Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform.

Von

O. Bütschli (Heidelberg).

Mit Tafel IX und 4 Textfiguren.

Seit der Mitte der siebziger Jahre hat mich das Problem: den eigenthümlichen Strahlenbau der Echinodermen aus der ursprünglichen Bilateralsymmetrie ihrer Larven unter gewissen Voraussetzungen abzuleiten, vielfach beschäftigt. Ohne dem Studium dieser interessanten Gruppe durch eigene Untersuchungen näher zu treten, habe ich doch häufig über die schwierige Frage ihrer Entstehung nachgedacht, indem die hierüber aufgestellten Hypothesen, insbesondere HAECKEL's Auffassung der Stachelhäuter als Kolonien gegliederter Würmer, von vorn herein zu wenig Wahrscheinlichkeit besaßen, um das Bedürfnis nach tieferer Erkenntnis der morphologischen Eigenthümlichkeiten dieser Formen wirklich befriedigen zu können. Angeregt durch die erfolgreiche Anwendung besonderer Wachsthumsvorgänge auf die Erklärung gewisser, scheinbar recht schwieriger Verhältnisse des Gastropodenbaues, schien es mir möglich, durch ähnliche Betrachtungen auch in der Echinodermen-Morphologie vielleicht einige Schritte weiter kommen zu können. - Aus der Ontogenie dieser Abtheilung glaubte ich nämlich mit Bestimmtheit folgern zu dürfen, dass sich der strahlige Bau unter Reduktion oder Verkümmerung gewisser Theile hervorbilde. So weit uns vergleichende Anatomie und Ontogenie zu schließen berechtigen, scheint es nämlich ziemlich klar, dass die strahlige Symmetrie der Echinodermen sich in engem Zusammenhang mit der Ausbildung des Ambulacralgefäßsystems entwickelt haben muss, wesshalb die Annahme recht wahrscheinlich ist, dass die eigenthümliche Entfaltung dieses Organsystems den Anstoß zur strahligen Entwicklung gab. Nun lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass die Anlage des Ambulacralgefäßsystems an der bilateralen Larve einseitig, d. h. links auftritt und erst durch spätere Umformungen in die strahlige Form übergeführt wird. Da wir nun im Allgemeinen wissen, dass die einseitige Ausbildung von Organen bilateral gebauter Thiere wohl stets eine Folge späterer Rückbildung ist, so lag die Vermuthung nahe und hatte viel Wahrscheinlichkeit, dass auch die linksseitige Anlage des Ambulacralsystems der Echinodermenlarve wohl durch einseitige Rückbildung eines ursprünglich symmetrischen Apparates entstanden sei. — Metschnikoff sprach diese Vermuthung schon 1874 bestimmt aus und suchte sie durch gelegentlich vorkommende abnorme Larven, welche auch eine rechtsseitige Anlage des Ambulacralsystems besitzen, zu begründen.

Zu den erwähnten Erfahrungen über die Entwicklung dieses wichtigen Organsystems gesellten sich später noch weitere, welche eine eigenthümliche Verschiebung der beiden ursprünglichen Seitenhälften der Larve beim Übergang in die strahlige Form erwiesen, wonach die linke Seite sich vorzugsweise an der Bildung der späteren Ambulacralfläche, die rechte hingegen an jener der Antiambulacralfläche betheiligt. Das Gleiche gilt für die beiden ursprünglich rechts und links gelegenen Hälften der Leibeshöhle (Cölom).

Diese Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte schienen mir nun bestimmt dafür zu sprechen, dass die phylogenetische Entstehung der Echinodermen auf bilaterale Formen zurückgehe, bei welchen eine überwiegende Entwicklung der linken Seitenhälfte, unter theilweiser oder völliger Verkümmerung der rechten eingetreten sei. Denn dass die Gruppe von Bilaterien herstammt und dass dieser Ursprung sich im allgemeinen Bau der Larven noch jetzt kund giebt, scheint mir zweifellos; durchaus unwahrscheinlich dagegen die etwaige Vermuthung einer nachträglichen Umgestaltung der Larven in solchen allgemeinsten morphologischen Eigenthümlichkeiten.

Auf Grund dieser Erwägungen machte ich schon 1884 einen Versuch, die Grundzüge des Echinodermenbaues unter der Voraussetzung eines linksseitig überwiegenden Wachsthums von einer hypothetischen bilateralen Urform abzuleiten. Da mich dieser Versuch aber nicht genügend befriedigte, wurde er nicht veröffentlicht. In der Folge verlor ich das Problem nicht aus dem Auge und gelangte daher auch in so fern etwas weiter, als sowohl die Erwägung, dass die festsitzenden Crinoidaen und die ebenfalls meist befestigten fossilen Cystoideen den Urformen zweifellos am nächsten gestanden haben müssen, wie die weitere Überlegung, dass der Strahlenbau der Echinodermen eine frühere Befestigung bei seiner Hervorbildung überhaupt wahrscheinlich mache, zum Schlusse führten, dass die Ausgangsformen festsitzende

gewesen sein müssten. Diese Wahrscheinlichkeit unterstützte dann ihrerseits die Vermuthung über die einseitige Entwicklung der linken Körperhälfte bei den Urformen, denn sie ließ einen Grund erkennen, welcher das sonst schwer verständliche einseitige Wachsthum bedingt haben konnte. Wenn sich die bilateralen Ausgangsformen der Echinodermen mit der rechten Seite festgeheftet hatten, so wurde die Annahme eines vorwiegend linksseitigen Auswachsens, unter Rückbildung der rechten Seite, verständlich und nicht unwahrscheinlich.

Zu diesen Vermuthungen war ich im Winter 1887/88 gelangt. 1889 sprach Semon in so fern einen ähnlichen Gedanken aus, als er gleichfalls vermuthete, dass die Umbildung der bilateralen zu der radiären Symmetrie vermittels eines festsitzenden Stadiums geschehen sei, und dass auf Grund der Entwicklungsgeschichte wahrscheinlich eine Festheftung mit der rechten Seite stattgefunden habe. Schon 1888 hatte Semon die Festheftung betont, jedoch die Dorsalseite der bilateralen Urform als diejenige angesehen, mit welcher die Befestigung geschehen sei.

Wenn ich im Vorstehenden betonte, dass ich schon 1887/88 zu einer ähnlichen Vermuthung gelangte, wie sie Semon 1889 aussprach, so beabsichtige ich damit keineswegs Prioritätsansprüche zu erheben, vielmehr wollte ich nur darlegen, dass ich ganz unabhängig zu der gleichen Vorstellung gelangte, dass diesem Gedankengang also wohl eine gewisse Berechtigung zukommen dürfte. Da Semon keinen Versuch machte, die ausgesprochene Vermuthung über den möglichen Entwicklungsgang der Echinodermen etwas eingehender auf ihre Durchführbarkeit zu erproben, so schien es mir nicht ohne Bedeutung, dies meinerseits zu unternehmen. Nach mannigfachen Anläufen gab schließlich die vorliegende Festnummer unserer Zeitschrift für wiss. Zoologie hierzu den Anstoß.

Es handelt sich in nachfolgender Untersuchung also darum, zu erwägen, ob unter der Voraussetzung gewisser Wachsthumsvorgänge ein mit der rechten Seite sich festheftendes Bilateralthier von dem Bau, wie wir ihn entwicklungsgeschichtlich etwa für die hypothetische Urform der Echinodermen annehmen dürfen, in ein strahliges Wesen mit den Grundzügen der Echinodermenorganisation übergeführt werden könne. Wenn ich nun auch glaube, dass dieses Problem auf Grund des in den folgenden Zeilen und den beigegebenen Abbildungen Dargelegten wohl als möglich und lösbar erscheinen dürfte, so bin ich doch weit entfernt, anzunehmen, dass der Entwicklungsgang der Echinodermen thatsächlich in allen Punkten diesen Verlauf genommen habe. Zwar scheint mir die Annahme der rechtsseitigen Festheftung

und der theilweisen Verkümmerung der rechten Seite dadurch sehr wesentlich unterstützt zu werden; andererseits muss ich jedoch auch anerkennen, dass eine erfolgreiche Lösung des Problems augenblicklich noch auf gewisse unüberwindbare Schwierigkeiten stoßen dürfte, welche wesentlich daher rühren, dass die ontogenetischen Forschungen noch zahlreiche Widersprüche und Unklarheiten darbieten, vor deren Beseitigung schwerlich eine ganz befriedigende Klärung der Phylogenie zu erwarten sein wird. Daher werde ich auch bei der Erläuterung des nachstehend beschriebenen Versuchs nicht auf entwicklungsgeschichtliche Einzelheiten eingehen. Dagegen bin ich der Ansicht, dass künftige Untersuchungen über die Embryologie der Echinodermen aus diesen Betrachtungen vielleicht einigen Nutzen ziehen könnten; wie sich denn der zu Grunde liegende Gedankengang auf diesem, wie möglicherweise auch auf anderen Gebieten nutzbringend zu erweisen vermag.

