Zellen.

Fig. 9. Sechzehnzelliches Furchungsstadium. Die aus der Theilung der Zellen *I*, 2 des vorigen Stadiums entstandenen Zellen sind mit *I*, 3, die aus der Theilung der Zellen *II*, 2 des vorigen Stadiums entstandenen Zellen sind mit *II*, 3 bezeichnet. Das Ei ist im Vergleiche mit Fig. 8 so aufgestellt, dass es aus der Stellung in Fig. 8 um eine von oben nach unten gehende Achse nach rechts (oder links) um 90° gedreht ist.

Fig. 10. Durchschnitt durch die aus etwa 32 Zellen gebildete Blastula.

Fig. 11. Längsschnitt durch die eben gebildete Gastrula am zweiten Tage. *Gm*, der Gastrulamund.

Fig. 12. Dasselbe Stadium; man blickt auf den anfänglich weiten Gastrulamund.

Fig. 13. Beginn der Verengerung und Verschiebung des Gastrulamundes. Der obere Rand des Gastrulamundes legt sich lippenförmig über die Mundöffnung.

Fig. 10—13. Die Eihülle, welche in diesen Stadien noch ebenso wie vorher den Embryo umgiebt, ist in den Abbildungen weggelassen.

Fig. 14. Älteres Gastrulastadium, dessen Mundöffnung bedeutend verengt ist.

Fig. 15. Dasselbe Stadium wie Fig. 14 im Längsschnitt.

Fig. 16, 17, 18. Soeben ausgeschlüpfte Larve, vierter Tag.

Fig. 16. Ansicht von hinten.

Fig. 17. Ansicht von vorn.

Fig. 18. Ansicht von der rechten Seite.

Fig. 19. Gastrula, etwas älter als die in Fig. 15. Der Gastrulamund beginnt sich dem unteren Pole mehr und mehr zu nähern. *a*, die Übergangsstelle des cylindrischen Theiles des Gastruladarmes in den blasenförmigen. 140/1.

Fig. 20. Gastrula vom dritten Entwicklungstage. Der blasenförmige Theil des Gastruladarmes beginnt links und rechts von seiner Übergangsstelle in den cylindrischen Theil eine nach unten gerichtete Aussackung zu bilden. *a*, die beginnende Aussackung an der linken Seite. 140/1.

Fig. 21. Gastrula vom gleichen Tage wie die vorige. Die Bildung der Entero-coeltaschen ist schon etwas weiter vorgeschritten. *a*, wie in Fig. 20. 140/1.

Fig. 22. Gastrula vom vierten Tage, kurz nach dem Ausschlüpfen. Längsschnitt, der von oben und etwas hinten nach unten und vorn geht, so dass der Gastrulamund in die Schnittebene fällt. Linke und rechte Entero-coeltasche sind gebildet. 140/1.

Tafel II.

Fig. 23. Dasselbe Stadium von der linken Seite. *Lm*, die zum Larvenmunde werdende Ektodermeinstülpung. 140/1.

Fig. 24. Dasselbe Stadium von der rechten Seite. 140/1.

Fig. 25. Ansicht einer Larve vom fünften Tage von vorn und links gesehen. Im

Vergleich zu den meisten anderen Larven des gleichen Alters ist hier die Bildung der Hydrocoeltasche, *HC*, so wie die Anlage des Rückenporus, *P*, verfrüht aufgetreten; in so fern ist diese Larve abnorm. *a*, die Stelle des späteren Larvenmundes, hier verdeckt durch den Kontur des vorderen Kopflappens; *b*, Übergangsstelle des Gastruladarmes in das Enterocoel; *c*, Stelle des schon verschlossenen Gastrulamundes, dieser Verschluss ist ebenfalls im Vergleich mit anderen gleichalterigen Larven etwas verfrüht; *EC*, das Enterocoel des Larvenorganes. 140/1.

Fig. 26. Normale Larve vom Anfange des fünften Tages, von der linken Seite gesehen. *a*, Abschnürungsstelle des Gastruladarmes von dem Enterocoel; *b*, Stelle des an dem konservierten Exemplare schon nicht mehr deutlichen erkennbaren Gastrulamundes. Die linke Enterocoeltasche ist schon beträchtlich nach unten gerückt. 140/1.

Fig. 27. Querschnitt durch den unteren Körpertheil einer Larve des Stadiums Fig. 26. 140/1.

Fig. 28. Ansicht desselben Entwicklungsstadiums von unten. 140/1.

Fig. 29. Längsschnitt durch eine Larve vom Ende des vierten Tages, an welcher der Darm noch in offener Verbindung, *a*, mit dem Enterocoel ist. 140/1.

Fig. 30. Längsschnitt durch eine etwas ältere Larve vom Anfange des fünften Tages. Darm und Enterocoel haben sich vollständig von einander abgeschnürt bei *a*. 140/1.

Fig. 31. Larve vom siebenten Tage, von der linken Seite. Der Darm, dessen Lage angedeutet ist, ist aus der aufgeschnittenen Larve herausgefallen, so dass das in dieser Ansicht hinter dem Darne gelegene Mesenterium *M* sichtbar geworden ist. Der Pfeil bedeutet die Kommunikation zwischen dem Enterocoel des Larvenorgans mit dem den Darm umgebenden Enterocoel. 140/1.

Fig. 32. Eine Larve desselben Stadiums von vorn gesehen. Auch hier ist der Darm nur seinem Umriss nach angedeutet; derselbe liegt in dieser Ansicht vor dem Mesenterium, verdeckt dasselbe also. Letzteres ist aber scharf ausgezeichnet, um seinen Verlauf deutlich zu machen. 140/1.

Fig. 33, 34, 35. Verschiedene Ansichten einer sechs Tage alten Larve. 60/1.

Fig. 33. Von der linken Seite. *a*, das Larvenorgan; *b*, dessen vorderer, *c*, dessen hinterer Lappen (Kopflappen); *d*, die buckelförmige Erhebung auf der Kriechfläche des Larvenorganes.

Fig. 34. Ansicht von links und vorn. *b*, *c*, wie in Fig. 33.

Fig. 35. Das Larvenorgan von seiner oberen Fläche (der Kriechfläche) betrachtet. *d*, wie in Fig. 33.

Fig. 36. Larve vom sechsten Tage, von links gesehen. Das Hydrocoel ist fünf-buchtig geworden; 1, 2, 3, 4, 5, die fünf Buchten des Hydrocoels. Die Insertionslinie des durch den Darm verdeckten rechts gelegenen Mesenteriums ist durchschimmernd gezeichnet. Die Pfeile bedeuten die Verbindung des Hydrocoels und des den Darm umgebenden Enterocoels mit dem Enterocoel des Larvenorganes. 140/1.

Fig. 37. Ansicht einer Larve vom siebenten Tage vom unteren Körperpol aus gesehen. Die dem Beschauer zugekehrte Körperwand ist abgehoben gedacht. Verschiebung des Darmes in die rechte Körperhälfte der Larve. Man sieht von unten auf die zweite und dritte Hydrocoelbucht. 140/1.

Fig. 38. Eine Larve vom siebenten Tage bei hoher Einstellung des Mikroskopes. Das Hydrocoel ist nach oben anscheinend durch die Zellenlage bei *a* abgeschlossen, bei etwas tieferer Einstellung aber erkennt man die weite Kommunikation (durch

den Pfeil angedeutet) mit dem Enterocoel des Larvenorganes. *b*, Anlage eines Ambulacralstückes in dem unter der Hydrocoelbucht *a* gelegenen Mesoderm. *c*, ein von der Körperwand zum Darm hinüberziehender, übrigens in diesen Stadien nur selten und ohne regelmäßige Lagerung vorkommender Bindegewebsstrang. 140/1.

Tafel III.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind von Stadien des siebenten Tages.

