

Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien.


Von

Dr. Siegfried Becher.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut der Univ. Bonn.)

Mit Tafel XXXII—XXXVI und 12 Figuren im Text.

Einleitung.

 *Rhabdomolgus ruber* ist seit dem Jahre 1863 bekannt. Die Aufstellung dieser Gattung und Art stützt sich auf die Beobachtungen, die KEFERSTEIN (1863) an dem einzigen Exemplar anstellte, das von ihm pelagisch bei St. Vaast de la Hougue gefischt wurde. So unvollkommen auch diese Beobachtungen begrifflicherweise sein mußten, so genügten sie doch, um sicher zu stellen, daß es sich in der kleinen (10 mm langen) Form um eine Holothurie handelte, die wegen des Mangels der Füßchen systematisch den Synaptiden nahe stehen mußte. Das Fehlen von Schwimmwerkzeugen berechtigte zu der Vermutung, daß das Tier nur zufällig (bei Sturm) vom Boden aufgehoben worden war, gewöhnlich jedoch, wie fast alle Holothurien, zu den Bewohnern des Meeresgrundes gehörte.

Äußerlich waren an dem Vorderende der eigenartigen Holothurie zehn unverzweigte, an den Seiten gelappte Tentakel zu bemerken, die die Mundöffnung umgaben. Die Haut des schlauchförmigen Körpers wurde durch zahlreiche verzweigte Zellen mit karmoisinrotem Pigment ganz rot gefärbt; nur fünf hellere Streifen, die in regelmäßiger Verteilung der Länge nach von vorn bis zu dem endständigen, weiten After verliefen, entbehrten des Pigmentes fast völlig.

Trotz der starken Pigmentierung gelang es KEFERSTEIN, von der inneren Organisation den Kalkring, in der Nähe desselben an einer Seite zwei Otolithenbläschen mit Kalkconcretionen und die POLISCHE Blase, ferner den cylindrischen, gelblichen, hinten etwas geschlängelten Darm

und einen großen ($\frac{2}{3}$ der Körperlänge), mit größeren und kleineren Eiern gefüllten Schlauch nachzuweisen.

Die unzureichenden Angaben KEFERSTEINS blieben während der nächsten 41 Jahre alles, was an tatsächlichen Beobachtungen über *Rhabdomolqus* vorlag, so daß diese interessante Tierform als verloren angesehen werden mußte. Gleichwohl nötigte die bestimmte Beschreibung dazu, die Art in der Literatur weiterzuführen; nur PETIT (1884) glaubte das Exemplar KEFERSTEINS als junges oder abnormes Individuum von *Synapta inhaerens* (O. F. Müller) erklären zu dürfen, das zehn statt zwölf Fühler besaß. Obwohl nun PETIT selbst bei St. Vaast ein derartiges Exemplar der letzteren Art auffand, und obwohl auch rote Pigmentzellen bei derselben vorkommen, so bedurfte es doch nur einer genauen Beachtung von KEFERSTEINS Angaben, z. B. der Gestalt der Fühler (des adulten Tieres), der Form und Häufigkeit der Pigmentzellen, oder der Tatsache, daß das 1 cm lange Tier geschlechtsreif war, um die Annahme von PETIT in hohem Maße unwahrscheinlich zu machen.

Die einfache und eigentümliche Organisation von *Rhabdomolqus* hat LAMPERT (1885) und THÉEL (1886) veranlaßt, diese Gattung als die unterste der Synaptiden anzusehen. Auch LUDWIG (1889—92) fügt dieselbe jener Familie bei. Begnügten sich diese Autoren damit, der zweifelhaften, merkwürdigen Synaptidenform eine vorläufige systematische Stellung anzuweisen, so hat dagegen SEMPER schon im Jahre 1868 in ausführlicher Weise den Versuch gemacht, *Rhabdomolqus* zu der phylogenetischen Ableitung der Holothurien von den Würmern zu benutzen. SEMPER geht, wie an späterer Stelle genauer zu erörtern sein wird, von der Annahme aus, die Synaptiden seien die einfachsten und daher auch die ursprünglichsten Formen der Holothurien; *Rhabdomolqus* stelle die am einfachsten gebaute Synaptide dar und müsse seiner eigenartigen Organisationsverhältnisse wegen als Stammform der Holothurien betrachtet werden. Natürlich mußte diese Ansicht so lange einerseits unbewiesen und anderseits unwiderlegbar bleiben, als unsre Kenntnisse über die fragliche Urform auf das beschränkt blieben, was KEFERSTEIN an seinem einzigen Exemplar gesehen oder von demselben berichtet hatte.

Freilich erfuhr die ganze Frage nach der Stammform der Holothurien doch insofern eine bedeutende Förderung, als jene grundlegende Annahme SEMPERs, nach der die Synaptiden jener Urform am nächsten stehen sollten, der Gegenstand einer tiefgreifenden Kontroverse wurde. Auf der einen Seite war es in erster Linie SEMON (1888

und 1889), der versuchte, SEMPER'S Anschauung zu läutern und zu vertiefen, und sie in geistreicher Weise als Grundpfeiler seiner Pentactaea-Theorie verwertete. Dagegen brachte LUDWIG (1891, 1, 2, LUDWIG u. BARTHELS 1891, sowie 1889—92) und eine Reihe anderer Forscher (z. B. THÉEL 1886, CLARK 1898) eine Fülle von Tatsachen sowohl der Anatomie wie der Entwicklungsgeschichte vor, die es mehr und mehr wahrscheinlich machten, daß die Einfachheit der Organisation bei den Synaptiden keine ursprüngliche sei, sondern sekundär durch Rückbildung herbeigeführt worden sein müsse.

Der Gegensatz dieser beiden Anschauungen über den Bau der Synaptiden und ihre Bedeutung für die Phylogenie würde sich in zugespitzter Form bei der Frage nach der Stellung von *Rhabdomolgus* wiederholen. Glücklicherweise ist eine weitere Prüfung des erwähnten Problems an dieser Art durch die Wiederauffindung derselben in Helgoland (im Jahre 1904) ermöglicht worden. Dort wurden die Tiere in größerer Zahl in der Nähe der Südspitze der Insel auf dem sog. *Polygordius*-Grund gefangen. Es bestätigte sich damit, daß dieselben nicht pelagisch, sondern auf dem Boden leben. Herr Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG, dem die unbekannte Form zugeschiedt wurde, erkannte in derselben den seit 1863 verlorenen *Rhabdomolgus ruber* KEFERSTEIN'S und berichtete über denselben in einer vorläufigen Mitteilung (1905).

Die Exemplare von Helgoland waren im konservierten Zustand etwa 5 mm lang und 0,6 mm dick; die lebhaft rote Farbe hatte sich an dem Alkoholmaterial erhalten, bei Sublimatbehandlung war dieselbe verblichen. KEFERSTEIN befand sich im Unrecht, wenn er den Kalkring aus »dichtgedrängten rundlichen Concretionen von kohlensaurem Kalk« bestehen läßt; derselbe wird vielmehr von (fünf oder zehn?) Stücken gebildet, die aus einem maschigen Gewebe mit Verdickungen versehener Kalkstäbchen zusammengesetzt sind. Falsch ist auch die von SEMPER (l. c.) benutzte Angabe, daß nur zwei Otolithenbläschen vorhanden seien; denn es sitzen deren zehn paarig an den Seiten der fünf Radialnerven, die mit dem Nervenring, aus dem sie entspringen, die Hauptteile des von KEFERSTEIN übersehenen Nervensystems darstellen. Das Wassergefäßsystem, von dem nur die POLISCHE Blase bekannt war, besteht aus dem Ringkanal, zehn daraus entspringenden Fühlerkanälen und einem unverkalkten Steinkanal; die Radiärkanäle fehlen. Der Darm besitzt ein dorsales und ein ventrales Blutgefäß; der Genitalschlauch, der bei Exemplaren vom 18. August 1904 große (0,25 mm) Eier enthielt, verbindet sich nach vorn mit dem von KEFERSTEIN nicht bemerkten Genitalgang, der dann dicht hinter den Fühlern

genau dorsal nach außen mündet. Bei Tieren, die Mitte November konserviert worden waren, schienen die Genitalorgane untätig zu sein; die Tatsache, daß nirgends Samenzellen zwischen den Eiern zu finden waren, legt die Vermutung nahe, daß es sich um eine getrennt geschlechtliche Form handelte. Zu den Merkmalen, die *Rhabdomoligus* eine besonders niedrige Stellung unter den Synaptiden anweisen, konnte LUDWIG endlich noch das Fehlen der Wimperurnen der Leibeshöhle und den gänzlichen Kalkkörpermangel der Haut hinzufügen.

So weit die Angaben der Literatur; sie geben die Hauptzüge der größeren Anatomie und waren deshalb geeignet, zur allgemeinen Orientierung unsrer eingehenderen Darstellung vorausgeschickt zu werden. Zu der Durchführung einer genaueren Untersuchung von *Rhabdomoligus* wurde ich von Herrn Geheimrat Prof. Dr. LUDWIG aufgefordert; er stellte mir das dazu nötige Material zur Verfügung und ermöglichte es mir, die begonnene Untersuchung nach der entwicklungsgeschichtlichen Seite zu erweitern. Hierfür, sowie für das lebhafteste Interesse, das er immer meinen Arbeiten entgegengebracht hat, gestatte ich mir, an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Bei dem genaueren Studium der wiedergefundenen merkwürdigen Synaptide verfolgte ich im wesentlichen zwei Ziele. Zunächst handelte es sich darum, unter Anwendung der jetzt zu Gebote stehenden Hilfsmittel ein möglichst genaues Bild des morphologischen Baues von *Rhabdomoligus* zu geben; weiterhin aber versuchte ich darüber Klarheit zu schaffen, inwieweit die genauere Kenntnis der Anatomie usw. dazu befähigt, eine Entscheidung zu treffen über die Richtigkeit der Hypothese, nach welcher *Rhabdomoligus* als Stammform der Holothurien aufgefaßt werden muß.

Das Material, das die Biologische Station in Helgoland in reichem Maße zur Verfügung stellen konnte, war zum großen Teil in Alkohol konserviert. Dieser Konservierungsart gebührt der Vorzug vor allen andern, solange man die gegenseitige Lage der Organe untersucht. Alkohol erhält die Kalkkörper und gestattet immer eine beliebige Färbung. Als ich später in Helgoland (wo mir von der Biologischen Anstalt in dankenswerter Weise ein Arbeitsplatz und lebendes Material gestellt wurde) Gelegenheit hatte, die Entwicklungsgeschichte wenigstens bis zu Fünffentakelstadien zurück zu verfolgen, konservierte ich auch erwachsene Tiere in den verschiedensten Mitteln, wovon sich FLEMMINGS und HERMANN'S Gemisch für Kernstrukturen und die Erhaltung der Zellformen, Sublimat-Eisessig[¶] (gemischt im Verhältnis 4 : 1; nach CLARK 1898) für sonstige feinere histologische Strukturen am meisten

empfehlen. Pikrinschwefelsäure und Sublimat-Alkohol (70%)-Eisessig (nach Russo im Verhältnis 2 : 1 : 1) leisteten bedeutend weniger; nur in speziellen Fällen gaben sie beachtenswerte Resultate.

Als Färbungsmittel empfehlen sich Boraxkarmin oder Hämalan zur Stückfärbung; ich habe jedoch wenig von derselben Gebrauch gemacht; denn sie reicht nur selten aus, um Schnitte von 5 oder gar $2\frac{1}{2}$ μ Dicke, wie ich sie meistens anfertigen mußte, stark genug zu färben. Auch von einer Zeitersparnis kann bei Stückfärbung kleiner Objekte gar keine Rede sein.

Zur Schnittfärbung verwandte ich für die Kerne Thionin, Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin. Thionin ist ein sehr bequemer und für Echinodermen sehr empfehlenswerter Farbstoff. Man verwendet ihn in konzentrierter oder verdünnter wässriger Lösung. Da derselbe weder im Wasser noch auch in konzentriertem Alkohol (95%) viel ausgezogen wird, so kann man die Schnitte nach dem Färben in Wasser vollständig abspülen, dann in verdünntem Alkohol (70%) differenzieren und den gewünschten Grad der Färbung durch Überführen in starken Alkohol fixieren. Thionin liefert bekanntlich wundervolle Kerntinktionen, färbt aber gleichzeitig die Klebdrüsen der Tentakel und das Bindegewebe (besonders die Grundsubstanz) tief rot, so daß die einfache Methode genügt, um eine schöne Differenzierung herbeizuführen. Die guten Eigenschaften des Thionins fehlen dem in mancher Beziehung ähnlichen Methylgrün zu einem großen Teil. Ich halte daher den Gebrauch dieses bekannteren Farbstoffes in den meisten Fällen für unzweckmäßig; nur zur Hervorhebung der Schlauchdrüsen der Haut leistet er gute Dienste (CUÉNOT 1891).

Thionin läßt sich mit andern Farbstoffen nicht gut kombinieren. Nur mit Eosin erhält man eine gute Doppelfärbung. Auch mit Pikrinsäure (in Xylol) kann man nachfärben; dabei resultiert eine prachtvolle Differenzierung der verschiedenen Gewebsbestandteile: die Kerne sind tiefblau, das Bindegewebe rot und alles übrige, Muskulatur usw., gelb gefärbt. Leider zerstört die Pikrinsäure erst die rote und dann die blaue Farbe des Thionins in sehr kurzer Zeit. Überhaupt halten sich Thioninpräparate nicht gut, oft verblässen sie in wenigen Monaten bis zur Unbrauchbarkeit.

Wie Thionin, so liefert auch Hämatoxylin neben einer guten Kernfärbung sehr gute Bilder vom Bindegewebe, ohne daß dabei freilich eine Differenzierung in verschiedene Farben einträte. Sehr deutlich treten bei Hämatoxylinfärbung Schlauchdrüsen und Cuticularbildungen hervor. Zur Nachfärbung verwendet man am besten solche Farbstoffe,

die von der Muskulatur stark aufgenommen werden, also in erster Linie Eosin und Orange.

Während Thionin und Hämatoxylin neben der Kernfärbung auch das Bindegewebe hervorheben, die Muskeln dagegen so gut wie ungefärbt lassen, zeigt Eisenhämatoxylin eine starke Neigung zur Muskulatur, wogegen es vom Bindegewebe gar nicht zurückgehalten wird. Zu Doppelfärbungen verwendet man daher bei diesem Farbstoff am zweckmäßigsten Bindegewebsfarbstoffe, wie Wasserblau und Säurefuchsin. Neben den Kernen und der Muskulatur werden von Eisenhämatoxylin (nach M. HEIDENHAIN) auch die Wimpern und ihre Basalkörner, sowie die Stützfasern des Nervensystems geschwärzt. Handelte es sich um den Nachweis von derartigen histologisch schwer darstellbaren Strukturen, so färbte ich mit Pikrinsäure (in Xylol) nach, weil dieselbe die Gewebe außerordentlich durchsichtig läßt, so daß die vom Eisenhämatoxylin tiefschwarz tingierten Elemente um so schärfer hervortreten.

Beabsichtigt man nicht in erster Linie die Kerne, sondern das Plasma und seine Produkte zu färben und zu differenzieren, so kombiniert man zweckmäßigerweise einen Bindegewebs- mit einem Muskel- farbstoff. Von den hier möglichen Kombinationen scheint mir die von Eosin (Tetrabromfluorescin) und Wasserblau (ersteres in konzentrierter, letzteres in verdünnter wässriger Lösung und am besten mit einem Zusatz von konzentrierter wässriger Pikrinsäurelösung im Verhältnis 1 : 5) am leistungsfähigsten zu sein. Sie gibt eine ganz brauchbare und sogar häufig wertvolle Kernfärbung und vor allem eine ganz scharfe Differenzierung von Muskulatur und Bindegewebe. Dazu kommt, daß die Tinktion sehr kräftig und doch durchsichtig ist; ich halte sie daher für besser als die Kombinationen von Orange-Säurefuchsin (z. B. in dem bekannten EHRlich-BIONDISchen Dreifarben-gemisch) oder von Pikrinsäure-Säurefuchsin (in der VAN GIESON-Färbung), die auch bei weitem schwieriger und weniger kontrollierbar sind als die oben genannte Verbindung. Wasserblau ist ein Bindegewebsfarbstoff, der fast ausschließlich die Bindegewebsfasern, nicht aber die Grundsubstanz färbt. Kombiniert man denselben mit Safranin, so kann man leicht die Färbungsdauer so abmessen, daß das Wasserblau sonst überall verdrängt ist und nur von den Bindegewebsfasern zurückgehalten wird, so daß man den Verlauf derselben aufs genaueste verfolgen kann. Handelt es sich dagegen um die Bindegewebsgrundsubstanz, die hervorgehoben werden soll, so benutzt man besser Thionin, Hämatoxylin oder Dahlia. Der letztgenannte Farbstoff ist seiner außerordentlich kräftigen Wirkung halber dort mit großem Erfolg anzuwenden, wo die

Anwesenheit oder das Fehlen einer feinen Bindegewebslamelle nachgewiesen werden soll. Säurefuchsin ist zum Studium des Bindegewebes der Holothurien wenig geeignet, wird aber hier wie bei andern Tiergruppen mit Vorteil zur Untersuchung des Nervensystems angewendet.

Läßt man einen Kernfarbstoff (am besten Eisenhämatoxylin, schwach!) und zwei Plasmafarbstoffe (Eosin-Wasserblau oder Orange-Dahlia) auf die Schnitte einwirken, so kann man ganz brauchbare Dreifachfärbungen erhalten. Da jedoch — wie oben erwähnt — die Kernfarbstoffe häufig die Eigenschaften einer der beiden Plasmafarben auch besitzen, so entstehen bei der Färbung Störungen, die die Schönheit der Differenzierung beeinträchtigen und fast immer den Vorteil, den die Dreifachfärbung für die histologische Analyse bieten soll, wieder aufheben.

Vorkommen und Lebensweise.

Rhabdomoligus ruber ist, wie erwähnt, bisher nur an zwei Stellen gefunden worden: bei St. Vaast und bei Helgoland. Über die genauere Lage und Beschaffenheit des ersteren Fundortes ist nichts bekannt; denn das von KEFERSTEIN erbeutete Exemplar trieb pelagisch umher. Wie sehr jedoch SEMPER (1868) im Unrecht war, wenn er daraufhin, und im Gegensatz zu der Vermutung von KEFERSTEIN selbst, *Rhabdomoligus* als »pelagisch« bezeichnete (l. c. S. 190), geht aus den Beobachtungen hervor, die man an der neuen Fundstelle über die Lebensweise des Tieres machen kann.

In Helgoland findet sich die Art in der Nähe der Südspitze der Insel auf dem »*Polygordius*-Grund«. Die Stelle des Vorkommens scheint jedoch nur wenige Quadratmeter groß zu sein; sie liegt etwa einen Kilometer vom Lande entfernt, so daß dieselbe nur bei strenger Beobachtung genauer Landmarken sicher festzustellen ist. Etwas Nebel oder unruhige See machen die Auffindung und den Fang der Tiere ganz aussichtslos oder doch in hohem Maße vom Zufall abhängig, ein Umstand, der während ganzer Monate die Beschaffung des Materials und die genaue Feststellung des Beginns der Fortpflanzungsperiode unmöglich machte. Diese Schwierigkeiten werden noch dadurch vergrößert, daß der Meeresgrund, auf welchem die Art lebt, selbst bei tiefer Ebbe noch etwa 4 m unter der Oberfläche liegt, so daß es auch bei klarstem und ruhigstem Wasser (oder bei Anwendung eines Wasserguckers) ausgeschlossen ist, die Tiere zu sehen. Nur die hellgrüne Farbe, die das Meer über den Stellen hat, an welchen der Kies des Bodens nicht von einer Algenvegetation bedeckt ist, gibt dem Auge einen

Anhaltspunkt; denn gerade auf unbewachsenem Boden ist *Rhabdomol-
gus* zu suchen.

Gefangen wurden die Tiere in der Weise, daß mit Hilfe eines Netzes mit starkem zugeschärftem Ring Kies heraufgeholt und in bereitgehaltenen Eimern aufbewahrt wurde. Es war kaum notwendig, ja gewöhnlich nicht einmal ratsam, so viel Wasser zuzugießen, daß der Kies mit Wasser bedeckt war, denn die an den Steinchen haftende Feuchtigkeit genügte den Tieren zur Atmung für längere Zeit. Nur wenn ich erst am folgenden Tage Zeit zum Sortieren fand, pflegte ich durch Erneuern des Wassers für Zufuhr neuen Sauerstoffes zu sorgen.

Da ein direktes Aussuchen der kleinen Synaptiden aus dem Kies so gut wie aussichtslos war, so mußten dieselben durch rasches Spülen einer größeren Menge des Sandes in viel Wasser getrennt und dann mit Hilfe eines feinen Siebes von dem ausgegossenen Wasser zurückgehalten und gesammelt werden.

Diese Methode erwies sich auch zur Beschaffung der Entwicklungsstadien von *Rhabdomol-
gus* als die einzige, die sichere Resultate lieferte. Natürlich mußte für die winzigen jungen Tiere nach dem Ausspülen ein feineres Netz gebraucht werden, was allerdings späterhin das Aussuchen der fast pigmentlosen, glashellen Jugendstadien aus der Fülle der mit zurückgehaltenen sonstigen Organismen und des Detritus sehr erschwerte.

Ich habe fast 5 Wochen hindurch den Versuch fortgesetzt, alte Tiere in einem gut durchlüfteten Aquarium längere Zeit lebend zu erhalten und sie zur Ablage der Geschlechtsprodukte zu bringen. So erreichte ich es zwar, daß ich unabhängig von dem störenden Einfluß arbeiten konnte, den, wie erwähnt, Sturm und Nebel häufig mit sich brachten, indessen erkannte ich bald, daß entwicklungsgeschichtliches Material auf diesem Wege nur durch einen günstigen Zufall zu erhalten wäre; denn einerseits machte die Ernährung der Tiere mit kleinen Planctonorganismen eine Trübung des Wassers unvermeidlich, so daß die kleinen Eier nicht zu sehen waren, und andererseits ist die Quantität derselben und die Zahl der gerade geschlechtsreifen Tiere eine sehr geringe. Versucht man, einige Exemplare mit reifen Eiern allein zu setzen, so ist man gezwungen, dieselben vorher unter dem Mikroskop anzusehen, weil die bloße Dicke der Tiere absolut nicht dafür zu sprechen braucht, daß dieselbe durch einen prall gefüllten Eierschlauch herbeigeführt wird. Diese Behandlung sowie der Nahrungsmangel stören aber das Wohlbefinden der Tiere so, daß das Absterben sehr beschleunigt wird.

Die ausgewachsenen Exemplare hielten sich im Aquarium etwa 2—3 Wochen. Um möglichst natürliche Bedingungen herzustellen, und um mir einen Schluß auf die normale Lebensweise gestatten zu können, hatte ich den Boden des Gefäßes mit demselben Kies belegt, der an der Stelle des Vorkommens beim Fang der Tiere gehoben worden war. Übrigens scheint *Rhabdomolgus* in bezug auf die Art dieses Sandes sehr wählerisch zu sein, denn sonst ist es kaum erklärlich, warum benachbarte, fast ganz gleiche unbewachsene Stellen des Meeresbodens von der Art als Wohnplätze verschmäht werden. Auch beim Fangen der Tiere kann man häufig schon an dem mehr oder weniger großen Schmutz, der beim Heraufholen des Netzes das Wasser trübt, erkennen, ob der gehobene Kies von der Art bewohnt wird. Selbst geringe Beimengungen kleiner Kohlestückchen deuten oft auf das Fehlen von *Rhabdomolgus* hin. Der geeignete Boden besteht aus einem Gemisch roter und gelber Steinchen, die meistens kürzer sind als $\frac{1}{2}$ cm, und denen zerbröckelte Schnecken- und Muschelschalen reichlich beige mengt sind.

Ungestört liegen die Tiere auf diesem Boden der Länge nach; nur das Vorderende ist etwas gehoben, um den Tentakeln ein freies Spiel zu gestatten. Diese Hebung braucht jedoch nur eine geringe zu sein; denn meistens stellt sich der Kalkring schräg zur Längsachse des Tieres, so daß schon hierdurch das Mundfeld in eine mehr horizontale Lage gebracht wird. Ein eigentliches Eingraben, wie es von andern größeren Arten angegeben worden ist (z. B. durch SEMON 1887, 1), habe ich im Aquarium niemals beobachten können; der Kies ist dazu schon zu grob, was jedoch nicht ausschließt, daß die Lücken der Steinchen als bequeme Plätze bevorzugt werden.

Bei der Beobachtung der lebenden Tiere fallen die Bewegung der Tentakel und die Gestaltveränderungen des Körpers am meisten auf. Die Muskulatur der Körperwand ist in beständiger Tätigkeit und wird an Lebhaftigkeit der Bewegung nur von den Tentakeln übertroffen. Sowohl das Spiel der Fühler, als auch die Bewegungen des Körpers vollzieht die Holothurie unter Benutzung eines hydraulischen Apparates. Für die Tentakel ist dieser Apparat in dem Wassergefäßsystem gegeben; seine Funktion und speziell die Tätigkeit der Semilunarklappen ist bei *Rhabdomolgus* dieselbe, die durch W. THOMSON (1862), HAMANN (1884), SEMON (1887, 2) und LUDWIG (1889—92) näher bekannt geworden ist.

Die Fühler dienen als vorderste Füßchen in erster Linie der Nahrungsaufnahme und der Fortbewegung. Erstere vollzieht sich fortwährend, und zwar so, daß die Fühler einzeln oder in kleinen Gruppen

zurückgeschlagen und dann auf das Mundfeld gebogen und über die Mundöffnung hingezogen werden (Taf. XXXII, Fig. 1). Ein Hereinstecken der Fühler in den Schlund findet nicht statt. Bringt man reichlich kleine Planctonorganismen in das Aquarium, so kann man beobachten, wie dieselben an den Fühlern etwas ankleben, was durch das Secret der später zu besprechenden Klebdrüsen bewirkt werden dürfte. Die ganze Bewegung der Fühler bei den alten wie bei den jungen Tieren scheint eine rein automatische zu sein; denn sie wird auch dann fortgesetzt, wenn in dem umgebenden Wasser absolut keine Nahrung vorhanden ist. Bei der Bewegung der Tentakel verdient noch hervorgehoben zu werden, daß dieselben nicht nur mit ihrer Innenseite über die Mundöffnung hinfahren, sondern sich auch gegenseitig abstreichen. Dieser Umstand steht wahrscheinlich damit in Zusammenhang, daß die Außenseite der Fühler viel mehr Klebdrüsen besitzt, als die der Mundöffnung zugewandte Fläche, eine Anordnung, die im höchsten Maße unzweckmäßig wäre, wenn nur die Nahrung der Innenseite durch Hinziehen über das Mundfeld zur Aufnahme in den Darm freigemacht würde.

Auch die Fortbewegung von *Rhabdomolgus* wird fast ausschließlich durch die Fühler besorgt. Diese können mit der Spitze so fest angedrückt werden, daß sie bei Kontraktion der Muskulatur — die eine Entfernung des mittleren Teiles der angedrückten Fläche zu bewirken sucht — als Saugscheibe funktionieren. Das Vorhandensein der Klebdrüsen dürfte dabei für ein glattes lückenloses Anheften an die Unterlage von Bedeutung sein. Bekanntlich genügt diese Funktion der Fühler als Saugscheiben, um zahlreiche Synaptiden in den Stand zu setzen, sich an glatten Glaswänden in jeder beliebigen Stellung festzuhalten. Bei unsrer Art hat diese von vielen Beobachtern geschilderte Fähigkeit zu einer interessanten Schutzanpassung gegen Sturm bzw. bewegtes Wasser geführt. Während nämlich manche Synaptiden durch Beruhigungen des Wassers dazu veranlaßt werden auch ihr Kopfende eilig in den Sand zurückzuziehen, saugt sich *Rhabdomolgus* bei jeder Erschütterung des Wassers sofort mit allen Tentakeln fest; so zwar, daß unter Aufgabe der gewöhnlichen Lage die Mundscheibe dem Boden zu, das Hinterende aber nach oben gekehrt und umhergeschaukelt wird. In dieser Stellung verharren die Tiere bis zur völligen Beruhigung des Wassers, um sodann ihre normale Stellung wieder einzunehmen. Diese Reaktion auf die Bewegung des Wassers ist eine so prompte, daß man bei dem Versuch, *Rhabdomolgus* mit Hilfe eines Glasrohres in ein andres Gefäß (etwa zur Beobachtung) zu übertragen, die Tiere

gewöhnlich zu einem schnellen Ansaugen im Innern der Röhre veranlaßt, sobald der Wasserstrom, der die lose auf dem Boden liegenden Tiere in der Röhre mit nach oben führte, zur Ruhe gekommen ist. Dann aber ist jedes weitere Spülen mit Wasser aussichtslos; denn auch ein schnell in dem Rohr aufschießender Wasserstrahl genügt nicht, um die fest angesaugten Fühler loszureißen, veranlaßt vielmehr lediglich ein noch stärkeres Festheften. Oft kann man Exemplare auf diese Weise verletzen, ohne ein Loslassen zu erreichen.

Die Kontraktionen der Körperwand kommen für die Fortbewegung nur in zweiter Linie in Betracht. Sie könnten höchstens zu einem langsamen wurmartigen Fortschieben im Sande benutzt werden. Indessen ist das durchaus nicht der Zweck aller Bewegungen, die die Körpermuskulatur ausführt. Das geht schon daraus hervor, daß bei denselben regelmäßig fortschreitende Kontraktionen mit ganz gesetzblosen Krümmungen und Zusammenziehungen abzuwechseln pflegen. Der Mechanismus der Bewegungen des Körperschlauches ist durchaus nicht lediglich in den Muskeln zu suchen, es handelt sich vielmehr auch hier um eine Mitbenutzung der Inkompressibilität der Leibeshöhlenflüssigkeit. Bedenkt man, daß die ganze Leibeshöhle keine äußere Öffnung besitzt, so erhellt, daß bei den mannigfaltigen Kontraktionen der Muskulatur das Volumen der Leibeshöhle fast konstant bleiben muß. Auf Grund dieser Voraussetzung lassen sich, wie HÉROUARD (1890) für Pedaten und CUÉNOT (1891) für *Synapta* gezeigt haben, zahlreiche Eigentümlichkeiten der Lebensweise erklären, sofern man nur die speziellen Verhältnisse (z. B. das Vorhandensein von Kiemenbäumen) berücksichtigt.

Bei *Rhabdomoligus*, bei dem nur das Auspressen von Wasser aus dem Darm das Gesamtvolumen beeinträchtigen kann, wird demnach eine Kontraktion der Ringmuskulatur eine mit Erschlaffung der Längsmuskeln verbundene Verlängerung des Körpers zur Folge haben; ebenso werden bei einseitiger Verkürzung der Längs- bzw. Quermuskulatur Krümmungen und Blähungen durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit bewirkt werden müssen. Solche Kontraktionszustände bilden bei *Rhabdomoligus* die Norm: an diesem Exemplar sieht man die Körperpartie hinter dem Fühlerkranz breit, dick und glatt, an jenem dagegen runzelig und aufs äußerste verengt; bald ist ein Tier einseitig zwischen den Radien mit dicken Auftreibungen versehen, bald trägt es sein zur Kugel aufgeblasenes Hinterende an dünnem Stiele nach usw. Bei mäßig kontrahierter Ring- und Längsmuskulatur legt sich der ganze Körper in Runzeln, die sich unregelmäßig ineinander schieben (siehe

Fig. 1, Taf. XXXII und Textfig. 5). Trotz ihrer Unregelmäßigkeit sind diese Runzeln doch, wie wir später sehen werden, konstante Bildungen, in die sich die Haut von neuem faltet, auch dann, wenn sie bis zur völligen Glätte ausgestreckt war.

Der durch die Leibeshöhlenflüssigkeit allseitig gleichmäßig übertragene Druck kann sich jedoch nicht nur in der Gestalt des Körpers äußern, er muß vielmehr auch die Form und speziell Enge und Weite des Darmrohres, weil dieses den Austritt des Wassers gestattet, beeinflussen.

Zunächst wird der Darm schon durch die bloße Verkürzung der Körperhaut gezwungen, sich in Windungen zu legen, die — auf Grund zufälliger Bedingungen — bald rechts, bald aber auch links gedreht sein können. Sie liegen nicht immer im hinteren Körperabschnitt, wie KEFERSTEIN von seinem Exemplar angibt, sondern auch vorn oder in der Mitte der Leibeshöhle.

Ferner ist zu bedenken, daß eine enge fortlaufende Einschnürung der Körperwand auch imstande sein dürfte, dicke Nahrungsballen in dem miteingeschnürten Darne weiter zu schieben; eine solche Fortbewegung der Nahrung könnte deshalb von Bedeutung sein, weil der Darm in seinem mittleren Teile fast gar keine Muskulatur aufweist und dementsprechend auch beim lebenden Tiere keine deutlichen Eigenbewegungen ausführt. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man den Darm hinten abschneidet, darauf die Körperwand hinter der Genitalöffnung abreißt, so daß Darm, Genitalschlauch und POLISCHE Blase frei hervorragen. Die beiden letztgenannten Organe zeigen alsdann auch lebhaftere Bewegungen, der Darm aber hängt schlaff und regungslos hervor, obwohl doch auch bei ihm die nervöse Verbindung durch den Schlund und somit die Möglichkeit einer Innerierung ungestört fortbesteht.

Weit wichtiger jedoch für die Fortbewegung der Nahrung im Darm ist die oben erwähnte hydraulische Übertragung der Kontraktionen der Hautmuskulatur. Diese bedingt eine Verengerung des Darmvolumens, und dadurch wird das Wasser gewaltsam aus dem Verdauungsrohr herausgepreßt. Da nun der Schlund durch einen kräftigen Sphincter geschlossen werden kann, so wird die Richtung des Wasserstromes nach hinten gehen. Mit dem Wasser wird aber auch die Nahrung des Darmes etwas mitgerissen und auf diese Weise fortbewegt. Auch die Ausstoßung der Nahrungsreste wird auf diese Weise bewerkstelligt. Am lebenden Tier kann man gelegentlich direkt beobachten, daß die Kotballen nicht durch Pressen der Enddarmmuskulatur,

sondern durch einen Wasserstrom durch die weite Cloake nach außen befördert werden.

Nach einer Kontraktion der Körpermuskulatur muß natürlich das Volumen des Darmrohres allmählich wieder vergrößert werden, wobei Wasser sowohl vom Mund wie vom After her aufgenommen werden kann. Ob ein solches Einströmen von Wasser durch den Oesophagus vielleicht für die Nahrungsaufnahme von Bedeutung ist, muß ich einstweilen dahingestellt sein lassen, da ich darüber keine Beobachtungen angestellt habe.

Der durch starke Kontraktionen der Muskulatur im Innern hervorgerufene Druck scheint auch für gewisse Reaktionen von Bedeutung zu sein, die im Zustand des Absterbens gelegentlich auftreten. Dabei wird der Darm trotz der starken Kontraktion ausgestreckt, was natürlich nur möglich ist, wenn derselbe hinten aus dem Körper herausgestoßen wird. Eine eigentliche Zerreißen des Darmes findet dabei nicht statt; da jedoch der Enddarm mit der Körperwand in Zusammenhang bleibt, so wird diese stark lädiert, zuweilen tritt eine Trennung der Schichten derselben ein, derart, daß sich dieselben als zwei Röhre auseinander schieben.

Richtige Zerstückelung auf direkte Reize habe ich bei *Rhabdomolgus* nicht beobachtet; indessen findet man häufig Exemplare, die an einem gesunden Vorderende ein Hinterende tragen, das durch eine scharf trennende Einschnürung allmählich zum Absterben gebracht wird.

Eigentümlich ist, daß *Rhabdomolgus*, wenigstens vor dem Absterben, ein Zerfallen der Haut aufweist, eine Erscheinung, die den Synaptiden sonst gänzlich zu fehlen scheint. Schon mit bloßem Auge kann man derartige Exemplare an der unscharfen Kontur ihrer Haut erkennen, und bei Beobachtung unter dem Mikroskop bemerkt man, daß der Zerfall und die oft fast plötzliche Auflösung der Haut ungefähr dann eintritt, wenn die diffuse Verbreitung der Farbe aus den Pigmentzellen einen baldigen Tod ankündigt.

So viel über die Lebensweise unsrer Art im allgemeinen. Auf die spezielle Funktion bestimmter Organe und Organsysteme werde ich, soweit sie ein besonderes Interesse darbietet, bei Gelegenheit der morphologischen Betrachtung derselben eingehen, weil sie die Kenntnis des anatomischen und histologischen Baues in den meisten Fällen voraussetzt.

Morphologie von *Rhabdomolqus*.

Mit der Beschreibung der Anatomie und Histologie der erwachsenen Tiere werde ich in den folgenden Abschnitten die Schilderung der Entwicklungsgeschichte, soweit ich dieselbe klarstellen konnte, verbinden. *Rhabdomolqus ruber* scheint keine ausgesprochene Larvenform zu besitzen, so daß sich die Entwicklung zweckmäßig als Entfaltung der einzelnen Organsysteme mit der Morphologie der letzteren gemeinsam betrachten läßt.

Es ist natürlich sehr schwierig, das Fehlen von Larvenformen bei unserer Art mehr als wahrscheinlich zu machen. Ich habe indessen große Mühe aufgewendet, um diese Frage wenigstens bis zu dem Grade zu fördern, den dieselbe in bezug auf längst bekannte Arten, wie *Synapta inhaerens*, erreicht hat. Dieselben Schwierigkeiten, die es bei dieser so weit verbreiteten Form bisher verhindert haben, Klarheit über die ersten Entwicklungsstadien zu bekommen, bestehen bei *Rhabdomolqus*. Zudem sind die Fundstellen unsrer Art ganz klein und isoliert, und *Rhabdomolqus* bietet auch, wie oben angedeutet wurde, bei der Zucht im Aquarium viel geringere Aussichten auf die Erlangung entwicklungsgeschichtlichen Materials wie die große eierreiche *Synapta inhaerens*. In der Tat gelang es ja auch schon, diese Form nach einer Gefangenschaft von mehr als einem Jahr zur Eiablage zu bringen. Leider verhinderte aber hier ein Zufall, daß die allerersten Stadien zur Beobachtung kamen (WYV. THOMSON, 1862). Wenn also auch vorderhand die Möglichkeit nicht abgewiesen werden kann, »daß unter den Auricularien mit Kalkrädchen außer den Larven der *Synapta digitata* auch diejenigen der *Synapta inhaerens* versteckt sind« (LUDWIG 1889—92, S. 267), so kann man doch MORTENSEN (1898 u. 1901) zustimmen, wenn er sich THOMSON anschließt und das Vorhandensein einer Larvenform bei dieser Art für unwahrscheinlich hält; denn dieses Stadium hätte dann in den wenigen Tagen (während derer THOMSON an der Beobachtung verhindert war) durchlaufen werden müssen, während dasselbe bei *Synapta digitata* doch ungefähr 3½ Monate dauert.

Jugendformen von *Rhabdomolqus* erhielt ich zuerst in konserviertem Zustande am 19. April und 2. Mai, dann eine Anzahl lebendiger am 12. Mai desselben Jahres (1905). Da diese Jungen alle schon zu weit in der Entwicklung vorgeschritten waren, um so wichtige Fragen wie etwa den Verlauf der Fühlervermehrung von Anfang an verfolgen zu können, so mußte im folgenden Jahre schon früher auf die

Entwicklungsstadien geachtet werden. Da nun die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum jungen Tier bei den verschiedenen untersuchten Holothurienformen etwa zwischen $1\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Monat schwankt, so mußte etwa im März derjenige Zeitpunkt liegen, der zum Studium der Entwicklung am geeignetsten erscheinen mußte. Freilich war so früh im Jahre noch mit der Ungunst des Wetters zu rechnen. Ich kontrollierte also zu dieser Zeit regelmäßig die Planctonfänge der biologischen Station in Helgoland, ohne jedoch eine *Auricularia* finden zu können — obwohl auch *Synapta inhaerens* schon um diese Zeit geschlechtsreif wird. Dazu wurde mir mitgeteilt, daß auch in früheren Jahren niemals derartige Larven im Helgoländer Plancton bemerkt worden wären, eine Angabe, die insofern nicht zu verwundern ist, als bis jetzt noch niemals Auricularien im nördlichen atlantischen Meer gefunden worden sind (MORTENSEN 1901, S. 6), obwohl doch das Vorkommen von *Synapta digitata* an der englischen Küste das Auftreten wenigstens einer Art vermuten ließe.

Um jedoch sicher zu gehen, ließ ich nun genau über der Stelle, an der *Rhabdomolgus ruber* vorkommt, Plancton fischen. Dabei folgte ich der Angabe BAURS (1864), der empfiehlt, das Netz so zu beschweren, daß dasselbe dicht über den Boden hinfährt, weil eine solche Fangmethode bei *Synapta digitata* auch dann Resultate sichert, wenn die Larven wegen unruhigen Wassers in die Tiefe hinabsteigen. Allein auch diese Fänge enthielten, wie ich mich durch sorgfältigstes Durchsehen unter dem Mikroskop überzeugte, weder Auricularien, noch auch tonnenförmige Larven.

Machten somit diese erfolglosen Bemühungen ein Fehlen echter Larvenstadien wahrscheinlich, so wurde ich in dieser Vermutung noch dadurch bestärkt, daß ich etwas später, gegen Ende März, in dem gehobenen Kies Tiere mit fünf Tentakeln fand, die, obwohl sie noch sehr klein waren, doch genau wie die von W. THOMSON beobachteten Jungen der *Synapta inhaerens* aller Anzeichen eines besonderen Larvenstadiums entbehrten.

Nimmt man nun noch hinzu, daß die reifen Eier von *Rhabdomolgus* dick (0,25 mm) und dotterreich sind, eine Eigenschaft, die gerade für Formen mit abgekürzter Entwicklung charakteristisch ist, so wird man den Grad der Wahrscheinlichkeit ermessen können, der für den Mangel einer Larvenentwicklung bei unsrer Art angeführt werden kann. Übrigens hat MORTENSEN (1901) auch für eine andre Synaptide der Nordsee (*S. buskii* M^oIntosh) ebenfalls wegen des Dotterreichtums der Eier eine abgekürzte Entwicklung vermutet.

I. Gesamtausssehen.

Rhabdomolgus gehört mit *Eupyrgus pacificus* Östergren, *Myriotrochus théeli* Östergren und *minutus* Öst., *Synapta (Labidoplax) buskii* M'Intosh und *decaria* Öst. (siehe ÖSTERGREN 1905, 1 u. 2) und *Synapta minuta* Becher (1906) zu den kleinsten Holothuriern. Im konservierten Zustand schwankt die Länge von etwa 3—7 mm, die Dicke von ungefähr 0,4—1 mm; im Mittel beträgt die Länge 5, die Dicke 0,7 mm. Im Leben sind die Dimensionen kaum größer; KEFERSTEINS geschlechtsreifes Exemplar hat mit einer Länge von 10 mm das Mittel also entschieden übertroffen.