Schon am Ausgangspunkt unserer Betrachtungen erhebt sich in so fern eine Schwierigkeit, als es nicht ganz klar ist, wie wir uns die hypothetische bilaterale Urform der Echinodermen vorzustellen haben. In möglichstem Anschluss an die Ergebnisse der Ontogenie wollen wir von einer etwa ellipsoidischen Form mit etwas abgeplatteter Bauchfläche ausgehen, wie sie Fig. 4 a—b, Taf. IX in Bauch- und Seitenansicht darstellt. Die Darmverhältnisse (roth) ergeben sich aus der Abbildung ohne Weiteres. Rechts und links von dem im Mittelpunkt gelegenen Mund (M) wird ein schlauchförmiges, etwas gekrümmtes Hydrocoel (blau) vorausgesetzt, das gegen den Rand des Körpers fünf Fortsätze entsendet, welche hier in die fünf ursprünglichen Ambulacralfüßchen oder -Tentakel übergehen (I—V). Gegen diese Anordnung des ursprünglichen Ambulacralsystems lassen sich wohl einige berechtigte Zweifel erheben, insbesondere gegen seine symmetrische Ausdehnung in die Vorder- und Hinterhälfte des Thieres und die damit erzielte gleichmäßige Vertheilung der ursprünglichen zehn Tentakel auf dem ganzen Umkreis.

Vielleicht dürfte es wahrscheinlicher sein, dass das System jeder Seite sich vorzugsweise in der präoralen vorderen Körperhälfte lagerte und nur wenig über den Mund nach hinten erstreckte. Ich glaube jedoch am Schlusse dieser Notiz wahrscheinlich machen zu können, dass auch auf Grund einer solchen Voraussetzung ähnliche Ergebnisse resultiren, wesshalb es wohl erlaubt scheint, die erstgemachte Annahme einstweilen bestehen zu lassen. Wie Fig. 4 a—b zeigt, habe ich die Verbindung des linken Hydrocoels mit der Außenwelt durch einen Steinkanal zwischen den Ursprüngen der Füßchen II und III

angenommen; doch soll später genauer erörtert werden, ob diese Voraussetzung ganz richtig ist und wesshalb sie so gewählt wurde. Die äußere Mündung des Steinkanals liege nahezu gegenüber der inneren in der dorsalen Mittellinie. Richtiger wäre es jedenfalls gewesen, die äußere Mündung dieses Kanals etwas links von der Dorsallinie, in der linken Körperhälfte anzunehmen. Da jedoch die folgenden Auseinandersetzungen ergeben werden, dass das Resultat dadurch nicht störend beeinflusst wird, wiewohl sich bei linksseitiger Lage der Mündung die definitiven Verhältnisse eher noch etwas günstiger gestalten, so kommt dieser Punkt nicht wesentlich in Betracht. Auf die Berücksichtigung der neuerdings durch Ludwig's und Burn's Untersuchungen bekannt gewordene Thatsache, dass die Ausmündung des Steinkanals ursprünglich durch die linke Coelomhöhle, resp. durch eine sog. linke vordere Körperhöhle (Burn) geschieht, von der auch das ganze Hydrocoel abstammt, glaubte ich verzichten zu dürfen, da das Resultat unserer Betrachtungen dadurch nicht wesentlich beeinträchtigt werden kann.

Stellen wir uns nun vor, dass sich eine Urform von obiger Beschaffenheit mit der rechten Seite festgeheftet habe, indem zunächst die Tentakel dieser Seite zur Fixirung dienten und das Thier schließlich unter Rückbildung dieser Tentakel sowie des rechten Hydrocoels, das sie versorgte, der Unterlage aufgewachsen sei.

Die angenommene Stellung der Tentakel an den Rand des Körpers wird es dann bewirken, dass die Festheftung mit etwas gegen die Unterlage geneigter Bauchfläche geschieht, wie es auf den beiden Projektionen Fig 2 a und b dargestellt ist. Fig. 2 a ist die Projektion auf die Querschnittsebene des festgehefteten Thieres, Fig. 2b hingegen die Projektion auf eine zu der Unterlage und dieser Querschnittsebene senkrechten Ebene. Unter Voraussetzung einer solchen Festheftung wird es nicht unplausibel erscheinen, dass beim weiteren Wachsthum einer derartig befestigten Form vorwiegend die freie linke Seite bevorzugt wurde, um so mehr, als die Tentakel der rechten Seite, wie wir annehmen, beim Aufwachsen eingingen. Wir wollen nun bezüglich des Auswachsens der linken Seite zunächst die Annahme zu Grunde legen, dass der gesammte Theil der rechten Seitenhälfte, welcher unter der Horizontalebene cx (Fig. 2a), x'cx' (Fig. 2b) liegt, keinerlei Wachsthum besitzt, abgesehen davon, dass er sich zur besseren Festheftung auf der Grundfläche allmählich so ausbreitet, dass er nun die Umrisse erhält, welche auf den Fig. 2a-b durch die punktirten Linien xy und x'y' angedeutet sind. Dieser Theil der rechten Seitenhälfte besäße also keinerlei Höhenwachsthum, sondern bildete sich zu einer Art

Stiel um. Derjenige Theil des Thierkörpers hingegen, welcher über der Horizontalebene cx, x'cx' liegt, soll sehr energisch wachsen, so dass er sich zu einem etwa linsenförmigen Körper entwickle, dessen Umrisse auf den Projektionen 2a und 2b durch die Linien ca'x und x'a'x' angegeben sind. Der Punkt c ist der linksseitige Mittelpunkt des Mundumfanges. —Es wird sich nun darum handeln, zu untersuchen, wie sich bei einem derartigen Auswachsen der angegebenen Körperpartie die Stellung der Tentakel etc. und die Beschaffenheit der inneren Organe verändern, welchen Einfluss daher der gesammte Vorgang auf die angenommene Organisation besitzt.

Natürlich können wir zu einem Schluss über diese Veränderungen nur gelangen, wenn hinsichtlich der Art des Wachsthums gewisse Voraussetzungen gemacht werden. Wie die Betrachtung der Projektion 2b ergiebt, geschieht die Vergrößerung des Theiles x'ax' zu der Form x'a'x' allseitig symmetrisch zu dem Punkt c; wir nehmen bezüglich dieses Wachsthums an, dass in allen Kurven zwischen c und x (Fig. 2a), in welchen durch die Linie cx (Fig. 2a) gelegte Ebenen die Oberfläche schneiden, das Wachsthum ein gleichmäßiges sei, so dass die Punkte einer solchen Kurve nach der Vergrößerung dieselben relativen Entfernungen von einander haben. Dieselbe Annahme gelte auch für das Wachsthum der Kurve x'ax' zu der Kurve x'a'x'. — Unter diesen nahezu mit der Projektion der äußeren Umrisslinie x'bx' zusammenfällt. Wenn wir nun unter der obigen Voraussetzung gleichmäßigen Auswachsens die neue Lage der Punkte 4 und 2 auf der Kurve x'a'x', resp. auf x'ob feststellen, so ergiebt sich deren Lage in 4' und 2'1. Daher werden die Kurven c1x und c2x nach dem Auswachsen in die Kurven c1x und c2x übergegangen sein. Die Lage der Füßchen I und II auf diesen Kurven lässt sich nun wiederum unter der Voraussetzung gleichmäßigen Auswachsens der betreffenden Kurven in der Weise feststellen, wie es für Tentakel III auf der Kurve ca'x geschah, wobei wir dann als neue Orte der Füßchen II' und III' finden. In derselben Weise wie die Lageveränderung dieser Füßchen ermittelt wurde, lässt sich ferner die äußere Mündung des Steinkanals genauer feststellen, wobei sich ergiebt, dass dieselbe nach SK' gelangt.

Es fragt sich nun, wie das linke Hydrocoel bei diesem Wachsthumsprocess verändert wird. Wenn wir, wie nicht unwahrscheinlich, die Annahme machen, dass das Wachsthum dieses Organs der darüberliegenden Körperwand genau folgt, so werden wir seine Umrisse nach dem Auswachsen mit Hilfe derselben Methode ermitteln können, welche uns soeben bei der Feststellung der Verschiebung der Füßchen diente. Da die beiden Endpunkte des Hydrocoels senkrecht unter der Linie x'cx' liegen, auf welcher das Wachsthum — Null ist, so behalten sie ihre ursprüngliche Lage bei, während sich das übrige Hydrocoel durch Auswachsen so verändert, dass es, wie Projektion 2b zeigt, eine etwa halbkreisförmige Gestalt annimmt. Auf die Einzelheiten der Feststellung seiner neuen Gestalt will ich hier nicht specieller eingehen; wie gesagt, geschah sie nach der schon aus einander gesetzten Methode und mit möglichster Genauigkeit.

Das Auswachsen des Darmes dürfen wir zweifellos als unabhängig von den Wachsthumsverhältnissen der Körperwand betrachten. Der Darm wird sich jedenfalls beträchtlich verlängern; da ihm nun zu

¹ Es handelt sich hier wie bei den späteren Untersuchungen um die Messungen von Kurven, die auf gekrümmten Ebenen verlaufen. Da sich diese Verhältnisse durch Zeichnung oder Berechnung schwierig ermitteln lassen, jedoch ihre annähernd richtige Feststellung für das Endresultat unerlässlich scheint, so habe ich mir in der Weise geholfen, dass ich von jedem der drei Stadien 1, 2 und 3 in den auf den Projektionen verzeichneten Dimensionen Modelle anfertigte. Hierauf wurden die Kurven auf der Oberfläche dieser Modelle eingetragen und ihre Länge mit schmalen Papierstreifen ausgemessen, respective die gesuchten Punkte in derselben Weise auf den Kurven abgemessen. Auf diesem Wege gelingt es jedenfalls die Maßverhältnisse mit einer für unsere Zwecke ausreichenden Genauigkeit zu ermitteln.

seiner Entfaltung nur in der sich vergrößernden linken Körperhälfte Raum bleibt, so wird er in diese aufsteigen, etwa so, wie es auf den beiden Projektionen 2a und 2b dargestellt ist. Mund (M) und After (A) verändern ihren Ort nicht, da sie ja in der nicht auswachsenden Region des Körpers liegen¹.