Fig. 39. Ansicht einer Larve von hinten. *Ls*, der Larvenschlund; *Ss*, die nach dem Hydrocoel gerichtete, später zum Seesternschlunde werdende Darmausbuchtung. Der Rückenporus hat sich bei dieser Larve in abnorm früher Weise schon mit dem Steinkanal zu einem gegen das Enterocoel ganz abgeschlossenen Kanal vereinigt. 140/1.

Fig. 40. Dieselbe Larve, welche zur nächsten Abbildung (Fig. 41) gedient hat, in derselben Lagerung, also von hinten gesehen, jedoch bei tieferer Einstellung; optischer Schnitt. *St*, der Steinkanal; *Bl*, Anlage des Blutgefäßsystemes. Bei *a* ein bindegewebiger Strang, ähnlich dem in Fig. 38 *c*. 140/1.

Fig. 41. Dieselbe Larve wie in Fig. 40, ebenso aufgestellt, von außen. Bei hoher Einstellung werden von den Skelettanlagen nur *C*, *JR1*, *JR2*, *JR3*, *JR4*, *T5* und *JR5* sichtbar; sie liegen über der Ebene des Papiers. In der Ebene des Papiers liegen, bei etwas tieferer Einstellung sichtbar: *T1*, *T3* und *T4*. Noch tiefer, unter der Ebene des Papiers liegt *T2*. 140/1.

Fig. 42. Eine durch einen Längsschnitt geöffnete Larve. Man blickt von vorn auf die Schnittfläche. Bei *a* die weite Kommunikationsöffnung zwischen dem Hydrocoel und dem Enterocoel des Larvenorganes; die beiden Pfeile deuten diese Kommunikation so wie auch diejenige des Rückenporus mit dem Enterocoel des Larvenorganes. 140/1.

Fig. 43. Die Form des Darmes in diesen Stadien, von der linken Seite gesehen. Die zur Bildung des Seesternschlundes bestimmte Ausbuchtung *Ss* zeigt schon eine dreilappige Gestalt. 140/1.

Fig. 44. Ansicht einer ganzen Larve schief von rechts und unten. Von den anti-ambulacralen Armanlagen sind vier (die Nr. *I* bis *IV*) dem Beschauer zugekehrt. 140/1.

Fig. 45. Die neben einander gelegenen inneren Öffnungen des Steinkanals und des Rückenporus, welche beide in das Enterocoel des Larvenorganes führen. Bei Pfeil *a* die innere Öffnung des Rückenporus; bei Pfeil *b* die innere Öffnung des Steinkanals. 220/1.

Fig. 46. Schnitt durch den dem Darm anliegenden und vom Entoderm des Enterocoels überkleideten Steinkanal. 220/1.

Fig. 47. Beginnende Abschnürung des Hydrocoels von dem Enterocoel des Larvenorganes. *a*, die die Abschnürung bewirkende Falte im Längsschnitte; *b*, die schon beträchtlich verengerte Verbindungsöffnung zwischen Hydrocoel und Enterocoel. Bei *St* die in das Hydrocoel führende Öffnung des Steinkanals. *Bl*, die durchschimmernde Blutgefäßanlage. 160/1.

Fig. 48. Längsschnitt dicht hinter der Vorderwand einer Larve. Bei *a* die Umschlagsstelle der Wandung des Enterocoels in die Wandung des Hydrocoels. Letzteres noch in weitem Zusammenhang mit dem Enterocoel. 140/1.

Fig. 49. Die Larve kehrt dem Beobachter ihre vordere, rechte, obere Seite zu. Optischer Schnitt. Das Hydrocoel ist, so weit es in und unter der Schnittfläche liegt, vom

Enterocoel abgeschnürt; über der Schnittfläche aber besteht noch, in der Richtung des Pfeiles, eine offene Verbindung. 140/1.

Fig. 50. Die Larve ist mit ihrem unteren Ende dem Beschauer zugekehrt. Durch einen Querschnitt ist die untere Körperpartie abgetragen und man blickt von unten in den Larvenkörper. *Bl'*, das blinde Ende der Anlage des oralen Blutgefäßringes; *Bl''*, der Übergang der Anlage des oralen Blutgefäßringes in die Anlage des neben dem Steinkanal verlaufenden centralen Blutgeflechtes. 140/1.

Tafel IV.

Die Figuren 51—55 beziehen sich auf Larven des siebenten Tages, die Figuren 56—63 auf Larven des achten Tages.

Fig. 51. Ansicht einer Larve von hinten; Längsschnitt. Bei *Ms* eine der Mesodermverdickungen zur Bildung der antiambulacralen Armanlagen. 140/1.

Fig. 52. Ansicht einer Larve von hinten und ein wenig von rechts; Längsschnitt. An den Hydrocoelbuchten Nr. 4 und 5, auf welche man von hinten her blickt, bemerkt man die Anlage der ersten ambulacralen Skelettstücke. 140/1.

Fig. 53. Schnitt durch die dreilappige Anlage des Seesternschlundes. Mit *Ss'*, *Ss''* und *Ss'''* sind die drei Lappen bezeichnet. Derselbe Schnitt hat auch die Anlage des oralen Blutgefäßringes getroffen, der bei *Bl'* blindgeschlossen ist, bei *Bl''* aber übergeht in die Anlage des centralen Blutgefäßgeflechtes. Um die Lagebeziehung der drei Lappen der Anlage des Seesternschlundes zu den fünf Buchten des Hydrocoels = den Anlagen der fünf radiären Wassergefäße des Seesternes deutlich zu machen, ist der Kontur des Hydrocoels eingezeichnet. 140/1.

Fig. 54. Ansicht einer Larve von der rechten Seite. Die Körperwand, so weit sie dem Beschauer zugekehrt ist, ist weggenommen. In dem Mesenterium *M* die Anlage des centralen Blutgefäßgeflechtes *Bl''*. Bei *a* die vom Entoderm des Enterocoels überkleidete Mesodermplatte, welche sich an der Stelle des geschwundenen Larvenschlundes befindet. 140/1.

Fig. 55. Ansicht von hinten, nach Wegnahme der zugekehrten Körperwand. 140/1.

Fig. 56. Eine Larve von der linken Seite gesehen, nach dem Leben gezeichnet. 60/1.

Fig. 57. Eine eben solche kriechend; Ansicht von unten; gleichfalls nach dem Leben gezeichnet. 60/1. In beiden Figuren bedeutet *a* den vorderen, *b* den hinteren Kopflappen.

Fig. 58. Die obere Fläche des Larvenorganes von einer Larve, die etwas weiter entwickelt war als diejenige in Fig. 56 und 57. 140/1.

Fig. 59, 60, 61. Drei von oben nach unten auf einander folgende Querschnitte durch die in Fig. 58 von oben gezeichnete Larve. 140/1.

Fig. 59. Schnitt durch die Basis des Larvenorganes. Bei *a* und *b* der Seitenkontur des über der Schnittfläche gelegenen Larvenorganes. In der Mitte das vom Entoderm ausgekleidete Enterocoel des Larvenorganes. 140/1.

Fig. 60. Der Schnitt hat die verengte Verbindungsstelle zwischen dem Enterocoel des Larvenorganes und dem Hydrocoel getroffen. 140/1.

Fig. 61. Der Schnitt hat den Steinkanal getroffen.

Fig. 62. Ein etwas weiter als die in Fig. 56 gezeichnete Larve entwickeltes Stadium von der linken Seite gesehen. 85/1.

Fig. 63. Dasselbe Stadium von der rechten Seite. 85/1. Beide Figuren nach dem Leben gezeichnet.

Tafel V.

Fig. 64. Ansicht einer Larve vom achten Tage von der rechten Seite, nach Wegnahme der dem Beschauer zugekehrten Körperwand und bei stärkerer Vergrößerung um den rechts neben der Skelettanlage *JR5* (Anlage der Madreporenplatte) und im Mesenterium *M* gelegenen Blutraum *Bl* zu zeigen. 220/1.