Diese geringe Größe unser Synaptidenform hat man sich zum Verständnis zahlreicher Eigentümlichkeiten der Morphologie immer gegenwärtig zu halten; sie erklärt an vielen Stellen auf die natürlichste Weise eine Einfachheit der Organisation, die, wenn sie andern Ursachen zugeschrieben würde, zu einer verhängnisvollen Mißdeutung führen könnte.

Entsprechend dem Verhältnis von etwa 7 : 1, in dem die Länge zur Dicke unsres Tieres steht, ist die Körperform desselben als wurstförmig zu bezeichnen. Ein bestimmtes Verhältnis für die relative Länge der Fühler anzugeben, ist bei dem immer wechselnden Kontraktionszustande fast unmöglich. Die ausgestreckten Tentakel dürften je nach der Größe des Tieres $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ (meist etwa $\frac{1}{8}$) der Körperlänge betragen.

Bei ganz jungen, etwa 1 mm langen Entwicklungsstadien verschieben sich alle diese Größenverhältnisse (vgl. Fig. 1, Taf. XXXII und Textfig. 6). Die Körperdicke beträgt hier zuweilen etwa die Hälfte, die Länge der Tentakel sogar einen noch größeren Bruchteil der Körperlänge. Mit fortschreitendem Wachstum ändern sich diese Zahlen immer mehr zugunsten der Körperlänge, wogegen das Verhältnis von Fühlerlänge zu Körperdicke viel mehr konstant bleibt.

Der Querschnitt von *Rhabdomolgus* ist gewöhnlich rund; weicht derselbe von der Kreisform ab, so zeigt er nicht wie bei den meisten Holothuriern (LUDWIG 1889—92, S. 25) die Form eines abgerundeten Fünfecks, sondern eine Figur, bei der infolge der Auftreibung der Leibeswand die Verbindungslinien zwischen den fünf radialen Ecken in Gestalt stark konvexer Bögen nach außen vorspringen.

Die Farbe von *Rhabdomolgus* wird von KEFERSTEIN als »karmoisinrot«, von LUDWIG nach Alkoholmaterial als lebhaft rot bezeichnet. Auch die Farbe ist natürlich von der jeweiligen Kontraktion

der Körperwand abhängig. Ist dieselbe glatt und aufgetrieben, so neigt die Färbung mehr zum Zinnober und bei dem durchscheinenden gelblichen Mitteldarm sogar zu Orange hin, dagegen nähert sich dieselbe an Stellen, wo die Pigmentzellen infolge der Zusammenziehung der Haut dicht gehäuft liegen, mehr einem tiefen Karmin. Bei absterbenden — meistens auch stark kontrahierten — Exemplaren ist die Färbung besonders intensiv.

Bei den jüngsten Stadien, die ich beobachtete, waren die Pigmentzellen nur sehr spärlich vorhanden, und zwar noch völlig unverzweigt (vgl. Textfig. 1), so daß sie das glashelle Aussehen der Jungen kaum beeinträchtigen.

Die fünf fast pigmentlosen Streifen, die KEFERSTEIN erwähnt, unterbrechen durch ihre mehr gelbe Farbe das Rot des Körpers; sie entsprechen den Radien des Holothurienkörpers und werden, wie später zu zeigen sein wird, durch die darunter liegenden Radialnerven hervorgerufen.

II. Haut.

Seit LEYDIG (1852 u. 57) und BAUR (1864) unterscheidet man allgemein in der Körperwand der Holothurien von außen nach innen folgende Schichten: zu äußerst eine Cuticula, darauf folgend das Epithel, dann die Bindegewebsschicht und endlich eine Quermuskelschicht und das Cölomepithel. An den Radien kommt hierzu noch zwischen Quermuskelschicht und Endothel die kräftige Längsmuskulatur sowie nach außen zu eine Reihe anderer Organe, die dem Wassergefäßsystem, dem Nervensystem usw. zuzuordnen sind.

Von den oben genannten Schichten gehören die drei ersteren, nämlich Cuticula, Außenepithel und Bindegewebe, der Haut im engeren Sinne an. Die übrigen bilden demgegenüber entwicklungsgeschichtlich ein Ganzes dadurch, daß sie sich alle vom Cölomepithel als dessen Bildungen ableiten. HÉROUARD (1890) faßt die einzelnen Gewebsschichten der Körperwand in anderer Weise zusammen. Cuticula, Subcuticula und eine äußere Schicht der Lederhaut gehören nach seiner Einteilung zu der »Zone externe«; die darauffolgende »Zone moyenne« wird lediglich durch eine gelatinöse Bindegewebsschicht gebildet, die sich durch das Auftreten von Blutlacunen (Wanderzellen) und den Besitz einer Nervenlage (innen) auszeichnet. Die »Zone interne« umfaßt dann das innere Epithel und die zugehörigen Muskelschichten. Diese Zusammenfassung stützt sich auf Beobachtungen an *Cucumaria* und *Colochirus*, und sie mag dafür zweckentsprechend sein. Sie ist jedoch eine

Einteilung nach wesentlich physiologischen Gesichtspunkten, die Gewebsschichten vereinigt und trennt, welche entwicklungsgeschichtlich in ganz anderer Weise zusammengehören. Auch dürfte das Vorkommen einer »Zone moyenne« sicher nicht für alle Holothurien gelten. Wir bedienen uns daher der älteren morphologischen Einteilung.

Alle Gewebsschichten der Haut werden bei den früher erwähnten starken Kontraktionen der Körperwand in Mitleidenschaft gezogen. Sie ist deshalb bei *Rhabdomolgus* in doppelter Weise den Bedingungen angepaßt, die ihr durch die heftigen Zusammenziehungen der Muskulatur, oder durch den Druck der abgeschlossenen Leibeshöhlenflüssigkeit auferlegt werden. Zunächst vermag sie sich in erheblichem Maße zu verdicken. Diese Verdickung wird durch die Bindegewebslage ermöglicht und ist in den Fällen notwendig, wo an einer größeren Stelle eine gleichmäßige Kontraktion der Ringmuskulatur (ev. mit Längskontraktion verbunden) das Cölomepithel gleichmäßig von der Epidermis entfernt. Tritt dabei Faltenbildung auf, so ist sie in der Epidermis immer unabhängig von der Knickung der Ringmuskulatur und des inneren Epithels.

Sehr viel stärkere Faltenbildung tritt bei Zusammenziehung der Längsmuskulatur auf. An den Radien ist dabei das Verhalten der einzelnen Hautschichten ähnlich wie bei dem soeben beschriebenen Falle: der Längsmuskel verhindert hier eine Knickung der ganzen Haut, und es tritt infolgedessen starke Verdickung der Bindegewebslage und unabhängige Faltung von Epidermis und Cölomepithel (und Ringmuskulatur) ein. Die Falten der Epidermis sind daher von besonderem Interesse, daß sie auch nach vollkommener Streckung immer wieder an derselben Stelle auftreten. Diese Konstanz der Falten, die man am lebenden Tier häufig direkt beobachten kann, ermöglicht eine viel promptere Reaktion auf schnelle Zusammenziehungen der Radialmuskeln und ist in mechanischer Weise dadurch bedingt, daß die Furchen niemals durch eine Tastpapille hindurchlaufen können (Textfig. 5) und somit in ihrer Lage auf die Zwischenräume zwischen den reihenweise stehenden Papillen beschränkt sind.

In den Interradien tritt bei derselben Längskontraktion dagegen eine ganz andre Art der Faltenbildung ein. Hier ist die Cutis an und für sich schon dünner, und sie wird auch jetzt nicht verdickt. Es falten sich vielmehr an diesen Stellen die Epidermis und das Cölomepithel in demselben Sinne, während in der Nähe der Radien erstere nach außen, letzteres nach innen von der Bindegewebslage seine Falten schlug (vgl. Taf. XXXIV, Fig. 22). In den Interradien faltet sich

die Körperwand als Ganzes; die Falten selbst können wie am Balg eines photographischen Apparates ausgezogen und zusammengeschoben werden, wobei sich Cuticula an Cuticula völlig glatt anlegen kann.

Cuticula und Epidermis.

Der Bau der Körperwand bei *Rhabdomolgus* entspricht im allgemeinen durchaus der oben gegebenen Übersicht. Die Cuticula ist sehr dünn und zuweilen nicht leicht nachzuweisen. Sie färbt sich jedoch bei Hämatoxylin oder Thioninfärbung, bei letzterer rot; besonders deutlich tritt sie bei Anwendung von Dahlia hervor. HÉROUARD (1890) gibt an, diese Cuticula zeige, wenn sie nach Behandlung mit MÜLLERScher Flüssigkeit abgezogen und von der Fläche betrachtet würde, zahlreiche schwarze Punkte, die er als Ausführungsöffnungen der darunter liegenden Drüsenzellen deutet, wogegen bei *Synapta buskii* M'Intosh auf dem mit Silber imprägnierten Epithelbild keine Drüsenöffnungen nachzuweisen sind (RETZIUS 1906). HAMANN (1884) erwähnt und zeichnet wenigstens bei den Becherdrüsen einen »haarförmigen« Kanal, der die Cuticula durchsetzt und sich von oben gesehen als feiner Kreis darstellt. Über ähnlichen Gebilden der Epidermis von *Rhabdomolgus* ist gleichfalls eine Öffnung in der Cuticula wahrzunehmen (Taf. XXXIV, Fig. 23). Der letztgenannte Autor erwähnt jedoch bei den Schlauchdrüsen der *Synapta digitata* nichts von einem Ausführungsgang und läßt auch in der Zeichnung die Cuticula undurchbrochen über das Außenende dieser Drüsen hinweggehen. Ebensovienig wie HAMANN scheinen CUÉNOT (1891) und GÉROULD (1896) die Ausführungsöffnung dieser Zellen gesehen zu haben. Wegen der zahlreichen Falten der Haut ist es in der Tat oft schwierig, ein gutes Bild von der Öffnung der Schlauchdrüsen zu erhalten; es gelang mir jedoch, diese sowohl an den Drüsenzellen der Tentakel wie an den Drüsen der Tastpapillen der Haut deutlich nachzuweisen (siehe Taf. XXXII, Fig. 2, 3 u. 4). An letzteren sieht man zuweilen das Secret aus der Öffnung über die Cuticula hervortreten.

Am vorderen und hinteren Körperende steht die Cuticula der Haut mit derjenigen von Anfangs- und Enddarm in direkter Verbindung und zeigt in diesen ectodermalen Darmteilen auch dasselbe Aussehen wie auf der Körperoberfläche.

Unter der Cuticula folgt die Epidermis, die außer Stützzellen noch Sinneszellen und Drüsenzellen enthält. Nach HAMANN (1884) bilden die Stützzellen bei *Synapta digitata* ein Cyliinderepithel, dessen einzelne Elemente nach der Peripherie zu an Breite zunehmen. Auch CUÉNOT

(1891) bezeichnet die Epidermis von *Synapta inhaerens* als Cylinder-epithel. Bei *Rhabdomoligus* könnte man eine solche Bezeichnung nur für die Bekleidung der Tentakel und zur Not noch für das Epithel hinter den Fühlern rechtfertigen; nur an diesen Stellen sind die Epithelzellen höher als breit. Auch bei *Caudina arenata* Gould ist das Körper-epithel am Vorderende des Körpers höher als in der Mitte und am Hinterende (GEROULD 1896). Übrigens hängen bei *Rhabdomoligus* Höhe und Form der Epidermiszellen sehr von der Kontraktion oder Spannung der Haut ab. Ist die Haut gespannt und dünn, so sind auch die Epithelzellen in die Breite gezogen, ist sie aber dick und zusammengedrückt, so hängen dieselben mit ihrem verdickten Ende in das Bindegewebe hinein und weisen etwa die Form eines Petschafts auf; unter der Cuticula stoßen sie zusammen, verengern sich dann etwas und tragen in dem wiederum weiteren Endteil den etwa $5\ \mu$ dicken Kern.

Im ganzen Habitus nähert sich die Epidermis von *Rhabdomoligus* daher viel mehr dem Außenepithel einer *Holothuria* oder jungen *Cucumaria*, als demjenigen der Synaptiden. Bei den letzteren stehen die Epithelzellen dicht gedrängt und tragen ihren Kern in der Mitte (HAMANN 1884); bei *Rhabdomoligus* zwängt sich dagegen das Bindegewebe überall zwischen die Epithelzellen und reicht zwischen diesen bis zur Cuticula hinauf, ein Verhalten, das besonders bei Dahliafärbung deutlich wird. Auf den Tentakeln wird das Epithel bedeutend höher (etwa $40\ \mu$!), aber auch hier sieht man das Bindegewebe weit zwischen die Zellen eindringen. Es muß übrigens bemerkt werden, daß das höhere Epithel auf den Tentakeln nur an der Hinterseite und am oberen Ende der Innenfläche vorhanden ist; an der Basis ist der Fühler innen von einem Epithel überkleidet, das nicht höher ist als an irgend einem andern Teil des Körpers (siehe Taf. XXXII, Fig. 1 u. 3).

Die Kerne der Epidermis verdienen deshalb eine genauere Betrachtung, weil sich unter ihnen zwei Arten unterscheiden lassen, die zwar auch sonst allenthalben in den Geweben anzutreffen sind, nirgends aber in ihrer Verschiedenheit so sehr auffallen. Die erste offenbar normale und funktionstüchtige Form gibt sich als solche durch die typische Gerüststruktur des Chromatins zu erkennen. Die zweite Art ist kleiner, das Chromatin scheint ganz zusammengebacken zu sein, wodurch eine andre Färbbarkeit dieser Art bedingt wird. Dieser Unterschied im Verhalten bei der Färbung tritt schon bei der Anwendung gewöhnlicher Kernfarbstoffe (Safranin, Thionin usw.) durch die besonders tiefe Tinktion der kleineren Kerne hervor (Taf. XXXIII, Fig. 14), kann aber durch die Kombination von Eosin und Wasserblau

noch besonders scharf hervorgehoben werden; denn die größeren Kerne werden dabei blau, die kleineren aber vom Eosin rot gefärbt, zwei Extreme, die durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind (s. Taf. XXXII, Fig. 13). Diese Übergänge machen es wahrscheinlich, daß wir es in beiden Arten mit verschiedenen Repräsentanten einer Umbildung zu tun haben, und weiterhin weist der Umstand, daß die roten Kerne oft an Stellen des Körperepithels liegen, die in Zerfall begriffen sind, darauf hin, daß die kleineren Kerne die der Degeneration verfallenen Endstadien sind, zu denen die blauen Kerne durch den andauernden Einfluß der Funktion langsam umgewandelt werden. Das fernere Schicksal dieser degenerierten Kerne werden wir erst später bei der Untersuchung der Wanderzellen weiter zu verfolgen haben.

HAMANN (1884) und GÉROULD (1896) haben die Behauptung aufgestellt, es fänden sich besondere durch ihre Gestalt von den übrigen Zellen der Epidermis ausgezeichnete Sinneszellen sowohl auf dem Körper wie auf den Tentakeln zerstreut vor. RETZIUS (1906) hat neuerdings diese Sinneszellen bei einer kleinen Synaptide durch Imprägnierung des Epithelmosaiks hervorgehoben und gefunden, daß dieselben über die ganze Haut zerstreut, in besonderer Zahl aber in den Tastpapillen und auf den Tentakeln anzutreffen sind. Bei *Rhabdomolgus* habe ich besonders differenzierte spindelförmige Sinneszellen mit voller Sicherheit nur in den Tastpapillen nachweisen können (s. Taf. XXXIV, Fig. 27). Selbst auf den Fühlern, wo das Herantreten zahlreicher Nervenfasern die sensorische Funktion des Epithels unzweifelhaft macht, ist es an Schnitten sehr schwer zu entscheiden, ob es sich um eine eingeeengte Stützzelle oder eine besondere Sinneszelle handelt. CUÉNOT (1891) stellt sogar das Vorkommen besonders differenzierter Sinneszellen außerhalb der Tastpapillen und knospenförmigen Sinnesorgane ganz in Abrede.

HAMANN (1883, 2 u. 1884) hat in der Epidermis der *Synapta digitata* neben Stützzellen und Nervenzellen noch zwei Arten einzelliger Drüsen nachgewiesen. Von diesen sind die Becherzellen, soviel ich weiß, von keinem Autor nach HAMANN erwähnt worden. Bei *Rhabdomolgus* habe ich zwar ähnliche Zellgebilde in der Haut angetroffen (s. Taf. XXXIV, Fig. 23), die sich durch ihre geringe Färbbarkeit, einen dünnen protoplasmatischen Wandbeleg und ihre Größe (10—15 μ) auszeichnen; doch bin ich in bezug auf die Identität mit den Becherdrüsen etwas zweifelhaft, da ein basaler fadenförmiger Fortsatz, wie ihn HAMANN von den letzteren beschrieben hat, nicht nachzuweisen war. Für die Deutung als Becherzellen spricht allerdings der Umstand, daß die letzteren wie

die von mir beobachteten Zellen besonders häufig hinter den Tentakeln anzutreffen sind.

Die Schlauchdrüsen, die im Gegensatz zu den Becherzellen in der Klasse der Holothurien weit verbreitet zu sein scheinen, sollen nach HAMANN (1883, 2 u. 1884), GEROULD (1896) und ACKERMANN (1902) nicht nur auf dem Körper, sondern auch im äußeren Epithel der Tentakel vorhanden sein. Dagegen sind bei *Rhabdomolgus* die Drüsen der Tentakel von denjenigen der Körperwand deutlich verschieden; da die letzteren im wesentlichen mit den von HAMANN beschriebenen Schlauchdrüsen übereinstimmen, so werde ich diesen Namen beibehalten, die Drüsen der Tentakel aber als »Klebdrüsen« davon trennen.

Bei Anwendung von Thioninfärbung tritt der Unterschied von Klebdrüsen und Schlauchdrüsen deutlich hervor. Tingieren sich jene mit dem Rot des Thionins, so nehmen diese (am deutlichsten bei Alkoholfixation) gerade die komplementäre Farbe an und fallen durch ihr Grün zwischen den blauen Kernen des Epithels auf (s. Taf. XXXII, Fig. 2, 3 u. 4). Die Schlauchdrüsen der Haut sind ferner mit Hämatoxylin (HAMANN 1883, 2, GEROULD 1896, ACKERMANN 1902) sowie andern Kernfarbstoffen, besonders Methylgrün (CUÉNOT 1891) stark färbbar, wogegen man eine befriedigende Färbung der Klebdrüsen nur mit Thionin und Dahlia erzielt. Dahlia färbt sowohl die Klebdrüsen als auch die Schlauchdrüsen, ein so kräftiger Kernfarbstoff wie Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) dagegen weder die einen noch die andern.

ACKERMANN hat die von ihm bei *Cucumaria laevigata* gefundenen Drüsen als »flaschenförmig« beschrieben; da aber die Gestalt der Schlauchdrüsen bei verschiedenen Arten überhaupt variiert, und da das Verhalten gegen Hämatoxylin dasselbe ist, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß es sich auch in diesem Falle um dieselbe Drüsenart handelt. Diese Drüsen treten nach ACKERMANN besonders zahlreich in den Saugscheiben der Füßchen auf; bei den Synaptiden findet man die Schlauchdrüsen nach HAMANN (1883, 2 und 1884) besonders in den Tastpapillen der Haut, eine Tatsache, die schon auf eine morphologische Beziehung von Endscheiben der Füßchen und Tastpapillen der Synaptiden hinweist. Bei *Rhabdomolgus ruber* sind die Schlauchdrüsen fast ganz auf die Tastpapillen beschränkt, und bei *Synapta inhaerens* scheinen nach CUÉNOT (1891) ebenfalls nur wenige an andern Stellen der Haut vorzukommen.

Die »Schlauchdrüsen« von *Rhabdomolgus* sind von gedrungen kolbenförmiger Gestalt. Der Ausführungsgang, der bei *Cucumaria laevigata* lang und oft korkzieherförmig gewunden ist, scheint bei *Rhabdo-*

molqus fast ganz zu fehlen; hier öffnet sich die Drüsenzelle mit ihrem einen Ende unmittelbar nach außen (s. Taf. XXXII, Fig. 4). Das Innere der Drüse ist von einem Gerüstwerk erfüllt, das mit Körnern verschiedener Dicke reichlich besetzt ist. Die ganze Drüse bekommt dadurch etwa das Ansehen eines großen Kernes mit dichtem Chromatinnetz. Der Kern der Drüsenzelle liegt an der Seite oder am inneren Ende; seine unscharfe Kontur dürfte auf eine starke Beeinflussung der secretorischen Tätigkeit hindeuten (s. Taf. XXXIV, Fig. 24).

Von den Schlauchdrüsen unterscheiden sich die Klebdrüsen von *Rhabdomolqus* nicht nur in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe, sondern auch durch ihre Größe und Gestalt. Die Schlauchdrüsen haben etwa eine Dicke von 12 und eine Länge von 20 μ . Die Klebdrüsen sind gut doppelt so lang, während ihre Dicke viel geringer ist als diejenige der Drüsen der Körperwand. Die lange, schlauchförmige Gestalt der Klebdrüsen ist zum großen Teil durch mechanische Gründe und ihre Stellung in dem hohen Epithel der Tentakel zu erklären. Wo das hohe Epithel auf den Fühlern fehlt, d. h. am größten Teil der Innenseite, da fehlen auch die Klebdrüsen. Wo dieselben auftreten, sind diese Zellen aber so häufig, daß sie die Stützzellen an Zahl erreichen und vielleicht sogar übertreffen. Die Länge der Klebdrüsen ist so groß, daß sie häufig zwischen Cuticula und Tentakelhohlraum keinen Platz finden und somit gezwungen sind, sich links oder rechts seitwärts zu wenden. Fig. 2 (Taf. XXXII) wird diese Anordnung am besten klar machen.

Um als Klebdrüsen in möglichst günstiger Weise funktionieren zu können, ist die Mündung auffallend verbreitert (Taf. XXXII, Fig. 3), so daß das Secret der langgestreckten Zelle auf eine möglichst große Fläche verteilt wird. Der Drüsenkörper trägt in seinem inneren, etwas verbreiterten Abschnitt den Kern, hinter diesem setzt sich die Zelle noch als feiner, sich verjüngender Faden fort. Daß dieser Faden zur Verbindung mit Nervenzellen dient, scheint mir wahrscheinlich, obgleich HAMANN (1884) bei den Schlauchdrüsen von Haut und Rectum sich vom Gegenteil überzeugt hat.

Die Epidermis der jungen Tiere entspricht im allgemeinen in ihrem Bau derjenigen der erwachsenen Exemplare. Die Stützzellen sind in ihrer Form jedoch noch regelmäßiger und bilden ein deutliches Epithel. Der unfertige Charakter der Epidermis prägt sich ferner in den größeren Dimensionen der normalen und dem selteneren Auftreten der strukturlosen, degenerierten Kerne aus. Die Hautdrüsen fehlen bei jungen Fünftentakelstadien noch ganz; dagegen sind die Klebdrüsen der Tentakel, wenn auch in geringerer Zahl, schon vorhanden.

Cutis.

In der Lederhaut von *Rhabdomolgus* findet man wie bei allen Holothuriern in einer Grundsubstanz Bindegewebszellen und -Fasern, sowie Pigment und Wanderzellen eingelagert. Die Grundsubstanz ist bei unsrer Art nicht so homogen, wie es gewöhnlich von andern Arten angegeben wird. An konserviertem Material soll nach HAMANN (1883, 1) nichts mehr davon wahrzunehmen sein. Es bedarf jedoch nur der Anwendung geeigneter Färbungsmittel, um dieselbe auch in Paraffinschnitten deutlich hervorzuheben. So zeigen das Rot des Thionins und auch Dahlia eine besondere Neigung die Grundsubstanz des Bindegewebes zu färben. Zur Konservierung dürfte sich Alkohol am meisten eignen, da durch die Gerinnung bei Zusatz von Säuren (HAMANN 1883, 1, JOURDAN 1883) leicht Artefakte entstehen. So wird z. B. häufig eine unnatürliche Stärke des Bindegewebsfasersystems dadurch hervorgebracht, daß bei der Gerinnung die gefällten Substanzen an diesen Fasern am dichtesten anliegen.

An vorsichtig konserviertem und in der angegebenen Weise gefärbtem Material erkennt man nun, wie sich die Grundsubstanz als Füllmasse in alle Spalten der Haut, in die Ritzen zwischen den Zellen des Epithels usw. einzwängt. In schöner Weise ist das z. B. an Schnitten durch die Fühler oder des Enddarmes zu beobachten. Zwischen den dichteren Faserlagen der Cutis scheint auch die Grundsubstanz verdichtet zu sein, und dasselbe gilt von den Stellen, wo sie als Einbettungsmasse für die, wie wir wissen, nicht dicht aneinander schließenden Zellen des Epithels dient.

Um das Wassergefäßsystem und besonders um den Hohlraum der Tentakel hat diese Grundsubstanz eine feine, aber sehr stark färbbare Membran abgeschieden. SEMPER (1868) hat zuerst auf diese hyaline Membran die Aufmerksamkeit gelenkt¹, THÉEL (1882), JOURDAN (1883) und GEROULD (1896) beobachteten dieselbe ebenfalls an verschiedenen Teilen des Wassergefäßsystems, und MORTENSEN (1894) erblickt darin einen »allen Echinodermen gemeinsamen histologisch-anatomischen Charakter« (l. c., S. 710). MORTENSENS Angabe, daß diese Membran nicht nur einzelne Teile, sondern das ganze Wassergefäßsystem umgibt, kann ich durchaus bestätigen; es muß jedoch hervorgehoben werden, daß dieselbe durchaus nicht eine Bildung darstellt, die speziell an das Wassergefäßsystem gebunden ist in ihrem Auftreten, man kann dieselbe

¹ Es ist mir jedoch sehr zweifelhaft, ob SEMPER nicht Teile des rohrförmigen Fühlernerven als diese Membran angesehen hat. Vgl. Anmerk. S. 642.

vielmehr an andern Stellen ebenso deutlich ausgebildet finden. In den Fühlern z. B. ist der Tentakelnerv von einer Membran umgeben, die genau mit derjenigen übereinstimmt, die sich zwischen Nerv und Muskulatur um den Hohlraum der Fühler herumlegt (s. Taf. XXXII, Fig. 2 u. Taf. XXXV, Fig. 36).

Ihrer Färbbarkeit nach, die gestattet, diese Bildung schon bei schwacher Thionin- oder Dahliafärbung aufs deutlichste hervorzuheben, muß dieselbe als eine Schicht verdichteter Bindegewebsgrundsubstanz aufgefaßt werden.

Die Bindegewebsfasern sind ihrer verschiedenen Funktion entsprechend in mannigfaltiger Form und Anordnung bei den Holothurien anzutreffen, ein Umstand, der eine richtige histologische Analyse des Bindegewebes außerordentlich erschwert hat. Im besonderen schien es unmöglich, den dicken Strängen, wie sie etwa in der Körperwand der *Synapta digitata* vorkommen (HAMANN 1884, Taf. V, Fig. 69), dieselbe Natur und Entstehung zuzuschreiben, wie den überaus feinen Fasern, wie man sie nicht weniger häufig beobachtet. SEMPER vermutete z. B. dementsprechend, daß die gröberen (»elastischen«) Fasern durch Sondierung aus der Grundsubstanz hervorgingen, wogegen er annahm, die feineren Fasern entstünden als Ausläufer von Zellen. Bekanntlich haben jedoch JOURDAN (1883) und HAMANN (1883, 1 u. 1884) in hohem Maße wahrscheinlich gemacht, daß alle Fibrillen nichts weiter sind als »in die Länge gewachsene Zellen« (HAMANN 1883, 1, S. 164).

Bei *Rhabdomolqus ruber* schien mir lange Zeit diese Erklärung unanwendbar, obgleich oder vielleicht eben weil mir durch Untersuchungen an *Cucumaria* und *Synapta* Bindegewebe bekannt war, dem unzweifelhaft eine derartige Histogenese zukommt. Die große Zahl und eigenartige Verfilzung der Fasern schien mir mit der geringen Anzahl der Kerne in auffallendem Mißverhältnis zu stehen, so daß ich zu der Ansicht neigte, diese Fasern könnten nur aus der Grundsubstanz durch mechanisch-funktionelle Differenzierung hervorgegangen sein. Aus ähnlichen Gründen ist auch GEROULD (1896) an der Allgemeingültigkeit der von HAMANN vertretenen Art der Entstehungsweise zweifelhaft geworden.

In der Tat ist der Mangel der Kerne so auffallend (s. Taf. XXXIII, Fig. 14), daß ich es auch jetzt noch für wahrscheinlich halte, daß ein großer Teil der Bindegewebskerne zugrunde geht. Eine solche Emanzipation der Fibrillen von ihren Bildungselementen wäre sehr wohl denkbar und histologisch durchaus nicht ausgeschlossen; denn bei der einfachen Stützfunktion der Fasern dürfte ein Mitwirken der zugehörigen

Kerne nicht mehr erforderlich sein. Daß die Fasern ursprünglich von Bindegewebskörperchen ausgebildet werden, beweisen nämlich Beobachtungen an jungen Exemplaren und gelegentliche günstige Präparate von ausgewachsenen Tieren. Bei ersteren ist die Differenzierung noch nicht so weit fortgeschritten, so daß es mir gelang, nachzuweisen, daß bei *Rhabdomolpus* die eigenartige Natur des Bindegewebes mit der Form dieser Zellen zusammenhängt. HAMANN gibt zwei Haupttypen für die Fibrillenbildung an, nämlich die aus bipolaren und jene aus multipolaren Zellen. Bei unsrer Art ist eine dritte Form zu beobachten; denn hier gehen von der Zelle oder dem Kern nicht zwei oder mehrere einfache Zellen aus, sondern der Zelleib verästelt sich erst allmählich in mehrere Zweige, die zu je einer Fibrille werden. Nach dem Kern zu legen sich diese Fibrillen nebeneinander und verschwinden dann, indem sie in die Zellsubstanz übergehen. Bei dieser Art der Verzweigung besteht natürlich auch die Möglichkeit einer viel reicheren Verfilzung der Fäden, als bei der gewöhnlichen Form der Zellen.

Obwohl das Fehlen der Kalkkörper im Bindegewebe bei *Rhabdomolpus* eine Vereinfachung mit sich bringt, trifft die von JOURDAN vorgeschlagene Einteilung der Cutis in zwei Schichten auch hier zu. In der äußeren Lage verlaufen die Fibrillen einzeln und meist unverklebt; in der inneren Schicht legen sich die stärkeren Fasern zu einem Gerüstwerk zusammen, das nach seinem Bau zu schließen ein vorzügliches Stützgewebe darstellt, das Festigkeit und Elastizität verbindet.

Figur 14 (Taf. XXXIII) stellt einen mit Safranin und Wasserblau gefärbten Querschnitt dar, an dem ich diesen spongiösen Bau der Bindegewebslage möglichst genau wiedergegeben habe. Man erkennt wie sich die Gerüstschicht des Bindegewebes überall zwischen Epidermis und Muskelschicht durchschiebt. An den Interradien ist dieselbe gewöhnlich sehr dünn und zusammengedrückt, wogegen sie sich über dem Radialnerven auch bei normalem Kontraktionszustand zu einem elastischen Polster ausdehnt. Die Vergleichung zahlreicher derartiger Schnitte von verschiedenen Stadien der Zusammenziehung macht die Unentbehrlichkeit dieser mittleren Gewebsschicht besonders in den Radien erst richtig deutlich. Die Richtung der Fasern ist in der inneren Schicht vorwiegend tangential zum Querschnitt der Körperwand und senkrecht zur Hauptachse, mehr nach außen finden sich jedoch zahlreiche längsverlaufende Fibrillen.

Nach innen von der dichteren Gerüstlage des Bindegewebes findet sich übrigens wiederum ein freier Raum, welcher der dritten von HAMANN (1883, 1) beschriebenen Bindegewebsschicht entspricht. Diese

»Wanderzellenschicht« HAMANNS (l. c., S. 148 u. Taf. X, Fig. 4 u. 5) ist mit der von JOURDAN und HÉROUARD »couche lacunaire« genannten Lage der Haut identisch und besitzt nahe Beziehungen zum Blutgefäßsystem. CUÉNOT (1891) hat mit Recht darauf hingewiesen, daß den Synaptiden eine besondere Plasmawanderzellenschicht fehlt; auch bei *Rhabdomoligus*, wo sich, wie erwähnt, ein freier Raum unter der Gerüstlage des Bindegewebes findet, ist die Anhäufung von Wanderzellen durchaus nicht auf diese Zone konzentriert. Die Wanderzellen suchen eben den bequemsten Weg, und da sich ihnen in der äußersten Schicht des Bindegewebes ein noch weiterer (selbst von Kalkkörpern freier) Raum darbietet, so findet man dieselben dort ebenso häufig wie in der innersten Lage. (Über die Nervenfasern der innersten Bindegewebsschicht siehe S. 598 u. 599.)

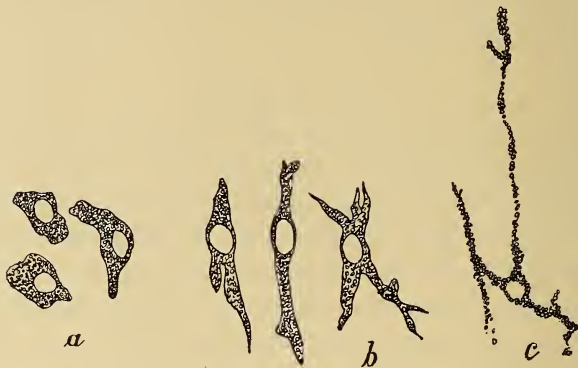
Pigmentzellen.

Die rote Farbe unsrer Tiere wird durch Pigmentzellen hervorgerufen, die im Bindegewebe der Haut sowie vereinzelt am Cölom-epithel der Körperwand oder des Darmes auftreten. Wie die Wanderzellen, so sind auch diese Gebilde in ihrem Auftreten durchaus nicht an tiefere Schichten der Cutis gebunden, sondern sie bevorzugen (wie bei den meisten Holothurien) die äußerste Bindegewebsschicht unmittelbar unter dem Epithel. Diese Lage des Pigments gibt sich schon an lebendigen Tieren bei schwacher Vergrößerung daran zu erkennen, daß der Körper von einem ungefärbten Saum — der Epidermis — umgeben ist. Die fünf fast pigmentlosen Längsstreifen, die KEFERSTEIN erwähnt, entsprechen den Radien; sie entstehen dadurch, daß die Nervenmasse der Radialnerven als heller Streifen durchschimmert. Außerdem verlaufen auch zahlreiche Pigmentzellen mit ihren Ausläufern nur bis an die Nervenstämme, nicht aber über diese hinweg.

Die Häufigkeit der Pigmentzellen an den verschiedenen Teilen der Körperwand hinter den Tentakeln ist immer die gleiche; die verschiedene Stärke der Färbung wird, wie erwähnt, lediglich durch die Verschiedenheit der Kontraktionszustände bedingt. Die Verteilung der Pigmentzellen auf der Mundscheibe verdient besonders erwähnt zu werden, weil sich ein Teil derselben bei jungen wie bei alten Tieren zu einem Kreis ordnet, der ungefähr in der Mitte zwischen Mundöffnung und Tentakelkranz verläuft. Das Auftreten dieses Pigmentzellenkranzes scheint mir auf die Anwesenheit des Nervenringes zurückzuführen zu sein: gegen diesen legt sich eine große Zahl derselben mit ihren Fortsätzen an, ohne über ihn hinweg zu laufen (s. Taf. XXXII, Fig. 1).

In den Tentakeln trifft man die Pigmentzellen nur in geringer Menge an. Gegen den übrigen Körper erscheinen dieselben daher immer mehr oder weniger farblos. Quetscht man einen Tentakel eines lebenden Tieres unter dem Deckglas, so zeigt sich, daß dieselben längs des Tentakelhohlraumes liegen und vielfach fiederförmig von hier aus zwischen den Stütz- und Klebzellen hin verlaufen.

In den Pigmentzellen findet sich der Farbstoff in Form von Körnern vor (Taf. XXXII, Fig. 11). Beim Absterben tritt der Farbstoff aus den Körnern aus, wird aber bei Alkoholfixierung von dem umliegenden Gewebe gleich aufgenommen, so daß eine oft willkommene Selbstfärbung resultiert. Bei längerem Verweilen in Alkohol verblaßt der Farbstoff



Textfig. 1.

Entwicklung der Pigmentzellen. *a*, Pigmentzellen eines jungen Fünftentakelstadiums. Nach dem Leben. WINKEL Obj. 8, Oc. 1. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus. *b*, Pigmentzellen eines älteren Tieres. Vergr. 495. *c*, Pigmentzellen von einem ausgewachsenen Tier. Vergr. wie *b* (ZEISS, Apochr. 2,5, Komp.-Oc. 4).

(schon in einem Jahre) zu einem schmutzigen Lehmgelb. Will man die Pigmentzellen an fixierten Tieren konservieren, ohne daß die Farbe direkt austreten soll, so empfiehlt sich die Anwendung von Sublimat-Kupfervitriol (LO BIANCO) als Fixierungsmittel und schnelles Überführen in Kanadabalsam. Eine brauchbare (Rot-Violett-) Färbung der Pigmentzellen erzielt man mit Thionin. An so gefärbten Hautstücken oder an lebenden Tieren kann man die Gestalt der Zellen untersuchen (siehe Textfig. 1, *c*). Der Zelleib ist relativ wenig verästelt, aber außerordentlich stark ausgezogen. Diese Streckung der Pigmentzellen, die selten mehr als vier Ausläufer haben, wird zum großen Teil mechanisch durch die wechselnden Anspannungen der Haut herbeigeführt. Selbständige Kontraktilität ist an denselben nicht zu beobachten. Häufig findet man Zellen, die so sehr gedehnt sind, daß

sie von einem Radius zu einem benachbarten reichen; bei so starker Streckung kommt es häufig vor, daß die roten Körner getrennt werden und an einzelnen Stellen im Plasma ganz fehlen. Dagegen findet man wieder andre Exemplare, die in Größe und Form an eine Wanderzelle erinnern. Die nahe Verwandtschaft mit Wanderzellen ergibt sich schon daraus, daß die Pigmentzellen nicht nur in der Haut, sondern auch an der POLischen Blase und am Darm, wenn auch spärlicher und meistens in amöboider Form, vorkommen¹. In diesem Zustand besitzen dieselben auch höchstwahrscheinlich selbständige Bewegungsfähigkeit; denn es läßt sich nachweisen, daß alle Pigmentzellen aus Wanderzellen hervorgehen, die ja bekanntlich der Fähigkeit, selbständig ihren Ort zu wechseln, den Namen verdanken.

An den jüngsten von mir beobachteten Stadien sind noch gar keine oder fast gar keine Pigmentzellen vorhanden. Die ersten Pigmentzellen, die auftreten, lassen sich nur an der Farbe als solche erkennen; die Form ist gänzlich die einer Wanderzelle (Textfig. 1 a). Die Verzweigung und Verlängerung vollzieht sich jedoch sehr schnell. An älteren Fünftentakelstadien, die noch keine Andeutung von neuen Fühlern aufweisen, findet man schon zahlreiche Pigmentzellen von einem mittleren Grad der Streckung (Textfig. 1 b). Von diesen aus lassen sich dann alle möglichen Übergänge finden bis zu den ganz gestreckten Zellen der alten Tiere, von denen Textfig. 1 c ein durchaus nicht extremes Beispiel gibt.

Wanderzellen.

Obwohl den Wanderzellen von fast allen Autoren, die sich mit der Histologie der Holothurien beschäftigt haben, Beachtung geschenkt wurde, ist eine genaue Identifikation der verschiedenen Angaben fast unmöglich. HAMANN (1883, 1, S. 162) hat die Wanderzellen mit Recht einmal als »Allerweltzellen« bezeichnet, und mit dieser Mannigfaltigkeit der Funktion mag auch das verschiedene Aussehen derselben zusammenhängen. HAMANN (1883 und 1884) beschreibt, abgesehen von den großen körnerreichen Plasmawanderzellen (SEMPERS Schleimzellen) der Pedaten, nur zwei einander sehr ähnliche Arten: die Blutzellen und die etwas gekörneltten, überall auftretenden kleinen Wanderzellen.

JOURDAN, der die Wander-Lymphzellen aus dem Innenepithel der POLischen Blase entstehen läßt, stellt folgende Entwicklungsreihe der Amöbocyten auf: auf plasmaarme Zellen mit dickem Kern (= Epithel-

¹ Diese Pigmentzellen sind vielleicht mit den von CUÉNOT (1891) beschriebenen roten (»echinochrome«) Zellen der *Synapta inhaerens* verwandt.

zellen der POLischen Blase) folgen Stadien, die gelbliche, stärker lichtbrechende, wahrscheinlich fettartige Körner mit sich führen, und diese sollen endlich in die kernlosen, bräunlichen Massen degenerieren, die vielfach in der POLischen Blase und an andern Stellen anzutreffen sind.

HÉROUARD (1890) unterscheidet vier Arten von Wanderzellen, von denen die erste Gruppe sich durch den Besitz einer Vacuole oder von drei bis vier dicken Granulationen auszeichnet. Die drei übrigen Arten scheinen sich von einer Form mit langen Pseudopodien abzuleiten, indem durch Aufnahme großer Körner und Verkleinerung des Kernes (große Plasmawanderzellen HAMANNS?) oder durch Auftreten kleiner gelbbrauner, mehr oder wenig dunkler Granulationen eine Differenzierung eintritt.

CUÉNOT (1891) unterscheidet außer den einfachen amöboiden Zellen solche, die fettiges (Echinochrome der *Synapta inhaerens*) oder eiweißartiges Reservematerial oder (mit Methylgrün oder Safranin) stark färbbare Auswurfstoffe enthalten.

GEROULD (1896) endlich unterscheidet: 1) Blutkörperchen, diese enthalten oft neben dem Kern noch ein oder zwei stark brechbare »chromatic« Körper. 2) Körnertragende Zellen, deren Inhalt lebhaft von Eosin gefärbt wird und die je nach der Kleinheit, Dichte und Färbung der Einschlüsse wiederum als klare oder braune körnertragende Wanderzellen unterschieden werden können. Als letzte Art kommt hierzu noch eine Gruppe amöboider Zellen, deren Plasma homogen ist und sich mit Hämatoxylin färbt. Merkwürdigerweise hält GEROULD diese letzteren für eine Modifikation der gewöhnlichen Körnerwanderzellen.

Versuchen wir nun eine Identifikation einiger der angeführten zahlreichen Arten, so ist zunächst festzustellen, daß die Schleimzellen SEMPERS und JOURDANS, die großen Plasmawanderzellen HAMANNS übereinzustimmen scheinen mit den »cellules mûriformes«, d. h. der dritten von HÉROUARD angeführten Art, sowie mit den körnertragenden Wanderzellen von GEROULD. Ob die Einschlußkörner dieser Zellen Reserve- oder Excretstoffe darstellen, ist noch strittig (s. CUÉNOT 1891, JOURDAN 1883, SCHULTZ 1895 usw.). Nach HAMANN fehlen die in Rede stehenden Wanderzellen den Synaptiden; CUÉNOT beschreibt aber gleichwohl gewisse körnertragende Zellen der *Synapta inhaerens* als Reservestoffe führende »cellules mûriformes« (CUÉNOT 1891, Erklärung zu Fig. 15); es ist mir indessen sehr zweifelhaft, ob CUÉNOT mit seiner Deutung dabei das Richtige getroffen hat.