Auf die geschilderte Weise sahen wir demnach eine Thierform entstehen, wie sie die Projektionen 2a und 2b wiedergeben. Eine solche Form musste den Antrieb zu weiterer Umgestaltung von vorn herein in sich tragen, denn die Lage ihres Mundes machte die Ernährung ohne Zweifel sehr schwierig. Eine Aufrichtung mit gleichzeitiger Verlagerung des Mundes auf die Oberseite scheint daher in dem natürlichen Entwicklungsgang eines so organisirten festsitzenden Thieres geradezu als Bedingung weiterer Existenz. Wenn nun, wie es nach dem Bemerkten erklärlich scheint, bei dem weiteren Auswachsen der Form 2 eine solche Verlagerung des Mundes an den oberen Pol eintrat, so erforderte dies natürlich wiederum gewisse eigenthümliche Wachsthumsbedingungen, welche wir jetzt ein wenig näher untersuchen wollen. - Nehmen wir an, dass sich der linsenförmige Körper der Form 2 nach einer gewissen Periode des Weiterwachsens zu dem kugeligen einer Form 3 entwickelt habe, wie sie auf Fig. 3a in seitlicher, auf Fig. 3b in vorderer und Fig. 3c in horizontaler Projektion darge-stellt ist, und setzen wir auch für diesen Wachsthumsprocess wieder eine gleichmäßige Vergrößerung in den eigentlichen Wachsthumsrichtungen voraus. Wenn nun der Mund der Form 2 an den oberen Pol der Form 3 verlagert werden soll, so erfordert dies, dass das Wachsthum der Kurve Ma'm'x von Form 2 sehr gering oder überhaupt gleich Null sei, wogegen in der Linie My, welche der ursprünglich rechten Seite der Urform angehört, ein so erhebliches Wachsthum stattfindet, dass sie sich zur Kurve yM der Form 3 ausdehnt. Wir sehen also, dass die ursprünglich rechte, jetzt unter dem Mund gelegene Bauchsläche der Form 2 ein relativ beträchtliches Wachsthum zeigen muss, damit der Mund in der angegebenen Weise verschoben wird. Hinsichtlich der genaueren Begrenzung dieses stark wachsenden Theils, welcher die Mundverlagerung bedingt, machen wir folgende Annahme. Dieser Theil werde nach oben begrenzt durch die KurverMr, welche, wie wir früher sahen, der ursprünglichen Mittellinie der Urform, die deren

¹ Vielleicht wäre es jedoch richtiger gewesen, wenn ich dem Darm kein solch' eigenes aufsteigendes Wachsthum zugeschrieben hätte. Lässt man dieses weg, so ist das Endresultat wesentlich dasselbe; der Darm verliefe dann auf der Projektion 2a entsprechend der Kurve *Mrm'*, während seine Projektion in Fig. 2b nicht wesentlich verändert würde.

rechte und linke Hälfte scheidet, entspricht, so dass also nur die ursprünglich rechte Bauchseite an dem stärkeren Auswachsen betheiligt ist. Nach unten können wir uns diese Wachsthumszone durch die Kurve ryr begrenzt denken (s. 2b). Wenn nun diese ungefähr dreieckige Zone in die Höhe auswächst, so muss die Höhenzunahme von der Linie My, wo sie am stärksten ist (da hier die Zone ryrMr am höchsten ist) bis gegen r, wo es = Null wird, succesive abnehmen. Es lässt sich natürlich auch statt der angegebenen unteren Grenze der wachsenden Region ryrMr einfach die Annahme substituiren, dass das Auswachsen parallel der Linie My, jederseits von dieser bis zu den beiden Punkten r succesive bis zu Null abnehme. Wir machen nun ferner der Einfachheit wegen die weitere Annahme, dass die gesammte hintere Hälfte der Form 2, also die auf Projektion 2a von dem Umriss y'robm'xy umschriebene Partie, überhaupt keinerlei Wachsthum parallel ihrer Mittellinie bm'xy besitze; dann wird der obere Pol b der Form 2 nach b' auf den Projektionen 3 verschoben, o nach o', wogegen die Punkte r nur sehr wenig verlagert werden; da nämlich ihr Abstand von x' gleich groß bleibt, so erfahren sie nur durch die veränderte Krümmung der Oberfläche eine kleine Verschiebung nach r'. Die Punkte r erscheinen daher gewissermaßen wie fixe Punkte, um welche die Verlagerung der übrigen Theile der Oberfläche vor sich geht. - Schwieriger zu ermitteln ist das Verhalten der vorderen Hälfte der Form 2 (MborM Fig. 2 a) bei dem Auswachsen. Unter der oben gemachten Voraussetzung über das Wachsthum der dreieckigen Region ryM muss diese sich bei Form 3 zu dem sphärischen Dreieck r'yMc ausdehnen 1, woraus sich weiterhin ergiebt, dass die von dem Umriss rMbor umschriebene Oberflächenpartie der vorderen Hälfte der Form 2 ein ziemlich starkes Wachsthum erfahren muss, um in den durch ihre Vergrößerung entstehenden Oberflächentheil der Form 3, nämlich in r'Mb'or' überzugehen. Nun setzten wir voraus, dass die Kurve Mb (Fig. 2) überhaupt nicht wächst, also M'b' in Fig. 3 dieselbe Größe beibehält. Dann ergiebt sich ohne Weiteres der neue Ort des Füßchens III', der ja auf dieser Kurve liegt bei III Fig. 3.

Um nun auch zu einer annähernden Bestimmung der Verlagerung der Füßchen II' und I' zu gelangen, bedarf es einiger Hilfsmittel. Wenn wir die Vertikalachse der Form 2 in vier Theile theilen und

¹ Natürlich genügt es, das Auswachsen der einen Hälfte der Form 2 zu untersuchen, also auch nur die eine Hälfte ryM der Wachsthumszone ryrMr, da ja die beiden Hälften der Form 2 symmetrisch sind und ihre Symmetrie bei dem Übergang in Form 3 nicht gestört wird. Was für die eine Hälfte festgestellt wurde, gilt daher eben so für die andere.

durch die Mitte o sowie durch die Punkte $^1/_4$ und $^3/_4$ Horizontalebenen legen, so schneiden diese die Oberfläche in elliptischen Kurven, welche durch die punktirten Linien $^1/_4$ β , $o\gamma$ und $^3/_4$ δ auf den Projektionen 2a und 2b angegeben sind. Die Punkte β , γ und δ lassen sich nun unter den früher gemachten Voraussetzungen auf der Strecke Mb' der Form 3 einfach durch Abmessen bestimmen; eben so lassen sich die Punkte $^1/_4$, o und $^3/_4$ auf der Kurve b'r (Fig. 3) unter der Voraussetzung ermitteln, dass das Wachsthum in dieser Kurve gleichmäßig vor sich gehe. Nach Feststellung der erwähnten Punkte wird sich dann leicht ergeben, dass die Kurven $^1/_4$ β , $o\gamma$, und $^3/_4$ δ der Form 2 nach dem Auswachsen zur Form 3 sehr annähernd den Verlauf haben müssen, welcher auf den Fig. 3a—c projektivisch eingezeichnet ist.

Da nun der Tentakel I' auf der Kurve $^3/_4$ δ liegt, so lässt sich sein genauerer Ort auf derselben wiederum unter Annahme des gleichmäßigen Wachsthums innerhalb der Kurve bestimmen; das Gleiche lässt sich auch für den Tentakel II ausführen; auch kann man die Kurve, welche die Mittelpunkte der Kurven $^1/_4$ β , $o\gamma$ und $^3/_4$ δ verbindet, zu Hilfe nehmen, welche nahezu durch den Ort dieses Tentakels geht (siehe Fig. 3a-c).

Auf diesem Wege, dem erhebliche Bedenken nicht entgegenstehen dürften, lässt sich demnach die neue Lage der Tentakel annähernd bestimmen, wie es auf den Projektionen 3 a-c geschehen ist.

Um die Veränderung der Beschaffenheit des Hydrocoels festzustellen, gehen wir von derselben Annahme aus, die wir hinsichtlich seines gleichmäßigen Auswachsens mit der darüber liegenden Körperwand schon früher machten. Unter diesen Bedingungen ergiebt sich die Lage seines mittleren Theiles leicht durch einfache Abmessung von M aus; eben so fällt auch die Bestimmung seiner beiden Endpunkte nicht schwer, da dieselben unter einem Punkt der Kurve rM liegen, der sich bei Form 3 unter der Voraussetzung gleichmäßigen Wachsthums leicht feststellen lässt. - Ermittelt man schließlich die ungefähre Lage des Ursprungspunktes des Füßchenkanals II aus dem Hydrocoel, so lässt sich auf Grund dieser Daten der Verlauf des Hydrocoels in Form 3 erkennen. Wenn ich auch einige Bedenken hege, ob der auf den Figuren 3 a-c eingezeichnete Verlauf dieses Organs völlig korrekt ist, d. h., ob es nicht ein wenig zu stark ausgebaucht erscheint, so bin ich doch überzeugt, dass der mögliche Fehler relativ geringfügig ist, um so mehr, als er für die weitere Betrachtung nicht wesentlich ins Gewicht fallen kann.