Fig. 65. Längsschnitt durch eine Larve vom achten Tage, der so geführt ist, dass er die erste Hydrocoelbucht und den Rückenporus getroffen hat. Man blickt von vorn auf die Schnittfläche. 140/1.

Fig. 66. Larve vom Anfange des neunten Tages, von der linken Seite gesehen. Nach dem Leben gezeichnet. 85/1.

Fig. 67. Dieselbe Larve von vorn. 85/1.

Fig. 68. Dieselbe Larve von der rechten Seite. 85/1.

Fig. 69. Eine Larve vom Ende des achten Tages, von vorn gesehen. 140/1.

Fig. 70. Dieselbe Larve von unten. 140/1.

Fig. 71. Schnitt durch die Wand des Larvenorganes. 220/1.

Fig. 72. Eine Larve vom Ende des achten Tages von hinten und ein klein wenig von links betrachtet; Larve durch einen optischen Längsschnitt geöffnet gedacht. 220/1.

Fig. 73. Optischer Schnitt durch die Larve vom Ende des achten Tages in derselben Orientirung wie Fig. 69. Die Hydrocoelbucht 1 rückt unter dem Larvenmunde nach rechts hinüber. Verkrümmung des Darmes. Das Hydrocoel steht noch in weiter Verbindung mit dem Enterocoel des Larvenorganes. 140/1.

Fig. 74. Ähnliche Ansicht eines anderen Exemplares. Der obere Theil des Bildes ist bei etwas tieferer Einstellung gezeichnet, so dass die Hydrocoelbucht Nr. 2 nicht mehr vom Schnitte getroffen ist. Darmverkrümmung noch deutlicher als in Fig. 73. So weit das Hydrocoel in die Schnittebene fällt, ist es nach oben abgeschlossen. 140/1.

Tafel VI.

Fig. 75. Die Larve der Fig. 70 in derselben Lage, durch einen optischen Querschnitt von unten geöffnet. Bei *a* die sich später schließende Öffnung von Rückenporus und Steinkanal in das Hydrocoel. 140/1.

Fig. 76. Aus einem Schnitt durch eine neuntägige Larve. Der Schnitt ist ähnlich geführt wie in Fig. 77 und 78. *a*, die den zukünftigen Wassergefäßring vom Enterocoel trennende Wand; *b*, der Enterocoelraum, welcher die Anlage des Seesternschlundes umgibt; *c*, die proximalen Füßchenanlagen; *d*, der spätere Wassergefäßring. 220/1.

Fig. 77. Larve vom neunten Tage, durch einen an der linken Seite dicht unter der Oberfläche geführten Schnitt geöffnet, um die Form der Hydrocoelbuchten, deren anfänglich ungleiche Entwicklung und die Anlagen der ersten und zweiten Ambulacralstücke des Skelettes zu zeigen. 140/1.

Fig. 78. Ein ähnlicher Schnitt durch eine etwas ältere Larve, in welcher auch die Hydrocoelbucht Nr. 5 dreilappig geworden ist. *a*, die Anlage des Fühlers; *b*, die Anlage eines proximalen (ersten) Ambulacralfüßchens; *c*, die Anlage eines distalen (zweiten) Füßchens. 140/1.

Fig. 79, 80, 81. Eine Larve vom zehnten Tage; ungefähr 85/1.

Fig. 79. Von der rechten Seite gesehen.

Fig. 80. Von vorn gesehen.

Fig. 81. Von links und ein wenig von vorn gesehen. Alle drei Figuren nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 82. Nahe der Oberfläche gelegener Schnitt durch Steinkanal und Anlage des centralen Blutgefäßgeflechtes von einer Larve des neunten Tages. 220/1.

Fig. 83. Ein Schnitt, der parallel aber etwas tiefer als der vorige liegt; die ambulacrale Armanlage Nr. 5 ist durch den Schnitt getroffen. *a*, die Anlagen des proximalen Füßchenpaares. 220/1.

Fig. 84. Larve vom Ende des neunten Tages, vom Rücken des jungen Seesternes aus betrachtet. Die Rückenwand des jungen Seesternes ist durchsichtig gedacht, so dass man die fünf Buchten des Darmes erblickt. Die elf in der Rückenwand des jungen Sternes gelegenen Skelettanlagen sind eingezeichnet. *a*, das reducirte Larvenorgan. 140/1.

Fig. 85. Eine Larve vom siebenten Tage. Man blickt von rechts auf die Larve, in deren Körperwand die Skelettanlagen eingezeichnet sind. Angedeutet ist in der Tiefe die Lage des Darmes und des Hydrocoels. 140/1.

Fig. 86. Larve vom zehnten Tage; die Larve besitzt noch ein großes Larvenorgan. Man blickt von rechts auf den Larvenkörper und zwar auf eine ganz in der Tiefe liegende Schnittfläche, welche das fünfbuchtige und mit dem Enterocoel des Larvenorgans noch in Verbindung stehende Hydrocoel getroffen hat. Darüber ist mit einer einfachen Linie der Kontur des Larvenkörpers angegeben mit seinen fünf schwachen Vorwölbungen, welche den antiambulacralen Armanlagen entsprechen. Die Abbildung soll die Lagebeziehung der fünf antiambulacralen Armanlagen zu den fünf ambulacralen Armanlagen erläutern. 140/1.

Fig. 87. Eine gleiche Larve wie in der vorigen Figur in der Ansicht von der linken Seite. Der optische Schnitt hat die Hydrocoelbuchten Nr. 1 und 2 getroffen; die übrigen Hydrocoelbuchten liegen über der Ebene des Schnittes. Die Lage der Blutgefäßanlage unterhalb der Anlage des Seesternschlundes wird besonders deutlich. 140/1.

Tafel VII.

Fig. 88. Eine ähnliche Larve von hinten und links. Hydrocoelbucht Nr. 5 ist durch den optischen Schnitt der Länge nach getroffen; die Hydrocoelbuchten Nr. 4 und 5 liegen über der Schnittfläche. *a*, proximales Füßchen; *b*, distales Füßchen. 140/1.

Fig. 89. Dieselbe Larve, welcher Fig. 87 entnommen ist; Ansicht von vorn. Die optische Schnittebene geht durch die Hydrocoelbuchten Nr. 1 und 5. *a*, *b* wie in Fig. 88. 140/1.

Fig. 90. Querschnitt durch eine ähnliche Larve; Ansicht von unten. Die beiden ambulacralen Armanlagen Nr. 2 und 5 sind quer zu ihrer Längsachse getroffen. Nach innen von den Anlagen der radiären Wassergefäße liegen die jungen Ambulacralstücke. 140/1.

Fig. 91. Ein junger Seestern nach Reduktion des Larvenorganes *a* vom Ende des zehnten Tages. Ansicht von der Mundseite des jungen Sternes. Mund des Sternes noch nicht gebildet. 140/1.

Fig. 92. Die Larve der Fig. 86 bei hoher Einstellung. Lage der Larve dieselbe wie in Fig. 86. 140/1.

Fig. 93. Dieselbe Larve in gleicher Lage bei mittlerer Einstellung. 140/1.

Fig. 94. Junger Seestern vom zehnten Tage, vom Rücken gesehen. *a*, das

Larvenorgan; Pfeil *l* Interradius des Larvenorganes; Pfeil *m* Interradius der Madreporenplatte. 140/1.

Fig. 95. Ein dicht unter der Bauchfläche eines jungen Seesternes vom elften Tage geführter Schnitt. Der Wassergefäßring ist noch nicht geschlossen. Bei *a* die beiden Aussackungen der Enden des Wassergefäßbogens, welche sich im nächsten Stadium vereinigen und so den Ring des Wassergefäßsystemes schließen. Durch den Schnitt ist auch der hier noch deutlich dreibuchtige, aber nach außen noch blindgeschlossene Seesternschlund getroffen. Pfeil *l* und Pfeil *m* wie in Fig. 94. 140/1.