Diese großen Plasmawanderzellen fehlen bei *Rhabdomoligus* vollkommen. Es lassen sich aber bei dieser Art trotzdem fünf Arten von Wanderzellen unterscheiden, von denen die letzten drei allerdings in einer näheren Beziehung zueinander stehen.

1) Homogene Wanderzellen (Taf. XXXII, Fig. 10). Das Plasma dieser Wanderzellen ist durchaus homogen und am besten mit Thionin (rot) oder Wasserblau färbbar. Sie haben ganz runde oder höchstens ovale Gestalt und einen Durchmesser von etwa 7,5—10 μ . Der Kern ist flach und an eine Seite angedrückt. Diese Zellen sind ziemlich selten, sie finden sich in der Haut und in der Leibeshöhle. Diese homogenen Wanderzellen scheinen bei andern Holothurien noch niemals aufgefunden worden zu sein. Man könnte höchstens an eine Verwandtschaft mit den amöboiden, mit Hämatoxylin färbbaren Zellen der *Caudina arenata* Gould denken; freilich würde eine Identifikation mit diesen die Unrichtigkeit der Vermutung GEROULD'S (1896) über die Entstehung jener Zellen aus den großen körnertragenden Zellen zur Voraussetzung haben.

2) Excretionswanderzellen (Taf. XXXII, Fig. 9a u. b). Diese Gruppe von Wanderzellen unterscheidet sich von der Mehrzahl der übrigen schon durch ihre bedeutendere Größe (etwa $10 \times 15 \mu$). Das Plasma ist angefüllt von einer Menge kleiner, bald mehr, bald weniger kugelförmiger Körnchen. Diese Körnchen sind im lebenden Tier etwas gelb gefärbt. An fixierten und geschnittenen Exemplaren fallen die Zellen durch die geringe Färbbarkeit auf, nur gelegentlich wird etwas Thionin oder Dahlia von den Körnern aufgenommen. Da die Körner der großen Plasmawanderzellen Eosin lebhaft aufnehmen (GEROULD 1896), so muß es sich in den hier beschriebenen Zellen um andre Gebilde handeln. Ich bin der Ansicht, daß es sich in den Einschlüssen derselben um Excretstoffe handelt.

Um das wahrscheinlich zu machen, soll schon an dieser Stelle eine Bildung besprochen werden, die sich mit der Konstanz eines unentbehrlichen Organs bei allen Exemplaren unsres Tieres in der Leibeshöhle vorfindet. Gewöhnlich im hinteren Teile derselben bemerkt man nämlich schon bei lebendigen Tieren einen meist kugelrunden gelbbraunen Klumpen, der sich von den braunen Massen, die sonstwie etwa in der Polischen Blase oder auch in der Leibeshöhle anderer Holothurien angetroffen werden, durch seine regelmäßige Form und scharfe Kontur unterscheidet. Bei mikroskopischer Untersuchung kann man nun feststellen, daß dieser braune Ballen, der übrigens an Dicke (140 μ) dem Enddarm gleichkommt oder ihn sogar übertreffen kann, fast ausschließlich

aus den soeben beschriebenen Wanderzellen besteht (s. Taf. XXXII, Fig. 9 c). Das Plasma dieser Zellen bildet zu diesem Zweck eine dünne Randschicht, die den Kern enthält und die Einschlußkörner in einer Art großer Vacuole beherbergt (Taf. XXXII, Fig. 9 b). Diese Zellen legen sich alsdann aneinander und bilden in ihrer Gesamtheit die große braune Kugel der Leibeshöhle. Die zellige Natur, die bei andern braunen Massen des Wassergefäßsystems oder der Leibeshöhle bei Holothurien gewöhnlich nur vermutet werden kann (s. LUDWIG 1889—92, S. 137—138 und 397; ferner GEROULD 1896, S. 167) und von CUÉNOT direkt bestritten wird, ist also bei diesen Bildungen von *Rhabdomolpus* über allen Zweifel erhaben; denn zahlreiche Kerne der dicht ineinander gefügten Zellen zeigen noch völlig normale Struktur.

Nimmt man nun an, daß es sich in den Einschlußkörnern der besprochenen Wanderzellen um Excretionsprodukte handelt, so liegt es nahe, anzunehmen, daß diese Excretstoffe, die bei unsrer Art weder durch Kiemenbäume (HÉROUARD 1890 u. 1895; SCHULTZ, 1895) direkt nach außen, noch auch durch Wimperurnen in die Körperwand geschafft werden können, an einer Stelle der Leibeshöhle in immer anwachsender Menge angesammelt werden. In der Tat kann man konstatieren, daß bei jungen Tieren mit fünf Tentakeln der Wanderzellenballen der Leibeshöhle noch fehlt, daß er bei Achtentakelstadien schon angelegt ist und bei zunehmendem Alter immer größer wird.

Es mag gleich an dieser Stelle bemerkt werden, daß die braunen Körper der Polischen Blase bei unsrer Art nicht aus denselben Elementen, sondern aus Wanderzellen der unter 4) zu besprechenden Art bestehen.

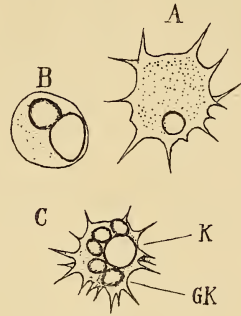
3) Normale, unbeladene Wanderzellen. Blutzellen. Diese Art scheint bei allen Holothurien vorzukommen; sie ist höchstwahrscheinlich die ursprünglichste Form, die durch Aufnahme oder Bildung von Einschlußkörnern die typischen Charaktere andrer Arten annehmen kann. Die unbeladenen Wanderzellen finden sich überall in den Geweben, in der Haut, der Leibeshöhle usw., am häufigsten aber im Blut- und Wassergefäßsystem. Am lebendigen Material kann man diese Zellen in den Tentakelhohlräumen schön beobachten: sie sind ganz durchsichtig, das Plasma ist mehr oder weniger fein granuliert und mit zahlreichen dünnen Pseudopodien versehen, die der Fortbewegung dienen. Auch an konserviertem Material sind diese Fortsätze noch gut zu erkennen (s. Taf. XXXII, Fig. 6). Das Plasma färbt sich mit allen Plasmafärbstoffen, mit Eosin usw.; besonders kräftig mit Säurefuchsin u. a. Im Leben sieht man zuweilen auch derartige Wanderzellen

mit eingezogenen Fortsätzen, die sich offenbar nur durch den Strom der Flüssigkeit, in der sie schwimmen, treiben lassen. Sind die Pseudopodien ausgestreckt, so läßt sich erkennen, daß sie aus einer ganz ungranulierten ectoplasmatischen Schicht hervorgehen (Textfig. 2 A).

4) Freßzellen. Diese Wanderzellenform ist mit den Blutzellen sehr nahe verwandt. Wie jene, so besitzt auch diese meist (aber nicht immer: Textfig. 2 B) Pseudopodien und findet sich ebenfalls an allen möglichen Stellen des Körpers. Sie ist ausgezeichnet durch den Besitz weniger dicker, stark färbbarer Einschlüsse, zu denen häufig noch eine Vacuole kommt. Auch diese Wanderzellen scheinen bei allen Holothurien aufzutreten; denn ich halte sie für identisch mit der ersten von HÉROUARD ausgeführten Art, die ebenfalls eine Vacuole oder drei bis vier dicke Körner enthalten (und vom Endothel herkommen sollen). Ferner stimmen sie sowohl mit den von GEROULD (1896) bei *Caudina* gefundenen Blutzellen mit ein oder zwei stark brechbaren chromatischen Körpern als auch mit Wanderzellen überein, die CUÉNOT (1891) bei *Synapta* auffand, und die wenige mit Safranin oder Methylgrün stark färbbare »granules de rebut« mit sich führen (s. CUÉNOT 1891, Taf. XXIV, Fig. 15 c). Im Leben besitzen die dicken Einschlüßkörner eine leicht gelbliche Farbe, wodurch sie in der Spitze der Tentakel, in der POLISCHEN Blase usw. leicht auffallen.

Obwohl CUÉNOT nicht imstande war, auf chemischem Wege nachzuweisen, daß es sich in diesen Körnern um Auswurfstoffe handelt, so hält er sie doch für solche. Sie sollen nach ihm nicht in Wanderzellen entstehen, sondern von diesen nur gelegentlich aufgenommen werden, um alsdann an andern Stellen wieder frei im Gewebe abgelagert zu werden. Dort sollen diese extracellulären Desassimilationsprodukte liegen bleiben oder aber mit Hilfe von Wanderzellen durch die Kiemenbäume (HÉROUARD) nach außen geschafft werden.

Ich halte die von CUÉNOT versuchte Deutung der in Frage stehenden Körner als »granules de rebut« für verfehlt, habe aber die Auffassung dieses Autors deshalb kurz dargelegt, weil ich glaube, daß sie



Textfig. 2.

A, normale unbeladene Wanderzelle (Ectoplasma und Entoplasma). B, Freßzelle mit eingezogenen Pseudopodien. C, Freßzelle mit Kern *K*, ungefressenen Kernen *GK*. Alles nach dem Leben mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet. WINKEL Obj. 5, Oc. 4. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammen-geschobenem Tubus.

die richtige Beobachtung enthält, daß diese Körper nicht in Wanderzellen entstehen, sondern von diesen aus den Geweben aufgenommen werden.

Deshalb sind diese färbbaren Körner aber noch lange nicht als extranucleäre Körper aufzufassen, die frei in den Geweben entstünden. Ich bin vielmehr zu der Überzeugung gelangt, daß es sich in diesen häufigen Einschlüssen der Wanderzellen um die oben erwähnten degenerierten Kerne der Haut und anderer Organsysteme handelt. Dafür spricht zunächst der Umstand, daß dieselben in hohem Maße und ganz besonders von Chromatinfarben tingiert werden. Schon CUÉNOT (1891) erwähnt die starke Färbbarkeit mit so ausgesprochenen Kernfarben wie Safranin und Methylgrün. Genau so ist das Verhalten gegenüber Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin und Thionin, die alle jene Körner intensiver färben, als die Kerne selbst (Taf. XXXII, Fig. 12 a). Dazu kommt, daß man, wie erwähnt, imstande ist, im Hautepithel einen vollkommenen Übergang von normalen Kernen in derartige degenerierte (und kontrahierte) zu konstatieren. Oben gaben wir an, daß zur Darstellung dieses Überganges die Doppelfärbung Eosin-Wasserblau besondere Dienste leistet. Von diesen beiden Plasmafärbungen färbt die erstere die degenerierten, die letztere die normalen Kerne mit (s. Fig. 13, Taf. XXXII). Nun ist es auffallend, daß in den Wanderzellen der eigentliche Kern ebenfalls blau, der Einschluß aber lebhaft rot gefärbt wird (Taf. XXXII, Fig. 7), eine Übereinstimmung im Verhalten gegen Farbstoffe, die die oben ausgesprochene Vermutung in der Tat nahelegen muß.

Aber sehen wir weiter. Wenn man annimmt, die Wanderzellen fräßen die degenerierten und zum Teil schon aus ihrem Epithelverbände gelösten Kerne, so ist dabei vorausgesetzt, daß ein solches Aufnehmen von Zellen des eignen Körpers überhaupt möglich ist. Dafür könnte man aber schon die Beobachtung HÉROUARDS (1890) anführen, nach welcher man selbständige »cellules mûriformes« zuweilen in andern Wanderzellen eingeschlossen findet, und ich selbst habe häufig auf Schnitten Wanderzellen beobachten können, die neben ihrem eignen Kern einen völlig normalen Kern in ihrer Vacuole enthielten (Taf. XXXII, Fig. 12 f). Diese Beobachtungen machen es sicher, daß die Wanderzellen normale Kerne fressen können. Gibt man das aber zu, so kann man, glaube ich, auch nicht mehr bestreiten, daß auch die nach Art modifizierter Kerne sich färbenden Bestandteile der Wanderzellen wirklich degenerierte und für den Organismus unbrauchbar gewordene Kerne darstellen. Endlich glaube ich, daß sich histologische

Bilder, wie das auf Taf. XXXII, Fig. 13 wiedergegebene, kaum anders deuten lassen als durch die Annahme, daß wir es hier mit einer Fresszelle zu tun haben, die soeben einen degenerierten Kern der Epidermis aufgenommen und in einer Vacuole untergebracht hat.

Wir haben bereits von einem Fressen der Kerne geredet, und damit schon angedeutet, daß die Aufnahme der degenerierten Kerne nicht lediglich zum Transport dieser Gebilde geschieht, daß vielmehr die Vacuole, in der dieselben liegen, als Nahrungsvacuole aufgefaßt werden muß. Dementsprechend war zu erwarten, daß auch weitere Zerfallstadien dieser degenerierten und nun im Zustand der Verdauung befindlichen Körner vorkämen. Histologisch ist der Vorgang der allmählichen Zerstörung so kleiner Zelleinschlüsse nur schwer zu verfolgen, zumal wenn dieselben so stark und undurchsichtig von den Kernfarben tingiert werden. Mit Hilfe der meisten obengenannten Färbungsmethoden wäre man hier an der Grenze des Erreichbaren angekommen. Es gelingt jedoch, neuen Aufschluß über die weiteren Vorgänge in diesen Wanderzellen zu gewinnen, wenn man Eosin und Thionin als Doppelfärbung anwendet. Diese beiden Farbstoffe lassen sich gut kombinieren und zeigen beide das Bestreben die Einschlüsse unsrer Wanderzellen zu tingieren. Der kernartigen Natur der Einschlusskörner entsprechend, nehmen dieselben im allgemeinen das Thionin begieriger auf (Taf. XXXII, Fig. 12 *a*); in manchen Kernen gewahrt man aber breite Flächen oder Streifen (Taf. XXXII, Fig. 12 *b*), die von dem Eosin lebhaft rot gefärbt sind und fast ganz scharf gegen das tiefe Blau der übrigen Teile abstehen. Es entsteht so das Bild einer Korrosion der degenerierten Kerne, die äußerlich ganz etwa an die eines Stärkekornes erinnert. Zum Teil scheinen die Kerne dabei zu zerfallen, oft in teils rote, teils noch blaue Stücke. Nach dieser Umwandlung der mit Thionin in die mit Eosin sich färbende Substanz bzw. nach dem Zerfall sieht man die nun roten Körper noch in den Wanderzellen liegen, um dann endlich zu verschwinden. Fig. 12, Taf. XXXII, *a—e* wird diesen Umwandlungsprozeß deutlich machen. Häufig findet man Exemplare, in denen eben erst aufgenommene und bereits umgewandelte Kerne nebeneinander liegen (Taf. XXXII, Fig. 12 *g*).

Es könnte uns eingewendet werden, daß der Schluß von der Färbbarkeit der Körner auf ihre Herkunft nicht einwandfrei sei. Es sei eine bekannte Tatsache, daß es absolut ausschließliche Kernfärbungsmittel nicht gebe. In der Tat färben Karmin, Hämatoxylin, wie auch die Teerfarben neben den Kernen noch die verschiedensten protoplasmatischen Elemente. Dagegen muß jedoch eingewendet werden, daß

diese Neigung der Kernfarbstoffe zum Plasma eine außerordentlich verschiedene ist: Eisenhämatoxylin liefert neben den Färbungen der Kernstrukturen tiefschwarze Bilder von Centrosomen, Muskelfasern oder Dotterelementen, Hämatoxylin oder Thionin färben zahlreiche Bindegewebsstrukturen usw. Es dürfte jedoch schwer sein, außer dem Kern einen andern Gewebsbestandteil anzugeben, der alle Kernfarben gleicherweise kräftig aufnimmt. So verschieden sind die Chromatinfarben in ihren sonstigen Eigenschaften, daß ihre Neigung zu jener Substanz allein als eine allen zukommende Färbungseigentümlichkeit derselben angesehen werden kann. Bevor man also nicht den direkten Nachweis erbringt, daß andre Fettprodukte, wie Sekretkörner von Wanderzellen usw. sich mit allen möglichen Kernfarbstoffen tingieren, muß unsre Annahme als die wahrscheinlichste beibehalten werden. Insbesondere scheint mir die Auffassung der in Rede stehenden Zeleinschlüsse als Auswurfstoffe (CUEÑOT 1891) unhaltbar; denn Excretkörner werden in den Wanderzellen (in Vacuolen!) nicht weiter verändert; sie sind unbrauchbare Produkte, die eine Wanderzelle nur noch nach günstigen Stellen oder nach außen transportieren, nicht aber weiter umwandeln und assimilieren kann.

Sollte unsre Deutung der Freßzellen und ihrer Einschlüsse richtig sein, so würde dieselbe vielleicht einiges Licht werfen auf die Erneuerung der Haut bei den Holothurien. Außer SEMON (1888) hat kein Forscher Angaben über Erneuerung bzw. Häutung bei dieser Klasse gemacht. Das Ectoderm der Gastrula scheint zum wenigsten bei den meisten Formen direkt in die Epidermis der jungen Holothurien überzugehen. Auch bei alten Tieren ist eine Häutung oder Erneuerung des äußeren Epithels, das am meisten unter den Unvollkommenheiten des Stoffwechsels zu leiden hat (JICKELI 1902), nicht bekannt. Es wäre jedoch denkbar, daß die Degeneration zahlreicher Epithelkerne und Zellen und deren Entfernung durch Wanderzellen bei den Holothurien an Stelle der Abschuppung oder Häutung eine allmähliche Erneuerung der Epidermis mit sich brächte.

5) Riesenwanderzellen. Diese kolossalen, etwa 25—30 μ großen Zellen trifft man im Körper von *Rhabdomolgus* im allgemeinen nur selten an. Kleinere Exemplare findet man ziemlich häufig bei Entwicklungsstadien; die größten habe ich bei einem verletzten Tiere angetroffen. Sie scheinen besonders an den Stellen aufzutreten, an denen das Gewebe teilweise in Auflösung begriffen ist, was jedoch durchaus nicht hindert, daß dieselben auch in völlig normalen Körperteilen vorkommen. Ich habe sie sowohl im Darm als auch in dem Bindegewebe der

Haut und der Tentakel angetroffen. In den letzteren ist die Epidermis von diesen riesigen Zellen weit vorgewölbt, und es schien mir, als wenn dieselben zum Teil die Cuticula schon durchbrochen hätten, um nach außen zu gelangen. Merkwürdig ist, daß man um die Riesenwanderzellen in den (zerfallenden) Geweben häufig eine Unmenge kleiner, ganz feiner mit Eisenhämatoxylin färbbarer Stäbchen (Bakterien?) antrifft, die, wie es scheint, von den Wanderzellen aufgenommen werden.

Die Riesenwanderzellen leiten sich ohne Zweifel von gewöhnlichen Freßzellen ab. Man findet in der Tat mannigfaltige Übergänge zwischen den letzteren und den ganz großen ausgebildeten Formen (Taf. XXXII, Fig. 8). Bei dieser Umwandlung vergrößert sich auch der Kern gewaltig: sein Chromatingerüst wird zunächst weiter und weniger dicht, nimmt aber alsbald unschärfere Konturen und einen unregelmäßig lockeren Bau an, wobei es häufig zu einer fast vollständigen Trennung einer peripheren Lage und einer centralen von Chromatinbrocken gebildeten Masse kommt. Im Zelleib, dessen Plasma stark granuliert ist, findet man eine ganze Menge degenerierter Kerne in verschiedenen Stadien der Umbildung, sowie gewöhnlich noch eine Reihe leerer Vacuolen (Taf. XXXII, Fig. 8).

Eine Plasmodienbildung der Wanderzellen irgendwelcher Art (HOWELL 1886) habe ich weder in der Leibeshöhle noch in irgend einem andern Teile des Körpers beobachten können.

III. Kalkring.

Morphologisch betrachtet, ist der Kalkring als eine Bildung der Haut aufzufassen. Diese Tatsache wurde bei *Cucumaria planci* von LUDWIG (1891, 1) nachgewiesen. Sie läßt sich jedoch auch noch bei alten Tieren von *Rhabdomolqus* feststellen. Betrachtet man nämlich in einem medianen Längsschnitt, der zwischen zwei Fühlern durchgeht, den quergetroffenen Kalkring, so findet man, daß derselbe mit der Haut, speziell der Cutis, durch einen schmalen Saum in Zusammenhang steht. Das Bindegewebe der Körperwand geht unmittelbar, wenn auch ziemlich plötzlich, in das Grundgewebe des Kalkringes über. Innen verläuft das Leibeshöhlenepithel der Körperwand auch über den Kalkring.

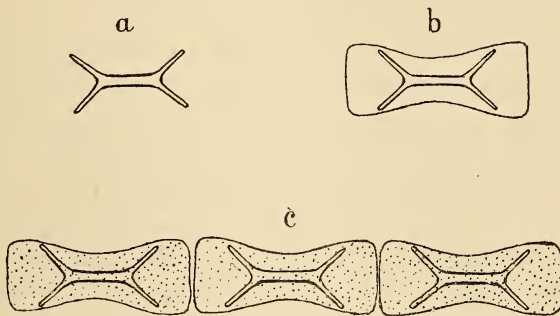
Nach HAMANN (1884) besteht das Grundgewebe des Kalkringes aus einem Gerüst, das von den Ausläufern anastomosierender sternförmiger Zellen gebildet wird. Er vergleicht dieses Gewebe mit dem Kalkgewebe der Haut; beschreibt und zeichnet das letztere bei *Cucumaria* jedoch insofern anders, als dort die Maschen von zahlreichen

Bindegewebsfibrillen gebildet werden (1883, 1, Fig. 4 u. 6). Auch bei *Rhabdomolgus* finden wir im Kalkring ein Gerüstwerk vor, dessen Löcher im Leben von den Kalkkörpern erfüllt sind. Die Wände der Maschen werden bei unsrer Art ebenfalls durch Bindegewebszellen gebildet, die miteinander in Zusammenhang stehen und im Innern zahlreiche Fibrillen gebildet haben. Die Bindegewebsgrundsubstanz fehlt fast ganz; nur an der äußeren Grenze des Kalkringes ist dieselbe als dünnes Häutchen ausgebildet. An Stelle der Grundsubstanz scheint fast ganz der kohlen-saure Kalk getreten zu sein. Nur an der Grenze zwischen Kalkstäbchen und Zellen scheint eine äußerst dünne Lage vorhanden zu sein. Da die Kalkringglieder ursprünglich in der Haut entstehen und alle von dieser eingeschlossen werden, so läßt sich auch später zeigen, daß die einzelnen Teile nicht getrennt gegeneinander stehen, sondern durch ein Häutchen verbunden werden, das den Kalkring umgibt und auch zwischen seinen Gliedern eine Verbindung herstellt. Schon beim lebenden Tier kann man diese Verbindung an den Trennungsstellen von Radialia und Interradialia beobachten (Textfig. 4). Diese Verbindung der andern Enden der Einzelglieder macht bei starken Formveränderungen ein Auseinandergehen des Kalkringes unmöglich.

Die einzelnen Kalkringglieder haben eine Länge von etwa 150 bis 160 μ . Sie haben die Gestalt eines kurzen, nach beiden Seiten hin verdickten Stabes. Die dickeren Enden sind, wie man auf dem Querschnitt erkennt, zum Tragen des Ventiltiles und der Ampullen der Fühler etwas von oben und seitlich eingedrückt.

Im allgemeinen scheint mir die Gestalt des Kalkringes bei *Rhabdomolgus* noch deutlich auf die ursprüngliche Entstehungsweise und Form der Kalkringglieder hinzuweisen. Bekanntlich werden die Radial- und kurz nach diesen auch die Interradialglieder des Kalkringes in Gestalt von Primärkreuzen angelegt (Textfig. 3 a). Im postlarvalen Leben strebt nun diese Form durch lebhaftes weiteres Wachstum der definitiven Gestalt zu. Dabei ist das Wachstum durch Vergabelung zunächst lediglich auf die Enden beschränkt, während das Mittelstück, das von vornherein lang angelegt wird, nur in die Dicke wächst. Durch dieses lebhafte Wachstum der Enden bei relativ steriler Mitte muß aber das Kalkringglied einer Form zustreben, wie wir sie in Textfig. 3 b angegeben haben. Daß diese Gestalt in der Ontogenese vielfach bei Kalkringgliedern vorkommt, und zwar auch bei solchen, die im ausgebildeten Zustande eine ganz andere Form aufweisen (etwa höher als breit sind), wird deutlich, wenn man die Angaben von LUDWIG (1898) und ACKERMANN (1902) über junge Cucumarien beachtet. Noch deut-

licher sprechen die Figuren von CLARK (1898) (vgl. dessen Fig. 44, 45 und 46), obwohl bei der von diesem Forscher untersuchten *Synapta vivipara* schon frühzeitig sekundäre Änderungen der normalen Entwicklung auftreten. Von solchen sekundären, durch die definitive Form bedingten Umänderungen ist *Rhabdomolgus* frei, und deshalb ist bei den jungen Tieren dieser Art die Entstehung der typischen Form (Textfig. 3 b) aus der Vergabelung der Enden des Primärkreuzes bei beschränktem Wachstum der Mitte besonders deutlich. Wie Fig. 25 (Taf. XXXIV) zeigt, braucht die Vergabelung durchaus nicht immer



Textfig. 3.

a, Primärkreuz; b zeigt, wie die definitive Gestalt eines Kalkringgliedes durch die Form des Primärkreuzes beeinflusst wird; c, Entstehung der Wellenform des Vorder- und Hinterrandes beim Kalkring.

eine regelmäßige zu sein (gegen HÉROUARD 1890, S. 25 u. 34), wie SEMON für *Synapta digitata* angibt (1888); der normale Winkel von 120° wird sogar nur selten eingehalten¹ (CLARK 1898, GEROULD 1896). Der Übergang in die definitive Gestalt geschieht nun durch ein immer innigeres Durcheinanderwachsen der einzelnen Gabeläste. Dieses Balkenwerk kleiner Kalkstäbchen dehnt sich endlich auch über die Mitte des Kalkringgliedes aus, so daß der dickere Mittelteil des Primärkreuzes verdeckt wird. Unter dem Mikroskop läßt sich derselbe jedoch auch später noch dadurch nachweisen, daß der dicke homogene Mittelstab eine starke Lichtbrechung und Sammlung herbeiführt, so daß diese Mitte gegen die Enden, deren Netzwerk das Licht nicht durchläßt oder diffus bricht, hell absteht. Diese Bildung einer oberflächlichen Lage

¹ Derartige Abweichungen von dem Schema der regulären Vergabelung sind bei der Bildung größerer Skeletstücke der Holothurien nicht selten; so konstatierte z. B. MORTENSEN (1894) eine bis ans Primärkreuzstadium heranziehende Irregularität bei der Bildung der Afterzähne der *Cucumaria glacialis*.

aus dünnen Kalkstäbchen um die kompakte Mitte der Kalkringglieder scheint mir bei Holothurien allgemein aufzutreten; vielleicht ist auch die von GEROULD (1896) beschriebene oberflächliche Lage des Kalkringes in ähnlicher Weise zu erklären.

Trotz dieser sekundären Bekleidung (die an dem jungen Kalkring der Fig. 25, Taf. XXXIV noch fehlt) läßt der Kalkring auch im ausgebildeten Zustand noch Zeichen seiner Entwicklung zurück. Die Vorderseite einzelner Glieder ist zwar durch die Beziehung zu den Radialwassergefäßen und -Nerven und zu den Fühlern mannigfachen Umbildungen ausgesetzt; dagegen hat der Hinterrand des Kalkringes bei fast allen Holothurien ein Merkmal bewahrt, das sich nach der eben vorgetragenen Annahme über die Grundform als uralte Eigentümlichkeit erklären läßt. Dieser Hinterrand ist nämlich immer ein wellenförmiger, wobei die Erhebungen den Verbindungsstellen der Stücke, die Einbuchtungen aber den Mitten der einzelnen Glieder entsprechen. Diese Wellenform kommt aber schon zustande, wenn man sich einen Kalkring nach unserm Grundschema (Textfig. 3 c) ausgebreitet denkt. Die genannte Zeichnung macht gleichzeitig deutlich, daß der Grund dafür in letzter Linie in der Form des Primärkreuzes und seiner Neigung zu starker Verästelung an den Enden zu suchen ist. Ich glaube daher behaupten zu können, daß die hintere Ausbuchtung der Radialia und Interradialia von der leichten Konkavität bei einigen Synaptiden bis zu den tiefen Einschnitten beim Vorkommen von Gabelschwänzen, sich dadurch erklärt, daß jedes Glied aus einem einzigen Primärkreuz entsteht, das vermöge seines terminal beschleunigten Wachstums den Ausgangspunkt zu jenen stark differenzierten Endstadien darbietet.

Der Kalkring von *Rhabdomolpus* bietet nun, von einem allgemeineren Standpunkt betrachtet, deshalb ein besonderes Interesse dar, weil derselbe nicht nur am Hinterrande, sondern in seiner ganzen Form die ursprüngliche Gestalt der Kalkringglieder erhalten hat. Nach unserm Schema (Textfig. 3 c) muß nämlich ursprünglich der Vorderrand ganz entsprechende Aus- und Einbuchtungen aufweisen wie die hintere Seite. In der Tat zeigen die vollständig ausgebildeten Kalkringglieder unsrer Art in ihrer Gesamtheit auch die vordere Wellenlinie, so daß angenommen werden muß, daß der Kalkring von *Rhabdomolpus* noch ursprünglicher ist als der der *Chiridota venusta*, dessen Glieder am Vorderrand ganz gerade sind und deren einfache Gestalt von SEMON (1887, 1 u. 2) und LUDWIG (1889—92, S. 83) betont wurde.

Der Kalkring von *Rhabdomolpus* ist zehnteilig. Radialia und Interradialia sind wie bei einigen andern Arten vollständig gleichgestaltet

und von gleicher Größe. Auch die jüngsten Fünftentakelstadien, die ich auffand, besaßen schon einen zehnteiligen Kalkring. Die Größe der einzelnen Glieder ist bei so jungen Tieren noch eine recht geringe, sie beträgt nicht viel mehr als ein Drittel derjenigen der ausgewachsenen Exemplare (s. Taf. XXXIV, Fig. 26 a u. c).

Wo der Kalkring der Synaptiden eine bilaterale Symmetrie aufweist, beruht dieselbe meistens auf der eigentümlichen Verteilung der Interradialia. Bei *Rhabdomolgus* kann von einer solchen nicht die Rede sein, denn es sind überhaupt nur fünf Interradialglieder vorhanden. Gleichwohl weist der Kalkring unsrer Form eine deutliche bilaterale Symmetrie auf, und zwar wird dieselbe in eigentümlicher, auch bei andern Holothurien nicht vorkommender Weise hervorgebracht.

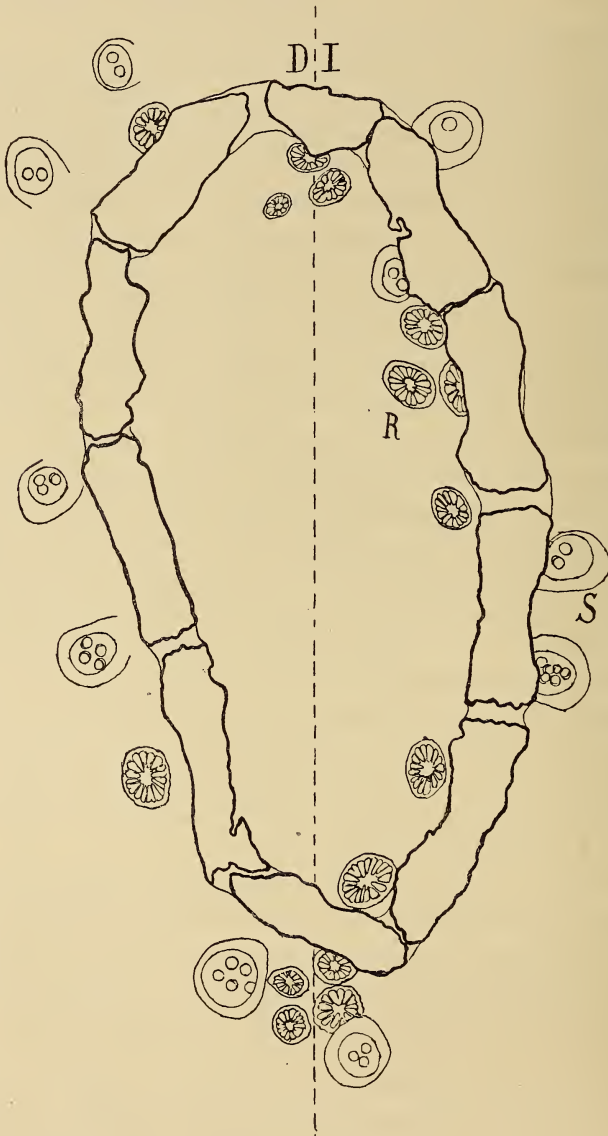
Isoliert man einen Kalkring von *Rhabdomolgus*, so erkennt man leicht, daß derselbe nicht kreisförmig ist, sondern ein deutliches Oval bildet. Beobachtungen am lebenden Tiere bestätigen, daß diese Form durchaus normal ist und nicht durch Kontraktion (etwa beim Fixieren) oder sonstwie hervorgebracht wurde (Textfig. 4, 9 u. 10).

Eine genauere Betrachtung lehrt nun, daß die Glieder an den beiden spitzen Polen Umbildungen erfahren haben, und zwar ist es besonders das mittlere dorsale Interradialglied, das konstant eine starke Abweichung von den übrigen aufweist. Da die Hauptachse des Ovals in die alte Symmetrieebene fällt, so nehmen nämlich das erwähnte Glied und das mittlere ventrale Radialglied jene spitzen Pole ein. An dem letztgenannten ventralen Glied ist die Umbildung unbedeutender und unregelmäßig — ganz im Gegensatz zu andern Holothurien, bei denen die anormale Kleinheit oder Größe gerade bei den ventralen Gliedern auftritt. Das mittlere dorsale Interradiale weist dagegen stets eine auffällige Verkleinerung auf (Textfig. 4 u. 10), während die benachbarten Radialglieder merklich vergrößert sind.

Inwieweit in der bilateralen Symmetrie des Kalkringes bei den Holothurien ursprüngliche mit später erworbenen Elementen durcheinander laufen, mag dahingestellt bleiben; so viel aber ist sicher, daß dieselbe bei *Rhabdomolgus* sekundärer Natur ist, obwohl auch hier die Symmetrieebene des Kalkringes mit der des ganzen Tieres zusammenfällt.

An Entwicklungsstadien unsrer Art läßt sich nämlich nachweisen, daß erstens die Bilateralität bei dem zehnteiligen Kalkring von Larven mit fünf Tentakeln noch nicht vorhanden ist, und zweitens läßt sich zeigen, daß es sich in der Verkleinerung des dorsalen und ventralen Gliedes auch nicht um ein Zurückbleiben in der Entwicklung handelt.

Diese Verkleinerung des mittleren dorsalen Interradiales und die Vergrößerung der benachbarten Stücke vollzieht sich vielmehr in der Weise, daß seitliche Teile von ersterem mit den letzteren verwachsen



Textfig. 4.

Kalkring mit den zwei kleineren medianen Gliedern, Statocysten (*S*) und contractilen Rosetten *R*. *DI*, dorsaler Interradius. Nach dem Leben mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet.

Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus. WINKEL, Obj. 5, Oc. 1.

und dann von dem mittleren Interradialglied abgelöst werden. Bei genauer Betrachtung läßt sich noch am ausgebildeten Kalkring dieser merkwürdige Prozeß aus der Gestalt der betreffenden Stücke erschließen (s. Textfig. 4). Die beiden seitlichen Glieder lassen noch deutlich erkennen, daß ihre normale Gestalt an den Seiten, wo sie das kleinere Glied einschließen, durch Teile verändert ist, die, wenn sie losgetrennt wären, das kleinere Mittelstück selbst zur normalen Form ergänzen würden.

Damit dürfte die sekundäre Natur der Bilateralität außer Zweifel gestellt sein; nur die eigentümliche Art, in der dieselbe entsteht, muß wundernehmen. Daß jedoch ähnliche Vorgänge im Kalkring stattfinden können, geht aus den Beobachtungen von CLARK (1898) hervor, der feststellte, daß das elfte und zwölfte Interradiale bei *Synapta vivipara* durch Verlängerung und Abgliederung von benachbarten Kalkringstücken hervorgeht.

Die bilaterale Symmetrie des Kalkringes steht in Beziehung zu einer Bilateralität des Tentakelkranzes. Die Erörterung dieses Zusammenhanges soll an späterer Stelle erfolgen.

IV. Nervensystem.

Topographie und Histologie der Hauptteile.

Den eigentlichen Centralteil des Nervensystems der Holothurien bildet der Nervenring. Daß derselbe auch gegenüber den Radialnerven, JOH. MÜLLERS (1854) »Ambulacralgehirnen« eine dominierende Rolle spielt, ergibt sich sowohl aus der Entwicklungsgeschichte, als auch aus den bekannten Durchschneidungsexperimenten BAURS (1864), die beweisen, daß die Befähigung zur Selbstzerstückelung, die eine koordinierte Tätigkeit der verschiedenen Radien voraussetzt, aufhört, wenn die centrale Verbindung der Radialnerven durch den Nervenring aufgehoben ist. Zeigen sich somit die Radialnerven vom Ringnerven abhängig, so kann man sich umgekehrt auch bei *Rhabdomolgus* leicht davon überzeugen, daß der Ringnerv und die von ihm direkt beeinflussten Bewegungen von den Radialnerven unabhängig sind. Trennt man nämlich das Kopfstück unsrer Art unmittelbar hinter dem Wassergefäßring vom übrigen Körper, und damit von den Ambulacralgehirnen ab, so erkennt man, daß dadurch das Spiel der Tentakel kaum beeinflußt wird.

Von dem Nervenring, der bei unsrer Art durchaus nicht innerhalb des Kalkringes verläuft, sondern bedeutend weiter nach vorn auf dem Boden der Mundhaut, verlaufen in radialer Richtung die fünf Hauptnervenstämme und ziehen sich über die Ansatzstellen des Kalkringes

an der Haut direkt nach hinten, ohne daß der vorgeschobenen Lage des Nervenringes wegen von einem Umbiegen der Ambulucralnerven geredet werden könnte. Von einer Stützfunktion des Kalkringes in bezug auf die Radialnerven kann bei unsrer Art gleichfalls kaum die Rede sein, ein Umstand, der dazu beitragen dürfte, die Ursprünglichkeit der Gestalt des vorderen Kalkkringrandes verständlich zu machen.

Zwischen den Ursprungsstellen der Radialnerven gehen nach oben je zwei Fühlernerven ab, die sich an die bindegewebige äußere Membran des Tentakelhohlraums anlegen. Dabei verbreitert sich jeder Tentakelnerv so sehr, daß das ganze Wassergefäß von demselben umwachsen ist. Seiner Gestalt nach ist ein Fühlernerv daher am besten mit einer vollständigen Röhre zu vergleichen, die an der inneren, der Mundöffnung zugekehrten Seite durch viel reichere Entwicklung von Nervenfasern verdickt ist (s. Taf. XXXV, Fig. 36). Diese innere Seite der Nervenröhre ist auch länger als die gegenüberliegende; erstere läßt sich ungefähr bis zum Ende des Fühlerwassergefäßes verfolgen, während die Nervenschicht auf der Außenseite sich schon früher in einzelne Nervenzüge auflöst.

Einen bestimmten Schlundnerv, wie er von SEMPER (1868) entdeckt wurde, und der ventral (VOGT und JUNG 1887) vom Ringnerven seinen Ursprung nehmen (DANIELSSEN und KOREN 1882) soll, habe ich bei *Rhabdomolgus* nicht nachweisen können. Trotzdem beobachtete ich eine nervöse Gewebslage in der Mundhaut, die jedenfalls zu der Innervierung des Darmes in Beziehung steht. HAMANN (1883, 2 u. 1884) gibt keine bestimmte Lage für den Schlundnerven an. HÉROUARD (1890) zeigte, daß in der Gattung *Cucumaria* nicht ein, sondern eine ganze Reihe von Nerven in dem Oesophagus verlaufen. Auch CUÉNOT (1891) läßt eine variable Anzahl Schlundnerven vom Nervenring zum Schlund verlaufen. GEROULD (1896 u. 1898) und CLARK (1898) bewiesen gleichfalls die Existenz mehrerer Schlundnerven; ersterer läßt dieselben bei *Synapta vivipara* zwischen je zwei Fühlern, letzterer in unregelmäßiger Verteilung in den fünf Interradien entspringen. Aus diesen Angaben geht hervor, daß bei vielen Arten eine bedeutende Nervenmasse rings auf dem Boden des Mundfeldes vorhanden sein muß. Daß die von mir beobachtete Nervenschicht in der Tat mit den von den genannten Autoren beschriebenen verwandt sein muß, deutet auch der Ursprung derselben an: ähnlich wie die Tentakelnerven, entspringt auch die Schlundnervenlage mit einer dünnen Ansatzfläche von der Unterseite des Ringnerven (s. CLARK [1898] Fig. 76).

Die histologische Struktur der Hauptnervenzweige von *Rhabdomolgus* stimmt in den Hauptzügen mit dem von andern Arten bekannt

gewordenen feineren Bau überein. Der Ringnerv ist auf dem Querschnitt ungefähr bohnenförmig; die Unterseite, an der die Nervenfasern dem Cölomepithel direkt anliegen, ist stark abgeplattet, dagegen ist die größere Oberseite mit Kernen bedeckt, die nach HAMANN alle zu den Stützfäsern gehören sollen. Das Innere der Ringnerven weist eine beträchtliche Anzahl Innenzellen auf, deren länglichovale Kerne mit ihrer Längsachse in der Richtung der Nervenfasern liegen. Endlich wird der ganze Nerv in senkrechter Richtung von dickeren »aufrechten Fasern« (LUDWIG 1889—92) durchzogen.