Die Lageverschiebung der Mündung des Steinkanals ergiebt sich aus dem früher über die Verlagerung der hinteren Hälfte der Form 2 Bemerkten ohne Weiteres und damit auch der Verlauf des Kanals selbst, auf den ich jedoch später zurückkommen werde.

Für den Darm handelt es sich wesentlich um die Ermittelung der Lageverschiebung der Afteröffnung A, wofür das Auswachsen des Dreiecks rMy maßgebend ist. Der After fällt bei Form 2 in die mit der Kurve My parallele Kurve ef; da nun das Auswachsen des Dreieckes rMy parallel der Kurve My erfolgt, so haben wir den neuen Ort des Afters in der Verlängerung der Projektion der Kurve ef zu suchen. Unter der Voraussetzung, dass das Wachsthum in dieser Kurve gleichmäßig erfolgt, wird sich dann der neue Ort des Afters bei Form 3 etwa bei A ergeben. — Die Lageverschiebung des Mundes wurde schon früher erörtert; nur wäre noch zu betonen, dass Mund- und Afteröffnung, da sie jetzt zum Theil in die stark wachsende Zone rMy fallen, eine beträchtliche Vergrößerung erfahren werden, wenn auch die Form des Mundes, wie sie auf Fig. 3c angegeben ist, nicht ganz richtig sein dürfte. Der Verlauf des übrigen Darmapparates ergiebt sich ziemlich von selbst, ein entsprechendes, selbständiges Weiterwachsthum desselben vorausgesetzt.

Überschauen wir jetzt die Thierform, welche auf Grund der beiden hypothetischen Wachsthumsprocesse aus der ursprünglichen bilateralen Urform entstanden ist, so ergiebt sich, dass sie in den wesentlichen Punkten die Grundzüge des strahligen Echinodermenbaues zeigt. Wir finden den Mund am vorderen Pol, gegenüber einem befestigten aboralen Ende. Um den Mund gruppiren sich in ziemlich regelmäßigen Abständen, annähernd strahlig, fünf Tentakel oder Füßchen, zu welchen von einem den Mund nahezu kreisförmig umziehenden Hydrocoel Radiärkanäle treten. - Von einer solchen Ausbildungsstufe bis zu dem ringförmig geschlossenen Hydrocoel oder Ambulacralring und der Annahme der regulären Strahlenform sind nur noch wenige Schritte, welche kaum einer Erläuterung durch Abbildungen bedürfen. Dass die Anordnung der Füßchen sich durch verhältnismäßig geringe Wachsthumsverschiebungen allmählich zur reinen Strahlenform ausgleichen wird, ist eine Annahme, welche, wenn erst eine festgeheftete Gestalt wie die Form 3 zu Stande kam, eine fast selbstverständliche Forderung bildet; sehen wir doch in der Entwicklung der Cölenteraten, speciell bei den Anthozoen, Derartiges auch geschehen.

Der ringförmige Abschluss des Hydrocoels ist ebenfalls leicht begreiflich, wenn wir die Annahme machen, dass diejenige Partie der rechten Bauchfläche der Urform, welche als der dreieckige Zwickel r'Mr' vom Stiel bis zum Mund reicht, in der Folge nicht weiter wächst und ihr oraler Theil schließlich bis etwa zum After völlig verkümmert.

Dann werden die beiden Enden des Hydrocoels direkt auf einander stoßen und ähnlich wie es ja auch die ihnen verwandten Leibeshöhlenräume häufig thun, sich mittels Durchbruch in einander öffnen, womit das ringförmig geschlossene Hydrocoel vollendet wäre. Wenn dieser Zustand erreicht ist, würde sich ergeben, dass die orale Hälfte des Echinoderms thatsächlich nur von der linken Hälfte der Urform gebildet wird, die aborale dagegen von der rechten. Der After fällt natürlich in den Interradius zwischen den Füßchen I und V und der Darm beschreibt von der Oralseite betrachtet eine Windung, entsprechend dem Verlauf des Uhrzeigers, wie sie bekanntlich fast sämmtliche Echinodermenformen mehr oder weniger vollkommen zeigen.

Mit einigen Worten wäre noch zu erörtern, wie sich die Leibeshöhlen und die Mesenterien auf Grund der vorausgesetzten Wachsthumsbedingungen gestalten werden. Nehmen wir an, dass bei der Urform zwei Gölomsäcke vorhanden waren, welche ein medianes Mesenterium bildeten, so wird sich dieses längs der Kurve mM an der äußeren Körperwand festheften (s. Fig. 2a). Diese Mittellinie mM wird bei Form 2 in die Linie m'r M übergeführt, welche also jetzt die äußere Insertion der Scheidewand zwischen beiden Cölomsäcken angiebt, während dieselbe sich nach innen längs der Mittellinie des Darmrohres befestigt. Untersuchen wir nun die äußere Befestigung des Mesenteriums auf dem Stadium 3, so ergiebt sich leicht, dass sie auf der Hinterseite längs der Linie r'mr' geschehen muss, sich dagegen auf der Vorderseite von r' in dem Interradius I—V bis zu dem Mund erstreckt und von dem Punkt r' der linken Seite in dem gleichen Interradius bis zum After (A). Da wir nun annehmen dürfen, dass auf diesem Stadium die Cölomblasen auch auf der ursprünglichen Ventralseite des Darmes, zwischen Mund und After zur Bildung eines ursprünglich ventralen Mesenteriums zusammenstoßen, so wird sich die Befestigungslinie des Mesenteriums auch zwischen Mund und After in dem Interradius I-V fortsetzen. Auf den Fig. 3 a-c sind die Cölomblasen, und dem entsprechend die durch ihr Zusammenstoßen gebildeten Mesenterien, so gezeichnet, dass sie nicht ganz bis zum Mund reichen, sondern in einiger Entfernung von demselben am Schlund endigen. Aus dem Verlauf der äußeren Anheftungslinie des Mesenteriums an der Körperwand (die mit ---- bezeichnet ist) und seiner inneren und äußeren Anheftungslinie am Darm ergiebt sich weiterhin leicht die Gestalt und Ausdehnung der beiden Cölomblasen. Ohne davon eine eingehende Schilderung zu entwerfen, indem sich mit Hilfe der Figuren leicht ein Überblick der Gestalt beider Blasen gewinnen lässt, will ich nur hervorheben, dass die ursprünglich linke Cölomblase fast die gesammte

orale Hälfte ausfüllt und auch noch ziemlich tief gegen den befestigten Pol hinabsteigt; die rechte Cölomblase steigt, wie gesagt, nur in dem Interradius I—V zwickelartig bis gegen den Mund empor.

Wenn, wie wir angenommen haben, der Zwickel r'Mr', welcher sich von der rechten Bauchfläche der Urform gegen den Mund erhebt später wenigstens in seiner oralen Hälfte ganz verkümmert, so wird vermuthlich auch der darunter liegende Theil der rechten Gölomblase eingehen und auf diese Weise ein einfaches Mesenterium entstehen, welches sich zwischen Mund und After ausspannt, das jedoch der Ableitung nach vierblättrig sein müsste¹.

Wie wir fanden, hat die rechte Cölomblase, welche die Stielregion einnimmt und sich auch der Ableitung gemäß in den Stiel selbst erstreckt, einen relativ geringen Umfang; das Mesenterium, welches von dem äußeren Darmumfang zu der Körperwand zieht (Fig. 3a und 3b $+\cdots+\cdots$), steigt daher stark abwärts gegen den Stiel zu.

Es ist jedoch leicht ersichtlich, dass dieses Verhalten des Mesenteriums eigentlich etwas willkürlich von uns konstruirt wurde, indem wir den Darm einen Verlauf nehmen ließen, der wohl nicht ganz gerechtfertigt ist. Lässt man den Darm, wie es eigentlich wahrscheinlicher sein dürfte, dem Verlauf des äußeren Mesenteriums strenger folgen, so tritt letzteres, so weit die Schlinge des Darmes horizontal zieht, in annähernd horizontaler Richtung zum Darm. Weiterhin trägt jedoch zu dem Aufsteigen des Mesenteriums gegen den Darm, wie es auf den Fig. 3 a-c erscheint, noch bei, dass sich auf Grund unserer Annahmen über das Wachsthum ein bedeutendes Missverhältnis in der Ausdehnung der jetzt oralen linken und der aboralen rechten Cölomblase ergeben hat. Da ein derartiges Missverhältnis bei der Entwicklung der Echinodermen, insbesondere z. B. bei Antedon, sich nicht einstellt, so hätten wir auf dessen Ausgleichung Bedacht zu nehmen, welche sich natürlich leicht dadurch erzielen lässt, dass bei dem weiteren Auswachsen der Form 3 die aborale Region mit der rechten Cölomblase stärker wächst wie die linke jetzt orale Region, wodurch auch der Darm etwa den Verlauf erhielte, wie ihn unsere Fig. 3 a-c zeigen, unter gleichzeitiger Horizontalstellung des Septums. Es scheint nun keineswegs nöthig, dass dieses Auswachsen der rechten aboralen Region erst nachträglich stattfinde, vielmehr kann sich dasselbe sehr wohl mit dem Wachsthum, welches die Umformung des Stadiums 2 zum Stadium 3 bewirkte, direkt kombiniren, so dass das Endresultat sofort eine der Antedonlarve ähnlichere Gestalt wäre. Das Gleiche gilt jedoch,