Fig. 96. Von einem dreizehn Tage alten Seestern. Äußere Ansicht der Weichtheile eines Radius. *N*, Anlage des Nervenringes; *rN*, Anlage des radiären Nerven; *F*₁, erstes, *F*₂, zweites Füßchenpaar; *F*, Fühler; *B*, Bulbus an der Basis des Fühlers, der später die Augen trägt. 220/1.

Fig. 97. Dasselbe Präparat wie Fig. 96 bei tieferer Einstellung. Mit blau sind die Umrisse des Wassergefäßsystemes angegeben. In der Tiefe die ersten und zweiten Ambulacralstücke und die Terminalplatte. In dem Interradius rechts ist auch die Lage einer der fünf unpaaren Interambulacralplatten *JA* angegeben. Bei *a* der untere Quermuskel der ersten Ambulacralstücke; *Wr*, der Wassergefäßring; *F*₁, *F*₂, *F*, die Wassergefäßzweige zu den Füßchen und in den Fühler. 220/1.

Fig. 98. Seestern vom sechzehnten Tage. Ansicht von der Bauchseite. Übersicht über die Anordnung der Skeletttheile. 110/1.

Tafel VIII.

Fig. 99. Derselbe Seestern. Ansicht von der Rückenseite. Übersicht über die Anordnung der Skeletttheile. *Af*, After. Die kleinen Kreise über den Skelettplatten bedeuten die Basalflächen der jungen Stachel. 110/1. In beiden Figuren haben die Pfeile *l* und *m* dieselbe Bedeutung wie in Fig. 94 und 95.

Fig. 100 *a—g*. Verschiedene Stadien aus der Entwicklungsgeschichte der Stachel. 500/1.

Fig. 101. Längsschnitt durch eine Larve vom fünften Tage. Bildung der Hydrocoeltasche an der linken Enterocoeltasche. Man sieht von vorn auf die Schnittfläche. 140/1.

Fig. 102. Längsschnitt durch eine Larve vom sechsten Tage; Ansicht von vorn. Das Hydrocoel hat sich nach unten vollständig vom linken Enterocoel abgeschnürt, steht aber nach oben in weiter offener Verbindung mit dem Enterocoel des Larvenorganes. Der Darm zeigt an seiner linken oberen Wand schon eine seichte Ausbuchtung, die erste Andeutung des späteren Seesternschlundes. Bei *x* die Stelle des Mesoderms, an welcher später die Anlage des Blutgefäßsystemes in Gestalt eines Spaltraumes sichtbar wird. 140/1.

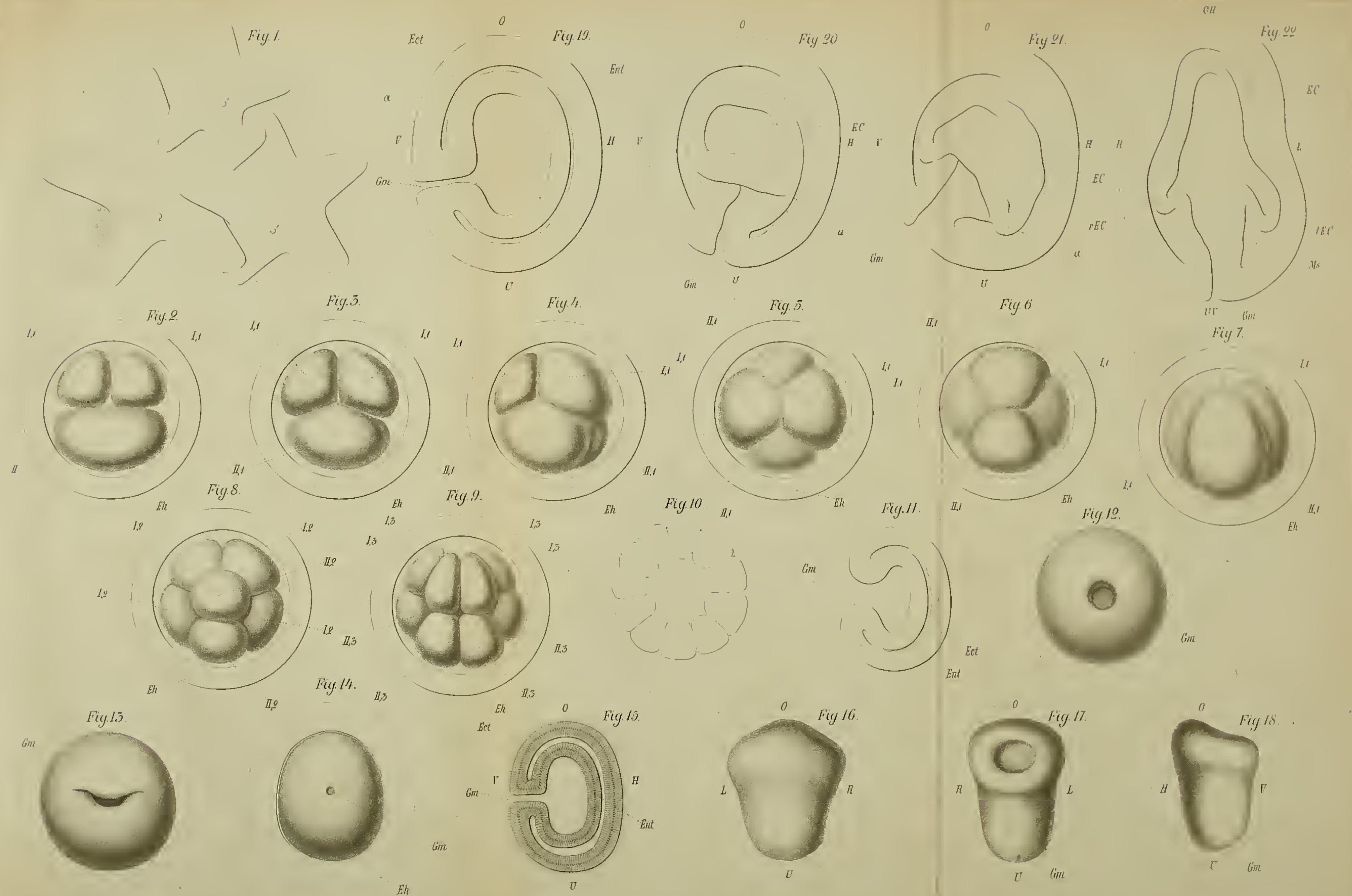
Fig. 103. Eine gleiche Larve von hinten gesehen, optischer Schnitt. Man sieht, dass in dem hinteren Theile der linken Körperseite das linke Enterocoel noch ebenso wie früher, vor Abschnürung des Hydrocoels, mit dem Enterocoel des Larvenorganes in Zusammenhang steht. Der schiefe Verlauf des Mesenteriums ist deutlich zu erkennen. 140/1.