Jeder Radialnerv ist wie bei allen Holothurien aus einem äußeren und einem inneren Nervenband (HÉROUARD) zusammengesetzt. Das äußere Nervenband, das allein dem oralen Nervensystem der übrigen Echinodermen entsprechen soll (HÉROUARD 1890, LANG 1894), ist stärker entwickelt und entspringt aus dem Ringerven, wogegen das innere Nervenband bei *Rhabdomolgus* entsprechend der Beschreibung HAMANN'S (1884) nur eine Lamelle bildet, die die äußere Schicht in ihrem mittleren Teile, d. h. etwa von der Ansatzstelle der Otolithenbläschen bis kurz vor das Ende derselben im hinteren Körperabschnitt begleitet. Die beiden Nervenbänder sind durch eine feine Lamelle getrennt. HAMANN war im Unrecht, wenn er (1884) die objektive, von den Stützfäsern unabhängige Existenz dieser Scheidewand bestreiten wollte. Die Untersuchungen von SEMON (1883 u. 1887, 2) und aller späteren Forscher bewiesen, daß dieselbe nicht nur mit dem Bindegewebe zusammenhängt (wie schon SEMPER [1868] und TEUSCHER [1876] wußten), sondern auch gelegentlich Bindegewebskerne aufweist — wie das HAMANN in einer früheren Publikation selbst richtig angegeben hatte. Bei *Rhabdomolgus ruber* gelingt es leicht, durch Anwendung von Thionin oder Dahliafärbung, die Bindegewebsnatur der Scheidewand nachzuweisen (siehe Taf. XXXII, Fig. 4). Bei Benutzung von Wasserblau ist der Erfolg nicht so deutlich, wenigstens wenn man diese Farbe durch Nachfärbung mit Safranin so weit differenziert, daß nur noch die Fibrillen, nicht aber die Grundsubstanz die blaue Farbe aufweisen (Taf. XXXIII, Fig. 14). Dieser Umstand scheint mir anzudeuten, daß es weniger die Fibrillen, als vielmehr die Grundsubstanz des Bindegewebes ist, die die trennende Lamelle bildet. Jedenfalls aber stützen die Befunde an *Rhabdomolgus* die Argumente, die HÉROUARD (1890) gegen SEMONS (1887, 2) Auffassung vorbringt, nach welcher jene Scheidewand lediglich aus einer einschichtigen Lage von Zellen gebildet werden sollte. Auch darin gleicht der Radialnerv unseres Tieres dem von HÉROUARD (l. c.) gegebenen Schema, daß beide Nervenbänder an den Stellen, wo sie an

den Seiten zusammenliegen, abgerundet sind, so daß das Bindegewebe sich jederseits von einer dünnen Furche aus in die Scheidewand fortsetzt.

E. HÉROUARD (1887) hat zuerst die Ansicht zu beweisen versucht, daß das innere Nervenband als motorisches Centrum aufgefaßt werden müßte, und wie es scheint erfährt diese Ansicht durch genauere Verfolgung der nach den Seiten abgegebenen Nerven eine Bestätigung (GEROULD 1896 und CUÉNOT 1891, Fig. 39). Auch vergleichend anatomisch scheint diese Anschauung bestätigt zu werden; nimmt man an, daß das innere Nervenband der Holothurien dem »tiefer liegenden oralen«, ebenfalls motorischen Nervensystem der übrigen Echinodermen homolog ist (LANG 1894, DELAGE u. HÉROUARD 1903), so würde gleichzeitig verständlich werden, daß nach HÉROUARD (1890) und GEROULD (1896) das innere Nervenband der Pedaten und Molpadiiden eine innere Furche aufweist, die die Trennung dieses tiefer liegenden Nervensystems in zwei Stränge bei den übrigen Echinodermen repräsentieren würde. Am vorderen Körperende soll sich nach den genannten beiden Autoren denn auch das innere Nervenband in zwei gesonderte, freilich schnell endigende Streifen, spalten.

CUÉNOT bestreitet freilich sowohl für die Pedaten als auch für die Synaptiden diese obere Teilung der inneren Schicht des Radialnerven, und ebenso habe ich bei *Rhabdomolgus* diese Gabelung vergeblich gesucht. Indessen könnte bei Paractinopoden dieses Fehlen der oberen Verzweigung vielleicht einen andern Grund haben; denn es schien mir — besonders bei Jungen mit fünf Fühlern —, als wenn die beiden äußerst kurzen Nerven der Otolithenbläschen vielleicht den von HÉROUARD (1890) und GEROULD (1896) gefundenen Nervensträngen der Actinopoden entsprechen könnten. Jedenfalls ist es eine auch CUÉNOT (l. c.) aufgefallene Tatsache, daß das innere Nervenband und die Scheidewand des Radialnerven gerade hinter den Otolithenbläschen auftreten.

Das äußere Nervenband weist an seiner Außenseite die beiden von TEUSCHER (1876) und genauer von SEMON (1883 u. 1887, 2) beschriebenen Zellsäulen auf, die nach den übereinstimmenden Befunden von HÉROUARD (1890) und GEROULD (1896) eine in allen Gruppen der Holothurien auftretende Bildung zu sein scheinen. Bei *Rhabdomolgus* ist die seitliche Anhäufung der Randzellen eine so ausgesprochene, daß fast alle Kerne eine derartige Lage einnehmen, so daß man auf einem genau radiären Längsschnitt, der zwischen den Zellsäulen hindurchführt, häufig gar keine Kerne antrifft (s. Taf. XXXIII, Fig. 14). Auch in dem inneren Band ist die Anordnung der Kerne keine so ausgesprochen

randständige, wie bei andern Arten, eine Eigentümlichkeit, die mit der relativ geringen Größe des Nerven im Verhältnis zu den Kernen (5—6,5 μ) bei unserer Art zusammenhängen mag. Eigentliche Innenzellen findet man fast gar keine, jedenfalls sind dieselben im Nervenring bedeutend häufiger. Schon SEMON (1883 u. 1887, 2) hat darauf hingewiesen, daß die Hauptnervenzellen der Synaptiden sehr arm an Innenzellen sind, und HAMANN (1884) verwertet die Tatsache der größeren Häufigkeit derselben im Ringnerv, um damit die Annahme der dominierenden Stellung desselben für das Nervensystem zu stützen. Auch bei *Caudina arenata* hat GEROULD ein zahlreicheres Auftreten der Innenzellen im Ringnerv nachgewiesen.

Alle Autoren sind darin einig, daß die Innenzellen als Ganglienzellen angesehen werden müssen. Dagegen sind die Ansichten über die Funktion der Randzellen noch sehr geteilt. JOURDAN (1883) deutet die Randzellen als Ganglienzellen. SEMON (1883 u. 1887, 2) sowie CUÉNOT (1891) schreiben denselben ebenfalls nervöse Natur zu, ohne jedoch die Stützfunktion zu leugnen. HAMANN (1883, 2 u. 1884) endlich sowie HÉROUARD (1890) und GEROULD (1896) fassen die »Deckzellen« lediglich als Stützzellen auf. Die Frage kompliziert sich noch durch den Streit über Natur und Form der stützenden Fibrillen, welche alle, wie jetzt allgemein gegen TEUSCHER (1876) und SEMPER (1868) angenommen wird, als dünne Fortsätze von den Deckzellen ausgehen, um sich mit ihrem basalen, etwas verdickten Ende (HÉROUARD 1890, GEROULD 1896, HAMANN 1884, Fig. 22) an die Trennungsschicht der beiden Nervenbänder anzusetzen.

Nach HAMANN sind die Stützfasern doppelt so dick (oder noch dicker, GEROULD, l. c.) und von anderm Lichtbrechungsvermögen als die Nervenfasern. Letzteres wird von SEMON (1883) bestritten, auch behauptet derselbe Forscher, die aufrechten Fasern unterschieden sich in bezug auf ihr Verhalten gegen Reagenzien in keiner Weise von den Nervenfasern. Das ist jedoch sicher nicht richtig für das Verhalten gegen Farbstoffe, denn bei Anwendung von Eosin und Wasserblau erkennt man sofort, daß die Nervenfasern blau gefärbt werden, wogegen die Stützfasern das Eosin stärker aufnehmen. Auch GEROULD hat die letzteren mit Eosin hervorgehoben. Die genannte Differenzierung beweist gleichzeitig, daß HÉROUARD (1890) fehl geht, wenn er die Fortsätze der Stützzellen nach ihrem mikrochemischen Verhalten als Bindegewebsfasern betrachtet. In Wahrheit sind dieselben von Bindegewebsfasern nicht weniger verschieden als von den Nervenfasern, verhalten sich vielmehr bei der Färbung genau wie feine Muskelfäden, eine Tatsache, aus der man natürlich nicht eine Identität mit solchen folgern

kann. Die Neigung zum Eosin ließ weiterhin erwarten, daß die aufrechten Fasern von Eisenhämatoxylin geschwärzt werden, und wirklich erzielt man bei starker Färbung mit diesem Mittel unübertrefflich scharfe Bilder der Stützfasern¹. Obwohl unsere kleine Art der geringen Dicke ihrer Nerven wegen sicherlich nur schwach entwickelte Stützfasern aufweist, ließen sich dieselben doch sehr gut verfolgen. Wenn ich nun auch überzeugt bin, daß eine Entscheidung über so viel umstrittene Fragen an einem so ungünstigen Objekt wie *Rhabdomolgus* nicht zu gewinnen ist, so will ich doch auf einige Punkte hinweisen.

1) Die aufrechten Fasern des äußeren Nervenbandes gehen nicht in Nervenfasern über, sondern setzen sich mit etwas verdicktem Ende (vgl. GEROULD l. c., Fig. 41) an die Scheidewand an. 2) Die Nervenfasern, die sich unmittelbar an die Innenzellen des Nervenringes ansetzten, waren in ihrem proximalen Teile nicht geschwärzt, so daß es unwahrscheinlich ist, daß die schwarzen Fasern der Deckzellen auf ihrem weiteren Verlauf zu Nervenfasern werden. 3) Zuweilen sieht man von einem Kern zwei genau parallel verlaufende Fasern ausgehen. In der Nähe des zugehörigen Kernes verschwinden dieselben, genau so wie bei dem Vorhandensein von nur einer Faser.

Obwohl ich für die nervöse Natur der Stützfasern keinen Anhaltspunkt gewinnen konnte, so halte ich es doch für unrichtig, die nervöse Natur der Randzellen ganz zu leugnen. CUÉNOT könnte z. B. recht haben, wenn er annimmt, die Stützzellen seien eigenartige Epithelnervenzellen, die (wenn wir recht verstanden haben) neben der Stützfaser noch wirkliche Nervenfasern entsendeten. Gegen diese Annahme sprechen allerdings die Isolationspräparate HAMANNS (1884), die nach der Zeichnung (Fig. 22) nur einen starken Fortsatz aufweisen.

Endlich besteht auch noch die Möglichkeit, daß ein Teil der Randzellen (besonders der Zellsäulen) nervöser Natur sind, wogegen die übrigen sich in den Dienst der Stützfunktion gestellt und dementsprechende Umbildungen erfahren haben. Die Stützfasern scheinen gewöhnlich viel seltener zu sein als die Zahl der Kerne, und wenn man den Radialnerv nach hinten verfolgt, so kann man konstatieren, daß die Anzahl der geschwärzten Fasern immer geringer und schließlich gleich Null wird. Auch das innere Nervenband entbehrt bei unsrer Form aller Stützfasern.

Wenn man also nicht annehmen will, daß die Kerne des inneren Nervenbandes und der Zellsäulen im hinteren Körperteil weder Nerven-

¹ Ich nehme an, daß auch die trefflichen Abbildungen, die C. SCHNEIDER (1902) gegeben hat, nach Eisenhämatoxylin-Präparaten hergestellt wurden.

zellen noch auch Stützzellen (mit nachweisbaren Fortsätzen) sind, so wird man denselben nervöse Funktionen zuschreiben müssen. SEMON (1883 u. 1887, 2) hat auch schon darauf hingewiesen, daß an dem inneren Rand der Zellsäulen der Unterschied von Rand- und Innenzellen verwischt wird. In dem Radialnerv kann man, wie bemerkt, ein allmähliches Auftreten der Stützfasern verfolgen, wenn man denselben von hinten nach vorn verfolgt, und dasselbe gilt von den Tentakelnerven, wenn man Schnitte durch die Spitze mit solchen durch die Basis vergleicht. Das innere Nervenband, das bei *Rhabdomolgus*, wie bei den von HAMANN (1884) beschriebenen Formen noch keine Stützelemente aufweist, zeigt bei andern Arten dieselben Stützfasern wie das äußere Nervenband (SEMON 1883, HÉROUARD 1890, CUÉNOT 1891, GÉROULD 1896), so daß es scheint, als ob die Notwendigkeit stützender Elemente auch dem Bedürfnis entsprechend eine mehr oder minder große Zahl ursprünglich nervöser Elemente in Stützzellen umgebildet hätte.

Was die Form und den Verlauf der Stützfasern anbelangt, so herrscht darüber in der Literatur ebensowenig Übereinstimmung, wie über ihre Funktion und Verbreitung. Sehen wir von den Darstellungen SEMPERS und TEUSCHERS ab, nach denen ein Teil oder alle Stützfasern nur mit der Scheidewand des Radialnerven, nicht aber mit Kernen zusammenhängen sollen, so bleibt immer noch die Frage zu entscheiden, ob die Stützfasern einfach (JOURDAN 1883, HAMANN 1884, HÉROUARD 1890, GÉROULD 1896) oder verzweigt sind (SEMON 1883). SEMON gesteht jedoch zu (1887, 2), daß bei Synaptiden der Verlauf der Stützfasern gerader ist als bei Pedaten, und andererseits kommt HÉROUARD der Ansicht jenes Forschers so weit entgegen, daß er zugibt, daß sich die (unverzweigten) Fasern von Zeit zu Zeit vereinigen und so ein Netzwerk bilden. *Rhabdomolgus* zeigt Verhältnisse, die der Beschreibung des französischen Forschers nahe kommen. In den meisten Fällen kann man verfolgen, daß die Stützfasern von einem Kern der Peripherie vollständig unverzweigt, zuweilen aber stark geknickt zu dem gegenüberliegenden Ende des betreffenden Nervenbandes verlaufen. Deshalb erscheint es mir auch wahrscheinlich, daß gelegentlich zu beobachtende Spaltungen von Fibrillen in Wirklichkeit durch den eigenartigen Verlauf zweier Fibrillen vorgetäuscht werden. Eine volle Sicherheit ist jedoch in dieser Beziehung nicht zu erreichen; auch wurde schon oben erwähnt, daß man zuweilen von einem Kern deutlich zwei parallele Fibrillen ausgehen sieht. Auch C. SCHNEIDER (1902) hat vom Tentakelnerven von *Synapta* Stützzellen beschrieben, die mehrere Fasern aussenden; seine Darstellung unterscheidet sich aber von der unsrigen

dadurch, daß nach ihm auch der Zelleib der Stützzellen geschwärzt sein soll. Ich habe immer beobachtet, daß die Stützfasern dicht vor dem (häufig etwas zugespitzten) Kern undeutlich werden und verschwinden.

Epineural- und Hyponeuralkanäle.

Die Ansichten über das Vorkommen und die Bedeutung der über und unter den Hauptnervensträngen verlaufenden Epineural- und Pseudohämal (LUDWIG) = Hyponeuralkanäle (GEROULD 1896) sind außerordentlich verschieden und widersprechend (vgl. die Darstellung bei LUDWIG 1889—92). Auch die Untersuchungen neuerer Autoren sind weit davon entfernt, dasjenige Maß an Übereinstimmung aufzuweisen, das notwendig wäre, um vergleichend anatomische Betrachtungen über diese Hohlraumssysteme fruchtbar zu machen. Tatsache ist, daß weder das eine noch das andere immer an allen Stellen nachgewiesen werden kann, und unter diesen Umständen ist es häufig kaum zu entscheiden, ob man die Präparate und Schnitte ohne oder diejenigen mit sichtbaren Hohlräumen als die normalen ansehen will. Im ersteren Falle wird man annehmen müssen, daß die zuweilen auftretenden Kanäle zufällige Spalten zwischen Bindegewebe und Nerv darstellen (JOURDAN 1883), wogegen man zur Verteidigung der entgegengesetzten Ansicht die Stellen ohne sichtbare Kanäle dadurch zu erklären versuchen muß, daß an jenen Stellen der infolge besonderer Kontraktionen des Tieres geschlossene Kanal sich der Beobachtung entzieht. Nun hat zwar HÉROUARD (1889) diesen Kontraktionserscheinungen besondere Aufmerksamkeit gewidmet und gezeigt, daß man bei Beobachtung gewisser Vorsichtsmaßregeln bei der Fixierung Epineural- und Hyponeuralkanal immer nachweisen kann; aber auch die Beachtung seiner Ausführungen hat die späteren Forscher nicht von dem allgemeinen Vorkommen der in Frage stehenden Kanäle überzeugen können.

Während z. B. LUDWIG und BARTHELS (1891) sich von dem Vorhandensein sowohl des über wie des unter dem Nerven verlaufenden Kanales in den Radien von nicht weniger als sieben Paractinopoden überzeugt haben, spricht CUÉNOT den Synaptiden Besitz epineuraler Räume gänzlich ab (zeichnet aber in Fig. 48 doch einen »wahrscheinlich künstlichen« epineuralen Hohlraum). Auch bestreitet derselbe Autor mit SEMPER (1868) im Gegensatz zu TEUSCHER (1876) und HÉROUARD (1890) das Vorkommen eines epineuralen Ringkanales (LUDWIG 1889—92) bei den pedaten Holothuriern. Dagegen fand GEROULD (1896) ein wohl ausgebildetes epineurales Hohlraumssystem mit Epineuralring bei *Caudina arenata*.

Mehr Übereinstimmung zeigen die Angaben über das Pseudohämalsystem, das seit SEMPER von fast allen Autoren, die sich mit der Histologie der Holothurien beschäftigt haben, beobachtet wurde; auch JOURDAN (1883) und HAMANN (1884) (bei *Synapta digitata*) haben dasselbe ohne Zweifel gesehen. Freilich hört auch hier die Übereinstimmung auf, wenn man auf spezielle Fragen, z. B. die Existenz eines Pseudohämalinges, eingeht. Auch wenn man mit GEROULD (1896) annimmt, daß TEUSCHER und SEMON den Epineuralring fälschlich als Ringkanal zu den pseudohämalen Räumen in Beziehung setzten, so stehen noch immer die Angaben CUÉNOTS (1891), der bei *Synapta inhaerens* einen völlig abgeschlossenen Hyponeuralring antraf, denjenigen von SEMPER, HÉROUARD (l. c.) und GEROULD (l. c.) gegenüber, die alle die pseudohämalen Radiärkanäle vorn nicht nur blind endigen lassen, sondern überhaupt einen Hyponeuralring vermißten.

Läßt sich somit nach diesen zahlreichen mehr oder weniger positiven Angaben die Existenz eines Pseudohämalkanalsystems und ebenso die epineuraler Räume bei vielen Holothurien nicht bestreiten, so dürfen anderseits doch auch die Beobachtungen eines so vorsichtigen Forschers wie H. L. CLARK (1898) nicht übersehen werden, die beweisen, daß bei *Synapta vivipara* neben dem Radialnerv überhaupt keine Kanäle existieren.

Auch die Verhältnisse bei *Rhabdomolgus ruber* weichen von den meisten der oben angeführten Angaben in nicht geringem Maße ab. Eine möglichst objektive Beobachtung ergibt bei dieser Art, daß 1) ein hyponeuraler Ringkanal sicher fehlt. 2) Es läßt sich über dem Ringnerv gelegentlich ein Hohlraum nachweisen, der in andern Fällen vollkommen fehlt und immer den Eindruck macht, als wenn an der betreffenden Stelle das Bindegewebe einfach durch mechanische Ursachen (Druck, Quetschung) von der Deckzellenschicht abgehoben worden wäre. Dasselbe gilt in noch höherem Grade von kurzen Ausdehnungen dieses Raumes am Ursprung der Fühlernerven. 3) Dagegen halte ich die epineuralen Radiärkanäle für häufig auftretende normale Bildungen, die aber jedenfalls auch mechanischen Einflüssen bei der Kontraktion ihre Entstehung verdanken und daher auch bei alten Tieren besser zu beobachten sind als bei jungen. Das Fehlen eines Epithels in diesem Hohlraum ist sicher; nur äußerst selten sieht man einmal einen länglichen Bindegewebskern in der Grenzschicht der Cutis liegen. Bei andern Holothurien ist von HÉROUARD (1890) und von GEROULD (1896) dieser Kanal auf seiner Außenseite mit Epithelzellen ausgekleidet gefunden worden; aber trotzdem ist es mir sehr

zweifelhaft, ob deshalb der epineurale Hohlraum der Ambulacralrinne und den epineuralen Kanälen der Ophiuriden und Echiniden speziell homolog ist, nicht etwa nur weil bei zahlreichen Holothurien der epineurale Ringkanal fehlt, sondern weil die Entwicklungsgeschichte zeigt (LUDWIG 1891, 2), daß diese Hohlräume nicht durch Invagination, sondern als Schizocölnraum bei der Trennung des Nervensystems vom Ectoderm ihren Ursprung nehmen. Man braucht jedoch deshalb nicht anzunehmen, daß die Abtrennung des Nervensystems von der Oberfläche sich in allen Echinodermenklassen unabhängig vollzogen hat (CUÉNOT 1891), es scheint vielmehr wahrscheinlicher, daß die Holothurien, deren Nervensystem, mit dem der übrigen Echinodermen verglichen, starke Abweichungen aufweist, dementsprechend auch in der Entwicklungsweise ihres Nervensystems sekundär stark modifiziert worden sind.

In ihrem Verlauf folgen die radialen Epineuralspalten, wie man diese Kanäle nennen könnte, an kontrahierten Exemplaren — und nur an solchen treten dieselben ja überhaupt auf — immer dem Radialnerv und sind wie diese vielfach eingeknickt.

4) Bei *Rhabdomolgus* fehlt ein Hyponeuralkanal. Nur an einer Stelle beobachtet man zuweilen einen Zwischenraum zwischen Nerv und Muskulatur, nämlich dort, wo der Radialnerv aus dem Ringnerven austritt und zwischen zwei Tentakeln hindurchläuft. Dort bedarf der Nerv bei den energischen Bewegungen der Tentakel eines größeren Spielraumes, in dem er sich den Quetschungen entsprechend bewegen oder deformieren kann. Vielleicht ist dieser kurze Hohlraum mit demjenigen identisch, den CUÉNOT (1891) bei *Synapta inhaerens* als oberen erweiterten Teil des radialen schizocölen Sinus in einen hyponeuralen Ringsinus einmünden läßt. Indessen ist es mir zweifelhaft, ob der von mir beobachtete Spaltraum mit dem Pseudohämalkanal zusammengefallen werden darf, da der letztere nach den meisten Autoren doch gerade an jener Stelle endigen soll.

Auf Längsschnitten wird häufig durch Faltung der Ringmuscularis in den Radien ein breiterer Zwischenraum vorgetäuscht; indessen kann man sich an Querschnitten leicht überzeugen, daß diese Erscheinung mit einem Pseudohämalkanal nichts zu tun hat.

Ihrer Funktion nach werden die Epi- und Hyponeuralkanäle als Bildungen betrachtet, die zum Schutz der zwischen ihnen gelegenen Nervenstämme dienen (SEMON 1883, HÉROUARD 1890, GEROULD 1896). Innerhalb dieses gesicherten Spielraumes kann der Nerv bei verschiedenen Kontraktionszuständen seinen Querschnitt dann nach der Art

ändern, die SEMON (1887, 2) und HÉROUARD (1890) treffend geschildert haben. Obwohl die Gestaltveränderung des Querschnittes bei *Rhabdomoligus* ebenso zu beobachten ist, wie bei andern Arten, so scheint dieselbe doch nicht zu genügen, um bei den Schwankungen der Körperlänge die eventuellen Verkürzungen der Radialnerven kompensieren zu können. Die Änderungen von Höhe und Breite sind nämlich in erster Linie von der Kontraktion der Ringmuskulatur abhängig; bildet diese einen engen Cylinder um die Leibeshöhle, so wird der Nervenstamm kreisförmig oder gar höher als breit, wogegen bei Erschlaffung der Ringmuskelfasern die Längsachse des ovalen Querschnittes tangential zur Körperwand zu liegen kommt. Treten aber Kontraktionen der Längsmuskulatur womöglich mit Zusammenziehung der Quermuskulatur gemeinsam auf, so tritt eine zickzackförmige Faltung der Radialnerven ein, wobei die Ebene der Falten eine Tangentialebene an den Körper bildet.

Periphere Nerven und Sinnesorgane.

Von den Nerven, die von den Hauptteilen ausgehen, wurden die Tentakelnerven und die Nervenmasse der Mundscheibe schon oben erwähnt. Von der letzteren gehen die zahlreichen Nervenfasern aus, die man an der Mundöffnung in den Oesophagus eintreten und sich hier allmählich verlieren sieht. In bezug auf die Bekleidung mit Randzellen scheinen die Schlundnerven sich bei den daraufhin untersuchten Arten verschieden zu verhalten; HAMANN (1883, 2 u. 1884) fand einen Überzug von Deckzellen, während GEROULD das Fehlen derselben hervorhebt. Bei *Rhabdomoligus* finden sich Randzellen in dem Teil des Nerven, der durch das Mundfeld verläuft; im Oesophagus selbst trifft man nur Fasern an.

Von den Radialnerven der Holothurien gehen zweierlei Äste ab, die Füßchennerven und die zwischen den aufeinander folgenden Füßchen abgehenden Faserbündel, die man mit HÉROUARD (1890) als Inter-radialnerven bezeichnen kann. Auch bei den Synaptiden finden wir diese beiden Gruppen von Nerven wieder; denn die Nerven zu den Tastpapillen der Haut müssen, wie unten genauer dargelegt werden soll, als Homologa der Füßchennerven betrachtet werden.

Was die Art angeht, in der sich das innere und äußere Nervenband an der Bildung jener Abzweigungen beteiligen, so glaube ich, daß HÉROUARDS Ansicht, nach der die motorischen Fasern aus der inneren Schicht entspringen, viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Die einander widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren

kann man dann so zusammenfassen, daß man annimmt, daß sowohl die Fußchennerven (HÉROUARD 1890) als auch die Interradialnerven ein sensorisches und ein motorisches Faserbündel besitzen. In den Fußchennerven können diese beiden Bündel von verschiedener Stärke sein (SEMPER 1868, TEUSCHER 1876, HÉROUARD, l. c.). Die aus dem inneren Nervenband herkommenden Fasern können gegen die übrigen fast ganz verschwinden, so daß die Angabe CUÉNOTS (1891), der die Fußchennerven ganz aus dem äußeren Nervenband entspringen läßt, vielleicht doch mit den übrigen in Einklang gebracht werden kann.

Bei den Molpadiiden, deren Fußchen verkümmert sind, läßt sich gleichwohl noch ein motorischer Teil in den Fußchennerven nachweisen (GEROULD 1896), dagegen konstatierte ich, daß der Tastpapillennerv bei *Rhabdomolgus* vollständig aus dem äußeren Nervenband seinen Ursprung nimmt (Taf. XXXIV, Fig. 28). Indessen kann man diese Ausnahme eher für als gegen die oben angeführte allgemeine Annahme anführen; denn bei *Rhabdomolgus* fehlt wie bei allen Synaptiden jede Spur der Fußchen; der entsprechende Tastpapillennerv bedarf also keiner motorischer Fasern, um die Muskulatur derselben zu innervieren.

Histologisch zeigt der Fußchennerv unsres Tieres einen einfacheren Bau, als bei andern größeren Arten; das bei jenen beschriebene Deckepithel fehlt, und der Nerv besteht lediglich aus Fasern, zwischen denen einige Kerne eingelagert sind (Taf. XXXIV, Fig. 28). Auch bei *Synapta digitata* fehlen nach HAMANN (1884) die Deckzellen an den entsprechenden Nerven.

Zahlreicher als die Fußchennerven sind die zwischen denselben abgehenden Interradialnerven. Auch diese Zweige der Radialnerven führen sowohl motorische, als auch sensorische Fasern. Diese beiden verschiedenen Bündel trennen sich oft gleich nach ihrem Austritt aus dem Radialnerven, so daß der Interradialnerv nur einen kurzen Stamm darstellt, der sich sofort in einen Muskel und einen Hautnerven spaltet. Diese Auffassung der Zusammensetzung der Interradialnerven würde mit den Beobachtungen von SEMPER (1868) und DANIELSSEN und KOREN (1882) übereinstimmen, und auch das abweichende Verhalten der *Holothuria tubulosa* (TEUSCHER 1876) könnte vielleicht dadurch erklärt werden, daß bei dieser Art der ectoneurale Zweig ganz von dem motorischen Bündel getrennt wäre und TEUSCHER nur ersteren gesehen hätte. Von *Caudina* hat GEROULD Befunde bekannt gemacht (1896), die mit der obigen Darstellung vollständig übereinstimmen. Ich vermag jedoch nicht einzusehen, warum der letztgenannte Autor HÉROUARD und CUÉNOT gegen seine eignen Beobachtungen an-

führt; denn die »Interradialnerven« HÉROUARDS entsprechen den Haut- und Muskelnerven, und ähnliches gilt von CUÉNOTS (1891) Darstellung, der sowohl in der Zeichnung (Fig. 39) als auch im Text (S. 484) eine Trennung des peripherischen Nerven in Muskelnerv und Hautnerv angibt.

Bei *Rhabdomoligus ruber* gehen zu den Interradialnerven, die in der innersten Schicht des Bindegewebes (Nervenlage) verlaufen, ohne Zweifel sowohl Fasern aus dem äußeren als auch solche aus dem inneren Nervenbunde ab. Obwohl bei dieser Art eine schnelle Trennung der motorischen und sensorischen Fasern nicht eintritt, so habe ich doch auch keinen Grund, zu bezweifeln, daß die Fasern der inneren Schicht zur Innervation der Muskulatur dienen. Ob aber die Fasern der äußeren Schicht sich wieder zum Epithel wenden und dort in Hautsinneszellen enden, muß ich dahingestellt sein lassen.

Das soeben erwähnte Nervengeflecht der innersten Bindegewebslage hat sich bei allen Gruppen von Holothurien nachweisen lassen und ist durch Säurefuchsin an Schnitten leicht deutlich zu machen. Dagegen habe ich von einem subepithelialen Nervenplexus (JOURDAN 1883, HAMANN 1883, 1; 1884 u. a.) nichts wahrgenommen.

Ein besonderes Interesse verdienen die Sinnesorgane von *Rhabdomoligus*, von denen man drei Arten antrifft: Statocysten, Sinnesknospen und Tastpapillen.

Statocysten.

LUDWIG (1905) hat nachgewiesen, daß *Rhabdomoligus* nicht nur ein Paar Statolithenbläschen besitzt, wie KEFERSTEIN (1863) fälschlicherweise angegeben hatte, sondern daß deren zehn, und zwar je eins an jeder Seite der Radialnerven vorhanden sind (Textfig. 4). Diese Organe liegen gerade dort, wo der Radialnerv nach außen zwischen den Fühlern hervortritt und wo die Längsmuskulatur und das innere Band des Radialnerven ihren Ursprung nehmen. Die Verbindung mit den Radiärnerven, die bei allen Synaptiden aufgefunden wurde, nachdem einmal SEMON (1887, 2) ihr Vorhandensein unzweifelhaft gemacht hatte (s. LUDWIG und BARTHELS 1891, CUÉNOT 1891, CLARK 1898 und 1900). Auch HAMANN hat entgegen seinen früheren Angaben später (1889) die Funktionsfähigkeit dieser Organe beim erwachsenen Tier zugegeben. Bei *Rhabdomoligus* ist dieser Zusammenhang mit dem Radialnerv unverkennbar. Die Stelle, an der die Nerven ihren Ursprung nehmen, liegt an der Innenseite des Radialnervenstammes unmittelbar vor der Stelle, wo die Scheidewand auftritt (s. auch SEMON 1887, 2). Von dort

gehen die Nerven etwas nach aufwärts, zu beiden Seiten des Radialnerven vorbei und setzen sich an die Basis der Hörbläschen mit einer kegelförmigen Verbreiterung an. Eine Vorwölbung des Epithels der Bläschen nach innen, die SEMON (1887, 2) erwähnt, habe ich niemals gesehen. Die Bläschen selbst sind nach der Seite, wo der Nerv ansetzt, etwas zugespitzt. Diese Abweichung von der Kugelform ist zu einem großen Teil auf Rechnung der Verdickung zu setzen, die die Wand des Hörbläschens an jener Stelle annimmt. Es ist mir jedoch zweifelhaft, ob diese auch von SEMON bemerkte Verdickung auf eine besondere Funktion der größeren Zellen dieses Endes hinweist; es ist wahrscheinlicher, daß bei *Rhabdomolpus* die Zuspitzung des ganzen Bläschens und die dadurch bedingte seitliche Pressung und Erhöhung des Epithels lediglich dadurch entstehen, daß dieselben an ihrem proximalen Ende zwischen Radialnerv und Tentakel eingeklemmt sind.

Die Größe der Bläschen im ausgewachsenen Zustande beträgt etwa $40 \times 60 \mu$; bei jungen Tieren mit fünf Tentakeln ungefähr $22 \times 36 \mu$; die von SEMON (1887, 2) und CLARK (1898) bemerkte Vergrößerung der Statocysten während der Entwicklung ist also auch bei unsrer Art zu konstatieren und kann mit Recht als Zeichen der regen Funktion und Notwendigkeit dieser Organe aufgefaßt werden. Die Haut der Bläschen hat eine mittlere Dicke von ungefähr 5μ und wird lediglich durch ein kubisches Epithel gebildet (SEMON 1887, 2); die von andern Forschern (BAUR 1864, THÉEL 1877, HAMANN 1884) behauptete Membran ist zwar vorhanden, gehört aber nicht zu der Statocyste, sondern stellt lediglich die dichtere Schicht des Bindegewebes dar, mit der sich dieses an zahlreiche Organe anlegt.

Eine Bewimperung des Innenepithels nachzuweisen ist mir ebenso wenig gelungen, wie allen bisherigen Beobachtern. Da auch bei starker Eisenhämatoxylinchwärzung nichts derartiges zu entdecken ist, und da bei jungen wie ausgewachsenen Exemplaren im Leben von einer zitternden Bewegung der Inhaltkörper nichts wahrzunehmen war, so fällt für *Rhabdomolpus* auch der Grund weg, der für die Existenz eines Flimmerüberzuges der Innenfläche bei Larven (JOH. MÜLLER 1850 u. 1852) und alten Tieren angeführt werden kann (SEMON 1887, 2). Auch von Sinnesstäbchen habe ich an den Epithelzellen der Hörbläschen nicht eine Spur wahrnehmen können.

Die Zellen der Bläschenwand zeigen eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit, die mir an Präparaten auffiel, welche mit Thionin gefärbt waren. An solchen Schnitten bemerkt man, daß die Innenfläche des Bläschens und überhaupt sein Zellbelag eine große Menge von Körnern

(oder Tröpfchen?) enthält, die von verschiedener Dicke sind und bei der erwähnten Tinktion eine intensiv bordeauxrote Farbe annehmen. Die gleiche Substanz findet sich auch in den Innenzellen, und zwar in der dünnen protoplasmatischen Außenschicht derselben, die den Kern enthält.

Jede Statocyste bei *Rhabdomoligus* kann bis acht Innenzellen enthalten, und zwar scheint die Zahl derselben schon sehr früh in der Entwicklung vermehrt zu werden; denn bei Stadien mit fünf Tentakeln, die bei manchen Arten erst je einen Inhaltkörper aufweisen (vgl. THOMSON 1862, Taf. VI, Fig. 1), finden sich deren bei *Rhabdomoligus* schon mehrere (s. Taf. XXXIV, Fig. 25).

Ihrem Bau nach bestehen die Inhaltkörper aus einer Zelle, die durch einen kugelförmigen Einschluß so stark aufgetrieben ist, daß ihr Plasma blasenförmig und der Kern zu einer flachen Scheibe geworden ist. So weit stimmen die Angaben aller Forscher (CUÉNOT 1891, CLARK 1898) wie auch meine Resultate mit SEMONS (1887, 2) Darstellung überein; in bezug auf den Aggregatzustand des Zelleinschlusses muß ich mich CUÉNOT (1891) anschließen, der denselben nicht als Vacuole, sondern als festen Körper deutet. Dafür spricht nicht etwa nur sein Lichtbrechungsvermögen, sondern auch die Tatsache, daß derselbe bei Zusatz von Säuren zuweilen verschwindet, ohne daß ein Platzen eintritt. In solchen Fällen kann man dann den Unterschied von dem ursprünglichen Einschluß und der später vorhandenen Flüssigkeitsvacuole direkt beobachten.

Da bei der Einwirkung von Säuren eine Entwicklung feiner Bläschen nicht wahrzunehmen ist, so handelt es sich in der Substanz der Statolithen höchstwahrscheinlich nicht um kohlen sauren Kalk.

Tastpapillen.

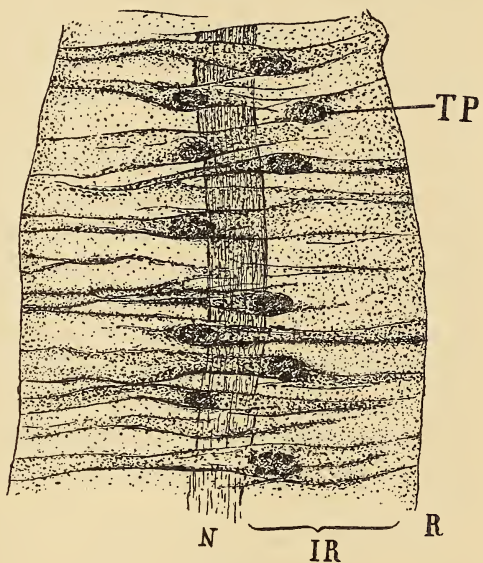
Die Tastpapillen der Haut wurden in histologischer Beziehung von SEMPER (1868) und besonders von HAMANN untersucht; neuerdings ist unsre Kenntnis derselben durch CUÉNOT (1891) und CLARK (1898) erweitert worden. Das Vorkommen von Schlauchdrüsen in den Tastpapillen hat CUÉNOT veranlaßt, die alte Idee von DE QUATREFAGES (1842), nach welcher es sich in denselben um Verteidigungsorgane handeln sollte, in modifizierter Form wieder aufzunehmen. Man könnte sich in der Tat vorstellen, daß es sich in dem Secret jener zahlreichen Drüsen um ein Schutzprodukt handelte, dessen Absonderung durch einen von den benachbarten Sinneszellen wahrgenommenen Berührungszreiz unmittelbar ausgelöst würde.

Von dem anatomisch-histologischen Bau der Tastpapillen möchte ich nur einen Punkt berühren. Unter der verdickten Epithelschicht eines solchen Organs liegt, wie schon SEMPER erkannt hatte, ein Ganglion des zuleitenden Nerven, HAMANN (1883, 2 und 1884) fand, daß dieses Ganglion des zutretenden Nerven bei *Synapta digitata* durch ein Netz von Fibrillen gebildet wird, in dem einige Ganglienzellen vorkommen und das sich unmittelbar unter das Epithel anlegt. CUÉNOT (1891) hat gezeigt, daß bei *Synapta inhaerens* das Ganglion von den Sinneszellen ganz getrennt liegt und nur durch einen Nerv mit demselben in Verbindung steht. Er glaubt sich daraufhin berechtigt, HAMANN'S Darstellung als ungenau und minderwertig hinzustellen. CLARK (1898) fand dieses Ganglion bei *Synapta vivipara* gleichfalls in mehr isolierter Lage. Ich bin von der Richtigkeit von CUÉNOT'S Angaben für *Synapta inhaerens* überzeugt, muß aber bei einem Vergleich des Baues der Tastpapillen dieser Art mit denen von *Rhabdomolgus* konstatieren, daß in bezug auf die Lage und Größe des Ganglions zwei Typen zu unterscheiden sind. Bei *Rhabdomolgus ruber* scheint nämlich das Ganglion fast vollkommen zu fehlen; man sieht dicht unter der Papille eine kleine Verbreiterung des Nerven, die nicht einmal so groß ist wie diejenige, die HAMANN (1883, 2, Fig. 31 u. 32; 1884, Fig. 5) zeichnet und auch keine Kerne aufweist — wenigstens nicht regelmäßig. HAMANN'S Darstellung beruht deshalb wahrscheinlich nicht auf ungenauer Beobachtung, sondern sie gibt den richtigen Bau der in Rede stehenden Organe für *Synapta digitata* wieder, eine Art, auf die es ungerechtfertigt war, die Befunde von *Synapta inhaerens* zu übertragen. Es muß übrigens bemerkt werden, daß der zuführende Nerv sowohl bei *Synapta digitata* als auch bei *Rhabdomolgus* einige Ganglienzellen enthält (s. Taf. XXXIV, Fig. 28); nur ist es eben nicht zur Differenzierung eines besonderen Ganglions gekommen.

Es scheint demnach, als ob wir es in den Tastpapillen von *Synapta digitata* und von *Rhabdomolgus* mit Gebilden zu tun hätten, die ein ursprünglicheres Stadium in der Ausbildung dieser Organe darstellten. Diese Auffassung erhält eine Stütze, wenn wir die topographische Anordnung dieser Organe bei *Rhabdomolgus* mit der von andern Arten vergleichen. Bekanntlich sind dieselben im allgemeinen (oft dicht gedrängt [CUÉNOT 1891]) über den ganzen Körper verteilt (vgl. z. B. SEMPER 1868), wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man ein Stück der Haut einer Synaptide mit einer Kernfarbe tingiert und unter dem Mikroskop von der Fläche betrachtet. Man erkennt alsdann die Tastpapillen an den dichten Anhäufungen der Kerne. Besonders schöne

Resultate erhält man bei Anwendung von Methylgrün (CUÉNOT, l. c), weil dieses die Schleimzellen intensiv hervorhebt, die die central gelegenen Sinneszellen in großer Menge umgeben (s. Taf. XXXIV, Fig. 27).

So behandelte Teile der Haut bieten bei *Rhabdomolgus* ein andres Bild dar als bei andern Synaptiden. Bei unsrer Art liegen die Tastpapillen in je einer Reihe an beiden Seiten der Radialnerven, und zwar so, daß sich bei Verbindung aller Papillen eine meist regelmäßige Zickzacklinie ergeben würde. Bei kontrahierten Hautstücken kommt das häufig dadurch zum Ausdruck, daß jede Tastpapille auf einer besonderen Falte liegt, so daß eine Falte ihre Papille links, die folgende die ihrige rechts vom Radialnerv besitzt usw. (Textfig. 5). Die Lage der Papillen auf jenen, wie wir wissen konstanten Falten dient, beiläufig bemerkt, natürlich dem Zweck, daß auch bei kontrahierter Körperwand die Papillen sich immer an denjenigen Stellen befinden, die ganz an der Peripherie des Tieres liegen und somit stets in unverminderter Zahl befähigt sind, äußere Reize wahrzunehmen.



Textfig. 5.

Anordnung der Tastpapillen (TP) in Zickzacklinie zu den Seiten des Radiärnerven (N). IR, Interradius; R, benachbarter Radius. Vergr. 70. ZEISS, Apochr. 16, Komp.-Oc. 4.

Die erwähnte zweireihig zickzackförmige Anordnung der Tastpapillen längs der Radialnerven ist eine Eigentümlichkeit von *Rhabdomolgus*, die ein bedeutendes morphologisches Interesse darbietet. Bekanntlich hat schon SEMPER (1868) die in Rede stehenden Organe als Homologa der Sinnesplatten der Füßchen aufgefaßt, eine Ansicht, der auch LUDWIG (1889—92) zustimmt. Diese Homologie war jedoch nur eine »allgemeine«, die sich nur auf Ähnlichkeiten des histologischen Baues und auf das Fehlen der Füßchen bei den Synaptiden und der Tastpapillen bei den Actinopoden stützte, nicht aber auf entsprechende Stellung. Jetzt aber sehen wir, daß die Tastpapillen von *Rhabdomolgus*

auch ihrer Lage nach genau mit dem Schema der ursprünglichen Füßchenstellung der Actinopoden übereinstimmen.