¹ Vergleiche jedoch die weiter unten p. 457 Anm. folgenden Erörterungen, wodurch diese Angaben wahrscheinlich eine Modifikation erfahren.

wie ich hier noch betonen möchte, für die sämmtlichen bei unserer Ableitung als successive angenommenen Wachsthumsvorgänge. Wenn wir sie bei unserer Betrachtung in einzelne Schnitte zerlegten, so geschah dies nur desshalb, weil sich auf solche Weise der Einfluss der Einzelvorgänge leichter feststellen ließ, als wenn wir einen komplicirteren, jedoch direkter zum Ziele führenden Wachsthumsmodus vorausgesetzt hätten. - Gleichzeitig dürfte jedoch auch die folgende Bemerkung zu beachten sein. Man könnte einwenden, dass zwar durch Wachsthumsprocesse, wie sie hier angenommen wurden, wohl eine echinodermenähnliche Thierform entstehen könne, dass jedoch bei der Ontogenese der Echinodermen, wo ja die Umbildung der bilateralen Larve in die strahlige Form sich thatsächlich vollzieht, von solch' bedeutenden Auswachsungsvorgängen, wie sie unsere Hypothese voraussetzt, nichts zu beobachten sei. Dem lässt sich nun entgegnen, dass bei der Larvenentwicklung die Verschiebungen, welche wir in der obigen Erörterung nur auf Verschiedenheiten des Wachsthums zurückzuführen suchten, recht wohl auch durch direkte Verkummerungen gewisser Regionen unterstützt werden können, wobei der Enderfolg natürlich der gleiche bleiben muss. Wir dürfen diese Ansicht um so mehr für wahrscheinlich halten, als wir ja wissen, dass bei der Umwandlung der Echinodermenlarven in der That umfangreiche Verkummerungen beobachtet werden.

Es scheint mir schließlich an dieser Stelle nicht unwichtig, noch einen weiteren etwaigen Einwand gleich selbst zu erheben und zu erledigen. Es könnte Jemand sagen, er wolle zwar recht gern zugeben, dass sich die Entstehung einer echinodermenartigen Thierform auf diesem Wege denken lasse, jedoch sei es unwahrscheinlich oder doch unerweisbar, dass solch' seltsame Wachsthumsvorgänge und damit verbundene Verlagerungen der Organe in der Thierwelt und speciell bei den Echinodermen vorkämen. Dass nun ein solcher Einwand nicht stichhaltig ist, ja dass gerade bei den Stachelhäutern sehr seltsame, auf ähnlichen hochgradigen Wachsthumsdifferenzen beruhende Verlagerungen auftreten, lässt sich leicht zeigen. Man braucht nämlich nur auf die interessante Holothurienform Rhopalodin a hinzuweisen, deren Morphologie Ludwig sehr schön und, wie ich überzeugt bin, durchaus richtig aufklärte. Sehen wir doch, wie bei dieser Form durch eine Wachsthumshemmung des dorsalen Interradius, verbunden mit gleichzeitigem, beiderseits gegen den gegenüberstehenden Radius successive zunehmendem Längenwachsthum, eine dichte Zusammenrückung von Mund und After entsteht, unter fast völliger Reduktion der dorsalen Mittellinie.

Übrigens lehrt uns ja die Morphologie der Echinodermen ferner, dass differentes Wachsthum in der Ausbildung ihrer Grundgestalten eine hervorragende Rolle gespielt hat. Während wir auf der einen Seite bei den Crinoideen und Asteroideen eine nahezu gleiche Entfaltung der ambulacralen und der antiambulacralen Fläche antreffen, ist die letztere bei den Echinoideen und Holothuroideen auf ein Minimum zusammengeschrumpft. Auch diese Erscheinung können wir leicht verstehen, wenn wir uns die beiden letzterwähnten Gruppen aus einer den ersteren in den Grundzügen ähnlichen Urform entstanden denken, unter frühzeitiger Sistirung des Wachsthums der Antiambulacralfläche und starkem Wachsthum der ambulacralen.

Nachdem ich in den vorstehenden Erörterungen gezeigt zu haben glaube, dass sich auf Grund der gemachten Voraussetzungen die Umbildung einer bilateralen Urform zu der strahligen Gestalt des Echino-

derms erklären lassen dürfte. möchte ich noch auf einen Punkt eingehen, der mich in den 70er Jahren zuerst zum Nachdenken über das Echinodermenproblem veranlasst hat. Ich meine nämlich die eigenthümlichen Symmetrieverhältnisse, welche Loven bei genauem Studium des Skelettes Seeigel entdeckt hat. Diese Verhältnisse sind meines Wissens seither nicht näher gewürdigt worden und, ohne wirkliches Verständnis, eine Art Curiosum geblieben.

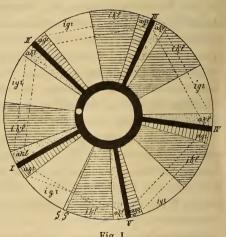
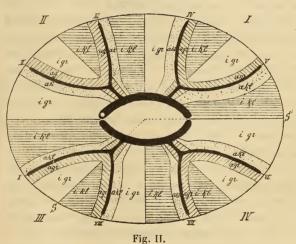


Fig. I.

Loven hat bekanntlich nachgewiesen, dass sowohl die beiden Plattenreihen, welche jedes der fünf Ambulakren der Seeigel aufbauen, wie auch die beiden, welche jedes der fünf Interambulakren zusammensetzen, nicht völlig gleich sind, sondern dass sich je fünf Plattenreihen der Ambulakren und je fünf der Interambulakren von den fünf anderen in ihrer Ausbildung unterscheiden. Ich will hier nicht näher darlegen, worin diese Verschiedenheiten der Plattenreihen der Radien und Interradien bestehen, da dies für die hier verfolgten Zwecke unnöthig ist. Wichtig erscheint für uns nur die Vertheilung dieser Reihen im Umkreis des Skelettes, welche ergiebt, dass bei Berücksichtigung dieser Verhältnisse von einem regulären Strahlenbau

der Seeigel nicht die Rede sein kann. Im Holzschnitt Fig. I habe ich die Vertheilung der Plattenreihen in der Ansicht auf die Oralseite eines Seeigels nach Loven dargestellt. I-V sind die fünf Ambulakren, deren verschiedenen Plattenreihen agr und akl durch besondere Schraffirung oder Punktirung kenntlich gemacht wurden.

In gleicher Weise sind von den beiden Plattenreihen der Interambulakren igr und ikl, die einen weiß gelassen, die anderen horizontal schraffirt. Lovén hat nun schon dargelegt, dass man bei Berücksichtigung der Anordnung der 5+5 Plattenreihen der Ambulakren eine Art Symmetrieebene des Seeigels feststellen kann; wenn man nämlich die Enden der homologen, benachbarten Plattenreihen durch Linien verbindet, so erhält man zwei symmetrische Fünfecke, welche sich so schneiden, dass man durch zwei ihrer Schnittpunkte eine Linie ziehen kann (SS' III), zu welcher die beiden Pentagone symmetrisch gelagert



Diese Losind. věn'sche Symmetrieebene der Seeigel geht durch den auf Fig. I mit SS' bezeichneten Interradius und den gegenüberliegenden Radius 111.

Es schien mir nunggewisserma-Ben ein Prüfstein für die Berechtigung der oben vorgetragenen

Hypothese über die Entstehung des strahligen Echinodermenbaues zu sein, wenn jene Hypothese gleichzeitig in der Lage wäre, über diese seltsamen Symmetrieverhältnisse der Seeigel gewisse Aufschlüsse zu gewähren. Dies scheint mir nun in der That so zu sein, wie im Nachfolgenden gezeigt werden soll. Um die Erörterung nicht zu lang auszuspinnen, will ich hier nicht auf die verschiedenen Erwägungen und Überlegungen eingehen, welche schließlich zu dem Ergebnis führten, das gleich mitgetheilt werden soll.