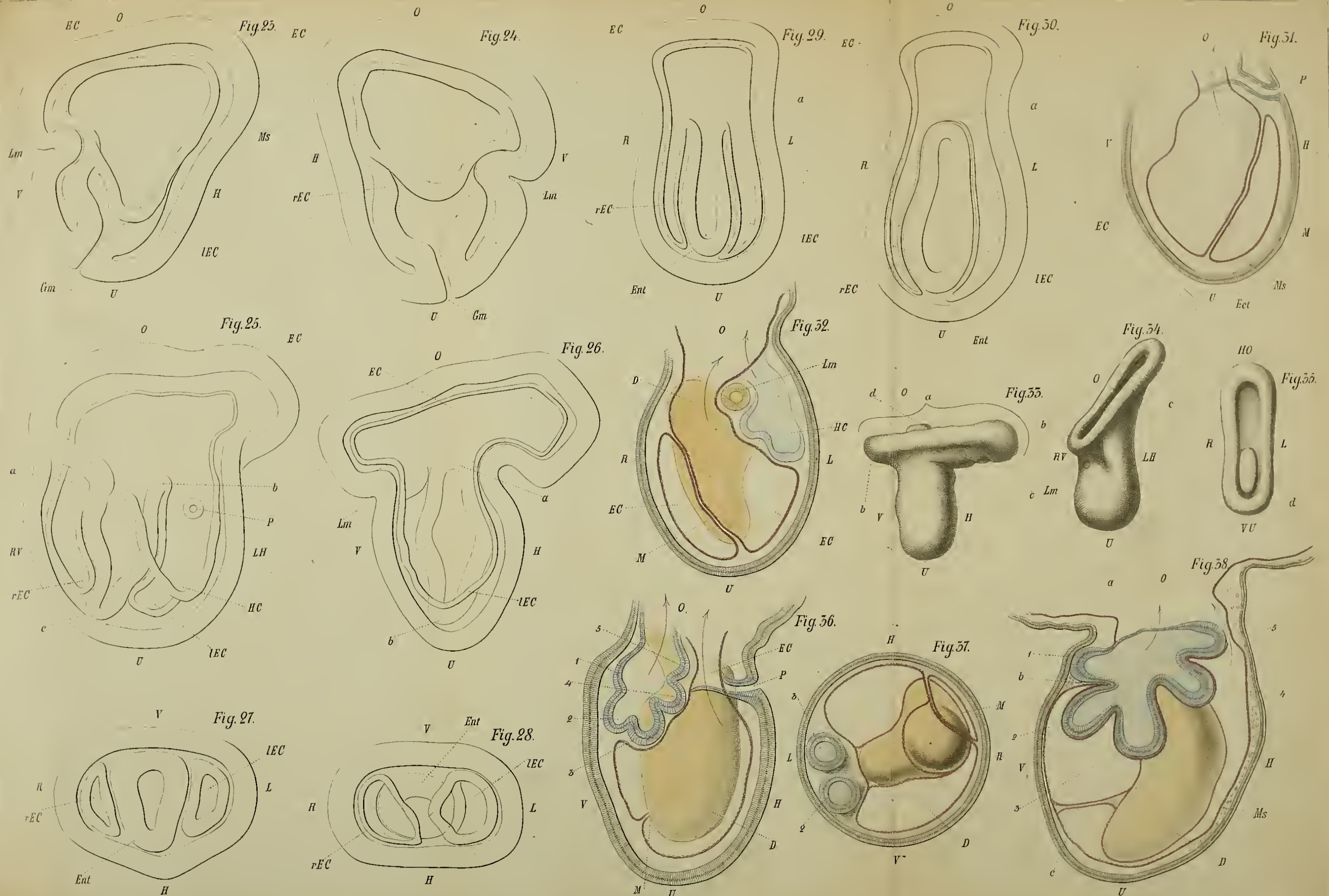
Fig. 104. Eine gleichalterige Larve von der linken Seite. Der hinter dem Hydrocoel gelegene Theil des Darmes ist durch punktirte Linien angedeutet. Der Rückenporus mündet in das Enterocoel. Das Hydrocoel ist schon fünfbuchtig geworden. 140/1.

Fig. 105. Eine gleiche Larve von der rechten Seite gesehen, um den Verlauf des Mesenteriums (vgl. auch Fig. 103) zu demonstrieren. 140/1.

Fig. 106. Ein junger Seestern vom sechzehnten Tage, vom Rücken gesehen, ungefähr das gleiche Entwicklungsstadium wie in Fig. 98 und 99. Die Kalkplatten und jungen Armstachel sind genau eingezeichnet. *Af*, After; *F*, der über die Peripherie des Sternes vorragende Fühler; *S*, die jungen Stachel; Pfeil *l*, Interradius des Larvenorganes; Pfeil *m*, Interradius der Madreporenplatte, die den Porus noch nicht umwachsen hat. Die über dem Centrale und den Interradialien gelegenen Stachel sind nicht eingezeichnet. 140/1.

Fig. 107. Von einem 42 Tage alten Seesterne. Die Rückenwand ist durch einen Horizontalschnitt entfernt; man blickt vom Rücken her auf den dadurch geöffneten Seestern. Die verlängerten fünf radiären Darmbuchten beginnen an ihrer Spitze sich zu gabeln zur Bildung der fünf Paare von radiären Darmblindsäcken *rBs*. *Sp*, die fünf interbrachialen Septen; *M*, der Rest des Larvenmesenteriums, durch welchen das Septum im Interradius des Steinkanales anscheinend verdoppelt wird; *Bs*, der interradiäre Blindsack am Afterende des Darmes. 140/1.











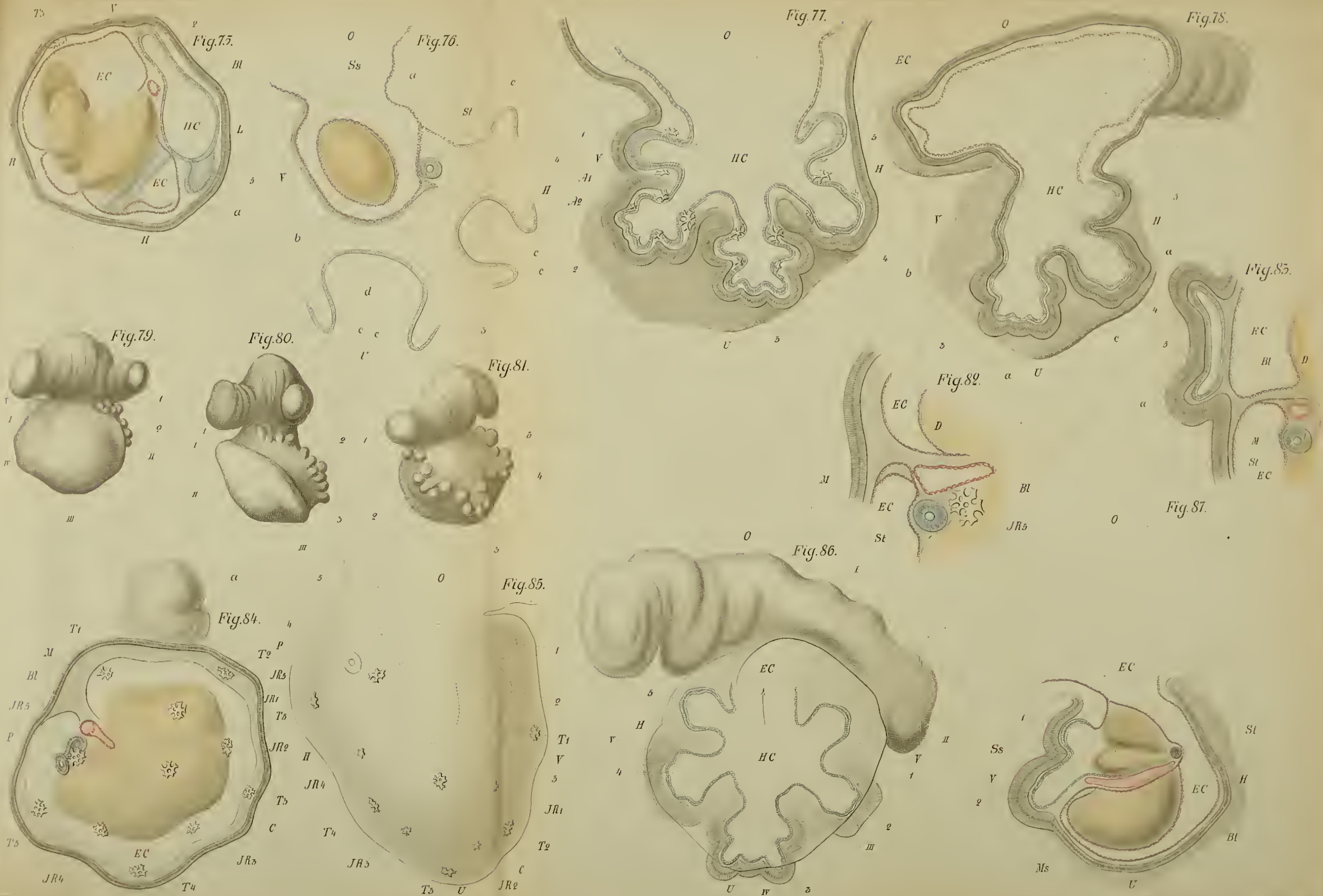


Fig. 88.