Durch diese Anordnung der Tastpapillen wird jedoch nicht nur die erwähnte Homologie bekräftigt, sondern es wird uns auch durch dieselbe ein Mittel an die Hand gegeben, um zu entscheiden, ob eine Holothurie mit zahlreichen unregelmäßig verteilten Sinnespapillen oder eine solche mit Füßchen und zugehörigen Sinnesplatten ursprünglichere Verhältnisse aufweist.

Es dürfte kaum zweifelhaft sein, daß die Befunde an *Rhabdomolqus* die erstere Möglichkeit ganz unwahrscheinlich machen. Sie weisen vielmehr darauf hin, daß gewisse füßchenträgende Holothurien die Füßchen- und Radialwassergefäße durch Rückbildung verloren haben, daß aber bei der Verbindung von Radialnerv und Sinnesplatte diese letztere trotz des Mangels der Füßchen fortfuhr, Sinnesreize aufzunehmen und durch die Füßchennerven den Centralteilen zuzuleiten. Dieser Füßchennerv wurde durch Verlust seiner motorischen Fasern zum Tastpapillennerv, ohne daß (zunächst) eine weitere Verzweigung auftrat. Dieses phylogenetische Stadium finden wir in *Rhabdomolqus* repräsentiert. Seine Tastpapillen sind rudimentäre Füßchen und beweisen durch ihre Stellung, daß auch die Synaptiden, bei denen man in der Ontogenie vergeblich nach Anlagen der Füßchen sucht, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung Stadien passiert haben, die in bezug auf die Ambulacralanhänge der Radiärkanäle mit Actinopoden Holothurien übereinstimmten.

Nachdem aber einmal wie bei *Rhabdomolqus* die Füßchenkanäle verloren gegangen waren und ihren beherrschenden Einfluß über die Lage der Sinnesplatten eingebüßt hatten, konnte die regelmäßige Anordnung der Tastpapillen leicht verloren gehen. Auch machte der Verlust der Füßchen, die an ihrem Ende außerordentlich günstige Stellen für Tastapparate dargeboten hatten, es vielleicht notwendig, durch eine vermehrte Anzahl von Tastpapillen das zu ersetzen, was dieselben an Gunst der Lage verloren hatten. Mit der Vermehrung der Tastpapillen ging eine Verzweigung des ursprünglich einfachen Füßchennerven Hand in Hand, und die anfangs spezielle Homologie von Sinnesplatten und Tastpapillen, wie sie noch heute von *Rhabdomolqus* gilt, wurde zu einer lediglich allgemein homologen Beziehung.

Sinnesknospen.

Der Name Sinnesknospe wurde von HAMANN (1883, 2 u. 1884) für diejenigen Organe der Tentakel in Anwendung gebracht, die QUATRE-

FAGES (1842) bei *Synapta inhaerens* entdeckt hatte, die aber von ihm, wie von den nächstfolgenden Autoren (JOH. MÜLLER 1852, BAUR 1864, SEMPER 1868) für Saugnäpfe gehalten wurden. HAMANN beschrieb dieselben als überhalbkugelige Gebilde, deren größter peripherer Teil von langen, fadenförmigen Zellen gebildet wird, die alle einer dünnen Membran aufsitzen und von dort der central gelegenen Öffnung des Organs an der Innenfläche der Tentakel zustreben. Von diesen Stützzellen, die ihren Kern an der Basis tragen, wird eine Gruppe von Sinneszellen eingeschlossen, die sich nach innen in den zutretenden Nerv fortsetzen und durch die centrale Lage der Kerne in ihrer Gesamtheit eine Anschwellung bilden. Die knospenförmige Form dieses centralen Theiles war es, die zu der Benennung »knospenförmige Sinnesorgane« Anlaß gab.

Noch bevor weitere Beobachtungen über die Sinnesknospen vorlagen, machte LUDWIG (1889—92) darauf aufmerksam, daß ihr Bau, wie er von HAMANN geschildert worden war, sich nur schwer mit der Beschreibung vereinigen ließe, die QUATREFAGES von diesen Organen bei *Synapta inhaerens* gemacht hatte. In der That ergaben dann CUÉNOTS (1891) Untersuchungen, daß bei dieser Art die Sinnesknospen grubenförmige Einsenkungen des Epithels einer vorgewölbten Hautpapille darstellen. CUÉNOT setzt sich freilich über den Unterschied seiner und HAMANN'S Beobachtungen einfach durch die Annahme hinweg, die erwähnte Einsenkung sei HAMANN entgangen.

Dagegen ist zu erwidern, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die Differenzen der beiden Angaben in objektiven Verschiedenheiten ihren Grund haben. Beachtet man zunächst, daß die Sinnesknospen der *Synapta digitata* nicht über die Oberfläche der Tentakel hervorragten, so erhellt, daß man nur die innere Einsenkung selbst, nicht aber die äußere Hülle der von CUÉNOT beschriebenen Organe mit HAMANN'S Sinnesknospen vergleichen darf. Bei *Synapta inhaerens* handelt es sich um eine tiefe Invagination kleiner, wenig modifizierter Zellen, bei *Synapta digitata* dagegen um eine Einsenkung stark verlängerter Zellen, die dementsprechend nur eine flache Grube einschließen. Dazu kommt, daß hier noch eine scharfe Differenzierung in Sinnes- und Stützzellen eingetreten ist. Allein auch diese Sonderung ist in den Sinnesknospen der *Synapta inhaerens* dadurch angedeutet, daß die untersten centralen Zellen der Einsenkung durch den alleinigen Besitz von Wimpern und durch das Hinzutreten der Nerven ausgezeichnet sind.

Ich habe diesen kurzen Vergleich zwischen den zwei divergierenden Typen von knospenförmigen Sinnesorganen angestellt, um ein richtiges

Urteil über ähnliche Sinneswerkzeuge zu gewinnen, die bei *Rhabdomoligus*, und, wie ich kürzlich andeutete (BECHER 1906), auch bei *Synapta minuta* vorkommen.

Rhabdomoligus ruber besitzt auf den Tentakeln keine Sinnesknospen. Die erwähnten Organe dieser Art, die mit denen, die bisher nur auf der Innenseite der Tentakel gefunden wurden, große Ähnlichkeit darbieten, liegen zu mehreren in der Körperhaut am vorderen Ende des Tieres meist dicht hinter dem Tentakelkranz (Taf. XXXIV, Fig. 29 *sk*). Der Nerv, der von jeder derselben abgeht, wendet sich dementsprechend nicht zu dem Fühler-, sondern zu dem benachbarten Radialnervstamm, um seitlich in denselben einzutreten. Eine ganglionäre Anschwellung ist nicht vorhanden, dagegen findet man einige Ganglienzellen in denselben eingelagert.

Die Sinnesknospe selbst bildet in mancher Beziehung einen Übergang zwischen den vorhin erwähnten extremen Typen. Histologisch betrachtet, steht dieselbe auf höherer Stufe als die Sinnesknospen der *Synapta inhaerens*, ohne jedoch die scharfe Differenzierung der Zellelemente der knospenförmigen Sinnesorgane der *Synapta digitata* aufzuweisen, die ihrerseits in bezug auf die anatomische Komplikation wieder hinter den entsprechenden Organen von *Rhabdomoligus* zurückbleiben.

Betrachtet man die knospenförmigen Sinnesorgane dieser letzten Art auf einem Querschnitt bei möglichst wenig kontrahierter Quermuskulatur, so besteht dieselbe lediglich aus einer platt-ovalen Einsenkung, über die das Epithel bis auf eine scharf begrenzte enge und tiefe Grube hinweggeht. Auf Längsschnitten eines etwas kontrahierten Tieres aber findet man dieselben Organe auf dem Gipfel einer Hautfalte liegen und von dem Epithel derselben genau so umgeben, wie die Einsenkungen der *Synapta inhaerens* von dem Epithel der sie tragenden Papille umgeben werden (Taf. XXXIII, Fig. 19 und Taf. XXXIV, Fig. 29). Die centrale Grube ist in dieser Ansicht noch tiefer und enger, und die Zellmasse als Ganzes ist nicht mehr niedriger, sondern höher als breit. An dem Rande der Grube erkennt man (Taf. XXXIII, Fig. 19), daß die Epithelzellen der Haut übergehen in die Zellen der Einsenkung — darin gleicht der Bau des Organs dem von CUÉNOT beschriebenen; die größere Länge der eingesenkten Zellen gegenüber den Epithelzellen gibt dagegen wieder eine nähere Beziehung zu dem von HAMANN beschriebenen Typus. Auch in der basalen Lage der Kerne in der Mehrzahl der Zellen ähneln die Sinnesknospen von *Rhabdomoligus* denen der *Synapta digitata*. Endlich scheint auch die Differenzierung der central gelegenen Zellen bei

unsrer Art gegenüber *Synapta inhaerens* schon einen Fortschritt gemacht zu haben, denn man sieht die Kerne dieser centralen Zellen häufig schon innerhalb des Kranzes liegen, der von den Kernen der peripheren Zellen gebildet wird (Taf. XXXIII, Fig. 19).

Alle Zellen der Einsenkung laufen von der Peripherie gegen die enge, tiefe Grube zusammen, deren (innere) Oberfläche sich mit Thionin rötlich färbt. Bei starker Eisenhämatoxylin schwärzung sieht man deutlich, daß die Zellen der Grube (wahrscheinlich je eine [HAMANN]) Wimper tragen, doch konnte ich nicht feststellen, daß auch die peripheren Zellen Geißeln tragen, wie das HAMANN (jedoch mit Vorbehalt) im Gegensatz zu CUÉNOT angibt. Bei genauerer Betrachtung kann ich an meinen Präparaten erkennen, daß die Geißeln alle von einem am Ende der Zelle gelegenen Basalkorn ausgehen (Taf. XXXIII, Fig. 20).

Die Entwicklung der Sinnesknospen findet nach der Bildung der fünf Primärfühler statt. Man bemerkt ihre Anlage als Epithelverdickung der Epidermis, die sich schon bei Achtentakelstadien in die Cutis eingesenkt hat und die definitive Form annimmt.

Was die Funktion der in Rede stehenden Organe betrifft — die in ihrer Form bei *Rhabdomolgus* eine große Ähnlichkeit mit den Seitenorganen einer Salamanderlarve darbieten —, so glaube ich mich der Ansicht von HAMANN (1883, 2 u. 1884), SEMON (1887, 1) und CUÉNOT (1891) anschließen zu müssen, die sie als Geruchs-Geschmacksorgan ansehen. Es ist zwar bei *Rhabdomolgus* unmöglich, die Lage für eine solche Deutung anzuführen, indessen gibt es sicherlich viele Reize, die ebensogut von Organen der Körperhaut wahrgenommen werden können und für das Tier von Bedeutung sind, ohne daß sie in Beziehung zur Nahrungsaufnahme zu stehen brauchen. Es wäre z. B. denkbar, daß Verunreinigungen des Wassers usw. von diesen Organen angezeigt würden; es ist jedoch zwecklos, derartige Möglichkeiten ohne Vorhandensein weiterer tatsächlicher Anhaltspunkte zu erörtern.

V. Verdauungsorgane.

Der Darmkanal von *Rhabdomolgus* besteht wie bei allen Synaptiden aus einem einfachen Schlauch, der von dem Mund zu dem genau terminal gelegenen After führt. Der Mund liegt in der Mitte des Peristoms, und ist der Form des letzteren entsprechend nicht ganz rund, sondern etwas länglich, und zwar liegt die Hauptachse des Ovals, das dieselbe darstellt, in der Symmetrieebene des Körpers. Diese Abweichung der Mundöffnung von der Kreisform ist natürlich eine Folgeerscheinung der oben besprochenen Symmetrieverhältnisse des Kalkringes. Durch ein-

springende weite Falten wird die Mundöffnung häufig unregelmäßig sternförmig. Diese Falten ermöglichen eine weite Öffnung des Verdauungsrohres, ohne bei Kontraktion des Mundschließmuskels einen dichten Verschluss zu erschweren (s. Textfig. 9).

Weniger als der Mund entfernt sich die Afteröffnung von der ursprünglichen Kreisform. Da weder im Enddarm noch auch in der benachbarten Körperhaut eine stärker ausgebildete Partie der Ringmuskulatur auftritt, so fehlen auch Falten in der Öffnung des Enddarmes fast gänzlich. Gelegentliche Deformationen derselben hängen von unregelmäßiger Kontraktion der verschiedenen Radien der Körperwand und der Suspensorien des Enddarmes ab.

Die vier Hauptteile des Holothuriendarmes, d. h. Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Enddarm, sind bei *Rhabdomolpus* vorhanden und können schon am unzerlegten (aufgehellten) Tier mit ziemlicher Deutlichkeit unterschieden werden. In bezug auf die Länge kommen sich Oesophagus und Enddarm ungefähr gleich. Der Magen erreicht nur die Hälfte jedes der beiden, wogegen der Dünndarm fast doppelt so lang ist als die genannten drei übrigen Abschnitte zusammen.

Der Oesophagus reicht bis weit hinter den Wassergefäßring; er ist der engste aller Darmabschnitte, wenigstens in seinem vorderen und mittleren Teil (80μ). In seinem hinteren Abschnitt erweitert sich derselbe jedoch gewaltig — im Gegensatz zu vielen andern Holothurien, deren Oesophagus gerade nach hinten enger wird — und setzt sich mit einem breiten Ende an den Magen an, von dem er innerlich nicht durch eine Einschnürung, sondern durch eine Reihe quer verlaufender Falten abgetrennt ist. Der ganze Vorderarm ist häufig in der Richtung des Mesenteriums breiter als in der dazu senkrechten Richtung, nur etwas hinter der Mundöffnung wird das Oval des Querschnittes verändert durch den Schließmuskel, der natürlich eine genau kreisförmige Kontraktion bewirkt. Dieser Schließmuskel hindert auch das Auftreten von Längsfalten an jener Stelle, die im übrigen ununterbrochen, bald höher und bald niedriger von der Mundöffnung bis an die erwähnten Querwülste verlaufen.

Der Magen ist der breiteste aller Darmabschnitte (etwa 280μ); dagegen ist seine Wand entschieden dünner als die des vorausgehenden und besonders der nachfolgenden Teile. Sein Lumen ist daher im allgemeinen weiter als die Öffnung des Dünndarmes, der in bezug auf seinen äußeren Durchmesser den Magen erreichen kann. An ihrer Trennungsstelle ist der Dünndarm gegen den Magen jedoch gewöhnlich durch seine geringere Dicke abgesetzt. Seine äußere Oberfläche ist

wie die des Magens glatt, und dasselbe würde von der inneren Oberfläche der beiden entodermalen Darmteile gelten (HAMANN 1884), wenn nicht die verschiedene Weite, die das Darmrohr annehmen muß, eine Längsfaltenbildung bei engem Lumen unvermeidlich machte. Am lebenden Tier zeigen die letztgenannten Darmteile eine gelbe Farbe, die schon KEFERSTEIN (1863) am Verdauungsrohr seiner Art wahrgenommen hatte.

Der Enddarm weicht in seiner Gestalt von dem anderer Holothurien (vgl. LUDWIG 1889—92) dadurch ab, daß derselbe nicht einen größeren, sondern einen erheblich kleineren Durchmesser aufweist als der Dünndarm (150μ). Der Übergang von Dünndarm und Enddarm ist jedoch äußerlich ein allmählicher. Der Enddarm verengt sich bis zu der Ansatzstelle der Suspensorien, wird alsdann aber wieder dicker, um endlich mit weitem After nach außen zu münden (Taf. XXXII, Fig. 1).

Histologie des Darmrohres.

Histologisch betrachtet, besteht das Darmrohr der Holothurien aus fünf Schichten; von außen nach innen folgen sich: Äußeres = Leibeshöhlenepithel, äußere Bindegewebsschicht, Muskellage, inneres Bindegewebe und inneres Epithel.

Das Cölomepithel von *Rhabdomoligus* ist wie dasjenige, das HAMANN (1884) von *Synapta digitata* beschreibt, ein Plattenepithel (s. z. B. Taf. XXXII, Fig. 5). Die Form der Zellen desselben hängt jedoch, wie JOURDAN (1883) bei *Holothuria* zeigte, von dem Kontraktionszustand ab; so findet man z. B. bei *Rhabdomoligus* an muskulösen Teilen des Darmes, besonders am Oesophagus und Magen, häufig ein äußeres Cylinderepithel, dessen Kerne sogar — vielleicht um eine noch größere Verengung zu gestatten — länglich und an ihrem inneren Ende zugespitzt sind (vgl. Taf. XXXV, Fig. 31 u. 32).

Die äußere Bindegewebsschicht fehlt bei *Rhabdomoligus*. Ich weiß sehr wohl, wie schwierig es ist, ein solches negatives Urteil, durch das *Rhabdomoligus* allen übrigen Holothurien gegenübergestellt wird, streng zu beweisen. Doch scheinen mir meine mit Dahlia gefärbten Präparate so beweisend zu sein, daß ich die in ähnlichen Fällen nahe liegende Versuchung, den Beobachtungen an andern Arten zuliebe trotzdem eine unwahrnehmbare Schicht vorauszusetzen, hier als durchaus verfehlt zurückweisen muß. Ein solches Verfahren kann leicht dazu führen, in Wirklichkeit vorhandene Verschiedenheiten zu verdecken.

Es ist überdies eine Tatsache, daß die äußere Bindegewebsschicht in bezug auf ihre Dicke bei verschiedenen Holothurien außerordentlich schwankt; eine stärkere Ausbildung derselben findet sich fast nur bei

den Dendrochiroten, wogegen von den Molpadiiden (GEROULD 1896), Aspidochiroten (HAMANN 1884) und Synaptiden (HAMANN 1884) eine sehr geringe Entwicklung des äußeren Bindegewebes berichtet wird. Indessen kann diese Übereinstimmung von Synaptiden und Aspidochiroten, die sich auch in bezug auf die Anordnung der Muskulatur noch erweitern ließe, nicht als Grund für eine nähere Verwandtschaft jener Gruppen angesehen werden; denn die beiden Bindegewebsschichten des Darmes bilden meiner Ansicht nach keine scharf trennbaren morphologischen Bildungen, sondern eine einzige Schicht, die nur durch die Muskulatur in zwei Lagen gesondert wird. Entwicklungsgeschichtlich werden diese Schichten einheitlich angelegt und müssen dadurch entstehen, daß die sämtlichen ursprünglich epithelialen Muskelzellen sich vom Cölomepithel emanzipieren und in die Bindegewebsschicht gelangen. Diese Trennung der Muskulatur von ihrer eigentlichen Bildungsstätte ist vielleicht nur eine Folge der Funktion; denn die Verengerung der Ringmuskellage mußte notwendigerweise auf eine Trennung vom äußeren Epithel hinwirken, zumal da die Bindegewebsschicht von innen her nur geringen Widerstand darbot. Mit der Ringmuskellage wurde aber auch die meist innerhalb derselben gelegene Längsmuskulatur gezwungen, diese Einsenkung ins Bindegewebe mitzumachen. Nur bei *Rhabdomolqus* finden wir noch ein dem ursprünglichen Zustand ähnliches Verhalten: die Muskelfasern haben hier im Darmkanal ihre Verbindung mit dem Cölomepithel bewahrt, und eben deshalb ist auch nur eine Bindegewebsschicht vorhanden.

Was die Reihenfolge der Längs- und Ringmuskulatur angeht, die in den Familien der Aspidochiroten und Synaptiden wechselt, so muß *Rhabdomolqus* denjenigen Formen angeschlossen werden, die wie *Synapta digitata* (HAMANN 1884), *Synapta orsinii* und *Chiridota rufescens* (LUDWIG 1889—92) die ungewöhnliche Anordnung: Ringfasern innen und Längsfasern außen aufweisen (Taf. XXXIV, Fig. 30).

Die Ringmuskulatur steht am vorderen Körperende in kontinuierlichem Zusammenhang mit der konzentrischen Muskulatur des Mundfeldes, die nach außen bis zum Kalkring reicht. Im Oesophagus, etwas von der Mundöffnung entfernt, werden die Ringmuskelfasern dicker und häufiger und bilden einen Schließmuskel. Im weiteren Verlauf des Vorderdarmes finden sich wieder dünnere Fasern, die, immer in einfacher Lage und durch kleine Abstände getrennt, die (innere) Bindegewebsschicht umspinnen. Am Magen werden die Ringfasern wieder stärker, ohne jedoch die Dicke der längsverlaufenden Fasern zu erreichen. Diese Längsmuskeln treten, wie HAMANN (1883, 1 u. 1884 bei *Cucu-*

maria), JOURDAN (1883 bei *Holothuria tubulosa*) und GEROULD (1896) bei *Caudina arenata*) bemerkten, nicht am Anfang des Vorderdarmes, sondern erst später auf, und zwar bei *Rhabdomolqus* hinter dem Schließmuskel. Sie verlaufen nicht als vollständige Schicht, sondern in Gruppen von wenigen Fasern, eine Eigentümlichkeit, auf die zuerst QUATREFAGES (1842) aufmerksam machte und die auch HAMANN (1884) für die Längsmuskulatur des Magens der *Synapta digitata* hervorhebt.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß bei *Rhabdomolqus ruber* hinter dem Magen sowohl die Ring- als auch die Längsmuskulatur verschwinden. Man erinnert sich dabei der Angabe LUDWIGS (1891, 1), daß der Mitteldarm der jungen *Cucumaria planci* auch dann noch keine Muskeln aufwies, wenn Anfangs- und Enddarm längst mit solchen versehen waren. Von den Längsmuskelfasern sieht man bei *Rhabdomolqus* noch einige am Anfang des Dünndarmes, in der Nähe des antimesenterialen Blutgefäßes. An dieser Stelle ist von der Ringmuscularis schon nichts mehr zu entdecken. Dagegen tritt bei andern Arten, z. B. bei *Synapta digitata* (HAMANN 1884), an dem schwach muskulösen Dünndarm die Ringmuskelschicht stärker hervor, ein Verhalten, dessen Gegensatz zu den Befunden an *Rhabdomolqus* damit zusammenhängt, daß bei dieser letzteren Form die Längsmuskelfasern die Ringmuskeln an allen Stellen (mit Ausnahme des Schlundschließmuskels) an Dicke übertreffen.

Am Enddarm finden wir beide Muskelschichten wieder, und zwar in derselben Anordnung wie am vorderen Teile des Verdauungsrohres. Auch hier sind die außen verlaufenden Fasern der Längsmuskulatur weniger zahlreich, aber stärker als diejenigen der Ringmuskellage, so daß auch hier der eben erwähnte Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Synapta digitata* und *Caudina arenata* (GEROULD 1896) zu konstatieren ist. Die Ringmuskulatur des Enddarmes geht ununterbrochen in die der Körperwand über; eine besondere Verstärkung derselben, die als Sphincter hervorgehoben zu werden verdiente, fehlt. Der Mangel eines solchen, sowie das Fehlen der Muskulatur im Dünndarm hat die Eigentümlichkeiten der Funktion zur Folge, die oben erörtert wurden.

Was den Ursprung der Muskulatur des Darmrohres angeht, so sprechen meine Befunde an alten wie an jungen Tieren für eine epitheliale Entstehungsweise. Nachdem HAMANN (1885, S. 95) zugegeben hat, daß auch die Muskelfasern des Oesophagus ihren Kern nicht innerhalb, sondern seitlich an der contractilen Substanz tragen, können nur noch die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen von SELENKA

(1876 u. 1883) und von SEMON (1888) für einen mesenchymatischen Ursprung der Muskulatur des Vorderdarmes angeführt werden. Diese Bildung von Muskelzellen scheint mir jedoch auf diejenigen Arten beschränkt zu sein, die ausgebildete Larvenstadien besitzen und eine Schlundmuskulatur brauchen, ehe die Peritonealblasen eine genügende Ausdehnung erlangt haben (SEMON 1888). Im übrigen aber mehren sich die Beobachter, die alle Muskeln von Epithelzellen der Vasoperitonealblasen herleiten. So fehlt nach LUDWIG (1891, 2) die Sonderstellung der Vorderdarmmuskulatur bei *Cucumaria planci* und nach CLARK (1898) ebenso bei *Synapta vivipara*. Auch GEROULD (1896) neigt, freilich lediglich auf Grund histologischer Befunde an erwachsenen Exemplaren einer Molpadiide, zu derselben Anschauung.

Inneres Bindegewebe. Die innere Bindegewebsschicht läßt sich auch bei *Rhabdomolgus* durch den ganzen Darmkanal verfolgen. Sie erreicht jedoch nur im Oesophagus und Enddarm eine beträchtlichere Ausbildung, so daß sie dem inneren Epithel an Dicke gleichkommt. In den beiden mittleren Darmabschnitten ist dieselbe sogar so ungemein dünn, daß sie leicht übersehen werden könnte (vgl. Taf. XXXV, Fig. 31 u. 33). Im Darm von *Cucumaria (cucumis und planci)* hat HAMANN (1883, 1 u. 1884) diese Bindesubstanzschicht des Oesophagus ganz vermißt und auch dem Magen nur eine ganz gering entwickelte Bindesubstanzlage zugeschrieben. GEROULD (1896) hat die Möglichkeit des vollkommenen Fehlens der inneren Bindegewebsschicht in gewissen Darmteilen bestätigt: sie fehlt nach ihm der Magenwand der *Cucumaria frondosa*. Bei *Rhabdomolgus* scheint die Bindegewebsschicht, wie bemerkt, auf den ersten Blick im Magen und Dünndarm zu fehlen; doch läßt sie sich hier mit Hilfe von Dahliafärbung nachweisen. Sie besteht aus zwei außerordentlich dünnen Blättern, von denen das eine der Muskulatur, das andre dem Innenepithel angelagert ist und selbst bei Hämatoxylinfärbung kaum von den Grenzen jener Zelllagen unterschieden werden kann.

Ob diese beiden Lagen, in denen man gelegentlich auch Bindegewebskerne antrifft, mit den beiden Schichten homologisiert werden dürfen, die zuerst von SEMPER (1868) in dem inneren Bindegewebe unterschieden wurden, ist mir sehr zweifelhaft. Dagegen spricht der Umstand, daß im Anfangs- und Enddarm, in denen doch das Bindegewebe bei unsrer Art viel stärker entwickelt ist, von einer Unterscheidung zweier Schichten nicht die Rede sein kann. Auch HAMANN und GEROULD (1896) erwähnen bei den von ihnen untersuchten Arten nichts von einer Differenzierung in eine zellige und eine faserige Lage.

In den Teilen des Darmkanals, deren Innenepithel ectodermalen Ursprunges ist, weist das Bindegewebe dieselbe Struktur auf, wie das der Haut, mit dem es am vorderen und hinteren Körperende zusammenhängt. Nur die Fasern scheinen im Darm niemals in der Dicke aufzutreten, die sie in der Körperwand besitzen. Als Ganzes betrachtet, stellt die Bindegewebsschicht natürlich nicht einen einfachen Hohlzylinder dar, sondern sie springt an ihrer Innenseite überall in die Falten vor, die vom Innenepithel gebildet werden.

Allenthalben finden sich Wanderzellen im Bindegewebe der Darmwand; nur die homogenen und die Excretionswanderzellen scheinen zu fehlen. In großer Zahl findet man die Blut- und Freßzellen im Enddarm (vgl. HAMANN 1883, 1 und GEROULD 1896) und vor allem im Dünndarm (HAMANN 1884), wo die Bindegewebsschicht in die zwei erwähnten dünnen Lamellen auseinanderweicht und Spalträume bildet, die das dorsale und ventrale Blutgefäß in Verbindung setzen. Am lebenden Tier bemerkt man auf dem gelblichen Darm dicht unter dem äußeren Epithel auch einige rote Pigmentzellen, die ohne lange Fortsätze an diesen Stellen nach Art von Wanderzellen umherzukriechen scheinen. In erster Linie kommen die unbeladenen Wanderzellen und die Freßzellen im Dünndarm vor. Auch die früher beschriebenen Umwandlungsstadien dieser Körner trifft man häufig im Dünndarm an. Ob auch die »cellules muqueuses«, die JOURDAN (1883) von dem äußeren Epithel, der Bindegewebsschicht und dem inneren Epithel des »Mittel-« und »Enddarmes« hervorhebt, steht dahin. Dafür spricht die Färbbarkeit der Einschlußkörner mit Hämatoxylin und Methylgrün, dagegen wäre anzuführen, daß die Körner in den Freßzellen nie in so großer Anzahl auftreten, wie in den von JOURDAN beschriebenen Wanderzellen.

Inneres Epithel. Das innere Epithel des Holothuriendarmes ist bekanntlich teils ectodermalen, teils entodermalen Ursprunges. Diese Verschiedenheit der Herkunft prägt sich auch am fertigen Darm mit voller Schärfe aus: das innere Epithel des Vorder- und Enddarmes zeigt in seinem histologischen Verhalten große Ähnlichkeit mit dem Außenepithel der Körperwand, wogegen die Struktur der innersten Lage der Magen- und Dünndarmwand derjenigen der erwähnten endständigen Darmabschnitte scharf gegenüberstehen.

a. Innenepithel des Vorderdarmes. Das Epithel der Mundscheibe bildet über der ringförmigen Nervenmasse (vgl. HAMANN 1884, S. 45) um die Mundöffnung zuweilen eine kleine Lippe und geht dann ohne auffallende Änderung in das Innenepithel des Oesophagus über. In

dem Vorderdarm von *Rhabdomoligus* lassen sich zwei Teile unterscheiden¹, ein vorderer engerer und ein hinterer, dessen Epithel durch den Besitz zahlreicher Drüsenzellen ausgezeichnet ist. Die Epithelzellen weichen in der Form von denen, die HAMANN (1883, 1, 2 u. 1884), JOURDAN (1883) und GEROULD (1896) schilderten, dadurch ab, daß sie nicht cylinder- oder gar fadenförmig, sondern oft kaum höher als breit sind. Trotzdem kann man nicht eigentlich von einem Pflasterepithel reden; denn wie JOURDAN (1883), HAMANN (1884) und GEROULD (1896) feststellten, ist die Grenze der Epithelzellen des Oesophagus gegen das Bindegewebe keine glatte Fläche. Die Zellen hängen vielmehr nur an ihrem inneren, d. h. dem Lumen zugekehrten Ende zusammen, das äußere Ende wird von unten wie von den Seiten von Bindegewebe umspinnen. Die Höhe der Zellen beträgt im vorderen Abschnitt der Speiseröhre etwa 7,5 bis 15 μ , im hinteren Teile fast das Doppelte (13—25 μ), so daß sich hier das Epithel mehr einem Cyliinderepithel nähert. Die Kerne übertreffen diejenigen der Körperwand und des Cölomepithels an Größe; auch die Cuticula ist stärker als diejenige der Haut.

Das Vorkommen von Drüsen im hinteren Abschnitt (Taf. XXXV, Fig. 32) weist darauf hin, daß derselbe nicht mehr ausschließlich der Nahrungsleitung, sondern gleichzeitig schon der Verdauung dient. Auch bei *Synapta digitata* tritt nach HAMANN (1884) im hinteren Teil des Vorderdarmes eine Vermehrung der Schlauchdrüsen auf. Die Identität dieser Zellen mit den Drüsen der Haut hat bereits HAMANN für die erwähnte Art betont, und GEROULD (1896) hat dasselbe für *Caudina arenata* behauptet. Auch bei *Rhabdomoligus* weist die Ähnlichkeit im Verhalten gegen Farbstoffe (Hämatoxylin, Dahlia) auf die ursprüngliche Identität dieser Drüsen hin. Ob die Drüsenzellen, die JOURDAN (1883) im Vorderdarm von *Holothuria tubulosa* beobachtete, mit den besprochenen übereinstimmen, ist zweifelhaft, weil dieselben auch im Mitteldarm vorkommen sollen.

Becherzellen, wie sie nach HAMANN (1884) im Oesophagus von *Synapta digitata* auftreten, habe ich im Epithel des Vorderdarmes nicht angetroffen.

b. Innenepithel des Magens. Die Angaben über die histologische Zusammensetzung des Magenepithels sind so abweichend, daß ihr Vergleich nur in wenigen Punkten eine Übereinstimmung ergibt. Bei *Rhabdomoligus* setzt sich das Epithel des Magens gegen dasjenige des

¹ Diese Einteilung hat mit der von JOURDAN (1883) angegebenen nichts zu tun.

Schlundes außerordentlich scharf ab; während wir im Vorderdarm am hinteren Ende höhere Zellen mit einfacher Cuticula vorfanden, bilden die Epithelzellen des Magens bei dessen Ansatz an den Oesophagus ein etwa kubisches Epithel von nur 7,5—15 μ Höhe, wogegen die Cuticula eine außerordentliche Ausdehnung annimmt und an Dicke die Höhe der Zellen übertreffen kann (6—10 μ). Eine dicke Cuticula scheint auch bei andern Arten vorzukommen, so z. B. bei *Synapta digitata* (HAMANN 1884). Nach HÉROUARD (1890) soll die starke Ausbildung derselben mit der Zerkleinerung der Nahrung in Zusammenhang stehen. Es gibt jedoch auch Arten, wie z. B. *Caudina arenata*, bei denen die Cuticula im Magen sehr dünn ist und sich kaum zu einer derartigen Funktion eignet.

Eine ähnliche plötzliche Größenabnahme der Zellen, wie wir sie oben erwähnten, hat JOURDAN (1883) bei *Holothuria tubulosa* beschrieben; dort soll dieselbe innerhalb des »intestin antérieur« stattfinden. Ich kann die Vermutung nicht unterdrücken, daß dieser zweite von JOURDAN Oesophagus genannte Teil des »intestin antérieur« nicht zum Vorderdarm, sondern zum Magen oder jedenfalls zum entodermalen Teil des Verdauungsrohres gehört. Dafür spricht auch der Umstand, daß die Epithelzellen an dieser Stelle nach JOURDAN an ihrem freien Ende ein »plateau hyalin tres volumineux« tragen, »qui pourrait les faire prendre pour des cellules caliciformes«. Diese scheinbare Kelchform tritt nämlich auch bei *Rhabdomoligus* zutage, wenn man nicht Hämatoxylin oder Dahlia zur Färbung anwendet. Die Zellen haben dann eine Form ähnlich derjenigen, die JOURDAN der obersten Schicht des Epithels im Enddarm zuschreibt (JOURDAN l. c., Fig. 39) und die nach seinen Angaben und Zeichnungen große Ähnlichkeit mit denen des hinteren Teiles des »intestin antérieur« darbieten (vgl. JOURDAN'S Fig. 29 u. 33). JOURDAN ist zweifelhaft, ob er diese Zellen als kelchförmige oder als solche mit eigenartig verdickter Cuticula auffassen soll. Auf diese Frage erhält man sofort eine Antwort, wenn man Schnitte betrachtet, die mit Hämatoxylin oder Dahlia gefärbt sind. Diese Farbstoffe, die überhaupt eine kräftige Färbung der Cuticula bewirken, färben die sonst immer fast vollkommen durchsichtige Schicht tief blau bzw. violett. Man erkennt sofort, daß es sich um eine Cuticula handelt, die außerordentliche Dicke und eine ganz eigenartige Struktur besitzt. Bei starken Vergrößerungen zeigt sich nämlich, daß dieselbe nicht homogen ist, sondern aus einem Gerüstwerk feinsten Fasern besteht. Die Maschen dieses Netzwerkes sind alle länglich und in der Richtung der Hauptachse der Zellen orientiert (Taf. XXXV, Fig. 31). Die Grenzen des Cuticularteiles jeder Zelle sind nach allen Seiten durch stärkere

Linien bezeichnet. Diese Grenzlinien sind es, die gewöhnlich allein zu sehen sind.

In einem der folgenden Abschnitte des Darmes habe ich abweichend von JOURDAN derartige Zellen in demselben Grad der Ausbildung nicht mehr angetroffen. Trotz dieser Verschiedenheit, und obwohl man in HAMANNS (1884) Beschreibung des Darmkanals der *Holothuria tubulosa* vergeblich nach etwas ähnlichem sucht, bin ich überzeugt, daß die erwähnten Zellen dieser Art mit denen von *Rhabdomolgus* eng verwandt sind.

Verfolgt man das Magenepithel weiter nach hinten, so sieht man, wie seine Höhe schnell zunimmt (bis etwa 37μ), wogegen die Cuticula umgekehrt dünner wird (3μ). Die Kerne der Zellen liegen gewöhnlich basal und besitzen meist einen deutlichen Nucleolus. Die Cuticula ist von Zeit zu Zeit durchbrochen, und bei Eosin-Wasserblaufärbung erkennt man leicht, daß diese Unterbrechungen von Zellen herrühren, deren Substanz sich rötlicher färbt als die mit Cuticula versehenen Zellen. Die Neigung der Zellen zum Eosin ließ mich vermuten, daß diese Zellen auch durch Eisenhämatoxylin hervorgehoben werden könnten, und in der Tat treten dieselben bei gut gelungener Schwärzung an dünnen Schnitten aufs schönste hervor. Es zeigt sich an solchen Präparaten, daß diese Elemente des Epithels, die wohl als Drüsen anzusprechen sind, keulenförmige Gestalt besitzen und in ihrem dickeren, dem Lumen des Magens zugekehrten Ende zahlreiche, dicke, tiefschwarz gefärbte Körner enthalten (Taf. XXXII, Fig. 5). Der Umstand, daß das basale engere Ende dieser Zellen keine Körner, sondern gewöhnlich (zuweilen allerdings auch geschwärztes) Plasma enthält, könnte die Vermutung nahe legen, daß wir es in denselben mit ähnlichen Drüsen zu tun hätten, wie sie durch JOURDAN (1883) und HAMANN (1884) vom Darm der *Holothuria tubulosa* beschrieben wurden. Länge (etwa 37μ) und Breite (7μ) der Drüsen von *Rhabdomolgus* betragen jedoch nur den dritten Teil derjenigen von *Holothuria tubulosa*, und auch eine gestreifte, dicke Cuticula (HAMANN 1884) ist bei unsrer Art sicher nicht vorhanden. Auch für eine Identität mit den eosinophilen Zellen im Magen der *Caudina arenata* (GEROULD 1896) läßt sich kein sicherer Anhaltspunkt gewinnen.

Bei *Rhabdomolgus* entstehen die von mir beschriebenen Zellen durch Differenzierung aus gewöhnlichen Epithelzellen. Bei Jungen mit fünf Tentakeln findet man dieselben, wenn auch in geringerer Zahl und etwas kürzerer Form, zuweilen schon angelegt.

Eine glashelle, dünne Membran, die das Magenepithel gegen die Bindegewebsschicht abgrenzte (JOURDAN 1883, HAMANN 1884), existiert

im Magen von *Rhabdomoligus* ebensowenig wie im Dünndarm, oder man müßte die oben erwähnte innere Bindegewebslamelle als entsprechende Membran auffassen.

c. Epithel des Dünndarmes. Der Übergang des Magenepithels in dasjenige des Dünndarmes ist ein ganz allmählicher. Er vollzieht sich dadurch, daß die Cuticula noch niedriger wird, während das Plasma der Zellen eine stark vacuolisierte Struktur bekommt (Taf. XXXII, Fig. 5). Von einem Verschwinden der Cuticula, wie es bei *Synapta digitata* eintritt, kann jedoch keine Rede sein (HAMANN 1884). Das netzförmige Aussehen des Plasmas in den Dünndarmepithelzellen ist auch von HAMANN (1883, 1) bei *Cucumaria* und von GEROULD (1896) in der oberen Hälfte der entsprechenden Zellen der *Caudina arenata* bemerkt worden. Die im Magen so häufigen Drüsen werden im Dünndarm immer seltener, so daß derselbe in seinem größten Teile nur noch eine, wahrscheinlich der Aufnahme der Nahrung dienende Zellart aufweist.

Die Kerne der Innenepithelzellen liegen meistens basal, können aber bei Faltenbildungen in die Höhe rücken und so zuweilen eine Mehrschichtigkeit des Epithels vortäuschen. Die Falten des Magen- und Dünndarmepithels unterscheiden sich übrigens von denen des Vorder- und Enddarmes dadurch, daß dieselben nur durch Verlängerung und Verkürzung der Zellen, nicht aber durch eigentliche Faltenbildung der ganzen Schicht gebildet werden. Dieser Unterschied hängt mit der geringen Ausbildung der Bindegewebschicht in der Magen- und Dünndarmwand zusammen. Im Oesophagus und Enddarm ist dagegen Bindegewebe genug vorhanden, um die Räume zwischen der Muskulatur und den Falten des Innenepithels auszufüllen (vgl. Taf. XXXII, Fig. 5 u. Taf. XXXV, Fig. 33).

d. Innenepithel des Enddarmes. Nach der Beschaffenheit des Epithels lassen sich im Enddarm von *Rhabdomoligus* zwei Teile unterscheiden, die wir als Colon und Rectum trennen können. Sie scheinen der Unterscheidung von Dickdarm und Cloake bei *Caudina* zu entsprechen. Wie bei dieser Art (GEROULD 1896) gleicht das Epithel des Dickdarmes dem des vorausgehenden Abschnittes — wenigstens in der Funktion; denn die dicke, aber nicht ganz scharf begrenzte (Dahliafärbung) und von der Fläche gesehen ganz fein gekörnelt Cuticula deutet auf die Resorptionsfähigkeit der Zellen hin (Taf. XXXV, Fig. 33). Die Form derselben ist jedoch keine so deutlich cylindrische: die starken Faltenbildungen bedingen eine Variabilität der Form und lassen die Zellgrenzen nicht so deutlich hervortreten. Auch die Kerne liegen weniger regelmäßig. Das Plasma ist nicht mehr

vacuolisiert, sondern feinkörnig. Gelegentlich bemerkt man in demselben kleine, mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Körnchen.

Das Epithel des Rectums ist gegen das des Colons scharf abgesetzt; die Cuticula wird plötzlich dünn und glatt und nähert sich, wie der ganze Habitus der Zellen, den Verhältnissen, wie wir sie bei dem Oesophagus kennen lernten (Taf. XXXV, Fig. 33). Die Zellen hängen nur noch an ihrem oberen Ende zusammen, während der basale Teil von Bindegewebe umspunnen wird und, wie HAMANN (1884, vgl. dagegen 1883, 2) für *Synapta digitata* schilderte, auch bei unsrer Art in lange Spitzen ausgezogen ist.

Aufhängestränge von Anfangs- und Enddarm. Mesenterium und Verlauf des Darmrohres.