Auf Holzschnitt II ist eine hypothetische Form schematisch dargestellt, in welcher die in derselben Weise wie auf Fig. I bezeichneten Felder die gleiche Bedeutung haben sollen, wie auf der schematischen

Figur des Seeigels (Holzschnitt I). Von dem Punkt S bis zu S' wird man diese Felder in der gleichen Reihenfolge angeordnet finden wie auf Fig. I von S bis S'. Die Zahlen I—V bezeichnen auch hier die Lage der Radien oder Ambulakren, welche durch den Verlauf der Ambulacralgefäße charakterisirt sind, welche hier wie auf Fig. I durch die dicken schwarzen Linien angedeutet sein sollen. Es ergiebt sich nun leicht, dass die Ambulakren II + III, sowie IV + V darin eine Zusammengehörigkeit zeigen, dass sie in der Anordnung ihrer Plattenreihen übereinstimmen; die Plattenreihen von II und IV sind symmetrisch zu denen von stimmen; die Plattenreihen von H und IV sind symmetrisch zu denen von III und V geordnet. Darin dürfte sich, wie gesagt, eine paarweise Zusammengehörigkeit dieser Radien aussprechen, welche sich, wie dies auf Fig. II angedeutet ist, dadurch erklären ließe, dass die Radien II+III und IV+V durch Gabelung je eines ursprünglichen Radius entstanden sind. Dass eine solche Annahme nicht ohne jegliche innere Berechtigung erscheint, lässt sich daraus folgern, dass wirklich alte Cystoideen bekannt sind, welche dieses Verhalten zeigen, bei welchen nämlich je zwei und zwei der fünf Ambulakralrinnen durch Gabelung einer gegen den Mund bin einfachen antstehen während die fünfte einfach bleibt Ctenophore sehr nahe kommen. Wir finden vier Antimeren vor, von welchen je zwei (I + III, II + IV), die sich kreuzweise gegenüberstehen, kongruent sind. Jedes Antimer ist wie bei den Ctenophoren in sich asymmetrisch; doch zeigt sich in der Beschaffenheit dieser vier Antimeren noch eine Unregelmäßigkeit, welche sich aus ihrer Asymmetrie nicht herleiten lässt. Wenn wir nämlich die Gablung der Radien IV-V und II-III als eine Verdoppelung der ursprünglichen Antimeren I und II auffassen, so finden wir, dass zwar im Antimer I die neu eingeschalteten Felder igr und ikl die zu erwartende Anordnung zeigen, dass hingegen im Antimer II diese Felder gerade in der umgekehrten Reihenfolge auftreten. Die bei der Gablung der vier ursprünglichen Radien neu eingeschobenen vier Felder igr + ikl treten in solcher Beihendien neu eingeschobenen vier Felder igr + ikl treten in solcher Reihendien neu eingeschobenen vier Felder igr + ikt treten in solcher Keinenfolge auf, dass sie zu der Sagittalebene symmetrisch gelagert sind, während dies für die früheren vier Felder igr + ikl jeder Seite nicht gilt. Dies bewirkt, dass die Reihenfolge der Felder in den benachbarten Antimeren nicht übereinstimmt, sondern dass sich nur die kreuzweise gegenüberstehenden I und III, sowie IV und V in dieser Aufeinanderfolge entsprechen. — Wie gesagt, besitzen die Ctenophoren ganz ähnliche

allgemeine Symmetrieverhältnisse; dennoch lässt sich nicht beurtheilen, ob bei diesen Formen, vorausgesetzt, dass in jedem ihrer Anti-mere ähnlich angeordnete Skeletgebilde aufträten, auch eine analoge Aufeinanderfolge derselben statthaben müsste. — Trotzdem ist es überraschend, dass für die Vertheilung der Ambulacralreihen und der vier Paar primären Interambulacralreihen, wie wir die zwischen den Radien V-VI, VII-VIII, I-II und III-IV liegenden wohl bezeichnen dürften, eine ganz regelmäßige Aufeinanderfolge besteht, die derjenigen eines vierstrahligen Organismus mit in sich asymmetrisch gewordenen Antimeren vollkommen entspricht. Da nun die Gablung der ursprünglichen vier Radien zu acht wohl als ein sekundärer Process betrachtet werden muss, so ließe sich vielleicht einigermaßen begreifen, dass dabei eine etwas veränderte Reihenfolge der vier Paar neu hinzugetretenen Interambulacralreihen auftritt, die möglicherweise dadurch beeinflusst war, dass der Organismus mittlerweile eine sekundär zweistrahlige Bildung durch stärkere Ausprägung der Sagittalebene erlangt hatte und daher die vier Paar neu hinzutretenden Reihen sich in symmetrischer Lagerung zu der Sagittalebene entwickelten.

Jedenfalls lässt sich aus einem Organismus von den Symmetrieverhältnissen des Schemas Fig. II der eigenthümliche Bau der Seeigel ableiten durch Verkümmerung des zwischen S und S' gelegenen 1 und ½ Antimers. Die von Lovén seiner Zeit aufgefundene Symmetrieebene der Seeigel entspräche daher der Ebene, in welcher ursprünglich diese verkümmerten Radien ihre Lage gefunden hätten, resp. der Zusammenstoßungsebene der durch die Verkümmerung vereinigten Felder ikt bei S' und igr bei S. Nach der Ausgleichung der fünf restirenden Radien muss diese Ebene natürlich durch den Radius III gehen, wie das Schema Fig. I zeigt.

Immerhin ist es recht bemerkenswerth, dass uns diese Betrachtungen über die seltsame Symmetrie der Seeigel zu einer Urform führten, deren Bau und Symmetrieverhältnisse gewisse Übereinstimmungen mit den Ctenophoren darbietet. Schon früher gelangte bekanntlich Metschnikoff durch entwicklungsgeschichtliche Spekulationen zu einer Annäherung beider Abtheilungen. Ich selbst hatte ein solches Ergebnis durchaus nicht erwartet und will auch gern zugeben, dass die vorliegende Betrachtung noch keineswegs zwingend ist, dass man nämlich auch von einer Urform mit fünf Paar Gabelradien ausgehen könnte, von welchen dann sämmtliche der rechten Seitenhälfte, also 2 und ½ verkümmerten, während die übrigen fünf der linken Seitenhälfte erhalten blieben. Man braucht sich nur auf Schema Holzschn. II zwischen die Antimeren III und III noch ein fünftes von der Beschaffenheit des Antimers III ein-

geschaltet zu denken, um eine solche Ausgangsform zu erhalten. Da jedoch das Verständnis der Symmetrieverhältnisse einer solchen Form größere Schwierigkeiten bietet, wie die des Schemas Fig. II, so glaube ich vorerst, dass letzteres die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Halten wir daher die Ableitung der Echinodermen von einer diesem Schema entsprechenden Urform für möglich, so ergäbe sich, dass die bei der früher versuchten Ableitung der strahligen Echinodermengestalt vorausgesetzte Verkümmerung der ganzen rechten Bauchfläche der bilateralen Urform nicht ganz richtig wäre. Vielmehr würde aus diesen Überlegungen folgen, dass nur ³/₄ der rechten Bauchfläche verkümmerten, ¹/₄ dagegen sich erhalten hätte.

Nach dem oben geschilderten Ableitungsversuch der Echinodermengestalt müsste der After in den Interradius SS' (Holzschn. I) fallen. Dieser Interradius ist jedoch nicht derjenige, welcher bei den irregulären Seeigeln den After enthält, vielmehr liegt derselbe im Interradius zwischen IV und V. Wenn daher unsere Ansicht über die Ableitung der Echinodermen richtig sein sollte, so würde daraus folgen, dass die Lage des Afters bei den irregulären Seeigeln keine ursprüngliche sein kann, sondern erst nachträglich durch Verlagerung entstanden sein muss. Für die Möglichkeit dieses Vorganges lässt sich anführen, dass, so weit wir wissen, die irregulären Seeigel keine ursprünglichen Formen sind, sondern erst nachträglich aus regulären entstanden, bei welchen der After aus der ambulakralen Sphäre herausgerückt und an den aboralen Pol verschoben war, wie dies ja auch für die Asteroideen gilt. Innerhalb dieser kleinen Antiambulacralfläche der Regulären ist jedoch bemerkenswertherweise der excentrische After ursprünglich dem Interambulacrum SS' genähert, was sich mit unserer Vermuthung wohl in Einklang bringen ließe. Die Untersuchungen Loven's an sehr jungen regulären Seeigeln ergaben sogar, dass die ursprungliche Lage des Afters wohl sicher unserer Vermuthung vollkommen entspricht. Bei dem jüngsten von ihm beobachteten Exemplar (siehe seine Fig. 170, Taf. XXI) war die Lücke zwischen der sog. Centralplatte und dem umgebenden Apicalsystem, aus welcher späterhin die Periprokthaut hervorgeht, ganz deutlich in dem Interradius S-S' gelagert; erst etwas später greift das Periprokt dann allmählich auf den Interradius IV-V über, womit jedenfalls auch eine entsprechende Verschiebung der eigentlichen Afteröffnung verbunden ist.

Dass diese Verschiebung des Periproktes und der Afteröffnung auf einem relativ stärkeren Wachsthum desjenigen Theils der Körperwand beruht, welcher dem Interradius SS' angehört, scheint mir aus Lovén's

Figuren gleichfalls deutlich hervorzugehen. Berücksichtigt man nämlich die eigenthümliche Zeichnung auf der Centralplatte, welche sich aus fünf radiär gestreiften Dreiecken zusammensetzt, deren Basen den Genital- oder Interradialplatten zugewendet sind, so ergiebt sich (s. Lovén, Fig. 171), dass bei der Vergrößerung und Verschiebung des Periproktes das dem Interradius S S' zugehörige Dreieck sich stärker vergrößert wie die übrigen, wobei es allmählich auf den Interradius IV—V übergreift. Dasselbe lässt sich auch aus der Figur, welche Lovén von dem Apex der Salmacina goesiana Lov. giebt, ziemlich klar ersehen. Salmacina besitzt bekanntlich nur ein sehr kleines Periprokt, welches ziemlich genau zwischen der großen, in ursprünglicher Beschaffenheit erhaltenen Centralplatte und den Genitalplatten S S' und IV—V liegt, so dass es fast genau in den Radius V fällt. Nach Loven's Figur greift es jedoch bei der Salmacina go esiana wenigstens zuweilen stärker auf den Interradius IV-V über. Auch auf dieser Figur lässt sich nun gut erkennen, dass die dem Interradius S S' zugehörige Streifung der Centralplatte bis nahezu in die Mitte des Interradius IV-V übergreift. Durch diese Erfahrungen scheint es mir ziemlich sicher erwiesen zu sein, dass auch bei den Seeigeln der After ursprünglich dem Interradius SS' angehörte und erst später allmählich in den benachbarten Interradius IV---V hinüberrückte. Bei den Regulären hat er diese Wanderung nur zum Theil zurückgelegt, wesshalb er in der Regel dem Radius V ziemlich gegenüber liegt; dass er jedoch auch hier schon dem Interradius IV-V sehr nahe kommt, beweist das oben angeführte Verhalten bei Salmacina goesiana, doch auch Lovén's Fig. 475, welche ein Entwicklungsstadium des Periprokts von Toxopneustes droebrachensis darstellt und den After ziemlich genau gegenüber dem Interradius IV-V zeigt.