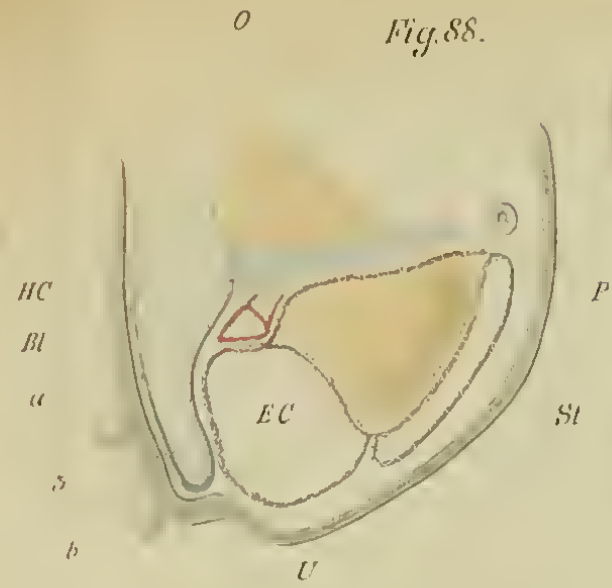


Fig. 89.



Fig. 90.

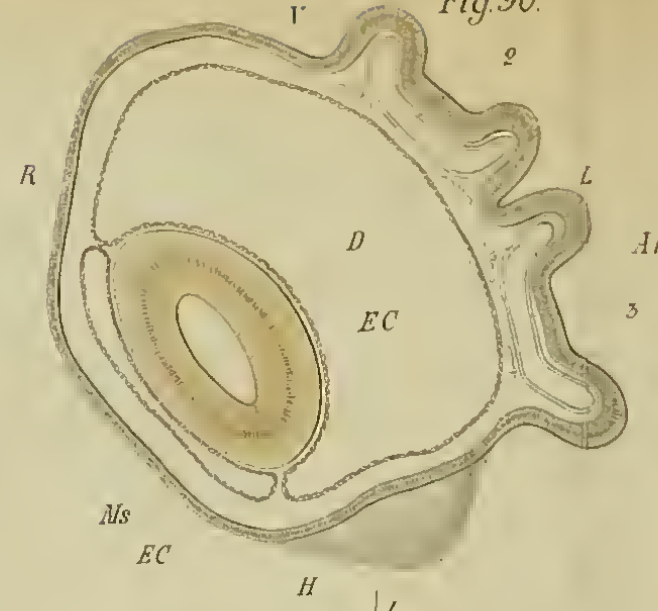


Fig. 91.

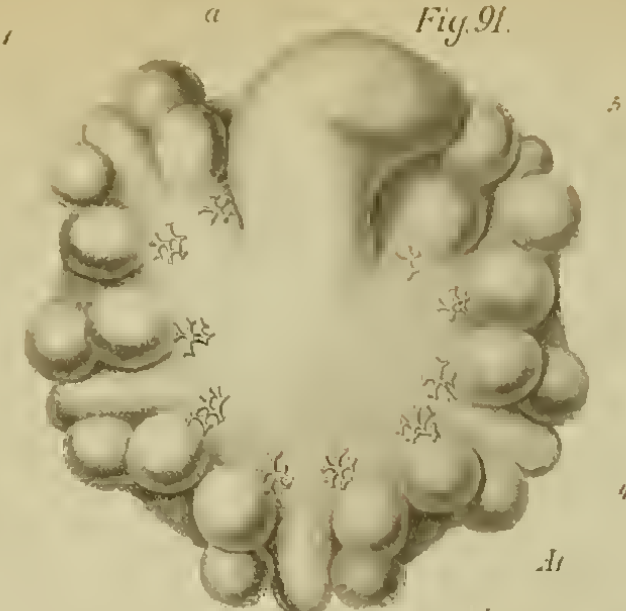


Fig. 92.



Fig. 93.

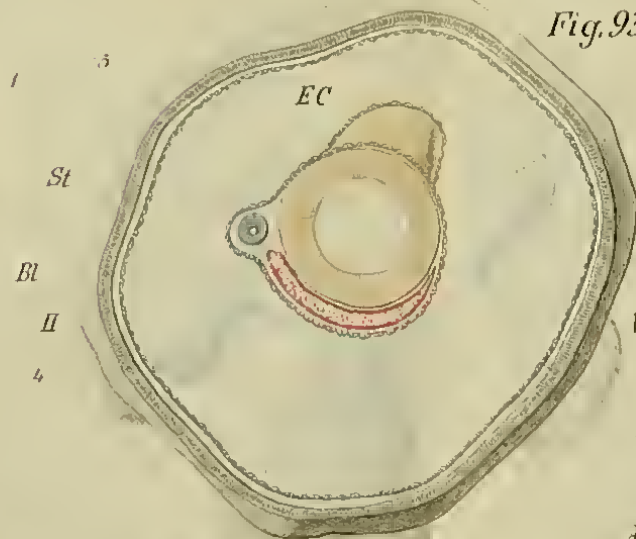


Fig. 94.



Fig. 95.



Fig. 96.

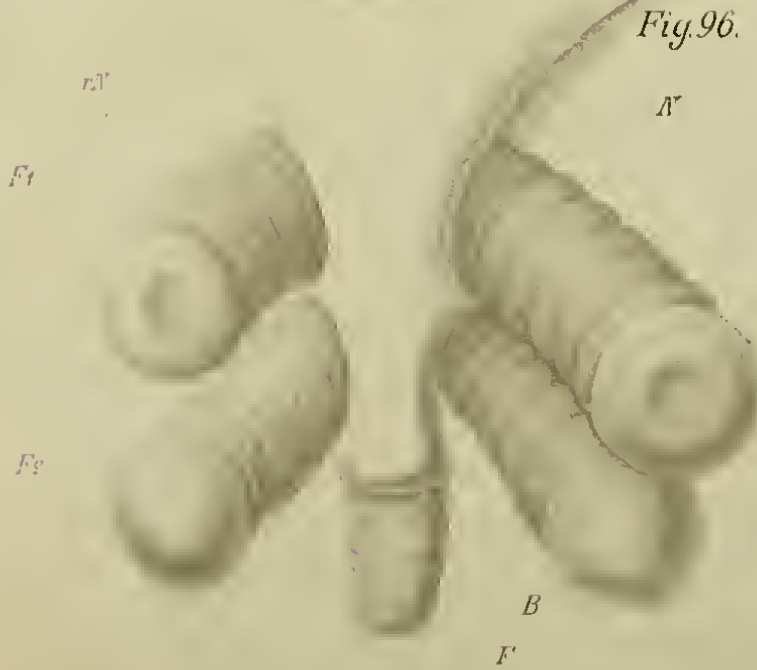


Fig. 98.