Die Aufhängebänder des Oesophagus sind bei *Rhabdomolgus* bindegewebig muskulöse Stränge, die vom Anfangsdarm zum Wassergefäß- und Kalkring verlaufen. Da bei unsrer Art die Darmmuskulatur ihren epithelialen Charakter bewahrt hat und dementsprechend eine äußere Bindegewebsschicht fehlt, so stellt die Achse der Schlundsuspensorien nicht eine Fortsetzung der äußeren Bindegewebsschicht dar, wie bei andern Holothurien, sondern sie steht in Zusammenhang mit der inneren Lage. Neben dem dünnen Bindegewebe enthalten die Suspensorien gewöhnlich eine Muskelfibrille. Ob die Aufhängestränge überall von einer Cölomepithelschicht überkleidet werden, ist mir zweifelhaft; denn man findet an denselben gewöhnlich nur einen oder zwei Kerne, von denen einer der Muskelfaser angehört. Es scheint also, als ob beim Wachstum des Tieres die wenigen Cölomepithelzellen eines Aufhängestranges getrennt würden, und daß an zahlreichen Stellen Bindegewebe und Muskulatur unbedeckt durch die Leibeshöhle verliefen.

Die Aufhängestränge des Enddarmes verlaufen von dem letzten Teil des Enddarmes, also vom Rectum zur Körperwand. Besonders starke Stränge gehen von den Radien aus. In diese letzteren treten Fasern aus den Längsmuskeln der Körperwand ein. Die Suspensorien des Rectums sind meist stärker als die des Oesophagus, gleichen ihnen aber in histologischer Beziehung. Auch hier geht das Bindegewebe in die innere Bindegewebslage der Darmwand über. Auch LUDWIG (1889—92) hat aus der Angabe HAMANN'S (1883, 1), nach welcher die Ringmuskelschicht des Darmes sich in die der Suspensorien fortsetzt, den Schluß gezogen, daß die Bindegewebsachse der Aufhängestränge des Enddarmes von der inneren Bindegewebslage des Darmes ausgehen muß.

Die Funktion der Suspensorien von Schlund und Rectum besteht

natürlich (vgl. z. B. GEROULD 1896) in der Vergrößerung des Darmlumens, also in der Entgegenwirkung gegen die Muskulatur des Verdauungsrohres.

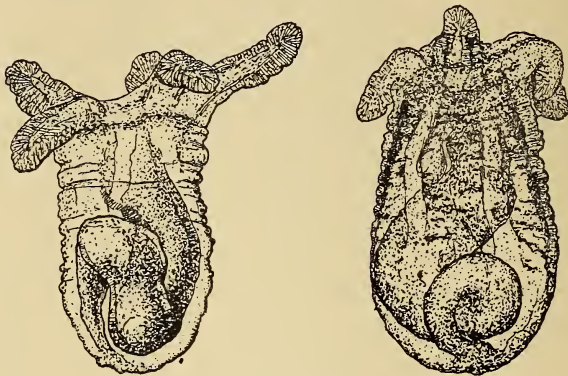
Mesenterium. Das Mesenterium zeigt in bezug auf die histologische Zusammensetzung große Übereinstimmung mit den soeben besprochenen Suspensorien: es wird aus einer inneren Bindegewebslamelle, aus Muskelfasern und Cölomepithel auf jeder Seite gebildet. Die Bindegewebschicht steht mit derjenigen der Haut und der bei *Rhabdomolgus* einfachen Bindegewebslage der Darmwand in Verbindung. Nach HAMANN (1883, 1) ist es bei andern Arten vorn die äußere, hinten aber die innere Bindegewebslage, die in das Mesenterium übergeht — ein Beweis für die oben von uns vertretene Ansicht, daß äußere und innere Bindegewebschicht keine gesonderten Bildungen sind, sondern wie bei *Rhabdomolgus* ursprünglich eine Schicht bildeten, die erst sekundär durch die Lage der Muskulatur geteilt wird.

Die Muskulatur des Mesenteriums besteht jederseits aus Fasern, die senkrecht auf den Darm zulaufen und in dessen Muskelschicht, besonders in die Ringmuskulatur übergehen. Außer diesen senkrecht zur Längsachse verlaufenden Fasern findet man jedoch auch — wie HAMANN (1884) für *Synapta digitata* angibt — kräftige Muskelfasern, die auf Querschnitten quergetroffen sind. Bei *Caudina arenata* verlaufen die Muskelfasern nach GEROULD (1896) in verschiedenen Richtungen.

H. LUDWIG (1889—92) hat nachgewiesen, daß das Mesenterium den Darm auf seinen Windungen durch entsprechende Verschiebung der Ansatzlinien an der Körperwand nicht nur begleitet, sondern daß diese Wanderung des Mesenteriums durch den linken dorsalen und ventralen in den rechten ventralen Interradius ein viel konstanteres Merkmal ist, als die Drehung und erst recht als die Schlingenbildung des Darmrohres. So gelang es z. B., nachzuweisen, daß eine Reihe von Synaptiden, denen ein gerader Verlauf des Darmes zugeschrieben wurde, doch in dem Verlauf des Mesenteriums unverkennbare Spuren der normalen Darmdrehung aufweisen. Danach mußte die Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnen, daß alle Holothurien, einschließlich der wenigen scheinbar abweichenden Synaptiden, die normale Rechtsdrehung des Darmes aufweisen. Nur die bestimmte Angabe von SEMPER (1868, S. 14), nach welcher der Darm der *Synapta recta* von vorn bis hinten in demselben dorsalen Interradius aufgehängt ist, ließe sich mit dieser Annahme nicht vereinigen. Nun finde ich bei *Rhabdomolgus* genau dieselben Verhältnisse wie bei der eben erwähnten Art. Das Mesenterium läuft als ein zuweilen durchlochstes Blatt von seinem

Anfang am Steinkanal bis zu seinem Ende in der Nähe des Rectums genau in der Mitte des dorsalen Interradius. Daß der Darm dabei ebenfalls die gewöhnliche Schlingenbildung nicht — oder nur zufällig durch Kontraktion der Körperwand — aufweist, braucht somit kaum bemerkt zu werden.

Diese Abweichungen bilden jedoch nur scheinbar einen Durchbruch der von LUDWIG erkannten Allgemeinheit und Bedeutung jener Regel; die für ein Echinoderm ungewöhnliche Verlängerung des Körpers, die wir bei den Synaptiden wahrnehmen, scheint uns ein sekundäres Merkmal zu sein. Diese Verlängerung war es nun, die die Streckung der Darmschlingen bei vielen Arten mit sich brachte; es muß also die bei



Textfig. 6.

Zwei junge Fünftentakelstadien, die noch die später verschwindende Darmwindung aufweisen.
Vergr. 70. ZEISS, Apochr. 16. Komp.-Oc. 4.

Synaptiden mit geradem Darm zuweilen erhaltene Wanderung des Mesenteriums als ein Zeugnis für die Vergangenheit jener Tierformen angesehen werden; ein Zeugnis, das beweist, daß die Synaptiden Holothurien darstellen, die die normale Darmwindung häufig rückgebildet haben. Muß es nun nach dieser Anschauung wundernehmen, daß wir Formen finden, die in bezug auf den Verlust der ursprünglichen Gestalt des Darmes noch weiter gegangen sind?

Legt schon eine solche Überlegung die Auffassung nahe, daß auch *Rhabdomolqus* in dieser Hinsicht nur einen extremen Fall darstellt, der durch mannigfache Übergänge mit dem normalen Verhalten verbunden ist, so kann man sich durch Untersuchung junger Tiere derselben Art leicht überzeugen, daß diese noch die gewöhnliche Darmwindung besitzen (Textfig. 6). Durch dieses vorübergehende Auftreten einer

morphologischen Eigentümlichkeit, die bei fast allen andern Holothurien bestehen bleibt, wird aber bewiesen, daß jenes gänzliche Fehlen der Darmwindung bei ausgewachsenen Tieren unsrer Art ein Extrem darstellt, das nicht ursprünglich ist, sondern durch Rückbildung erklärt werden muß.

VI. Blutgefäßsystem.

Wie HAMANN (1883 u. 1884) gezeigt hat, sind die Blutgefäße der Holothurien epithellose Spalträume des Bindegewebes. Alle neueren Beobachter haben an den von ihnen untersuchten Arten diese Tatsache bestätigt. Auch für *Rhabdomolgus* trifft dieselbe zu; mag auch z. B. im Dünndarm die Bindegewebsschicht noch so dünn sein (Taf. XXXII, Fig. 5) und somit der Anschein entstehen, als ob die Blutflüssigkeit unmittelbar zwischen Innen- und Cölomepithel vorhanden wäre, so gelingt es doch, bei Anwendung starker Bindegewebsfärbungen (Dahlia) nachzuweisen, daß das Lumen der Blutgefäße überall von einer dünnen Bindegewebslamelle ausgekleidet ist. Trotzdem mithin die Blutgefäße nichts andres darstellen als Lücken des Bindegewebes, so scheint mir doch Grund genug vorhanden zu sein, um sie von andern Bindegewebsspaltäumen zu trennen (vgl. CUÉNOT 1891 kontra HÉROUARD 1890 u. DELAGE u. HÉROUARD 1903).

Das Blutgefäßsystem der Synaptiden ist sehr einfach im Vergleich mit dem der Actinopoden. Selbst die Existenz eines Blutgefäßringes war lange zweifelhaft, da dieselbe von HAMANN (1884) behauptet, dagegen von CUÉNOT (1891) bestritten wurde. CLARK (1898) entdeckte einen Blutgefäßring und Blutkanäle nach den Tentakeln, und auch meine Befunde an *Rhabdomolgus* sprechen für HAMANN.

Am Ringkanal, und zwar an seiner unteren (= inneren) Seite erkennt man nämlich eine feine, mit Gerinnsel und Blutzellen gefüllte Spalte, die besonders an der Stelle auffällt, wo der Steinkanal entspringt. Auch der Steinkanal scheint, wenigstens in seinem proximalen Teil, eine Blutlacune zu besitzen (Taf. XXXV, Fig. 35), was deshalb von Interesse ist, weil in der Literatur diesbezügliche Angaben nur von SEMPER (1868) und DANIELSEN und KOREN (1882) vorliegen, und weil dieses Gefäß des Steinkanals als ein Rudiment der Axiallacune angesehen werden könnte.

Von der Stelle, wo der Steinkanal in den Wassergefäßring einmündet, nimmt auch — wie CUÉNOT (1891) mit Recht bemerkt — das mesenteriale Blutgefäß seinen Ursprung. Dabei läßt sich bei unsrer Art der von HAMANN (1884) vermißte Zusammenhang mit dem Ringkanal des Blutgefäßsystems wie bei *Synapta vivipara* (CLARK 1898)

deutlich nachweisen. Ein Anzeichen dafür, daß in diesem obersten Teil der mesenterialen Blutlacune die Stelle gegeben sei, an der die Blutzellen gebildet würden (CUÉNOT, l. c.), liegt bei unsrer Art nicht vor.

Von seiner Ursprungsstelle läuft das dorsale Blutgefäß — in ziemlicher Entfernung vom Darm — mitten zwischen den beiden Blättern des dorsalen Mesenteriums nach hinten der Geschlechtsbasis zu. Dort kommuniziert die mesenteriale Lacune unmittelbar mit der Blutlacune der Geschlechtsbasis. Eine längere besondere Verbindung, ein problematischer Kanal, fehlt also den Synaptiden wie den Aspidochiroten (s. das Schema CUÉNOTS 1891, Taf. XXVIII, Fig. 52). Die Genitallacune bildet ein System von Spalträumen in der Bindegewebsschicht des Genitalschlauches. Bei etwas geschrumpften Exemplaren sind diese Verhältnisse besonders deutlich; es hat sich bei diesen Cölomepithel, Muskulatur und eine dünne Bindegewebslage von dem Innenepithel und seinem Bindegewebsüberzug gelöst, und der Zwischenraum wird dann in ähnlicher Weise mit Blutflüssigkeit ausgefüllt, wie CUÉNOT das von *Synapta inhaerens* als normal angegeben hat (vgl. 1891, Taf. XXVIII, Fig. 52 und Taf. XXX, Fig. 77). CLARK (1898) vermißte in dem Genitalgefäß den charakteristisch granulierten Inhalt der Blutlacunen, was ihn in bezug auf die Richtigkeit der Deutung als Blutgefäß zweifelhaft macht; bei *Rhabdomolgus* ist das Blutgerinnsel an jener Stelle jedoch unverkennbar vorhanden.

Von der Geschlechtsbasis wendet sich nun das dorsale Blutgefäß unter Verringerung seines Durchmessers dem Darm zu (Taf. XXXIV, Fig. 30). Nach seiner Kommunikation mit der Genitalblutlacune verläuft dasselbe jedoch nicht mehr mitten im Mesenterium, sondern bildet eine Aussackung desselben an der linken Seite, eine Eigentümlichkeit der Lage, die von dort an während des ganzen weiteren Verlaufes beibehalten wird. Diese auffallende Tatsache, auf die zuerst SEMPER (1868) und später LUDWIG (1889—92) nachdrücklich hingewiesen hat, entbehrt leider noch immer einer Erklärung.

In seinem schrägen Verlauf vom Genitalschlauch erreicht das Mesenterialgefäß den Darm etwa am Anfang des Magens; es ist hier entschieden enger, als in der Nähe der Geschlechtsbasis, nimmt dann aber nach hinten an Weite bedeutend zu, um sich jenseits der Mitte wieder zu verengern und an der Grenze des resorbierenden Teiles vom Enddarm blind zu endigen. Bei vielen andern Arten hört das dorsale Blutgefäß schon am Hinterende des Dünndarmes auf (z. B. bei *Synapta digitata*, HAMANN 1884).

Mit dem gegenüberliegenden ventralen Darmgefäß ist das dorsale

durch das Gefäßnetz in der Wand von Dünndarm und Magen verbunden. Diese ausgedehnten Lacunen trennen das Cölomepithel fast vollkommen von dem Innenepithel, indem die Verbindung nur durch allerdings zahlreiche Bindegewebsbrücken hergestellt wird (Taf. XXXII, Fig. 5 u. Taf. XXXV, Fig. 31). Hinten endigen die beiden Hauptdarmgefäße an gegenüberliegenden Stellen, und auch vorn verlassen die beiden den Darm an der Grenze von Magen und Oesophagus in gleicher Höhe. Das ventrale Gefäß wendet sich — ebenfalls unter Vergrößerung des Durchmessers — schräg nach außen, und zwar verläuft dasselbe hier in der Fortsetzung des dorsalen Mesenteriums auf der gegenüberliegenden Seite des Darmes, die sich zwischen Oesophagus und dem Stiel der POLischen Blase ausspannt. An dieser Stelle fällt die Wand des anti-mesenterialen Gefäßes durch ihre Dicke (10μ !) auf, die in der Hauptsache durch kräftige Längsmuskelfasern herbeigeführt wird. Weiter nach vorn erreicht das ventrale Blutgefäß den Stiel der POLischen Blase an seinem oberen Ende, also dort, wo sich derselbe, wie wir später sehen werden, in zwei Kanäle spaltet. Ob die Blutlacune hier schließt, oder ob bei unsrer Art eine Verbindung vom Ringgefäß zur POLischen Blase, wie sie von TIEDEMANN (1816) und DANIELSEN und KOREN (1882) erwähnt worden, existiert, konnte ich nicht entscheiden.

Beide Darmgefäße liegen wie bei andern kleinen Synaptiden dem Verdauungsrohr eng an, gleichwohl sind sie von den Bluträumen der Darmwand durch Bindegewebslamellen getrennt, die nur von Zeit zu Zeit durchbrochen sind. Beide stimmen ferner darin überein, daß sie (wie bei *Synapta digitata* und andern Arten: HAMANN 1884) einfache ungeteilte Röhren darstellen. In histologischer Beziehung sind das dorsale und das ventrale Blutgefäß dagegen merkwürdigerweise sehr verschieden. Letzteres hat viel dickere Wandungen (bis 10μ) und eine Längsmuskulatur, die aus sehr kräftigen Fibrillen besteht ($2-3 \mu$), wogegen die mesenteriale Blutlacune ganz dünne Wandungen besitzt und der Muskeln ganz zu entbehren scheint. Ob das ventrale Gefäß neben seinen Längsmuskelfasern auch eine dünne Ringmuskellage besitzt, konnte ich nicht mit Gewißheit feststellen. Die Längsmuskulatur ist am Anfang des Magens, wo die Blutgefäße überhaupt sehr eng sind, am schwächsten; vor und hinter dem Magen aber sehr kräftig ausgebildet.

Diese von den Angaben andrer Forscher abweichenden Befunde über die Muskulatur der Blutgefäße bei *Rhabdomolgus* bestätigen, daß diese histologischen Daten außerordentlich schwanken. Man braucht nur die Zusammenstellung von LUDWIG (1889—92, S. 208 u. 212)

anzusehen, um zu erkennen, daß in dieser Beziehung das Bekanntwerden neuer wiederum abweichender Verhältnisse nicht wundernehmen kann.

Von dem Blutgefäßring verlaufen nach oben, und zwar an der Innenseite der Fühlerkanäle, deutliche Blutlacunen, die sich bis zu den Semilunarklappen hin verfolgen lassen. Da diese Blutgefäße zu den Fühlern nunmehr schon von drei Arten (*Synapta digitata*, HAMANN 1884, *Synapta vivipara*, CLARK 1898, und *Rhabdomolqus*) nachgewiesen sind, so wird es wahrscheinlich (obgleich sie CUÉNOT bei *Synapta inhaerens* nicht auffand), daß dieselben ein allgemeines Merkmal der Synaptiden und überhaupt der Holothurien darstellen.

Radiäre Blutgefäße sind bisher bei Synaptiden noch niemals wahrgenommen worden. Ich habe zwar zwischen Nerv und Ringmuskulatur einen feinen radiären Gewebsstrang aufgefunden, glaube denselben aber aus später zu erörternden Gründen dem Wassergefäßsystem zurechnen zu müssen.

Die Inhaltsflüssigkeit der Bluträume stimmt insofern mit der des Wassergefäßsystems überein, als beide zahlreiche Wanderzellen enthalten, und zwar in der Hauptsache unbeladene Wanderzellen und Fresszellen. Diese Übereinstimmung ist vielfach als ein Grund für das Vorhandensein einer offenen Verbindung beider Hohlraumssysteme angeführt worden (z. B. von VOGT und JUNG 1887). Bei *Rhabdomolqus* beweist jedoch die Verschiedenheit der Flüssigkeit selbst das gerade Gegenteil; denn in den Bluträumen gerinnt dieselbe nach der Konservierung sehr stark, wogegen sie im Wassergefäßsystem auch an Schnitten kaum zu sehen ist. Das Vorhandensein derselben Wanderzellen in beiden Systemen bedarf aber, wie LUDWIG (1889—92) mit Recht hervorhebt, bei Berücksichtigung der Eigenschaften dieser Zellen keiner besonderen Erklärung durch Annahme einer offenen Verbindung. Zudem hat HÉROUARD (1890) bewiesen, daß das Wassergefäßsystem wie die Leibeshöhle besondere runde Öffnungen zum Eintreten der Wanderzellen besitzt.

VII. Geschlechtsorgane.

Schon KEFERSTEIN (1863) hatte bemerkt, daß *Rhabdomolqus ruber* nur einen einzigen unverzweigten Genitalschlauch besitzt. Die Länge und Dicke desselben variiert außerordentlich; man findet Exemplare, an denen derselbe bedeutend kürzer ist als die POLISCHE Blase, und andererseits lehrte schon KEFERSTEINS Abbildung, daß im Zustand voller Geschlechtsreife der Eischlauch bis ins hintere Körperdrittel reichen kann. Besonderes Interesse bietet der Genitalschlauch dadurch, daß

derselbe immer auf der rechten Seite des dorsalen Mesenteriums hängt; denn bei den übrigen Holothurien, die nur an einer Seite des Mesenteriums Geschlechtsschläuche entwickeln, ist es immer gerade umgekehrt die linke Seite der Leibeshöhle, welche dieselben beherbergt.

Die Geschlechtsbasis von *Rhabdomolgus* ist nur dadurch kenntlich, daß an derselben der Genitalschlauch in das Mesenterium eintritt und das Blutgefäß aufnimmt. Die Dicke des Schlauches beträgt an dieser Stelle etwa 100—130 μ . Von hier aus verengt sich derselbe bis zu einem Durchmesser von etwa 35 μ (und einem Lumen von 13 μ) und läuft in einer Querschnittsebene des Tieres der Genitalöffnung zu. Der Genitalgang und seine genau dorsale Ausmündung wurden von KEFERSTEIN übersehen und zuerst von LUDWIG (1905) aufgefunden. Wie bei allen Synaptiden liegt die Geschlechtsöffnung, wie die wenig davon entfernte Geschlechtsbasis, dicht hinter dem Fühlerkranz; bei unsrer Art in einer Entfernung von etwa 0,2 mm.

Histologisch betrachtet, lassen sich an dem Geschlechtsschlauch von *Rhabdomolgus ruber* wie bei allen übrigen Holothurien vier Schichten unterscheiden: das äußere Epithel, die Muskellage, das Bindegewebe (mit der Blutlacune) und das innere Keimepithel. Das äußere Epithel, das bei verschiedenen Arten und Gruppen der Holothurien große Verschiedenheiten aufweist, setzt sich bei *Rhabdomolgus* (wie auch z. B. bei *Synapta digitata*, HAMANN 1884, und *Caudina arenata*, GEROULD 1896) aus flachen Epithelzellen zusammen; indessen kann sich die Gestalt derselben bei Kontraktion der Muskulatur erheblich ändern.

Unmittelbar in Kontakt mit dem Cölomepithel steht die Muskelschicht, deren Längsfasern nach HAMANN (1884) zu Epithelmuskelzellen gehören. Wir hatten schon Gelegenheit, zu erwähnen, daß bei *Rhabdomolgus* die Verbindung der Muskulatur mit dem Epithel, dem dieselbe ihre Entstehung verdankt, auch an andern Stellen erhalten bleibt. An den Genitalschläuchen scheint jedoch bei fast allen Holothurien eine Trennung der Muskulatur vom Cölomepithel durch Bindegewebe nicht aufzutreten; nur *Trochostoma thomsonii* (DANIELSSEN und KOREN 1882) und *Caudina arenata* (GEROULD 1896) scheinen hier eine Ausnahme zu machen.

Die Muskelschicht des Genitalschlauches von *Rhabdomolgus* besteht, wie es scheint, nur aus isoliert verlaufenden Längsmuskelfasern, wenigstens habe ich niemals mit Bestimmtheit Ringmuskelfasern nachweisen können. Auch *Synapta vivipara* (CLARK 1896) zeigt lediglich längsverlaufende Fasern, und *S. Girardii* Pourtalès besitzt innerhalb der Längsmuskulatur nur vereinzelte Ringmuskelfibrillen. Bei den

übrigen Holothurien scheint dagegen die Ringmuskulatur häufiger vorzukommen; oft genug treten bekanntlich auch beide Lagen gemeinsam auf (s. LUDWIG 1889—1892).

Das Bindegewebe bildet bei *Rhabdomolpus* (besonders bei den männlichen Schläuchen) zwei fast ganz getrennte dünne Lagen, zwischen denen sich die große Blutlacune befindet. In dieser Blutlacune, wie auch im äußeren Epithel findet man bei offenbar entleerten oder untätigen Geschlechtsschläuchen häufig Excretionswanderzellen, was jedoch noch nicht berechtigt, die RUSOSCHE Annahme (1900) einer excretorischen Funktion der ruhenden Genitalorgane auf *Rhabdomolpus* zu übertragen.

Das innere Epithel weist im Ausführungsgang und in dem eigentlichen Eischlauch ganz verschiedene Charaktere auf. Dort ist es ein wimperndes Cylinderepithel mit tief färbbaren Kernen, hier dagegen entstehen in ihm die Geschlechtsprodukte. Gerade an der Stelle, wo der dorsale Blutgefäßstamm mit der Lacune des Geschlechtsschlauches zusammenhängt, treten die ersten Zellen auf, die sich durch ihren (7,5 μ) großen Kern als Geschlechtszellen zu erkennen geben. Das Chromatin derselben ist in ganz gleichen, fast isolierten Stücken an der Peripherie der Kerne verteilt. Dann finden lebhafte Zellteilungen statt, deren Produkte schon als junge Eier oder Spermatozoen differenziert sind.

Es würde für unsern Zweck zu weit führen, wenn wir hier eine Darstellung der Ei- und Samenbildung geben wollten. Unter Berücksichtigung der feineren Kernveränderungen und bei einem genauen Vergleich derselben mit den bei andern Tiergruppen so genau bekannten Vorgängen bietet eine solche Betrachtung reichlich Stoff zu einer gesonderten Untersuchung.

Nur bezüglich der Entstehung der Eier möchte ich auf einige Punkte hinweisen. Die Eibildung bei den Actinopoden und Paractinopoden scheint sich in charakteristischer Weise dadurch zu unterscheiden, daß die ersteren einen Eifollikel und eine radiär gestreifte, von einer Micropyle durchbrochene Hülle aufweisen, die den Synaptiden fehlen. Der Mangel der erwähnten Bildungen ist von *Synapta inhaerens* (CUÉNOT 1891, C. SCHNEIDER 1902) und *Synapta digitata* (HAMANN 1884) bestätigt, und ähnlich liegen die Dinge bei *Synapta vivipara* (CLARK 1898). Auch bei *Rhabdomolpus* kann von einer eigentlichen Follikelbildung keine Rede sein; mit zunehmendem Alter werden die Eizellen nur von einer dünnen Bindegewebslamelle, die sich zwischen dieselben von außen her einschiebt, eingehüllt. Die innere Seite der Eier bleibt jedoch immer, wenigstens zum Teil, frei. Man kann diese teilweise Umhüllung von Bindegewebe als einen Zustand ansehen, der dem vollständigen

Einwandern ins Bindegewebe, das HAMANN (1884) annimmt, verwandt ist. Die Eier wenden auf diese Weise jedenfalls der Blutlacune eine große Fläche zu, können reichlich Nahrung aufnehmen und Reservestoffe bilden.

An jungen, oder gerade nur kleine Eier enthaltenden Schläuchen kann man feststellen, daß die eigentliche Bildung der Geschlechtszellen dicht hinter der Genitalbasis stattfindet, wogegen das hintere Ende des Schlauches fast nur reifere Eier enthält (Taf. XXXIV, Fig. 30). Der Ansicht SELENKAS (1867), der annahm, die Entwicklung der Eier ginge nur von den Enden der Geschlechtsschläuche aus, ist schon HAMANN (1883, 1) mit Recht entgegengetreten. Auf dem Höhepunkt der Geschlechtsperiode scheinen auch bei *Rhabdomolgus* zwischen den großen Eiern im hinteren Teile des Eischlauches Neubildungen von Eiern stattzufinden.

Die Vergrößerung der Eizellen betrifft sowohl den Kern wie das Plasma. Das Chromatingerüst des ersteren wird bei der Vergrößerung des Keimbläschens immer feiner und besteht endlich nur noch aus einer Unmenge kleiner Körner, die über das Lininnetz verteilt sind (Taf. XXXIV, Fig. 30). Gleichzeitig nimmt der Keimfleck, der in den Anfangsstadien bei den komplizierten Vorgängen im Kern ganz fehlte, an Größe zu. Zuerst ist er scheibenförmig und liegt an der Kernwand; später wird er rund und nimmt eine mehr centrale Lage ein. Der Nucleolus zeigt auf Schnitten immer Vacuolen, und verhält sich in bezug auf seine Färbbarkeit ähnlich wie die früher besprochenen degenerierten Kerne der Freßzellen. Die Vacuolen des Keimflecks wurden schon von CUÉNOT (1891, läßt dieselben austreten! [bourgeonner]), GEROULD (1896) und C. SCHNEIDER (1902) u. a. beobachtet.

Der Kern ist gegen das umgebende Plasma durch eine starke, leicht färbbare Kernmembran abgeschlossen. Nachdem die Plasmamenge zunächst eine Zeitlang größer geworden ist, ohne daß diese Volumzunahme auf Rechnung besonderer Einschlüsse zu setzen wäre, tritt bei etwa 45μ großen Eiern (mit einem Keimbläschen von 25μ Durchmesser) eine lebhaftere Dotterbildung ein. Dieser Reservestoff wird in runden Kügelchen (oder Brocken) gleichmäßig in das Plasma abgeondert. Bei den größten Eiern, die einen Durchmesser von etwa 250μ , ein Keimbläschen von 82 und einen Keimfleck von 17μ besitzen und etwa doppelt so groß als die der *Synapta digitata* sind (vgl. HAMANN 1884), scheinen jedoch die stark färbbaren Dotterkörner (Eisenhämatoxylin) aus dem Plasma fast ganz verschwunden, nur in der Randzone desselben trifft man dieselben dicht gedrängt und in großer Zahl an.

Die Spermatozoen zeigen bei *Rhabdomolgus ruber* nichts Bemerkenswertes. Ihr Kopfstück hat einen Durchmesser von etwa $2,5 \mu$, ist also nicht unbedeutend kleiner als das Kopfstück der Samenzellen von *Caudina*, das $3,6 \mu$ dick ist.

H. LUDWIG hat in seiner vorläufigen Mitteilung über *Rhabdomolgus* die Vermutung ausgesprochen, daß diese Art nicht zwitterig, sondern getrenntgeschlechtlich sei. In der Tat trifft man in den Eierschläuchen während jedes beliebigen Stadiums der Eibildung niemals Spermatozoen an. Und andererseits fehlen in den Hoden auch die Eier. Leider kann ich diese letztere Behauptung nicht entfernt mit der Sicherheit aussprechen, wie die vorhergehende; denn die männlichen Exemplare von *Rhabdomolgus* sind so selten, daß ich nur wenige unter den von mir geschnittenen Stücken angetroffen habe. Bei einem Exemplar habe ich jedoch auch im Hodenschlauch einige große Zellen mit dickem Kern und Nucleolus angetroffen, und ich bin nicht ganz sicher, ob diese als Spermatogonien aufgefaßt werden müssen. Sollten dieselben dagegen junge Eier darstellen, so wäre man zu der Annahme gezwungen, daß der Gonochorismus unsrer Art kein ganz scharfer wäre.

Die Tatsache, daß fast alle andern Paractinopodengattungen außer *Synapta* getrenntgeschlechtliche Formen aufweisen, und der Umstand, daß auch die einfachste Synaptide, nämlich *Rhabdomolgus*, gonochoristisch ist, scheint mir dafür zu sprechen, daß die Zwitterigkeit der *Synapta*- und *Chiridota*-Arten, die ja ohnehin nicht zur Selbstbefruchtung führen kann (CUÉNOT 1891), eine sekundär erworbene ist, die sich aus der Getrenntgeschlechtlichkeit der Vorfahren entwickelt hat (gegen HAMANN 1884).

Ich muß noch mit einigen Worten auf die oben erwähnte Seltenheit der ♂ von *Rhabdomolgus* zurückkommen. Zunächst wäre hier die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß eine Umwandlung der Geschlechter ineinander stattfände und hierdurch das zeitweilige Fehlen der männlichen Individuen verständlich würde. CUÉNOT (1891) hat darauf hingewiesen, daß die an einem Ort gesammelten Exemplare von *Synapta inhaerens* genau dasselbe Stadium der Geschlechtsreife aufwiesen, und daß man somit zuweilen nur Tiere mit Eiern auffände. Bei *Rhabdomolgus* ist es jedoch ausgeschlossen, daß ich durch derartige Verhältnisse getäuscht worden bin; denn ich habe häufig ganz geschlechtsreife Weibchen dicht neben solchen gefunden, deren Eier noch ganz klein und dotterfrei waren. Es bleibt also nichts übrig, als anzunehmen, daß die Weibchen von *Rhabdomolgus* in außerordentlicher Mehrheit

auftreten. Übrigens hat SELENKA schon im Jahre 1867 auf die Seltenheit der Männchen bei den Holothurien hingewiesen.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane ist in neuerer Zeit vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Dabei hat sich von den Vermutungen SEMONS (1888) nur bestätigt, daß die Genitalzellen vom Cölomepithel abzuleiten sind. RUSSO (1896 u. 1902) und CLARK (1898) haben — der erstere an Actinopoden, der letztere an *Synapta vivipara* — mit voller Sicherheit nachweisen können, daß die Keimzellen vom Cölomepithel aus gebildet werden. Sie vermehren sich schnell, trennen sich vom Epithel und bilden alsdann einen Zellhaufen, der zwischen den beiden Blättern des dorsalen Mesenteriums liegt. Mit dieser Entstehungsweise lassen sich auch die Beobachtungen in Einklang bringen, die HÉROUARD (1890), MORTENSEN (1894) und andere schon früher an andern Arten gemacht hatten. Bei *Rhabdomolgus* entsteht die erste Anlage der Geschlechtsorgane wie bei *Synapta vivipara* sehr früh bei jungen Fünftentakelstadien. Es entsteht hier an der rechten, also dem Steinkanal gegenüberliegenden Seite des dorsalen Mesenteriums ein Zellklumpen, der sich in das Mesenchym einschiebt und die Cölomblätter auseinander treibt. Die Größe und Struktur der Kerne läßt schon jetzt die spätere Aufgabe dieser Zellen erkennen. Weiterhin tritt dann, wie gleichfalls von andern Arten schon bekannt ist [vgl. HÉROUARD (1890), MORTENSEN (1894), CLARK (1898) und RUSSO (l. c.)], in dem Zellhaufen ein Spaltraum auf, der durch die Keimzellen wie von einem unregelmäßigen Epithel begrenzt wird. Durch das weitere Wachstum des (gebildeten) Innenepithels wird dann — etwa gleichzeitig mit der Vermehrung der Fühler — die Cölomlamelle ausgebuchtet, so daß auch äußerlich der junge Genitalschlauch am Mesenterium hervortritt. Am spätesten wird bei *Rhabdomolgus* wie bei andern Arten (*Cucumaria glacialis*, MORTENSEN 1894, *Synapta vivipara*, CLARK 1898) der Ausführungsgang gebildet. An Achttentakelstadien vermißt man denselben noch völlig. Er tritt erst auf, wenn das junge Tier seine sämtlichen zehn Fühler besitzt und anfängt geschlechtsreif zu werden.

Nach CLARK (1898) geschieht die Bildung der Genitalzellen vom rechten Blatt des Cöloms am Mesenterium aus. Trotzdem entwickeln sich jedoch Geschlechtsschläuche nach beiden Seiten, doch so, daß man noch lange erkennen kann, daß die rechte Seite in der Entwicklung voraus ist. Da auch bei *Rhabdomolgus* die Bildung der Geschlechtszellen von der rechten Seite ausgeht und auch nur ein Schlauch beim ausgewachsenen Tier vorhanden ist, so läge es nahe, anzunehmen, daß ursprünglich bei den Holothurien nur ein rechter Geschlechtsschlauch

angelegt wurde, dem dann erst späterhin im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ein linker folgte. Bei genauerer Betrachtung erweist sich jedoch diese Annahme als unhaltbar. Aus den Angaben und Figuren von Russo (1896 u. 1902) geht nämlich hervor, daß bei *Holothuria* die Urogenitalzellen vom linken Enterocölblatt des Mesenteriums abstammen. Bei dieser Gattung könnte das vielleicht sekundär sein und mit dem einseitigen Auftreten der Genitalschläuche zusammenhängen. Indessen finden wir dieselben ontogenetischen Verhältnisse bei *Phyllophorus urna*, einer Art, bei der ähnliche Beziehungen zum Habitus der Geschlechtsorgane beim alten Tier nicht maßgebend gewesen sein können.

Müssen wir daher die Frage nach der ursprünglich einseitigen oder zweiseitigen Abstammung der Genitalzellen dahingestellt sein lassen, so glaube ich doch das ursprünglich paarige Auftreten der Genitalschläuche als sicher annehmen zu können. Dagegen könnte von einem Standpunkt, nach welchem *Rhabdomolgus* als Stammform der Holothurien angesehen würde, erwidert werden, daß gerade diese einfachste Form auch in bezug auf die ursprüngliche Gestalt der Genitalorgane einen richtigen Fingerzeig an die Hand gäbe. Eine solche Auffassung wird aber durch die Tatsachen der Entwicklungsgeschichte unwahrscheinlich gemacht; denn eine Betrachtung von Fig. 30 (Taf. XXXIV), die die Genitalanlage eines jungen Tieres mit acht Tentakeln wiedergibt, lehrt, daß bei diesem Stadium nicht nur ein rechter, sondern auch ein linker, wenn auch kleinerer Genitalschlauch vorhanden ist. Es muß also angenommen werden, daß auch *Rhabdomolgus* ursprünglich zwei Genitalschläuche besessen hat und die Einfachheit seiner ausgebildeten Geschlechtsorgane einer sekundären Rückbildung verdankt.

VIII. Leibeshöhle, Muskulatur der Körperwand und contractile Rosetten.

Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle der Synaptiden besteht aus nur zwei Teilen. Außer dem großen Hauptraum, der vom Mesenterium durchzogen wird, ist nur der Schlundsinus vorhanden. Bei *Rhabdomolgus* ist der Oesophagealsinus nur sehr unvollkommen von der allgemeinen Leibeshöhle abgetrennt; sowohl zwischen den Fühlerkanälen als auch zwischen Ringkanal und Oesophagus sind zahlreiche Lücken vorhanden. ¹

Die ganze Leibeshöhle ist innen von einem Plattenepithel ausgekleidet. Auch hier ist jedoch, wie wir schon von andern Stellen

erwähnten (und wie auch HAMANN für *Cucumaria cucumis* angibt 1883, 1), die Form dieser Epithelzellen von dem Kontraktionszustand der Muskulatur abhängig. Wimpern habe ich auf denselben niemals nachweisen können. Obgleich nun auch bei einigen Synaptiden die Bewimperung der Mesenterien zu fehlen scheint, so bin ich doch zweifelhaft, ob eine genaue Untersuchung des lebenden Gewebes nicht auch bei *Rhabdomoligus* das Vorhandensein von Wimpern ergeben würde.

LUDWIG (1889—92) hat die Frage aufgeworfen, ob sich nicht vielleicht in unmittelbarer Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel eine Bindegewebsschicht nachweisen ließe, die mit dem Epithel zusammen als Peritoneum bezeichnet werden könnte. Dafür spricht die Angabe von DANIELSSEN und KOREN (1882), die eine derartige Bindegewebslage in der Körperwand antrafen. Auch die äußere Bindegewebsschicht des Darmes ließe sich, wie LUDWIG gleichfalls ausführt, zu dem visceralen Blatte dieses Peritoneums rechnen.

Bei Gelegenheit unsrer Erörterungen über die Muskulatur und die Bindegewebsschicht des Darmes haben wir bereits dargetan, daß das Auftreten einer solchen Schicht abhängt von der Trennung der Muskulatur von dem Epithel, dem dieselbe ihre Entstehung verdankt. Wo diese Muskulatur, wie bei *Rhabdomoligus*, fast überall in Zusammenhang bleibt mit ihrer Matrix — wenn wir so sagen dürfen —, da fehlt auch jede Spur einer peritonealen Bindegewebslage.

Muskulatur der Körperwand.

Aus dem soeben Bemerkten geht hervor, daß der unmittelbare Kontakt von Muskulatur und Cölomepithel im allgemeinen erhalten ist. Bei der Ringmuskellage ist dieser Verband ein so inniger, daß man die Muskelfasern auf Längsschnitten deutlich in die Cölomepithelzellen eingedrückt sieht (Taf. XXXIV, Fig. 22). Wie bei allen Synaptiden, so ist auch bei *Rhabdomoligus* die Quermuskulatur als Ringmuscularis ausgebildet. Ihre durchaus parallelen Fasern liegen niemals übereinander, sondern bilden nur eine einfache Schicht. HAMANN (1883, 2) hat darauf hingewiesen, daß die Quermuskulatur von *Synapta* unterhalb der Längsmuskeln starke Querfalten bildet, wodurch auf Längsschnitten das Vorhandensein einer breiten besonderen Gewebslage zwischen Radialmuskel und Nerv vorgetäuscht wird. Diese Eigentümlichkeit ist auch bei *Rhabdomoligus* zu beobachten, nur daß bei dieser Art die Wülste der Ringmuscularis bei weitem nicht so hoch werden und keine so weitgehende Trennung bedingen, wie das bei *Synapta digitata* der Fall zu sein scheint (vgl. HAMANN, Fig. 26).

Die fünf Längsmuskeln sind bei *Rhabdomolgus*, wie bei den Synaptiden überhaupt, einfach. Ihre Gestalt wechselt in hohem Maße, je nach dem Zustand der Kontraktion. Auf Querschnitten erkennt man, daß ein Radialmuskel innen von einer dicken Lage Cölomepithel überkleidet ist (Taf. XXXIV, Fig. 28). Unter dieser folgt eine dünne Bindegewebsschicht, die mit der gegenüberliegenden Lamelle des Bindegewebes durch zahlreiche Blätter verbunden ist. An diesen Bindegewebsblättern, die sich in unregelmäßiger Weise durch das Muskelbündel hindurchziehen, sind die Fasern befestigt. Zur Bildung von Muskelprimitivbündeln, wie sie bei Pedaten anzutreffen sind (HAMANN 1883, 1 und 1884, JOURDAN 1883 und HÉROUARD 1890), kommt es bei *Rhabdomolgus* so wenig, wie bei andern Synaptiden.

In den Radialmuskeln trennen sich also auch bei *Rhabdomolgus* die Fasern vom Epithel, um alsdann von Bindegewebe umhüllt und in ihrer Lage gehalten zu werden. An jungen Fünftentakelstadien läßt sich die Bildung der Längsmuskulatur deutlich erkennen. Die Fasern entstehen unter einem Längsstreifen stark verdickter Entero-cölzellen. Zuerst liegen diese Längsfasern in geringer Zahl genau parallel nebeneinander und bilden nur eine einzige Lage. Später schieben sich neue Fasern zwischen die alten und das Epithel ein; letzteres wird nach innen gedrängt und springt gegen die Leibeshöhle zu als Ausbuchtung vor. Zwischen die vom Cölomepithel abgedrängten Fasern schiebt sich von den Seiten Bindegewebe ein, und dieses dient dann später zur Einbettung und weiterhin zur Befestigung der Fasern. SEMON (1888) war der erste, der die Herkunft der Radialmuskelfasern an *Synapta digitata* richtig erkannte und ihre Ableitung vom Mundschild (BAUR 1864, METSCHNIKOFF 1869) oder vom Radialwassergefäß mit Recht zurückwies. Bei *Synapta vivipara* entstehen die Radialmuskeln in einer ziemlich geräumigen Falte des Cölomepithels (CLARK 1898); doch scheint auch diese Entstehungsweise von der oben beschriebenen nicht prinzipiell verschieden zu sein.

Die Ringmuscularis wird bei *Rhabdomolgus* ungefähr gleichzeitig mit den Radialmuskeln gebildet. SEMON (1888) hat für *Synapta digitata* behauptet, daß die Quermuskulatur früher angelegt würde und darauf die Anordnung: Ringmuskulatur außen, Längsmuskeln innen zurückgeführt. Indessen scheint mir diese Lagerung auch dann erklärbar, wenn die Längsmuskulatur früher gebildet wird. In der Tat hat CLARK (1898) diese umgekehrte Ordnung in der Entstehung der Muskulatur beobachtet. Man braucht ja nur anzunehmen, daß sich die wachsenden Ringmuskelfasern zwischen den in die Cölomfalte verlegten Längs-

muskeln und dem Radiärkanal bzw. Nerv durchschieben, um auch dann die tatsächliche Anordnung verständlich zu finden. Man muß jedoch zugestehen, daß die Angaben über das frühere oder spätere Auftreten der verschiedenen gerichteten Muskellagen immer unsicher sind, denn die dicken Längsfasern können schon wahrgenommen werden, wenn die dünnen Querfasern kaum mit Bestimmtheit nachzuweisen sind, so daß leicht eine Täuschung entstehen kann.