Diese Verlagerung des Afters bei den Seeigeln würde gleichzeitig die von Ludwig hervorgehobene Thatsache erklären, dass der Darm bei den Crinoideen und Asteroideen einen vollen Umgang im Körper beschreibt, während er bei den Echinoideen und den sich entsprechend verhaltenden Holothurien nur vier Interradien durchzieht. Crinoideen und Asteroideen würden sich daher unserem Ableitungsversuch entsprechend verhalten, wogegen für die beiden anderen Abtheilungen die Verlagerung des Afters um einen Interradius angenommen werden müsste.

Ein schwieriges Problem bildet der Steinkanal. Bei dem früher erörterten und durch die Figuren auf Tafel IX erläuterten Ableitungsversuch wurde der Ursprung des Steinkanals am Hydrocoel so angenommen, dass seine Beziehung zu dem Interradius des Afters in der abgeleiteten strahligen Form sich den Verhältnissen der Seeigel entsprechend gestaltete, daher musste der Ursprung des Steinkanals auf den Figuren zwischen den der Füßchen II-III gesetzt werden. Nachdem sich jedoch bei der Berücksichtigung der eigenthümlichen Symmetrieverhältnisse der Seeigel ergeben hat, dass die Lage des Kanals zu der Loven'schen Symmetrieebene, welche aller Wahrscheinlichkeit nach der Verwachsungsebene im Sinne unserer Ableitung entspricht, eine andere ist, so wäre demgemäß sein Ursprung zwischen den der Füßchenkanäle I—II zu verlegen 1. Eine auf Grund dieser Voraussetzung abgeleitete Form wurde denn auch in den Lagebeziehungen von After und Steinkanal die Verhältnisse aufweisen, welche Ludwig für die Crinoideen und Asterien festgestellt hat. Zwar ist mir bewusst, dass Bury neuerdings Ludwig's Angaben über die primitive Lage der äußeren Mündung des Steinkanals der Antedonlarve bezweifelt und sich für deren ursprüngliche Lage im After-Interradius ausgesprochen hat; dennoch glaube ich mich hier an die Angaben des ersterwähnten Forschers halten zu dürfen, da sie einerseits mit dem hier entwickelten theoretischen Ableitungsversuch sehr gut harmoniren, und andererseits besser mit den Angaben Barrois' übereinstimmen. In einer ziemlichen Zahl von Fällen lässt auch die embryologische Untersuchung, trotz mancher Mängel, deutlich erkennen, dass der innere Ursprung des Steinkanals wirklich der vorausgesetzte zwischen den Füßchen I-II der Hydrocoelanlage ist. So halte ich dies für die Asterien und Holothurien sicher erwiesen; auch bei den Ophiuren ist festgestellt, dass zwischen der Einmündung des Steinkanals und dem Ende der Hydrocoelanlage nur eine Füßchenanlage sich findet, auf der anderen Seite dagegen deren vier. Hier besteht aber das abweichende Verhalten, dass der Steinkanal anscheinend zwischen den beiden hintersten Füßchen, also zwischen IV und V entspringt. Ich glaube nun kaum, dass eine so tief greifende Differenz als ein wirklich existirendes Verhältnis bei so nahe verwandten Gruppen angesehen werden kann. Vielmehr halte ich die Vermuthung für gerechtfertigt, dass bei den Ophiuren eine Verdrehung der ursprünglichen Wassergefäßanlage in dem Sinne eingetreten ist, dass ihr sonst hinteres Ende nach vorn gerichtet wurde, eine larvale Störung, welche natürlich bei der weiteren Entwicklung wieder ausgeglichen werden muss. Untersucht man die Verhältnisse, wie sie Bury für den Ophiurenpluteus schildert, näher und vergleicht sie mit denen der Asterien, z. B. den Ergebnissen Lunwig's bei Asterina, so ergiebt sich auch, dass nach dem Schluss der

¹ Auf den Schemata I u. II ist der Ursprung des Steinkanals als heller Fleck im Ambulacralring angedeutet.

Wassergefäßanlage übereinstimmende Lagebeziehungen der Füßchenanlagen und des Steinkanals wieder hergestellt sind; die Ausgleichung vollzieht sich dadurch, dass die ringförmige Einkrümmung des Hydrocoels bei den Asterien gegen das Hinterende der Larve zu geschieht, bei den Ophiuren hingegen gerade umgekehrt gegen das Vorderende zu in Verbindung mit einer Rotation der Anlage um den Ösophagus.

Ich halte daher die Ansicht für nicht unwahrscheinlich, dass die Lageverhältnisse des Steinkanals bei allen Gruppen der Echinodermen sich schließlich als übereinstimmende ergeben werden und kann mich desshalb wenig mit Bury's Meinung befreunden, welche die Schlussstelle der ringförmigen Hydrocoelanlage, die nach unserem Ableitungsversuch identisch sein muss mit dem Interradius der Verwachsung, bei den verschiedenen Gruppen in sehr verschiedenen Interradien sucht.

Bei Gelegenheit dieser Betrachtungen gelangte ich jedoch auch zu einer Vermuthung, welche zum Schluss noch kurz angedeutet werden möge. Wenn es, wie oben dargelegt wurde, wahrscheinlich ist, dass die Hydrocoelanlage bei den Ophiuren eine Verdrehung erfahren hat, so erscheint es auch möglich, dass ihre sonst gewöhnliche Lage nicht die ursprüngliche ist. Diese Möglichkeit drängt sich um so mehr auf, als sie bei gewissen Formen mehr schief quer, von der Bauch- zur Rückenseite der Larve aufsteigt. Unter diesen Umständen lässt sich erwägen, ob die Voraussetzung über Lage und Beschaffenheit des ursprünglichen Hydrocoels, welche wir unserem Ableitungsversuch zu Grunde legten, ganz richtig ist. Es wäre nämlich wohl möglich, dass das ursprüngliche Hydrocoel eine Mittellage zwischen den beiden oben erwähnten Extremen eingenommen habe, d. h., dass es in etwa querer Richtung auf der linken Seite des ursprünglich weiter vorn gelegenen Mundes vom Bauch gegen die Rückseite aufgestiegen sei. Eine solche Urform würde in seitlicher Ansicht etwa das Aussehen des Holzschnittes III a gezeigt haben, während sie in der Ansicht auf den vorderen Pol das Bild der Fig. IIIb darbot. Man bemerkt, dass die Vorderansicht dieser Form im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse zeigt, wie die Bauchansicht der früher als Ausgangspunkt erwähnten Urform 1.

¹ Auf Fig. III b sind die zu den Tentakeln oder Füßchen tretenden Kanäle so eingezeichnet, wie sie sich nach den unter Berücksichtigung der Symmetrieverhältnisse der Seeigel abgeleiteten Bedingungen verhalten müssten. Bei dieser Gelegenheit wäre noch zu bemerken, dass unter diesen Voraussetzungen der Tentakel I natürlich dem rechten Hydrocoel angehörte, von dem also auch ein Theil in dem späteren Wassergefäßring erhalten bliebe. Wie leicht einzusehen, bildet dieser Umstand eine erhebliche Schwierigkeit, da ja in der Ontogenie sämmtliche fünf Tentakel von dem linken Hydrocoel gebildet werden. Immerhin glaube ich, dass diese Schwierigkeit nicht unüberwindlich erscheint; da wenigstens bei gewissen

Demnach würde sich aus einer solchen Form durch eine Reihe entsprechender Wachsthumsvorgänge, wie wir sie oben untersuchten, gleichfalls die strahlige Echinodermengestalt herleiten lassen, unter der Voraussetzung, dass eine derartige Urform sich mittels der Ten-

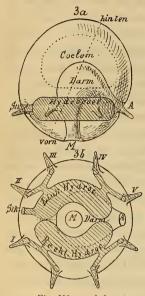


Fig. IIIa und b.

takel ihrer vorderen rechten Seitenfläche festgeheftet habe. Es will mir sogar scheinen, dass es eine Reihe Vortheile hätte, eine solche Form zum Ausgang zu nehmen. Einerseits würde dadurch dem Umstand Rechnung getragen, dass die Krümmung der Wassergefäßanlage in einer ganzen Anzahl von Fällen thatsächlich nach dem Hinterende der Larve gerichtet ist; ferner trüge diese Annahme auch der eigenthümlichen Thatsache bis zu einem gewissen Grade Rechnung, dass die Larve von Antedon sich wirklich mit dem Vorderende festheftet, was, wie mir scheint, von Bury hinreichend sicher nachgewiesen wurde. Endlich scheint mir auch eine solche Urform eher die Möglichkeit zu bieten, sie mit anderen einfachen Bilaterien in Beziehung zu bringen.