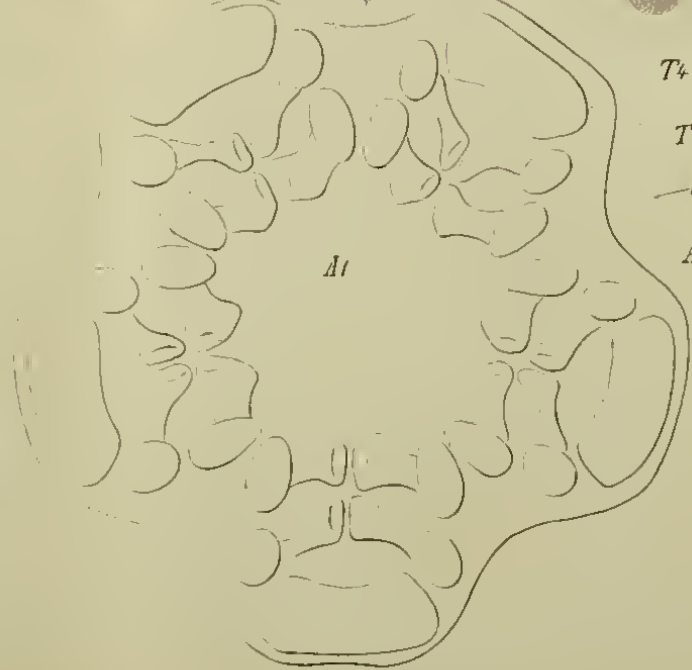
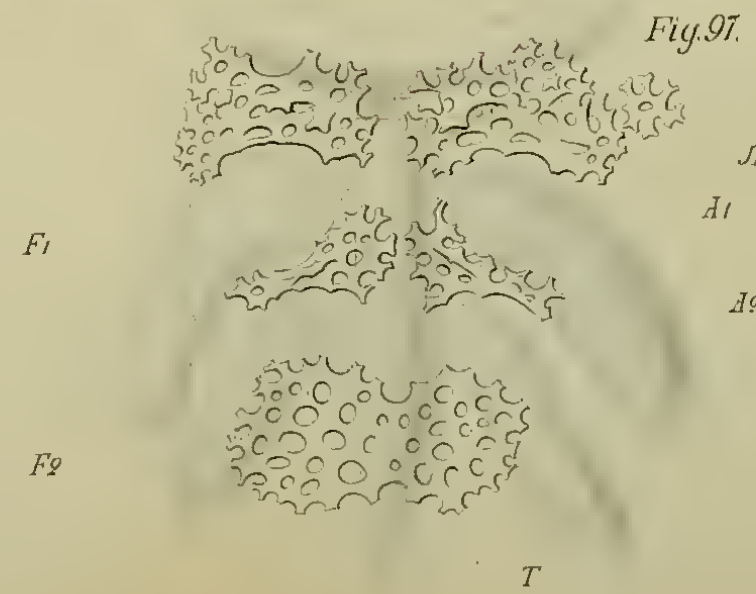


Fig. 97.



JR1 + JA

Fig. 99.

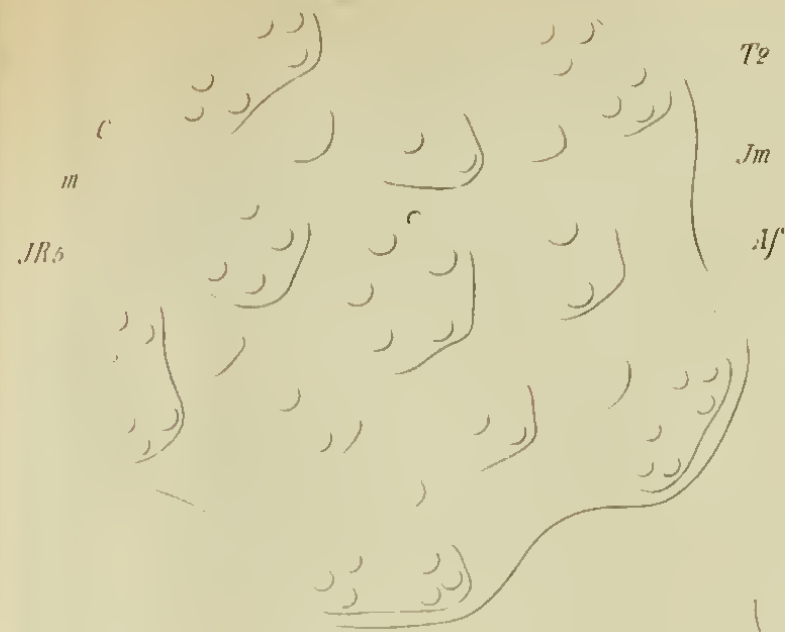


Fig. 106.

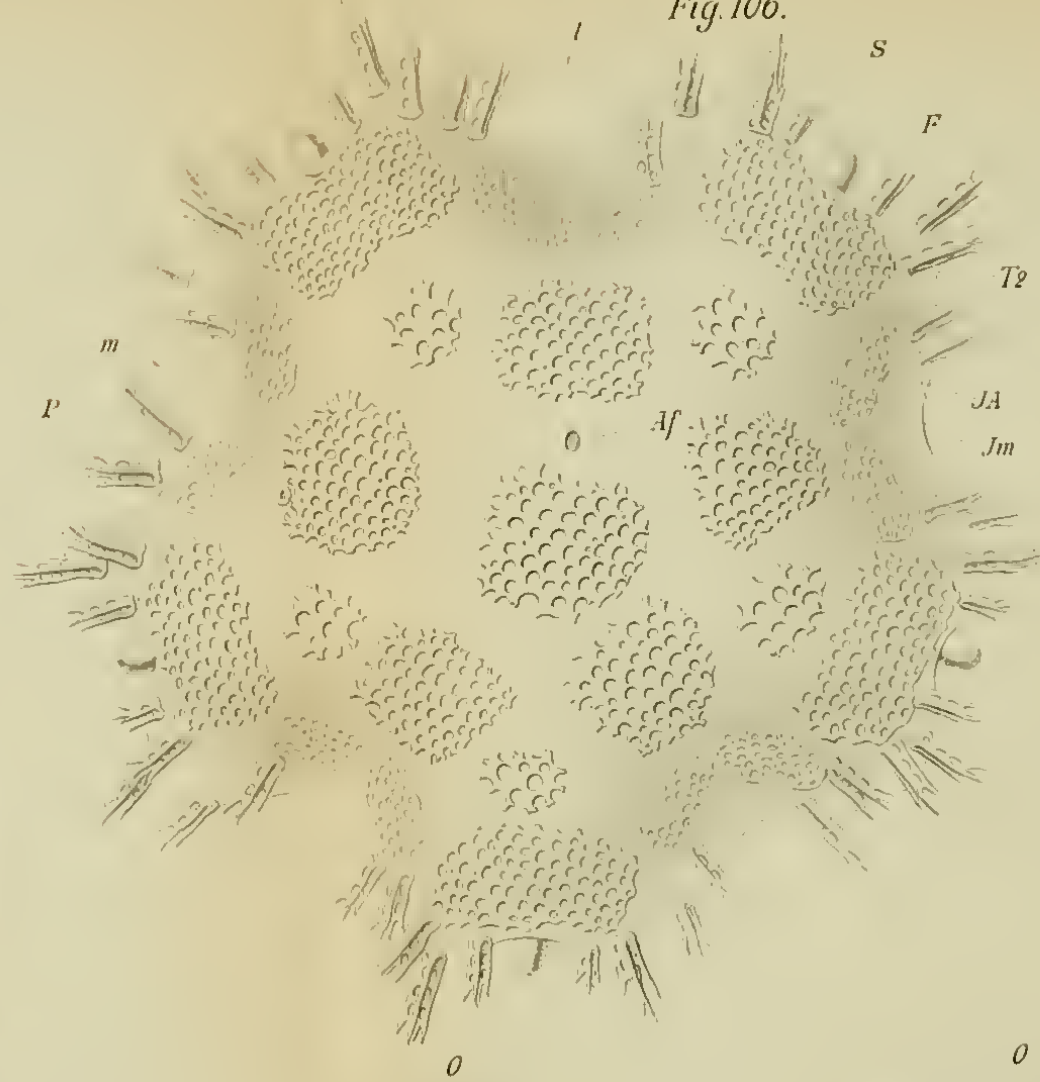


Fig. 107.