Auch beim ausgebildeten Tier unterscheiden sich Ring- und Längsmuskulatur bekanntlich durch die auffallend verschiedene Dicke ihrer Elemente. Die längsverlaufenden Fasern können bei unsrer Art häufig eine Dicke von 5μ erreichen. Auf dem Querschnitt sind dieselben nicht rund, sondern zeigen die Gestalt unregelmäßiger Polygone mit abgestumpften Enden (Taf. XXXIV, Fig. 28), eine Eigentümlichkeit, die durch den seitlichen Druck der Muskelfasern (bei Kontraktion) gegeneinander vollauf erklärt wird. Dieser seitliche Druck, der bei der Anspannung der Radialmuskeln auftritt, erklärt auch, daß die Kerne derselben häufig zu der Gestalt spitzer Keile deformiert sind (s. Taf. XXXII, Fig. 4).

Bezüglich der feineren Histologie der Längsmuskelfasern will ich hier nur noch der Angabe von LEYDIG (1854) gedenken, nach welcher dieselben aus keilförmig ineinander geschobenen Querstücken zusammengesetzt sein sollen. Man kann diese Zusammensetzung aus einzelnen Stücken, die von den meisten Forschern nicht gesehen wurden, dadurch hervorheben, daß man mit Eisenhämatoxylin färbt und vorsichtig differenziert. An so behandelten Präparaten wird deutlich, daß in einer Faser geschwärzte und ungeschwärzte Stücke aufeinander folgen. Da genau dasselbe Verhalten gegen den genannten Farbstoff eine Eigentümlichkeit aller quergestreiften Muskelfasern ist, so könnte man geneigt sein, die alte Auffassung von VALENTIN und von QUATREFAGES (1842) über die Querstreifung der Muskelfasern bei Holothurien wieder aufzunehmen. Obwohl jedoch die erwähnte Differenzierung auch an Material zu sehen ist, das in FLEMMINGScher Lösung fixiert wurde, so halte ich doch die Erklärung der Erscheinung durch Faltungen des Sarcolemms, die sich auf Beobachtungen von LEYDIG, JOURDAN (1883) und GEROULD (1896) stützt und zuerst von JOURDAN gegeben wurde, für wahrscheinlicher. Auch die Annahme eines postmortalen Zerfalls der Fasersubstanz (SEMPER) hat vieles für sich.

Contractile Rosetten.

Über die Wiederauffindung dieser rätselhaften Organe habe ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung kurz berichtet (BECHER 1906).

Ein sonderbarer Zufall wollte, daß die contractilen Rosetten, die fast genau so lange vergeblich gesucht worden sind wie der verschollene *Rhabdomolgus*, gerade an dieser Art wieder entdeckt wurden. Sie sind jedoch in ihrem Vorkommen durchaus nicht auf diese Art beschränkt; denn JOH. MÜLLER (1850 u. 1852) sah dieselben zum ersten Male an jungen Fünftentakelstadien der *Synapta digitata* und WYV. THOMSON (1862), der einzige Forscher, der dieselben nach JOH. MÜLLER in Tätigkeit beobachtet hatte, konstatierte dieselben bei Jungen der *Synapta inhaerens* von demselben Entwicklungsstadium. Die Richtigkeit seines Befundes habe ich selbst bestätigen können, nachdem ich die Rosetten bei *Rhabdomolgus* wiedergefunden und sie auch bei meiner *Synapta minuta* nachgewiesen hatte. Da das Vorkommen derselben nunmehr schon von vier sehr verschiedenen Arten (aus zwei Gattungen) der Synaptiden nachgewiesen ist, so darf man wohl mit Recht eine weite Verbreitung der Organe in der Familie der Synaptiden voraussetzen.

Die naheliegende Annahme, daß es sich in diesen Organen um Bildungen handle, die nur den älteren Larven, d. h. Fünftentakelstadien der Synaptiden zukämen, ist jetzt unhaltbar geworden, da dieselben nach meinen Beobachtungen nicht nur an älteren, schon völlig ausgebildeten Tieren von *Synapta inhaerens* zu sehen sind, sondern auch den adulten Exemplaren von *Rhabdomolgus* und *Synapta minuta* ebenso gut zukommen, wie deren Jugendstadien.

Die Hauptschuld an der Tatsache, daß die pulsierenden Rosetten während 44 Jahren von keinem Forscher gesehen wurden, liegt vielleicht an dem Urteil von BAUR (1864), der dieselben als rudimentäre Kalkrädchen erklärte und so die Aufmerksamkeit von denselben ablenkte. Ob BAUR die in Rede stehenden Bildungen überhaupt gesehen hat, scheint mir einigermassen zweifelhaft; es wäre sonst kaum denkbar, daß ihm die Kontraktionen — auf die er doch geachtet hat — entgangen wären.

Diese Kontraktionen finden etwa vier- bis sechsmal in der Minute statt. Nach einer Kontraktion dehnt sich die Rosette sofort wieder aus; Kontraktion und Dilatation dauern zusammen etwa eine Sekunde.

Um die Art dieser Kontraktionen genauer kennen zu lernen, müssen wir das Aussehen der Organe im Leben schildern. JOH. MÜLLER hatte erkannt, daß in jeder Rosette, die sich bei Beobachtung unter dem Compressorium als ungefähr kreisförmig darstellt, eine hellere Mitte vorhanden ist, und daß von dieser dunkle Radialien ausgehen, die den Rand der Rosette nicht erreichen.

THOMSON zeichnet die Rosetten aus Segmenten zusammengesetzt,

deren Grenzen den dunklen Radien JOH. MÜLLERS entsprechen. Er irrt insofern, als er die Segmente innen bis zur Mitte und außen bis zum äußersten Rand reichen läßt.

Zu einer genaueren Beschreibung können wir an das Bild eines Rades anknüpfen (vgl. Textfig. 4 und Taf. XXXV, Fig. 34). Die dunklen Radien entsprechen den Speichen des Rades; sie laufen außen nicht bis zum äußersten Rand, sondern setzen sich mit kurzer Verbreiterung an den inneren Rand des Radkranzes an. Dieser Radkranz hat an lebenden Exemplaren einen Durchmesser von etwa 30–40 μ . Die Nabe, zu der hin die Radien (etwas an Dicke zunehmend) zusammenlaufen und sich zum Teil vereinigen, ist nicht kreisförmig, sondern von unregelmäßiger Gestalt. Die Helligkeit der Mitte wird durch Lichtbrechung in der Nabe hervorgerufen.

Bei der Kontraktion (Taf. XXXV, Fig. 34 *crz*) verkürzen sich nun die Radien; die Nabe wird etwas kleiner, wogegen der Radkranz dadurch breiter wird, daß sein innerer Rand von den Speichen mehr nach innen gezogen wird, als der äußere Rand. Kurz, es entsteht der Anschein, als ob die Segmente zwischen den Speichen nach der Mitte hin zusammenrückten, um sich bei der Dilatation wieder zu entfernen. Bei der Kontraktion verkleinert sich der Durchmesser der Rosetten um $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ ihres Durchmessers.

Fügen wir noch hinzu, daß die Rosetten bei den von uns untersuchten Arten nicht in der geringen Zahl von drei bis vier, wie JOH. MÜLLER angibt, sondern viel zahlreicher (z. B. 15) vorhanden sind (vgl. Textfig. 4), daß dieselben in unregelmäßiger Anordnung auftreten und niemals die braune Färbung aufweisen, die THOMSON den Rosetten der *Synapta inhaerens* zuschreibt, so haben wir das Wesentlichste, was an lebendem Material von diesen Organen zu erkennen ist, erwähnt.

Für histologische Untersuchungen dieser Gebilde erwies sich eine Fixierung der Tiere mit Sublimat-Eisessig (nach CLARK; siehe Einleitung) als allein befriedigend. Bei Anwendung anderer Fixierungsflüssigkeiten und ungeeigneter Färbungen sind die Rosetten an Schnitten sehr leicht zu übersehen. Mir hat die Kombination von Eosin und Wasserblau dabei die besten Dienste getan.

Am lebenden Tier sieht man die contractilen Rosetten immer in der Nähe des Kalkringes; auf Schnitten erkennt man nun, daß dieselben in den Räumen der Leibeshöhle befestigt sind, die zwischen den basalen Teilen der Tentakel und der Körperwand liegen (siehe z. B. Taf. XXXVI, Fig. 41 C). Dort sitzen dieselben teils in Form einer runden, an einem Stiel hängenden Blase, teils in Gestalt einer Halbkugel oder eines

kleineren Kugelabschnittes an der Körperwand oder auch an andern Stellen des oben angegebenen Raumes (Taf. XXXIII, Fig. 15–18). Auf ihrer Oberfläche werden diese Gebilde von Cölomepithel überzogen, das auch einige wenige Kerne enthält; halten wir also fest, daß die contractilen Rosetten zunächst als Ausstülpungen des Cölomepithels aufzufassen sind, deren Inneres nach der Bindegewebslage der Körperwand hin geöffnet ist.

Über den Inhalt dieser Ausstülpungen gelang es mir anfangs nicht vollkommen ins klare zu kommen. Färbemittel wie Hämatoxylin, Thionin oder Dahlia hoben diesen Inhalt gegenüber dem wenig gefärbten Epithelüberzug scharf hervor und zeigten mir, daß die keilförmigen Stücke oder Segmente, von denen wir oben sprachen, aus stark färbbarer Bindegewebsgrundsubstanz bestehen. An den so gefärbten Präparaten traten die »dunklen« Radien als helle ungefärbte Streifen hervor, die mit dem gleichfalls ungefärbten Epithel und der Mitte in Verbindung standen. Die gleichfalls ungefärbte Mitte schien bei so gefärbten Schnitten einen Hohlraum darzustellen, der sich zum Bindegewebe der Körperwand hin öffnete.

Wenn anders die Tätigkeit der pulsierenden Rosetten verständlich werden sollte, mußte es sich jedoch in erster Linie um den Nachweis contractiler Substanz in den Gebilden handeln. Was mich aber längere Zeit störte, an eigentliche Muskelfasern zu denken, war einerseits die Kleinheit der Organe, und andererseits das gänzliche Fehlen von Kernen in dem Innenraum. Indessen bewies die Differenzierung mit Eosin und Wasserblau, wie auch das Verhalten gegenüber andern Farbstoffen, daß nicht nur die Radien, sondern auch die Nabe muskulöser Natur sind (Taf. XXXIII, Fig. 15–18). Es mußte also scheinen, als ob in den contractilen Rosetten eine dicke centrale Muskelmasse vorhanden wäre, die in radiärer Richtung feinere, sich allmählich verzweigende und verjüngende Fasern abgäbe. Ob übrigens diese Verzweigung der Radien ursprünglich ist oder nur durch eine Verklebung dünnerer Fasern in der Nähe der Mitte vorgetäuscht wird, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Der Mangel der Kerne und der histologisch seltsame Bau einer Muskelmasse von der eben beschriebenen Form brachte mich jedoch zu der Vermutung, daß die einzelnen radial verlaufenden Fasern nicht central zu einer großen Muskelmasse verschmelzen, sondern daß diese Muskeln getrennt von der Oberfläche des Cölombläschens durch die Mitte zu der Öffnung der Ausstülpung hin liefen. Demnach mußte die centrale Muskelmasse nur als Kreuzungspunkt der zahlreichen Einzelfasern aufgefaßt werden. Endlich würde sich daraus das Fehlen der Kerne so

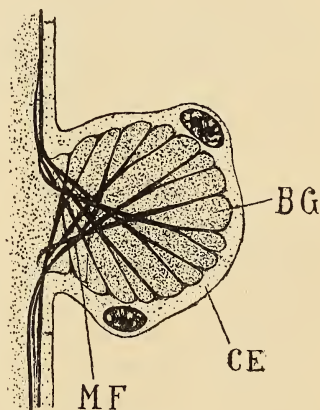
erklären, daß jeder der Radien seinen Kern hätte, daß dieser aber außerhalb der Rosette läge, an demjenigen Teil der Muskelfaser, der in ganz gewöhnlicher Weise dicht unter dem Cölomepithel verlief.

Diese Auffassung würde die scheinbar rätselhaften Bildungen morphologisch auf eine Modifikation des Cölomepithels und seiner Muskulatur zurückführen. Bei Anwendung starker Vergrößerungen gelingt es denn auch, den unabhängigen Verlauf jeder Muskelfaser durch den centralen Kreuzungspunkt nachzuweisen. Auch konnte ich erkennen, wie die Fasern sich an der Ansatzstelle der Organe in die subepitheliale Muscularis der Körperwand fortsetzen (Taf. XXXIII, Fig. 16—18).

Wir können die Resultate unsrer Untersuchung zusammenfassen, indem wir sagen: Die contractilen Rosetten stellen Ausstülpungen des Cölomepithels dar, die mit Bindegewebsgrundsubstanz gefüllt sind. An dieses Cölomepithelsäckchen setzen sich von innen in gleichmäßiger Verteilung die Außenenden von Muskelfasern an, die aus der Hautmuskelschicht kommen und sich an einer Stelle kreuzen. Jede Muskelfaser hat das Cölomepithel an ihrem Ansatzpunkt in eine kleine Spitze ausgezogen (s. Textfig. 4 und 7; ferner Taf. XXXIII, Fig. 16 u. 17).

Nebenstehende Textfig. 7 gibt eine schematische Darstellung der Organisation einer contractilen Rosette. Eine Betrachtung derselben wird auch die Funktionsweise derselben leicht verständlich machen. Eine Kontraktion der Muskelfasern bewirkt die Verkleinerung des Durchmessers, und nach Erschlaffung der Muskulatur wird die ursprüngliche Größe — vielleicht durch den Druck der Binde substanz — schnell wieder angenommen.

Nachdem ich die contractilen Rosetten, die nach ihrem Bau übrigens besser als pulsierende Peritonealsäckchen bezeichnet würden, auf Schnitten untersucht hatte, fiel mir die Ähnlichkeit derselben mit den Figuren auf, die CUÉNOT (1891) von »rätselhaften Bildungen« der *Synapta inhaerens* gibt (s. dessen Fig. 13). Auch die Lage und das Vorhandensein eines Cölomepithelüberzuges würde für die Identität



Textfig. 7.

Schema einer contractilen Rosette.
MF, Muskelfasern; BG, Binde substanz; CE, Cölomepithel.

mit den contractilen Rosetten sprechen. Das Innere der Ausstülpung ist zwar von diesem Autor als »fibrilläres Bindegewebe« bezeichnet worden, indessen bin ich überzeugt, daß es sich dabei um eine Verwechslung mit den Muskelfasern handelt. Ich glaube daher annehmen zu können, daß CUÉNOT an Schnitten die contractilen Rosetten gesehen hat, obgleich ihm die Identität mit den von JOH. MÜLLER und THOMSON beobachteten Organen gar nicht in den Sinn gekommen zu sein scheint. CUÉNOT dachte vielmehr, es handelte sich vielleicht um eigenartige »organes vibratiles« der Leibeshöhle.

JOH. MÜLLER hat die Vermutung ausgesprochen, die von ihm beobachteten contractilen Rosetten seien identisch mit den von QUATRE-FAGES (1842) an *Synapta inhaerens* beobachteten »Spiracula«. Auch THOMSON hat vermutet, die Rosetten stellten Sphincter von Poren dar, die die Leibeshöhle mit der Außenwelt in Verbindung setzten. Diese Annahme ist jedoch nach unsrer Darstellung sicher unhaltbar. Höchstens könnte man denken, die pulsierenden Peritonealsäckchen dienten zur Verbindung von Leibeshöhle und Bindegewebe und stellten Pumpwerke dar, durch welche Wasser in der einen oder andern Richtung vielleicht im Dienste der Atmung bewegt werden könnte.

IX. Wassergefäßsystem¹.

Der Wassergefäßring von *Rhabdomolqus ruber* liegt hinter dem Kalkring in einer Entfernung, die kaum größer ist, als die Dicke des letzteren. Der Gesamtdurchmesser des Ringkanals (125—250 μ) ist kleiner als der des Kalkringes, und dementsprechend verläuft der erstere näher am Oesophagus. Der Durchmesser des Kanals selbst beträgt ungefähr 17 μ ; er ist also ganz außerordentlich eng und um nichts weiter als etwa die Fühlerkanäle. Die Wand des Wassergefäßringes besteht aus nur drei Schichten, die alle sehr dünn und zum Teil schwer nachzuweisen sind. Außen wird er von einem flachen Cölomepithel überkleidet; dann folgt nach innen eine ganz dünne, nur mit Dahlia gut nachweisbare Bindegewebsmembran. Von einer Muskelschicht, die bei andern Holothurien kräftig ausgebildet ist, kann bei *Rhabdomolqus* keine Rede sein. Ich habe niemals Muskelfasern am Ringkanal nachweisen können, sondern immer gefunden, daß auf die Bindegewebschicht nach innen direkt das innere Epithel folgt.

Die POLISCHE Blase von *Rhabdomolqus* liegt genau ventral. CUÉNOT (1891) gibt für *Synapta inhaerens* genau die gleiche Stellung an. Eine

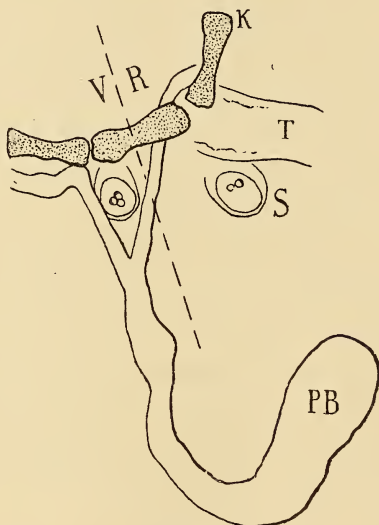
¹ Über die zelligen Elemente der ganz klaren Inhaltsflüssigkeit des Wassergefäßsystems siehe unter II. Haut, Wanderzellen.

linksseitige Lage, die sonst bei Holothurien mit nur einer POLischen Blase immer nachzuweisen ist, habe ich weder bei alten noch bei jungen Tieren finden können (s. Textfig. 9). Die POLische Blase unserer Art ist von keulenförmiger Gestalt und kann eine Länge von 0,8 mm, d. h. zuweilen $\frac{1}{4}$ der Körperlänge, erreichen. Die Ansatzstelle der POLischen Blase liegt nicht mit dem Ringkanal in einer Ebene. Dieser letztere ist nämlich zwischen den beiden Tentakeln, die der ventralen Mittellinie am nächsten liegen, nach hinten V-förmig ausgezogen, und die Blase setzt sich an die Spitze dieses V an (s. Textfig. 8). Dadurch gewinnt es bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein, als ob die POLische Blase durch zwei Kanäle mit dem Ringkanal kommunizierte. Diese beiden Kanäle sind jedoch meiner Ansicht nach nichts anderes als Teile des nach hinten gezogenen Ringkanals selbst.

Die Wand der POLischen Blase stimmt, verglichen mit der des Ringkanals, in bezug auf die äußere und innere Plattenepithellage sowie in dem Vorhandensein einer dünnen Bindegewebsschicht überein; sie unterscheidet sich aber durch den Besitz einer kräftigen Ringmuskellage, deren Fasern in einfacher Schicht und streng parallel zueinander zwischen Bindegewebe und innerem Epithel verlaufen.

Wie die POLische Blase, so ist auch der Steinkanal bei

Rhabdomolgus nur in der Einzahl vorhanden. Seine Einmündungsstelle in den Ringkanal liegt genau dorsal der POLischen Blase gegenüber. Das proximale Ende des Steinkanals setzt sich von hinten und etwas von innen an den Wassergefäßring an. Von dort läuft der Steinkanal in einem nach vorn offenen Bogen (Taf. XXXIV, Fig. 37 u. 38) an der linken Seite des dorsalen Mesenteriums entlang der Körperwand zu, ohne dieselbe jedoch zu erreichen. Nur bei ganz jungen Fünftentakelstadien



Textfig. 8.

Ansatz der POLischen Blase (PB) an den Ringkanal. VR, ventraler Radius; K, Kalkringglied; T, Tentakel; S, Statocysten. Nach dem Leben mit Benutzung des Zeichenapparates gezeichnet. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus. WINKEL, Obj. 3, Oc. 1.

findet man den Steinkanal noch an der Körperwand befestigt. Auch bei *Synapta digitata* tritt nach BAUR (1864) und SEMON (1888) der Schwund des äußeren Teiles des Steinkanals schon beim Übergang der tonnenförmigen Larve in die junge *Synapta* ein, wogegen LUDWIG (1881) bei *Chiridota rotifera* noch bei Jungen mit sieben Fühlern das distale (geschlossene) Ende des Steinkanals in der Körperwand antraf. Bei *Rhabdomolus* scheint die Verbindung des Steinkanals von der Körperwand dadurch gelöst zu werden, daß die Mesenchymschicht der letzteren an Dicke bedeutend abnimmt und eine Vergrößerung der Leibeshöhle eintritt. Es beginnt alsdann die Kommunikation von Steinkanal und Leibeshöhle, die die meisten adulten Formen der Holothurien auszeichnet.

Rhabdomolus steht nun insofern einzig da in der ganzen Klasse, als diese Verbindung des Wassergefäßsystems mit der Leibeshöhle nicht durch ein durchlöcherntes Madreporenköpfchen hergestellt wird, sondern dadurch, daß der Steinkanal sich einfach mit seinem etwas trichterförmig erweiterten Ende in die Leibeshöhle öffnet (Taf. XXXV, Fig. 35).

Histologisch betrachtet, besteht der Steinkanal aus drei Schichten; außen dem flachen Plattenepithel, mit dem die ganze Leibeshöhle ausgekleidet ist, dann einer dünnen Bindegewebsschicht, die der Kalk-einlagerungen ebenso entbehrt wie die Bindegewebsschicht des Ringkanals, und endlich ein inneres Wimperepithel. Eine Muskelschicht fehlt wie bei allen Holothurien. Das innere Epithel verdient eine besondere Betrachtung. Seine Dicke beträgt ungefähr 7—10 μ und bedingt den relativ beträchtlichen Durchmesser des Steinkanals, der denjenigen des Ringkanals um etwa 7 μ übertrifft, eine Eigentümlichkeit, in der sich unsre Art — wie mir scheint infolge ihrer geringen Größe — embryonalen Verhältnissen nähert.

Das Lumen des Steinkanals hat einen Durchmesser von etwa 7,5 μ . Das innere Cylinderepithel fällt durch die längliche Gestalt seiner Kerne auf, die fast von einem Ende der Zellen bis ans andre reichen. An gefärbten Schnitten sind diese Kerne immer besonders intensiv tingiert.

Was die Bewimperung des Steinkanals angeht, so kann man deutlich konstatieren, daß die Wimpern die Höhe des Epithels nicht nur erreichen (HAMANN 1884, GEROULD 1896), sondern oft genug weit überrreffen. HAMANN behauptet, bei *Synapta digitata* trüge jede Zelle nur eine Wimper; bei *Rhabdomolus* scheint mir das nicht zuzutreffen, wenn auch die Zahl derselben ohne Zweifel gering ist. Es mag noch erwähnt werden, daß die Wimpern bei *Rhabdomolus* an konservierten Tieren so gebogen sind, daß sie ihr freies Ende der Öffnung des

Steinkanals in die Leibeshöhle zukehren; doch kann ich nicht sagen, ob die Wimpern im Leben dieselbe Lage einnehmen.

Bei gut gelungener Eisenhämatoxylinchwärzung kann man nachweisen, daß jedes Wimperhaar in der Zelle einem deutlich sichtbaren Basalkorn aufsitzt. Diese Basalkörner scheinen bei Holothurien noch niemals nachgewiesen worden zu sein. HAMANN (1884) glaubt bei *Synapta digitata* eine quergestreifte Cuticula im Steinkanal gesehen zu haben. Dagegen kann ich mit voller Sicherheit behaupten, daß diese Cuticula bei *Rhabdomoligus* fehlt und nur bei oberflächlicher Beobachtung durch die Reihe der Basalkörner vorgetäuscht werden kann.

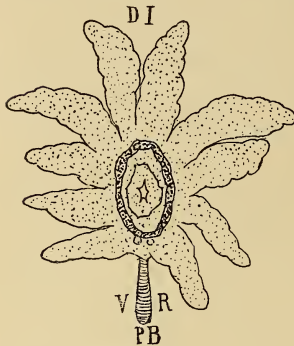
Von HAMANN (1884) ist man zum erstenmal darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Epithelzellen des Steinkanals auf einer Seite viel höher sind als auf der gegenüberliegenden. LUDWIG (1889—92) hat diese Beobachtung für eine ganze Reihe von Holothurien aus verschiedenen Familien bestätigt, bestreitet aber, daß die dünnere Wandseite immer dem Mesenterium zugewendet sei, was HAMANN von den von ihm untersuchten Arten angegeben hatte. Auch HÉROUARD (1890) bemerkte wohl die ungleiche Dicke des Innenepithels, erwähnt aber nichts von einer regelmäßigen Orientierung der hohen und der niedrigen Seite. GEROULD (1896) dagegen fand bei *Caudina arenata* auch diesen Teil der Beobachtung HAMANNs zutreffend. Bei *Rhabdomoligus* ist die Differenz der Höhen des Epithels im Steinkanal nur eine geringe. Die extremsten Zellen mögen sich in bezug auf ihre Länge wie 2 : 3 verhalten. Die kürzeren Epithelzellen liegen bei unsrer Art immer an der konkaven oberen Seite des Bogens, den der Steinkanal auf seinem Verlauf macht.

Fühler, Tentakelkanäle und Fühlerampullen.

Rhabdomoligus ruber besitzt zehn Tentakel, hat mithin diejenige Anzahl Fühler bewahrt, die früher einmal allen Holothurien eigentümlich gewesen zu sein scheint und noch bei den jetzt lebenden Formen der Dendrochiroten und Synaptiden häufig anzutreffen ist. Die Fühler von *Rhabdomoligus* sind untereinander nicht genau gleich lang; die dorsalen sind länger als die ventralen. Der Übergang in der Größe ist jedoch ein ganz allmählicher, und insbesondere sind die beiden ganz ventral stehenden Fühler vor den übrigen niemals so scharf ausgezeichnet, wie das bei vielen Dendrochiroten der Fall ist (Textfig. 9).

Die verschiedene Größe der Fühler läßt schon äußerlich die bilaterale Symmetrie hervortreten, die wir oben Gelegenheit hatten, für verschiedene Organe hervorzuheben. Indessen würde äußerlich die

durch die Größenverschiedenheit bedingte Symmetrie wenig auffallen, wenn nicht die Stellung der Fühler wesentlich dazu beitrüge. Die Tentakel unsrer Art sind durchweg so angeordnet, daß jeder auf einer Trennungsstelle von zwei Kalkringgliedern aufsitzt. Da nun, wie oben



Textfig. 9.

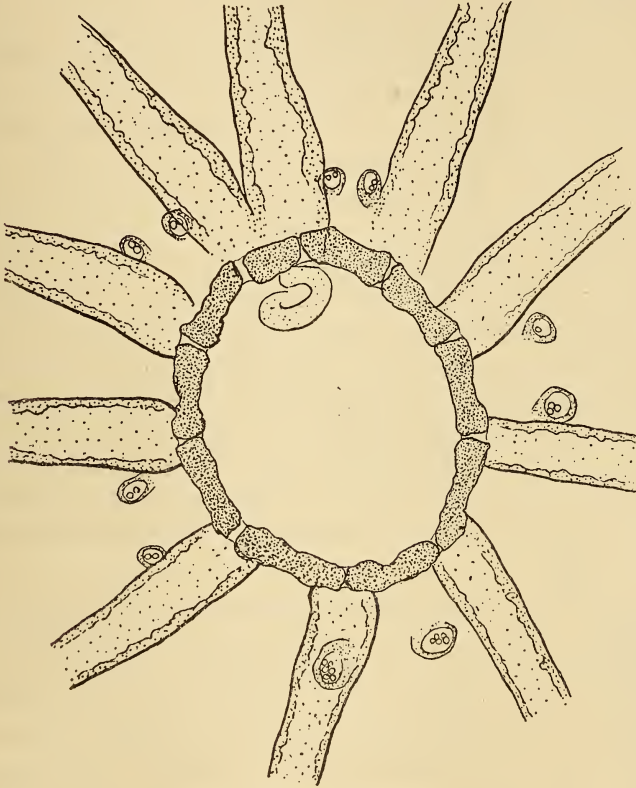
Tentakelkranz, Kalkring und Polische Blase *P.B.* *DI*, dorsaler Interradius; *VR*, ventraler Radius. Nach dem Leben mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus. WINKEL, Obj. 1, Oc. 1.

gezeigt wurde, das Kalkringstück des mittleren dorsalen Interradius durch sekundäre Verwachsung sehr klein geworden ist, so müssen auch die beiden dorsalen (also größten) Tentakel einander ganz genähert stehen, und das um so mehr, als zwischen ihnen kein Radialnerv durchläuft. Dagegen sind die beiden ventralen Tentakel ziemlich weit getrennt, und diese Eigentümlichkeit in Verbindung mit der ovalen Form des Kalkringes bedingen die schon äußerlich auffallende Bilateralsymmetrie des Fühlerkranzes.

In histologischer Beziehung wurden die Epidermis, Bindegewebs- und Nervenschicht der Fühler schon früher besprochen. Weiter nach innen soll nun nach SEMPER (1868), MORTENSEN (1894) und GEROULD (1896) eine hyaline Membran folgen¹. LUDWIG (1889—92) fragt, ob diese Membran innen oder außen vom Fühlernerv verläuft. Darauf läßt sich nach der von uns vertretenen Auffassung der hyalinen Membran antworten, daß sie sowohl zwischen Nerv und Tentakelwassergefäß, als auch auf der Außenseite des Nerven verläuft (Taf. XXXV, Fig. 36). Es handelt sich eben — wie mehrfach erwähnt — in der hyalinen Membran lediglich um eine Bildung des Bindegewebes (GEROULD), die überall dort auftreten kann, wo dieses mit andern Organen in Berührung steht. Unter der hyalinen Membran folgt dann eine einschichtige Längsmuskellage, die lediglich aus kräftigen, parallel verlaufenden Fibrillen gebildet wird (Taf. XXXII, Fig. 2). Eine Durchtrennung dieser Fasern, wie sie HAMANN (1884) von *Synapta*

¹ Es scheint mir übrigens, als ob SEMPER in den Fühlern die eigentliche hyaline Membran gar nicht gesehen hat; denn was er (1868, S. 125, Taf. XXXIV, Fig. 10 c) beschreibt und zeichnet, ist meiner Ansicht nichts anderes als der röhrenförmige Tentakelnerv. Die feinen Querstriche sind die Stützfaseren, und SEMPER'S Pseudoepithel ist die Lage der Randzellen! (Die Figurenerklärung: »Radialkanal« scheint auf einem Irrtum zu beruhen.)

digitata angibt, habe ich bei *Rhabdomolgus* nicht auffinden können. Die von QUATREFAGES (1842) behauptete äußere Ringmuskellage, die auch DANIELSSEN und KOREN (1882) gefunden zu haben glauben, könnte leicht auf einer Verwechslung mit ringförmigen Falten oder Fasern der



Textfig. 10.

Kalkring und Stellung der Tentakel. Nach dem Leben mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus. WINKEL, Obj. 3, Oc. 1.

hyalinen Grundsubstanz beruhen. Die Fasern der Längsmuskelschicht haben einen Querschnitt eines Rechteckes, dessen lange Achse dem Centrum des Tentakelhohlraumes zugewendet ist (Taf. XXXII, Fig. 2). An ihrem basalen Ende, dicht über dem Kalkring, zeigen die Längsfasern eine stärkere Anschwellung.

Das Innenepithel der Fühler ist von sehr variabler Höhe und ganz unebener innerer Oberfläche. Seine histologische Natur bedarf noch einer genaueren Aufklärung. HÉROUARD (1890) hat behauptet, zwischen

Bindegewebe und Muskulatur einerseits und den Epithelzellen andererseits befände sich ein subepithelialer Raum, der nur von ganz feinen Ausläufern durchsetzt sei, welche dazu dienten, das Epithel mit der dichteren Bindegewebslamelle, die die Muskulatur außen umgibt, in Verbindung zu setzen. Auch bei *Rhabdomolgus* sieht man innerhalb des Epithels helle Hohlräume in Menge; indessen ist es mir zweifelhaft, ob HÉROUARDS Erklärung dieser Erscheinung zutrifft. Es scheint sich mir vielmehr um stark vacuolisierte Zellen zu handeln, deren Protoplasma auf einen Wandbeleg und dünne Stränge bzw. Lamellen reduziert ist. Dieses Plasma liegt in etwas dichterer Schicht zwischen den riemenförmigen Muskelfasern und in der Umgebung des Kernes (vgl. Taf. XXXV, Fig. 36). Was mich besonders von der Annahme der Deutung HÉROUARDS zurückhält, ist der Umstand, daß man auf Längsschnitten, die das Innenepithel etwas nach innen von der Muskulatur flachgeschnitten haben, eine deutliche polygonale Felderung wahrnimmt, die mir einfach den Querschnitt der Zellgrenzen darzustellen scheint. Nach HÉROUARD müßten derartige Schnitte doch lediglich quergeschnittene Zellfortsätze in Form von Punkten aufweisen. Auch HAMANN (1884) ist der eigentümliche Habitus des Innenepithels der Tentakel aufgefallen. Seine Erklärung desselben durch den schrägen Verlauf der Muskelfasern trifft jedoch kaum zu, da bei *Rhabdomolgus* alle Fasern genau parallel angeordnet sind.

Eine Bewimperung des Innenepithels ist auf Schnitten ebensowenig nachzuweisen, wie beim Cölomepithel. Jeder Tentakelhohlraum wird durch einen Fühlerkanal mit dem Ringkanal in Verbindung gesetzt. Die Tentakelkanäle sind etwa von demselben Durchmesser wie der Ringkanal, wogegen der Hohlraum im basalen Ende der Fühler etwa viermal so weit ist (65—70 μ). Trotz dieses Unterschiedes bilden beide Teile der Fühlerwassergefäße morphologisch ein Ganzes. Der obere Abschnitt wird infolge seiner Funktion stark vergrößert und mit seinem basalen Ende auf den Kalkring gestützt. Der letztere ist mit seinen Ecken von unten ganz in den Tentakelschlauch eingedrückt, so zwar, daß vor und hinter dem Kalkring kurze, etwa 37 μ lange, weite Aussackungen entstehen. Der hintere Blindsack ist die bei den Synaptiden wie bei den Dendrochiroten nur gering entwickelte Fühlerampulle; die vordere Verlängerung enthält das Ventil, das den Tentakelhohlraum mit dem Fühlerkanal verbindet.

Die Fühlerampullen stimmen im Bau ihrer äußeren freien Wand mit dem Tentakel überein; dort besitzen sie eine kräftige Muskulatur und ein großzelliges Innenepithel. Die innere Wand, die dem Kalkring

anliegt, trägt dagegen keine Muskelfasern und wird lediglich durch ein ganz flaches Epithel gebildet.

Genau Entsprechendes gilt von dem histologischen Bau des inneren Blindsackes, so daß im ganzen der basale, befestigte Teil des Fühlers genau so gebaut ist wie der obere Teil, nur mit der Besonderheit, daß die ganze innere, vom Kalkring gleichsam eingestülpte Fläche der Tentakelwand einen andern Bau aufweist.

Die vordere Aussackung des Tentakelhohlraumes dient dem Fühlerkanal zum Ansatz und enthält die von HAMANN sogenannten Semilunarklappen. Diese Ventile sind zuerst von W. THOMSON (1862) an Jungen der *Synapta inhaerens* beobachtet und dann von HAMANN (1884) für *Synapta digitata* genauer beschrieben worden. Später sind dieselben von SEMON (1887, 1) bei *Chiridota venusta*, von HÉROUARD (1890) bei *Cucumaria*, *Semperia* und *Colochirus*, von LUDWIG (1891, 1) an jungen Cucumarien, sowie bei einer ganzen Reihe Synaptiden (LUDWIG u. BARTHEL 1891) und endlich von GÉROULD bei *Caudina* (1896) und von CLARK (1898) bei *Synapta vivipara* nachgewiesen worden. Der Bau der Ventile scheint im einzelnen Verschiedenheiten aufzuweisen. Während HAMANN (1884) und GÉROULD (1896) dieselben aus nur einer muskulösen Platte bestehen lassen, beobachtete CUÉNOT immer zwei muskulöse Membranen, die sich nach der Mitte des Kanales zu an einen »bouton saillant« des mit Epithel bekleideten Bindegewebes anlegen können und so das Entweichen von Wasser aus dem Tentakelhohlraum unmöglich zu machen.

Diese Beschreibung paßt im allgemeinen auch auf *Rhabdomolgus*; von dem Bindegewebss Balken habe ich aber bei dieser Art niemals etwas wahrnehmen können. Die Konstruktion der Klappen entspricht bei *Rhabdomolgus* dem nebenstehenden Schema. Im Ende des Tentakelhohlraumes spannen sich senkrecht zum Kalkring zwei Membranen aus, die an ihrem oberen Ende fast zusammenstoßen, nach unten zu aber etwas divergieren. Sie schließen einen Hohlraum ein, der sich (nach unten zu) in den Fühlerkanal fortsetzt, oben aber nur durch einen engen (30μ langen) Spalt mit dem Lumen des Tentakels kommuniziert (Textfig. 11).

In den beiden Membranen, die als Falten des Epithels aufgefaßt werden müssen und etwas Bindegewebe enthalten, verlaufen nun Muskelfasern in zwei Richtungen: erstens ziehen einige Fasern an der oberen freien Grenze jeder Membran (also senkrecht zum Kalkring und



Textfig. 11.

Fühlerventil, Schema.
 TH, Tentakelhohlraum;
 FK, Fühlerkanal;
 V, Ventil.

Fühlerkanal); zweitens gehen von dem oberen freien Rand und besonders seiner Mitte dünnere Muskelfäden zu den Ansatzlinien jeder Hautfalte. Eine Kontraktion dieser letzteren bewirkt offenbar eine Öffnung des Ventiles. Dagegen wird eine Kontraktion der darauf senkrecht stehenden Muskelfasern des oberen Randes der Klappen ein enges Zusammenrücken der freien Ränder der Membranen bewirken, zumal dann, wenn der Druck im Innern des Tentakelschlauches steigt und durch Aufblähung des unteren Ventilateiles eine Streckung des Spaltes und ein Zusammenlegen der Falten begünstigt wird.

In der Entwicklung treten die Fühlerventile bei *Rhabdomolgus* schon bei Fünftentakelstadien auf. Auch W. THOMSON sah die von ihm entdeckten Organe an ganz jungen Pentactulastadien der *Synapta inhaerens*, wogegen SEMON (1888) sie an entsprechenden Entwicklungsstadien der *Synapta digitata* noch vermißte. Bei *Synapta vivipara* treten die Fühlerklappen erst auf, nachdem das Pentactulastadium schon überschritten ist (CLARK 1898). Bei *Chiridota contorta* fand LUDWIG (1898) die Semilunarklappen bei einem Tier mit sieben Tentakeln, und bei *Cucumaria planci* werden dieselben nach dem genannten Autor (1891, 1 u. 2) schon am 6. Tag angelegt, also zu einer Zeit, wo die larvale Gestalt des Tieres noch nicht ganz überwunden ist.

Der Fühlerkanal zeigt auf seinem weiteren Verlauf zum Ringkanal nichts Bemerkenswerthes. Sein ganzer Habitus (wie seine histologische Struktur) ist demjenigen des Ringkanals ähnlich. Ringmuskelfasern, wie sie HAMANN (1884) in den beiden entsprechenden Teilen bei *Synapta digitata* fand, fehlen vollkommen, dagegen besitzt der Fühlerkanal einige Längsfasern. Ob diese Längsfasern nach außen von der Bindegewebsschicht liegen, wie HAMANN (1884) angibt, demnach also vom Cölomepithel sich ableiteten, scheint mir wahrscheinlich; doch gelang es mir nicht, in diesem Punkte volle Sicherheit zu erreichen.

Die Fühlerkanäle sind bei Fünftentakelstadien noch sehr kurz, und CLARK (1898) hat mit Recht auf eine beträchtliche Verlängerung derselben während der postlarvalen Entwicklung aufmerksam gemacht. Die Tatsache dieser außerordentlichen Verlängerung erklärt auch, daß die Fühlerventile bei jungen Tieren fast ganz am Ringkanal liegen (vgl. W. THOMSON 1862, Taf. V, Fig. 3), bei alten Tieren aber ziemlich weit davon entfernt sind.

Primär- und Sekundärfühler.

Bekanntlich besitzen die Jugendformen aller Holothurien fünf Primärtentakel. Diese Primärtentakel entstehen bei *Synapta* aus den

Primärausstülpungen des Hydrocölringes, wogegen die Sekundärausstülpungen die Anlagen der Radiärkanäle darstellen. SEMON (1888 u. 1889) hat die Primärausstülpungen mit äußerlich entsprechenden Gebilden von Jugendstadien der andern Echinodermenklassen zu homologisieren versucht und ihnen dementsprechend eine eigentlich radiale Stellung bei den Holothurien zuschreiben wollen. Soweit diese Annahme in der Lage der Einmündung des Steinkanals eine Bestätigung suchte, hat sich dieselbe als haltlos erwiesen; denn BURY (1889 u. 1895) hat dargetan, daß der Steinkanal nicht einer Sekundärausstülpung gegenüberliegt, sondern adradial einmündet; und CLARK hat die Richtigkeit dieser Beobachtung an *Synapta vivipara* bestätigt (1898).

Gegenüber der früher, auf Grund der Angaben von KOWALEVSKY (1867) und SELENKA (1876) herrschenden Ansicht, daß auch bei den Actinopoden die Primärausstülpungen zu den Fühlern würden, bewies LUDWIG (1891, 1 u. 2) an *Cucumaria planci*, daß die Tentakelgefäße während der Entwicklung nicht vom Ringkanal, sondern (wie beim fertigen Tier) von den Radiärkanälen entspringen, eine Tatsache, die die SEMONschen Annahmen für die pedaten Holothurien hinfällig macht.

Denselben Untersuchungen LUDWIGS ist die Entdeckung der merkwürdigen Tatsache zu danken, daß die fünf Primärfühler der *Cucumaria planci* in einer asymmetrischen, aber streng gesetzmäßigen Weise aus den jungen Radiärkanälen entspringen. Es zeigte sich, daß bei dieser Art zwar jeder Interradius einen Tentakel enthielt, daß jedoch je zwei dieser Tentakel vom mittleren ventralen und linken dorsalen Radiärkanal abgegeben werden, und daß der Fühler des rechten dorsalen Interradius vom rechten dorsalen Radius ausgeht (s. Taf. XXXVI, Fig. 43).