Nicht leicht dürfte ein Autor sich über die zahlreichen Schwächen und Schwierigkeiten seines Unternehmens klarer gewesen sein, als ich

Formen die beiden Hydrocoelanlagen vorn kommuniciren, so würde es begreiflich, dass der erhalten gebliebene Theil der rechten Anlage allmählich ontogenetisch mit der linken verbunden worden wäre, wesshalb er jetzt gemeinsam mit dieser entsteht. Auf eine weitere Veränderung, welche die auf dem erst eingeschlagenen Wege abgeleitete Gestalt erfahren würde, sei hier noch aufmerksam gemacht. Wie leicht ersichtlich, würde unter diesen Umständen das am Ösophagus zum Mund aufsteigende Mesenterium in den Interradius I-II (Holzschnitt I etc.) fallen, das des Afters und das zwischen Mund und After sich erstreckende dagegen in den Interradius I-V. Damit wäre jedoch auch eine Vereinigung dieser beiden Mesenterien, wie sie oben p. 448 angenommen wurde, ausgeschlossen und dieser an und für sich unwahrscheinliche Punkt daher ausgeschieden. Des Weiteren würde sich dann noch ergeben, dass auch die rechte Cölomblase dauernd an der Bildung der oralen Hälfte sich betheiligt, dass sie nämlich dem Radius I sammt den anstoßenden Hälften der beiden Interradien unterlagert. Dass nun besonders die erste, die Mesenterien betreffende Veränderung mit den thatsächlichen Verhältnissen gut übereinstimmt, dürfte sich aus Ludwig's Arbeit (1880) leicht ergeben und bildet eine weitere Stütze für die vorgetragene Ansicht.

bei der Niederschrift der vorliegenden kleinen Studie. Ist es ja doch von vorn herein ein etwas riskirtes Unternehmen, sich auf ein Gebiet zu wagen, welches man nicht durch eingehende eigene Forschungen wirklich beherrscht. Nur die sehr bestimmte Überzeugung, oder, wenn man es lieber so nennen will, Ahnung, dass der Grundgedanke, auf welchem sich der vorliegende Versuch aufbaut, nicht ganz unrichtig sein könne, vermochte mir die nöthige Zuversicht zu geben, das hier Niedergeschriebene weiteren Kreisen vorzutragen. Auch bin ich der Meinung, dass das Echinodermenproblem ein solches ist, welches auf dem alleinigen Wege der Beobachtung nur schwierig gelöst werden kann, d. h. Spekulation und Deduktion müssen hier der Beobachtung gewisse Wege eröffnen, auf welchen sie vordringend, zur Korrektur der ersteren führen und schließlich wohl auch das Richtige auffinden wird. Wenn sich mein Versuch in dieser Hinsicht als nicht ganz unbrauchbar erweisen sollte, so wäre ich ganz zufrieden gestellt und würde nicht beklagen, dass mir seine Ausführung viel mehr Zeit und Kopfzerbrechen kostete, als ich ursprünglich erwartete.

Auch in allgemeinerer Hinsicht verdient der vorliegende Versuch wohl einige Beachtung; ich glaube nämlich, dass der Mechanismus differenter Wachsthumsverhältnisse, welcher ihm zu Grunde liegt, sich auch für die Erklärung zahlreicher anderer morphologischer Probleme als fruchtbar erweisen kann, wenngleich die Erscheinungen selten so verwickelte und schwierige sein dürften, wie gerade bei den Echinodermen. Um sich über solche Wachsthumsvorgänge theoretisch, unter Voraussetzung gewisser Bedingungen Rechenschaft geben zu können, bedarf es jedoch einer gewissen Methode, zu deren Entwicklung der vorliegende Aufsatz vielleicht auch Einiges beizutragen vermag.

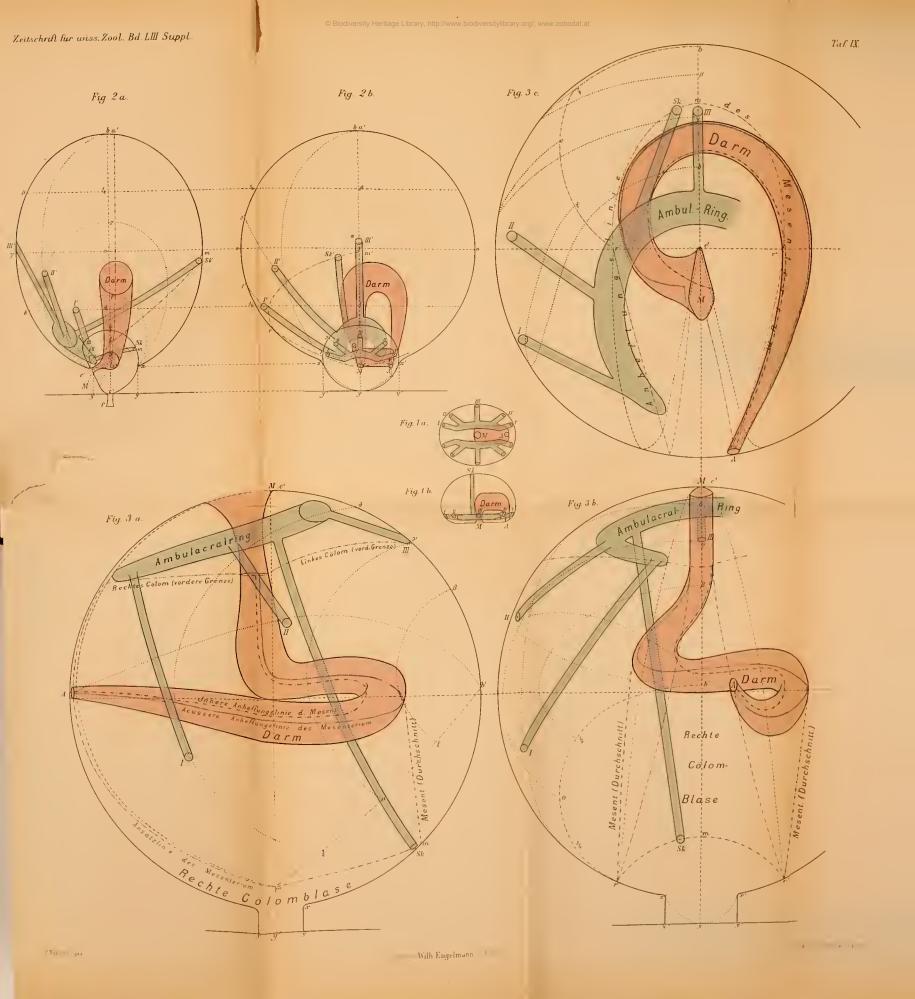
Heidelberg, den 15. Februar 1892.

Eine kurze Erklärung der Figuren auf Taf. IX lässt sich nicht wohl geben, wesshalb in dieser Hinsicht auf den Text verwiesen werden muss. Wenn der Gedankengang desselben gegenwärtig ist, so erklären sich die Figuren mit Hilfe der überall wiederkehrenden, sich entsprechenden Buchstaben und Zahlenbezeichnungen leicht von selbst. Der Darm ist roth, das Hydrocoel blau gezeichnet. *M* Mund, *A* After, *SK* Steinkanal.

160 0. Bütschli, Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Urform.

Verweise auf die citirte Litteratur.

- J. Barrois, Recherches sur le développement de la Comatule. Recueil zoologique suisse. T. IV. 4888. p. 545.
- H. Bury, The early stages in the development of Antedon rosacea. Philosoph. Transact. roy. society London. Vol. CLXXIX. 4888. p. 257—300.
- Studies in the embryology of the Echinoderms. Quarterly journ. micr. science. N. S. Vol. XXIX. 4889.
- E. HAECKEL, Generelle Morphologie. Bd. II. p. LXII—LXXVI und: Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. p. 424—443. 4877.
- S. Lovén, Études sur les Echinoidées. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bt. XI. No. 7. 4874. 53 Taf. Zum Theil auch früher schon in Öfversigt af Kongl. Vetensk. Ak. Förhandling. 4874. Nr. 7. (Deutsche Übersetzung von letzterem Aufsatz in Archiv für Naturgesch. Jahrg. 39. Bd. I. 4873. p. 46.)
- H. Ludwig, Über Rhopalodina lageniformis Gray und die darauf gegründete Klasse Diplostomidea Semper. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 4877. p. 497 —205. 4 Taf. und Bd. XLVIII. 4889. p. 60. 4 Taf.
- Über den primären Steinkanal der Crinoideen, nebst vergleichenden anatomischen Beschreibungen über die Echinodermen überhaupt. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 4880. p. 340—332. 2 Taf.
- Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa Forbes. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. 4882. p. 4—98. 8 Taf.
- 9. E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874. p. 65 ff.
- R. Semon, Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV. 1889. p. 253.
- Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XXII. 4888.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 53 Supp

Autor(en)/Author(s): Bütschli Otto [Johann Adam]

Artikel/Article: Versuch der Ableitung des Echinoderms aus

einer bilateralen Urform. 136-160