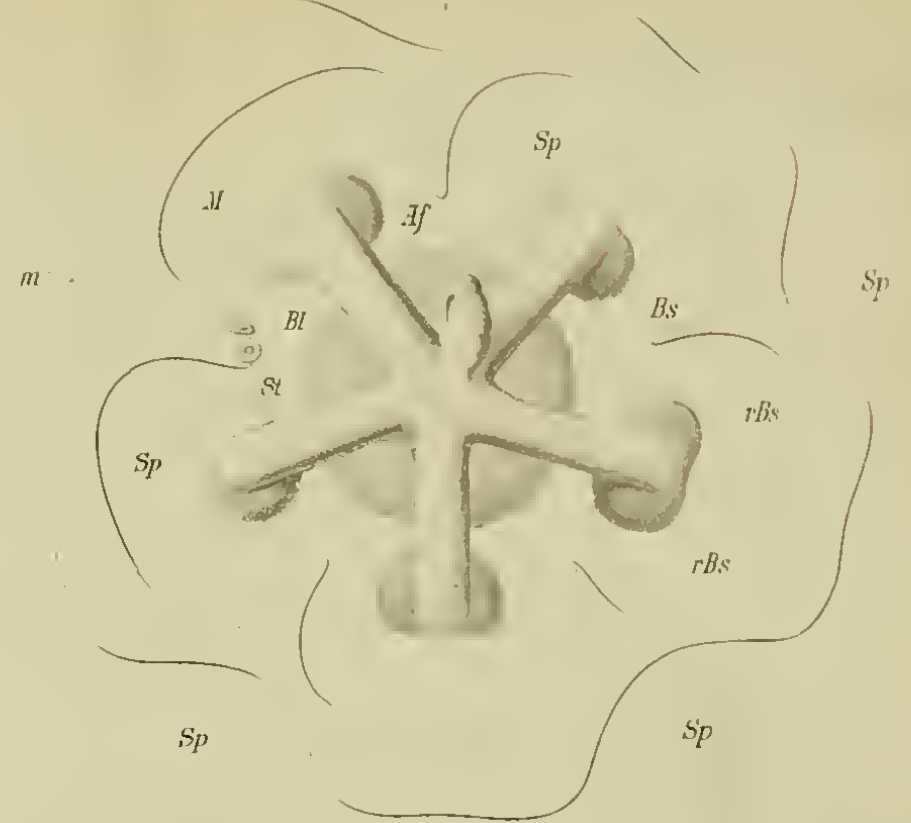


Fig. 100.

Fig. 102.

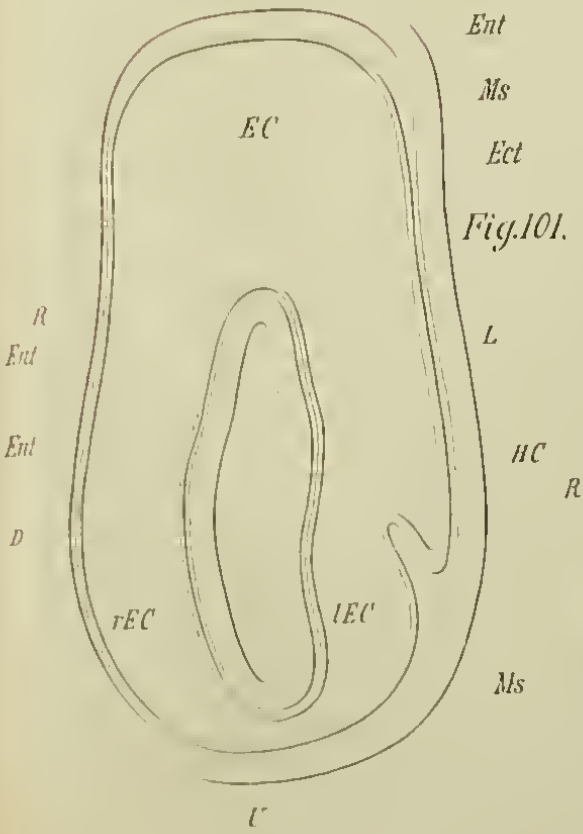


Fig. 101.

Fig. 103.

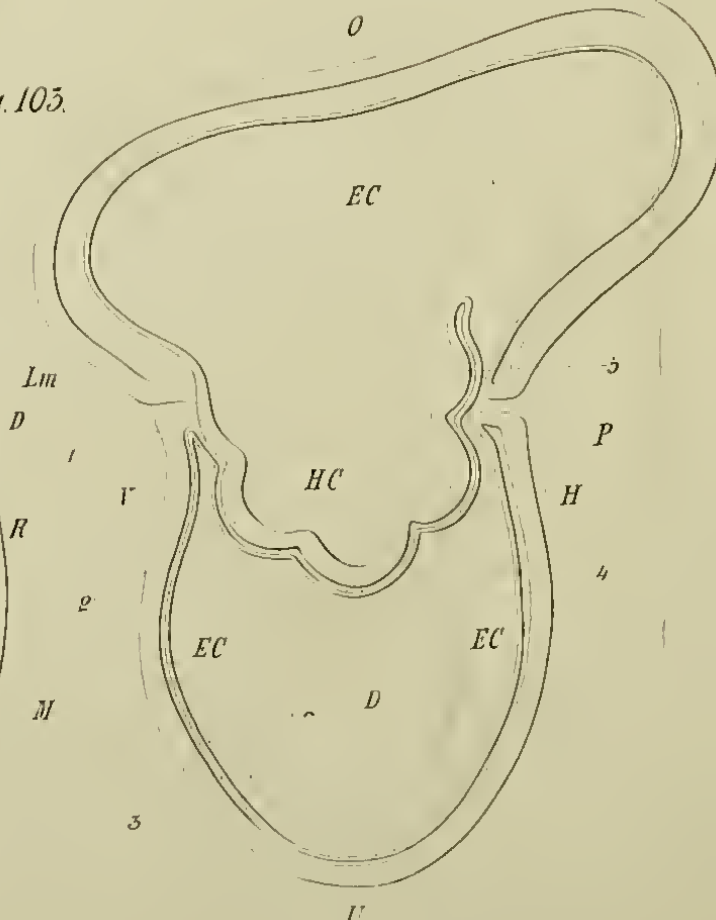
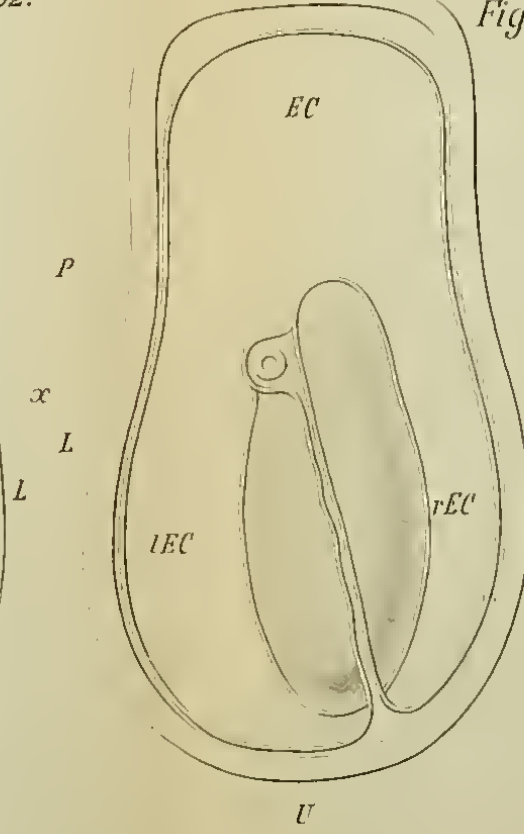


Fig. 104.

Fig. 105.