Aus dieser Anordnung hat LUDWIG den Schluß gezogen, daß die Ergänzung der Tentakelanzahl zu zehn in der Weise zu denken sei, daß die beiden seitlichen ventralen Radien (die keine Primärtentakel tragen) je zwei, und der rechte dorsale Radiärkanal (nach oben) einen Sekundärfühler abgeben müssen.

In der Tat ließ sich feststellen, daß der sechste und siebente Fühler der *Cucumaria planci* von den beiden seitlichen ventralen Radien nach oben in die seitlichen dorsalen Interradien abgegeben werden (LUDWIG 1891, 1).

Es mußte auffallen, daß auch bei *Chiridota rotifera* und *contorta* (LUDWIG 1881 u. 1898) der sechste und siebente Fühler an denselben Stellen auftreten wie bei *Cucumaria*. Eine volle Übereinstimmung in

der Anordnung der fünf Sekundärfühler zu Radien und Primärfühlern bei *Synapta vivipara* und *Cucumaria planci* stellte dann H. L. CLARK (1898) fest und zog daraus mit Recht den Schluß, daß die Sekundärausstülpungen der Synaptiden den Radiärkanälen der übrigen Holothurien homolog sein müssen.

Diese Übereinstimmung in der Fühlervermehrung einer Synaptide mit derjenigen der *Cucumaria planci* ist meiner Ansicht nach eine der wichtigsten morphologischen Tatsachen der Holothurienorganisation. Ihre Bedeutung wird uns in dem phylogenetischen Teil unsrer Abhandlung noch weiter beschäftigen.

Da es mir nicht gelang, von *Rhabdomolgus* so junge Entwicklungsstadien zu erhalten, daß ich die erste Anlage des Wassergefäßsystems hätte verfolgen können, so legte ich, um die Beziehungen unsrer Art zu den Actinopoden richtig beurteilen zu können, mein besonderes Augenmerk auf die Vermehrung der Fühler und ihre Anordnung. Es gelang mir, nachzuweisen, daß bei *Rhabdomolgus* genau dieselbe symmetrische Anordnung der Sekundärfühler vorhanden ist, die bei *Cucumaria* zur Ergänzung der asymmetrischen Stellung der Primärfühler dient (s. Taf. XXXVI, Fig. 43 u. 44).

Im speziellen ist über die Fühlervermehrung folgendes zu sagen: bei den meisten Arten folgt auf das Fünftentakelstadium ein solches mit sieben Fühlern; das ist der Fall bei *Synapta inhaerens* (W. THOMSON 1862), *Chiridota rotifera* und *contorta* (LUDWIG 1881 u. 1889) und *Cucumaria planci* (LUDWIG 1891, 1). Bei *Synapta digitata* treten nach BAUR (1864) drei neue Fühler zugleich auf, so daß das junge Tier zeitweilig acht Tentakel zeigt. EDWARDS (1889) sah die Vermehrung der Tentakel von fünf auf neun bei *Mülleria agassizii* successive vor sich gehen, und endlich gibt CLARK (1898) von *Synapta vivipara* an, daß die Sekundärtentakel alle zu ungefähr derselben Zeit erscheinen.

Bei *Rhabdomolgus* werden wie bei *Synapta digitata* zuerst drei Tentakel hinzugefügt. Diese entstehen ungefähr zu gleicher Zeit und liegen rechts im mittleren dorsalen Interradius und unten in den beiden seitlichen dorsalen Interradien. Unter diesen drei Tentakeln sind mithin auch diejenigen beiden, die nach LUDWIG bei *Chiridota* zuerst auftreten. Der Sekundärfühler des rechten dorsalen Interradius scheint bei *Rhabdomolgus* eine Kleinigkeit früher gebildet zu werden als die beiden andern.

Auf dem Achttentakelstadium verharret *Rhabdomolgus* längere Zeit. Die weitere Vermehrung auf zehn beginnt erst, wenn die drei

ersten Sekundärfühler von den fünf primären nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die beiden letzten Fühler entstehen in den beiden ventralen Interadien, und zwar dorsal von den beiden ventralen Primärtentakeln (Taf. XXXVI, Fig. 39—41), also — wie alle Sekundärfühler — gerade dort, wo sie entstehen müßten, wenn Primär- und Sekundärfühler wie bei *Cucumaria* von den Radiärkanälen aus ihren Ursprung nähmen (siehe das Schema Taf. XXXVI, Fig. 43 u. 44).

Bevor man die neu angelegten Fühler äußerlich sieht, sind dieselben an Schnitten aufzufinden. Sie entspringen fast radial und legen sich mit ihrem Ende schräg über den Nervenring gerade neben die Otolithenbläschen. Sie bestehen zunächst lediglich aus der Ausstülpung des Hydrocöls, die keulenförmige Gestalt besitzt. Das verbreiterte runde Ende gleicht in seinem Aussehen außerordentlich den Otolithenbläschen, an deren Seite es liegt (Taf. XXXVI, Fig. 42). Auch seine Zellen sind bedeutend dicker als die des Stieles, dessen Durchmesser nicht einmal den des Ringkanals erreicht. Die Ähnlichkeit embryonaler Tentakelwassergefäße und der Otolithenbläschen ist so auffallend, daß ich vermute, diese Ähnlichkeit ist es gewesen, die JOH. MÜLLER (1852), BAUR (1864) und METSCHNIKOFF (1869) zu der irrthümlichen Annahme verleitete, diese Hörbläschen entstünden als Ausstülpungen des Ringkanales.

Durch weiteres Wachstum drängt die Ausbuchtung des jungen Tentakelkanals die Haut vor sich her, diese verdickt sich am Ende des jungen Fühlers, so daß auch äußerlich der Fühler zunächst eine Anschwellung zeigt. Die Form der neuen Fühler nähert sich jedoch wie ihre Größe in kurzer Zeit der Gestalt und Größe der fertigen Tentakel.

Radiärkanäle.

LUDWIG und BARTHELS (1891) haben dem Hin- und Herschwanken der Ansichten über das Vorhandensein von Radiärkanälen bei Synaptiden dadurch ein Ende gemacht, daß sie an zahlreichen Arten, unter denen die Gattungen *Synapta*, *Chiridota* und *Myriotrochus* vertreten waren, das Fehlen der Radiärwassergefäße nachwiesen. HAMANN (1884), der die entgegengesetzte Ansicht JAEGER'S (1833) und QUATREFAGES' (1842) gegenüber einer ganzen Reihe anderer Beobachter wieder zu Ehren gebracht hatte, muß also irgendwie — vielleicht, wie CUÉNOT vermutet, durch den Hyponeuralkanal — getäuscht worden sein; denn auch die Forscher, die sich neuerdings mit der Anatomie der Synaptiden beschäftigt haben (CUÉNOT 1891, CLARK 1898), konnten die Resultate von LUDWIG und BARTHELS bestätigen.

Das Fehlen der Radiärkanäle ist deshalb morphologisch von hoher Bedeutung, weil dieselben nach den übereinstimmenden Angaben von THOMSON¹ (1862), METSCHNIKOFF (1869), SEMON (1888) und auch BURY (1889 u. 1895) bei den Larven oder jungen Tieren vorhanden sind. Nur *Synapta vivipara* macht nach CLARK (1898) insofern eine Ausnahme, als bei dieser Art die Radialwassergefäße wohl noch angelegt werden, aber nicht mehr über den Kalkring nach hinten verlaufen.

CUÉNOT (1891) bezweifelt die Angaben der an vorletzter Stelle genannten Autoren mit Unrecht. Bei *Rhabdomolpus* kann man z. B. an ganz jungen Tieren die Radiärkanäle auf ihrem Verlauf vom Ringkanal zum Kalkring verfolgen, und auch in der Körperwand sind dieselben gelegentlich noch deutlich zu sehen. *Rhabdomolpus* ist also in bezug auf die Vereinfachung des Wassergefäßsystems in der Ontogenie noch nicht so weit fortgeschritten, wie das bei *Synapta vivipara* der Fall zu sein scheint.

Bei den ausgebildeten Tieren sind die Radiärkanäle verschwunden — wenigstens als Kanäle. So weit gelten die Resultate von LUDWIG und BARTHELS (1891) auch für unsre Art. Sollte aber noch jemand im Sinne CUÉNOTS (1891) Zweifel an dem Vorhandensein der Radiärkanäle im Jugendzustande hegen, so bin ich wenigstens für *Rhabdomolpus* imstande, dieselben als irrig zurückzuweisen, denn es ist mir gelungen, Rudimente der Radialwassergefäße der Haut auch bei völlig ausgebildeten Tieren nachzuweisen.

Es war mir bei Betrachtung von Querschnitten der Körperwand aufgefallen, daß bei Anwendung von Dahliafärbung in dem Radialnerv nicht eine, sondern zwei parallele bzw. konzentrische Scheidewände verliefen. Die äußere Bindegewebswand ist die bekannte Trennungsschicht des äußeren und inneren Nervenbandes. Die innere, viel kleinere Haut verläuft dagegen, wie ich mich bald überzeugte, nicht im Nerven, sondern schließt dessen innere Seite gegen eine dünne längliche und homogene Schicht ab, die an der Mittellinie des inneren Nervenbandes

¹ Daß THOMSON die jungen Radiärkanäle nicht über den Kalkring, sondern direkt nach hinten verlaufen läßt, beruht offenbar auf einem Irrtum. Auch vermute ich, daß die angeblich einseitig verzweigte Form der zehn kleinen Kalkringglieder ebenfalls den Tatsachen nicht entspricht. Es scheint mir, als ob THOMSON Larven vor sich hatte, die (zum Teil) erst die fünf primären Kalkringglieder besaßen, und daß diese letzteren ihm deshalb als je zwei Stücke erschienen, weil über jedem der Radialkanal verlief und eine Trennung vortäuschte. Dementsprechend hat THOMSON jedes >—< förmige Kalkringglied als zwei angesehen von folgender Form >— —<. (S. 1862, Taf. V, Fig. 1 und Taf. VI, Fig. 1 u. 2.)

entlang verläuft und zuweilen auch einen Kern aufweist (Taf. XXXIV, Fig. 28 r).

Daß es sich in dieser Schicht nicht um ein Blutgefäß handelt, lehrt das Fehlen der charakteristischen Inhaltsflüssigkeit dieses letzteren, und daß ebensowenig an eine Identifizierung mit dem Hyponeuralkanal gedacht werden kann, beweist schon das Fehlen eines Lumens. Somit lag die Annahme nahe, daß wir es mit einem Überbleibsel des radiären Wassergefäßes zu tun haben.

Diese Annahme bestätigte sich dadurch, daß sich in der fraglichen Schicht bei Anwendung von Eosin-Wasserblau oder Eisenhämatoxylinfärbung dünne Längsmuskelfasern nachweisen ließen. Diese Längsmuskelfasern haben mit denjenigen der Radiärmuskeln nichts zu schaffen: sie reichen vorn bis unter die Ursprungsstelle der Radialnerven, sind lange nicht so dick wie die Fasern der Längsmuskeln und obendrein durch die Ringmuskulatur und Bindegewebe von jener scharf getrennt (s. Taf. XXXIV, Fig. 28). Der Umstand, daß diese Muskelfasern in ganz geringer Zahl (etwa 2—3) neben einem kräftigen Längsmuskel auftreten, bestärkt die Ansicht, daß es sich dabei um ein Überbleibsel eines rückgebildeten Organs handelt. Bedenkt man nun, daß bei allen Actinopoden-Holothurien außen von der Längs- und Quermuskulatur eine Schicht von längsverlaufenden Fasern an der Außenseite vom Epithel des Radiärkanals gebildet wird, so wird man nicht umhin können, anzunehmen, daß bei *Rhabdomoligus* wie bei allen Synaptiden die radiären Wassergefäße obliterieren, daß aber bei dieser Art auch beim alten Tier vorhandene äußere Längsmuskelfasern als Rudimente der Radiärkanäle persistieren und Zeugnis ablegen von den Rückbildungen, denen *Rhabdomoligus* im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ausgesetzt war.

Durch Nachprüfung an jungen Tieren fand ich auch dort die Muskelfasern wieder und konnte erkennen, daß dieselben hier zu den noch besser erhaltenen Radiärgefäßen in genau derselben Beziehung stehen, wie das nach SEMONS (1888) Zeichnung (Taf. IV, Fig. 7) und Schilderung bei der tonnenförmigen Larve der *Synapta digitata* der Fall ist. Wenn sich aber bei andern Synaptiden die Radiärkanäle in der Jugend anlegen und auch Muskelfasern bilden, so können wir als wahrscheinlich annehmen, daß sich bei diesen wie bei *Rhabdomoligus* auch im ausgewachsenen Zustande Rudimente der Radiärkanäle bei erneuter Untersuchung auffinden werden.

Phylogenetische Bedeutung von *Rhabdomolgus*.

SEMPER hat den Versuch gemacht, die Organisation von *Rhabdomolgus* bei seinen phylogenetischen Betrachtungen über den Ursprung der Holothurien zu verwerten. Bei seiner Auffassung der genetischen Beziehungen der Holothurienfamilien und Echinodermenklassen weist er gerade die wichtigste Stellung dem *Rhabdomolgus* zu. Diese Form soll die Stammform der Holothurien und weiterhin auch die der Asteriden und Echiniden darstellen (vgl. SEMPER 1868, S. 194); denn die letztgenannten Gruppen sollen ihrer ausgeprägten radiären Gliederung wegen aus den Holothurien, die noch mannigfache Reminiscenzen an die ihnen nächststehende Urform aufweisen, hervorgegangen sein.

Um SEMPER'S Ansichten getreu wiederzugeben, gestatte ich mir, folgende Stellen wörtlich anzuführen (l. c., S. 190): »Zwischen den Lungenholothurien und den Lungenlosen, den Synaptiden, wird endlich die Verbindung hergestellt durch eine ähnliche Urform, bei welcher weder Lungen noch die für die Synaptiden so charakteristischen Wimperorgane gefunden werden. Eine solche Holothurie ist vielleicht auch schon bekannt, es ist dies der pelagische, von KEFERSTEIN bei St. Vaast aufgefundene *Rhabdomolgus*. Leider ist dies Tier nicht hinreichend genau bekannt, um ganz ohne Zweifel über seine Beziehungen zu bleiben. So wäre es sehr gut möglich, daß bei dem einzigen untersuchten Exemplare die Wimpertrichter übersehen wären, welche dasselbe zu einer entschiedenen Synaptide machen würden. Sollte es aber wirklich ohne diese Organe, sowie ohne die auch nicht gesehenen radialen Wassergefäße sein, so würde hier eine lebende Form vorliegen, welche als Überbleibsel der ältesten Holothurienfamilie anzusehen wäre, aus der sich allmählich durch Weiterentwicklung die anderen Familien hervorbildeten. Was dieser Deutung des *Rhabdomolgus* meiner Meinung nach eine ganz besondere Stütze giebt, ist das Vorkommen von nur zwei Otolithenblasen an der durch die POLISCHE Blase bezeichneten Bauchseite. Wenn man bedenkt, daß bei den Synaptiden solche Otolithenblasen an allen fünf Radialnerven durch BAUR nachgewiesen sind, so möchte man fast vermuten, daß hier auch nur der eine ventrale Radialnerv entwickelt sein möchte. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, so würde damit einmal der Beweis geliefert sein, wie richtig es war, alle Holothurien mit scharfem Gegensatz zwischen Bauch und Rücken als früher entstandene aufzufassen. Zweitens aber würde durch ein solches Verhalten — und dies ist bei Weitem bedeutungsvoller — eine so auffallende Brücke zu einer Tiergruppe geschlagen

werden, die man bisher meist zu den echten Würmern stellt, nämlich zu den Sipunculiden, daß man sich die Holothurien als aus den letzteren oder ihnen ähnlichen Würmern hervorgegangen denken kann. Und hierdurch wäre wieder eine Erläuterung gegeben für den auffallenden Parallelismus, der zwischen den zwei Ordnungen der Holothurien und den beiden der Gephyreen, nämlich den Echiuriden und Sipunculiden, besteht. Den Lungen der Lungenholothurien entsprechen ohne Zweifel die Excretionsorgane der Echiuriden; und die Sipunculiden, welche der letzteren vollständig entbehren, aber — soweit ich selbst dies constatiren konnte — ausnahmslos trichterförmige Wimperorgane an dem Darmaufhängeband oder am Darne selbst besitzen, lassen sich hierdurch den Synaptiden parallelisiren.«

Weiter heißt es bei SEMPER (l. c., S. 191): »Als Urform der Holothurien und Sipunculiden betrachte ich somit ein wurmförmiges Tier von der Gestalt des *Rhabdomolgus* mit Wassergefäßring und POLischen Blasen — welche den Sipunculiden ebenfalls zukommen —, einfachem ventralen Nervenstamm und Schlundring und kreisförmig um den Mund gestellten papillenförmigen Tentakeln, die vom Wassergefäßring aus geschwellt werden.« Auf S. 193 heißt es ferner: »In der Gattung *Rhabdomolgus* glaubte ich eine Form erkannt zu haben, welche wahrscheinlicherweise nur einen einzigen Nervenstrang besitzt«, und auf S. 190: »Allerdings fehlen dem *Rhabdomolgus*, den ich hiernach als eine direkt von Sipunculiden oder diesen verwandten Würmern abstammende Urform der Holothurien ansehe, die Segmentalorgane, welche ja für die Würmer von so großer Bedeutung sein sollen. Die phylogenetischen Beziehungen dieser Organe sind aber sehr untergeordneter Art.« Endlich sei noch die Stelle (S. 194) angeführt: »Ich wiederhole, daß ich in dem *Rhabdomolgus* eine Holothurie vermuthe, welche uns durch einen einfachen ventralen Nerv eine Übergangsform zu der angenommenen Urform liefert, wie sie notwendig einmal vorhanden gewesen sein muß, wenn meine Ansicht von der Entstehung der Holothurien richtig ist.«

Es hieße offene Türen einrennen, wenn man noch heute eine Kritik der von SEMPER angenommenen Beziehungen von Holothurien und speziell von *Rhabdomolgus* zu den Sipunculiden geben wollte. Nur darauf müssen wir hinweisen, daß auch diejenige anatomische Eigentümlichkeit, die *Rhabdomolgus* im besonderen den Sipunculiden nahe bringen soll, nämlich das Vorhandensein von nur einem ventralen

Radialnerv, in Wirklichkeit gar nicht besteht. KEFERSTEIN hatte an seinem Exemplar nur zwei Hörbläschen gesehen; in Wirklichkeit besitzt deren *Rhabdomolgus* jedoch fünf Paare, und dementsprechend sind auch fünf unter sich ganz gleiche Radialnervenstämme vorhanden. Ebenso unberechtigt scheint es mir zu sein, wenn man die Tatsache der frühzeitigeren Ausbildung des mittleren ventralen Radius während der Ontogenese zu ähnlichen Folgerungen verwenden wollte.

Die SEMPERsche Ansicht über den Ursprung der Holothurien und die Stellung von *Rhabdomolgus* würde daher heute keine sachliche Beachtung mehr beanspruchen können, wenn nicht schon dieser Zoologe dieselbe mit der Frage nach dem Verwandtschaftsverhältnis von Synaptiden und Pedaten-Holothurien aufs engste verknüpft hätte. Gerade die Beantwortung dieser Frage, die ganz unabhängig ist von dem Problem der Verwandtschaft mit den Gephyreen, führt nach SEMPER zu der Annahme, daß *Rhabdomolgus* als Stammform der Holothurien aufgefaßt werden müßte. Wie aus dem ersten der obigen Zitate hervorgeht, würde das Zweifelhafte dieser Ansicht für SEMPER ganz geschwunden sein, wenn er volle Sicherheit über das Fehlen von Wimperorganen und radialen Wassergefäßen gehabt hätte. Die von SEMPER gemachten Voraussetzungen haben sich also wenigstens dem ersten Anschein nach bestätigt: denn *Rhabdomolgus ruber* entbehrt der »für die Synaptiden so charakteristischen Wimperorgane« in der Tat völlig, und ausgebildete Radiärkanäle sind gleichfalls nicht vorhanden.

Da unsre Untersuchung ferner in der Gestalt des Kalkringes wie besonders in dem durchaus geradlinigen Verlauf des dorsalen Mesenteriums eine Bilateralsymmetrie ergeben hat, die ganz im Sinne der SEMPERschen Deutung zu sein scheint, so bedarf es einer genauen Prüfung der von SEMPER in ihrer vollen Wichtigkeit erkannten Frage nach der Verwandtschaft von Apoden- und Pedaten-Holothurien, um, die Bedeutung und Stellung von *Rhabdomolgus* richtig beurteilen zu können.

SEMPER wird von folgendem Gedanken geleitet: der Ringkanal ist derjenige Teil des Wassergefäßsystems, der früher angelegt wird als die Wassergefäße der Haut. Es werden also diejenigen Holothurien, die der Körperwassergefäße entbehren, phylogenetisch älter sein als die übrigen. Ferner entstehen erst die Fühler, dann erst die Füßchen, woraus wiederum hervorgeht, daß die Apoden der Urform näher stehen, als die füßigen Holothurien. Die ursprünglichste Gestalt der Fühler ist die Papillenform; auch diese Tatsache scheint mit der obigen Folgerung zu harmonieren; denn die Molpadiiden und Synaptiden zeigen die am einfachsten gebildeten Tentakel. Die Füßchen treten erst

später an den Radiärkanälen auf, mithin sind die Pedaten jünger als die Apoden, und von diesen wieder die Synaptiden älter als die Molpadiiden, bei denen — schon — Radiärkanäle vorhanden sind.

Wie man sieht, stützt sich SEMPER Ansicht ganz auf Daten der Ontogenie und vergleichenden Anatomie, die sich auf das Wassergefäßsystem beziehen. Dieses Organsystem stellt er auch in den Vordergrund, wenn er wegen der früheren Ausbildung des ventralen Radius und seiner Füßchen alle Formen mit ausgeprägtem Unterschied von Bauch und Rücken in den Gruppen der Pedaten als ursprünglich ansieht. Der phylogenetische Wert der Kalkteile wird sehr gering angeschlagen, und auch die paläontologischen Befunde, die SEMPER Ansicht bestätigen sollen, sind so dürftig, daß dieser Forscher selbst schon die Bedeutung derselben nicht hoch anschlägt (l. c., S. 199).

Es ist auffallend, daß SEMPER nicht die Möglichkeit erörtert hat, daß die Radialwassergefäße der Synaptiden — von deren Fehlen er überzeugt ist (l. c., S. 123) — durch Rückbildung verloren gegangen sein könnten. Dieser Gedanke war sogar sehr naheliegend; denn W. THOMSON (1862), dessen Abhandlung SEMPER benutzt hat, zeichnet und beschreibt die Radiärkanäle von den Jungen der *Synapta inhaerens*.

Gegenüber SEMPER wird die entgegengesetzte Anschauung, die das Fehlen der Radialwassergefäße bei den Synaptiden und der Füßchen bei den Molpadiiden durch Rückbildung erklärt, von H. THÉEL (1886, S. 4—5) vertreten. Aber auch dieser Forscher benutzt nicht die Angaben der Entwicklungsgeschichte, obwohl die Untersuchungen von METSCHNIKOFF die embryonale Anlage der Radiärkanäle bei den Synaptiden wiederum dargetan hatten. THÉEL stützt sich lediglich auf vergleichend anatomische Erwägungen. Er hat den von SEMPER vertretenen Gedanken, daß die Echiniden und Asteriden auch von *Synapta*-ähnlichen Vorfahren abstammen sollen, aufgegeben, hält aber an der Ableitung der Holothurien, Echiniden und Asteriden von einem primitiven Typus fest. Nun entsteht für ihn folgende Schwierigkeit: wenn die Pedaten von Formen abstammen, die der Radiärkanäle vollständig entbehren, so sind wir gezwungen, anzunehmen, daß die Radiärkanäle und ihre Anhangsorgane in der Klasse der Holothurien sich unabhängig von denen der Echiniden und Asteriden entwickelt haben und lediglich auf Grund einer außerordentlichen Konvergenz einen bis in zahlreiche Details ähnlichen Bau aufweisen. Hier bei THÉEL taucht also schon — als Fiktion — der Gedanke auf, daß die Radiärkanäle der Holothurien denen der übrigen Echinodermen nicht speziell homolog seien, eine Ansicht, die später von SEMON in ausgebildeter Form als Stütze

seiner Pentactaea-Theorie verwandt worden ist. THÉEL hat diesen Gedanken als unwahrscheinlich verworfen und die andre Möglichkeit gewählt: er sieht die *Cucumaria*-artigen und überhaupt die pedaten Holothurien als die ursprünglichen Formen an; als Formen, von denen sich die Synaptiden und Molpadiiden nur durch Rückbildung und schließlichen Schwund einiger Organe entfernt haben. Dementsprechend kommen die Synaptiden auch mit wenigen Ausnahmen in der Nähe der Küste vor, d. h. in einem Gebiet, wo in den schwierigen Existenzbedingungen die Voraussetzungen einer schnellen und starken Umbildung gegeben sind.

Die Konsequenzen der THÉELschen Ansicht würden es unmöglich machen, *Rhabdomolpus* als Stammform der Holothurien aufzufassen. Diese Stammform hätte man sich vielmehr nach diesem Forscher als ein *Cucumaria*-ähnliches Tier vorzustellen, das einen nach außen mündenden Steinkanal besaß und Füßchen längs der Ambulacren aufwies.

P. und F. SARASIN (1888, S. 152) vertreten jedoch wieder eine ganz entgegengesetzte Ansicht. Sie versuchen nicht nur die Echiniden (durch die Echinothuriden), sondern »alle Echinodermenstämme direkt oder indirekt von den Holothurien« abzuleiten und nähern sich damit den SEMPERschen Anschauungen. Innerhalb der Holothurienklasse suchen sie (S. 140) dann den Gegensatz von Pedaten und Apoden durch die eben bekannt gewordenen Elaspipoden zu überbrücken, welche in ihrer Organisation an Jugendstadien von Cucumarien erinnern und jene Übergangsform von fußlosen zu füßigen Holothurien noch jetzt repräsentieren sollen. Die SARASINS »halten es also für höchst wahrscheinlich, daß die sogenannten pedaten Holothurien nicht aus den Echiniden, sondern aus den Elaspipoden und diese aus den Apoden sich entwickelt haben«; denn den letzteren fehlt in der Entwicklung ein Elaspipodenstadium (S. 152). Apodenähnliche Geschöpfe bilden nach diesen Forschern somit auch »die unscheinbare Urwurzel«, »welcher der zweig- und blüthenreiche Baum der Echinodermen entsproß« (S. 152). Sieht man von der Verwertung der Elaspipodenorganisation ab, so bedeuten die SARASINSchen Darlegungen für die Frage nach der Beziehung von Synaptiden und Pedaten gegenüber SEMPER keinen bedeutenden Fortschritt.

Im Gegensatz zu THÉEL geht SEMON von entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen aus; es wäre also unmöglich gewesen, daß diesem Forscher der Widerspruch entgangen wäre, in welchem die Existenz von Radiärkanälen bei Jugendstadien der Synaptiden (die er selbst

bestätigte) zu der Annahme der Ursprünglichkeit der Synaptiden stand. Unglücklicherweise hatte aber HAMANN (1884, S. 34 u. 35) damals die alte Lehre von der Existenz der Radiärwassergefäße bei den Synaptiden gegenüber der schon herrschend gewordenen entgegengesetzten Anschauung von neuem zur Anerkennung gebracht. Damit gewann es in der Tat den Anschein des Rechtes, wenn SEMON (1888, S. 63) behauptete, »daß keine anatomische und keine entwicklungsgeschichtliche Tatsache dafür spricht, die einfache Organisation der Synaptiden als durch Reduktion aus der komplizierteren der füsigen Holothurien entstanden anzusehen«. Auch in der Lebensweise findet SEMON nicht diejenigen Bedingungen erfüllt, die nach seiner Meinung allein eine Degeneration verursachen können.

Trotz der Übereinstimmung in einem Cardinalpunkte würde man SEMON unrecht tun, wenn man seine Ansicht von derjenigen SEMPERS nicht aufs schärfste trennte. SEMON hat die unzulängliche Beziehung der Synaptiden zu den Gephyreen ganz aufgegeben, und ebenso betont er mit Nachdruck, daß es unmöglich sei, eine Echinodermenklasse aus einer andern abzuleiten. Anstatt die Urform der Echinodermen in einer Gruppe derselben zu suchen, glaubt er dieselbe durch ein Stadium der Entwicklung repräsentiert, dem sich die cenogenetisch modifizierten Formen der *Dipleurula* während ihrer Umbildung nähern, um erst späterhin durch divergente Entwicklung die spezielle Organisation der verschiedenen Klassen anzunehmen. Dieses palingenetische Zwischenstadium entsteht aus der *Dipleurula*-Larve durch das Auftreten der radiären Gliederung. Diese prägt sich zunächst in der Ausbildung von Wassergefäß- und Nervensystem aus, wogegen das dorsale Mesenterium als deutliche Spur der primären Bilateralsymmetrie (der Cölomanlage) erhalten bleibt. Das Nervensystem schließt sich in seiner Entwicklung dem dominierenden Wassergefäßsystem an. Dieses letztere verdient daher in erster Linie Berücksichtigung.

Es besteht nun in bezug auf das Wassergefäßsystem des erwähnten gemeinsamen Entwicklungsstadiums bei den verschiedenen Echinodermenklassen ein fundamentaler Unterschied. Während nämlich bei allen übrigen Echinodermen fünf Ausbuchtungen des Hydrocölringes entstehen (abgesehen von den POLISchen Blasen), treten deren bei den Synaptiden — und wie SEMON auf Grund von SELENKAS Angaben annimmt, bei allen Holothurien zunächst fünf, unmittelbar darauf aber wiederum fünf, im ganzen also zehn Ausbuchtungen auf. Dieser fundamentale Unterschied ist an erster Stelle festzuhalten (1889, S. 260); unmittelbar damit gegeben ist aber die weitere Frage: welche der zehn

Ausstülpungen sind den fünf Primärtentakeln der Echiniden und Asteriden homolog?

Es scheint SEMON kein Zweifel daran möglich, daß die fünf primären Ausstülpungen denen der übrigen Klassen entsprechen (1888, S. 64—65). Das geht nicht nur aus der Zeit des Auftretens, sondern auch daraus hervor, daß diese fünf ersten Ausstülpungen, wie bei den »Pentactulastadien« der übrigen Gruppen, nach vorn weiter wachsen, die Körperhaut ausstülpfen und damit auch äußerlich als Fühler sichtbar werden. Den schwerwiegendsten Grund für diese Art der Homologisierung, auf die zuerst von W. THOMSON (1861 u. 1862¹), dann von GÖTTE (1876) hingewiesen worden war, soll jedoch die Lage des Steinkanals bilden. Nach SEMON mündet der Steinkanal immer zwischen dem dritten und vierten Primärtentakel, also gegenüber einer Sekundärausstülpung; da nun der Steinkanal im mittleren dorsalen Interradius liegt, so würden hiernach die Primärfühler radial, die Sekundärausstülpungen, die zu den »Radiär«-kanälen werden, ursprünglich interradial liegen.

Die Lage der Primärfühler würde nach dieser Darstellung allerdings vollkommen mit der Stellung der fünf Hydrocölausstülpungen anderer Echinodermen übereinstimmen. Die interradiale Lage der Körperwassergefäße aber steht mit den Befunden an erwachsenen Holothurien in scharfem Widerspruch. Allerdings wird dieser Widerspruch insofern gemildert, als durch Einschiebung von fünf neuen Kalkringstücken immer zwei Glieder in die Interradien treten sollen, so daß die Radiärkanäle, die samt den zugehörigen Nerven über die Mitte eines Radialgliedes nach hinten biegen, eine adradiale Verschiebung erleiden würden. SEMON denkt sich beim ausgebildeten Tier die Primärtentakel genau radial, die Sekundärtentakel genau interradiell liegen, und dementsprechend müßten dann die Kalkringglieder mit den Nerven (usw.) adradiale Stellung besitzen (vgl. SEMON 1888, Taf. II, Fig. 1).

Die Konsequenz dieser Betrachtungsweise ist, daß die Radiärkanäle der Holothurien wie auch die Radialnerven (vgl. 1888, S. 101) nicht mit den entsprechenden Organen der übrigen Echinodermklassen homologisiert werden dürfen. Es sind vielmehr die Fühler der Holothurien, die den eigentlichen Radien, z. B. den Armen der Asteriden

¹ Übrigens ist die Übereinstimmung mit W. THOMSON doch eine sehr geringe; denn dieser zweifelte nicht an der Homologie der Ambulacren von Holothurien und Echiniden, sah sich vielmehr umgekehrt genötigt, die Arme der Crinoiden nicht als Ambulacren, sondern als Fühler anzusehen. Die Ambulacren sollen bei den Crinoiden nicht entwickelt sein. Vgl. 1862, S. 146.

entsprechen. Nach der verschiedenen Ausbildung der Radien und Arme werden die Holothurien als »*Angiochirota*« den »Achiroten« (Echinoidea) und Cölomachiroten gegenübergestellt.

HAMANN, der doch durch seine Behauptung der Existenz von Radiärkanälen SEMON in seinen Spekulationen bestärkt hatte, war gleichwohl der erste, der die Konsequenzen derselben angriff (1889). Aus der früheren Anlage der Primärausstülpungen der Holothurien folgt noch nicht ihre primäre Natur gegenüber den Anlagen der Radiärkanäle. Der Zeitpunkt des ersten ontogenetischen Auftretens kann leicht verschoben worden sein (S. 148), und wir müssen das annehmen, weil es völlig ungereimt wäre, die Homologie zwischen den fünf Wassergefäßen und Nervenstämmen der Holothurien, Echiniden, Asteriden usw., sowie das von SEMON in Frage gezogene Bestehen echter Homologien in der Anordnung der Kalkplatten zu leugnen (S. 147 u. 149).

SEMON weist in seiner Abhandlung über die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes zu seiner Verteidigung darauf hin, daß es sich in der Beziehung der Radiärkanäle und Nerven der Holothurien zu denen der übrigen Echinodermen auch nach seiner Meinung nicht um eine Analogie, sondern um eine allgemeine Homologie handelte: es handelt »sich hier um die Frage nach spezieller oder nicht spezieller Homologie, nicht aber um die Frage nach Homologie oder Analogie« (SEMON 1889, S. 266). Die in Rede stehenden Organe gehen in beiden Fällen aus einer gemeinsamen Uranlage hervor. Die weitere Differenzierung dieser Uranlage ist jedoch eine selbständige, gleichwohl aber durch ähnliche Bedingungen in ähnliche Bahnen gedrängt worden (SEMON 1889, S. 255).

Es ist ohne Zweifel möglich, sich in der von SEMON angedeuteten Weise die Übereinstimmung in dem Bau der Radien bei Holothurien, Echiniden usw. verständlich zu machen, indessen bleibt eine solche Deutung immer gesucht und die entgegengesetzte Annahme wahrscheinlicher — falls nicht andere Gründe für SEMONS Auffassung angeführt werden können.

Prüfen wir also die übrigen, von HAMANN in seiner Kritik nicht berührten Argumente SEMONS. Am »beweisendsten« (1888, S. 65) soll nach diesem Forscher das Verhalten der Einmündungsstelle des Steinkanals zu den primären und sekundären Ausstülpungen des Ringkanals sein. Bei SEMON selbst (1888, S. 23 u. 22) heißt es darüber: »Die Einmündungsstelle des Steinkanals liegt dem Ansatz des vierten dieser sekundären Ausstülpungen genau gegenüber, also genau in demselben Radius beziehentlich Interradius wie diese Sekundärausstülpung«

und »stets zwischen dem dritten und vierten Primärtentakel«. Demgegenüber behauptet jedoch BURY (1889, S. 428), daß der Steinkanal nicht genau mitten zwischen zwei Primärausstülpungen, sondern adradial zwischen einer Primär- und Sekundärblase einmündet. SEMONS eigne Fig. 3, Taf. II kann zur Illustration des genaueren Verhaltens dienen. Aber auch diese Figur entspricht nicht ganz den von BURY gefundenen Verhältnissen. Nach dem englischen Forscher liegt nämlich die Einmündungsstelle nicht zwischen der dritten und vierten, sondern zwischen der vierten und fünften Sekundärausstülpung — wie das SEMON in einer andern schematischen Figur auch dargestellt hat.

SEMON verkennt die Bedeutung dieser neuen Beobachtungen, wenn er aus seinen und BURYS Beobachtungen folgern will, daß die Einmündungsstelle des Steinkanals um den von ihm als normal angegebenen Punkt gegenüber der vierten Sekundärausstülpung schwanken soll. BURY ist später (1895, S. 55) auf diese Frage zurückgekommen und hat auf Grund einer Nachprüfung seiner Angaben an Schnittserien jede Annahme einer Variabilität zurückgewiesen. CLARK (1898, S. 82) bestätigte BURYS Darstellung an *Synapta vivipara*, und da selbst CUÉNOT, der im übrigen in seiner Auffassung der Synaptidenorganisation SEMON näher steht, sich mit Recht für BURY ausgesprochen hat (1891, S. 529), so läßt sich die adradiale Lage der Steinkanalmündung kaum noch bestreiten.

Damit haben die SEMONSchen Folgerungen den »beweisendsten« Teil ihrer Grundlage verloren. SEMON selbst hat sich in seiner Abhandlung vom Jahre 1889 bedeutend vorsichtiger ausgedrückt: die Homologisierung der Ausstülpungen des Hydrocölrings von Holothurien scheint ihm eine sekundäre Frage zu sein (1889, S. 262 u. 264). Was ihn aber immer noch hindert, die Radiärkanäle der Holothurien mit denen der andern Echinodermen in nähere Beziehung zu setzen, ist das Vorhandensein der Primärtentakel und deren früheres Auftreten bei den Holothurien (l. c., S. 264).

SEMON hat sehr wohl erkannt, daß an diesem Punkt eine Dunkelheit herrschte und aus diesem Grunde neue, auch auf andre Holothurien ausgedehnte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gefordert. Und in der Tat warfen die Daten, die LUDWIG (1891) über die Entwicklung der *Cucumaria planci* beibrachte, neues Licht auf diese Fragen. LUDWIG untersucht, ob das Auftreten von zehn Hydrocölausstülpungen, das einen großen Teil der Schwierigkeiten mit sich bringt, auch von dieser pedaten Holothurie gilt. Es ergibt sich, daß hier — wie bei allen Echinodermen nur fünf Ausstülpungen auftreten; diese werden zu den

Radiargefäßen, und von ihnen entspringen die Primärfühler. Für die actinopoden Holothurien war damit den SEMONSchen Annahmen der Boden entzogen. Hier liegt kein Grund vor, die spezielle Homologie der Radiärkanäle mit denen anderer Echinodermen zu bestreiten. Da es ferner völlig ungereimt wäre, den Gegensatz, den SEMON zwischen den Holothurien und den andern Klassen konstruieren wollte, auf die Beziehung der Synaptiden zu den übrigen Holothurien zu übertragen, so ist man gezwungen anzunehmen, daß auch die Radiargefäße der Synaptiden denen aller Gruppen speziell homolog sind. Es war ein unglücklicher Zufall, der es fügte, daß gerade Synaptiden, die nach dem obigen als stark modifizierte Formen angesprochen werden müssen, am genauesten untersucht und als Norm für alle Holothurien betrachtet wurden. Dazu kam — wie LUDWIG (1889—92, S. 458) mit Recht hervorhebt, daß SEMON durch KOWALEVSKYS (1867) und SELENKAS (1876) Angaben über das frühere selbständige Auftreten der Primärfühler bei Pedaten veranlaßt wurde, die Verhältnisse, wie sie *Synapta digitata* aufweist, auf alle Holothurien zu übertragen.

Auch die unzweifelhafte Tatsache, daß bei alten pedaten Holothurien alle Fühlerwassergefäße von den Radiärkanälen abgegeben werden, hätte schon einen Zweifel an SEMONS Auffassung wachrufen können, einen Zweifel, der sich durch die gesuchte Annahme, daß die eigentlichen Primärfühler von *Cucumaria* rückgebildet würden und nun erst neue von den Radiärkanälen entspringende Tentakel aufträten, nicht beseitigen läßt, vielmehr durch LUDWIGS Befunde durchaus gerechtfertigt wurde (s. SEMON, 1889, S. 262 Anm.).

Y. DELAGE und E. HÉROUARD (1903) schließen sich an LUDWIG an, indem sie die Art, in der die Fühler der *Cucumaria planci* auftreten, für das normale, dasjenige der Synaptiden für das sekundäre, durch zeitliche Verschiebung einer rudimentären Anlage entstehende Verhalten ansehen (S. 315). Nicht berechtigt scheint es mir jedoch zu sein, wenn diese Autoren annehmen, LUDWIG habe den Unterschied von Actinopoden und Paractinopoden zu stark betont, der Gegensatz der beiden Gruppen sei weniger fundamental und würde besser auf den Unterschied im Besitz von Füßchen und Lungen gegründet. LUDWIG hat zwar den Unterschied von Actinopoden und Synaptiden scharf betont (LUDWIG u. BARTHELS 1891; ferner LUDWIG 1889—92, S. 315, 460), indessen ist doch gerade dieser Forscher weit entfernt, denselben für unüberbrückbar zu halten. LUDWIG betrachtet die Synaptiden als eine frühzeitig abgezweigte und in bezug auf das Wassergefäßsystem umgebildete und rückgebildete Gruppe; damit ist die Beziehung zu den

übrigen Holothurien voll anerkannt; indessen dürfte diese Anerkennung nicht den geringsten Hinderungsgrund bieten, um die Bedeutung der Rückbildungen und, wenn man so will, sekundären Abweichungen im Bau des Wassergefäßsystems scharf hervorzuheben und systematisch zu verwerten.

Und wie steht es heute mit der Annahme, die Synaptiden seien rückgebildete Formen? Unsrer bisherigen Ausführungen dürften gezeigt haben, daß eine vom Urtypus stark ablenkende Entwicklung der Paractinopoden stattgefunden haben muß. Es ist jedoch eine viel speziellere und besondere Betrachtung erfordernde Frage, ob diese divergente Entwicklung teilweise eine rückschreitende war.

Nach SEMON gibt, wie wir sahen, die Lebensweise der Synaptiden ebensowenig die Ursachen, wie die Morphologie irgendwelche Anzeichen von Rückbildung.

Zunächst also sollen die Ursachen einer Rückbildung fehlen. Indessen ist es ein gewagter Schluß, aus unsrer Unkenntnis der Ursachen auf deren Nichtvorhandensein und auf das Fehlen der entsprechenden Wirkungen zu schließen. Nach SEMON hat rückschreitende Entwicklung »im Tierreich immer und allein seinen Grund in der Lebensweise« (1888, S. 61), und zwar spezieller entweder in parasitären Lebensgewohnheiten, in dem Aufgeben der freien Ortsbewegung oder endlich in unterirdischer Lebensweise.

Selbst wenn wir zugeben würden, daß das Graben der Synaptiden nicht den Verlust der Füßchen und weitere korrelative Umänderungen zur Folge gehabt hätte, so bliebe doch die allgemeine Behauptung SEMONS im höchsten Maße anfechtbar. Wir sind der Ansicht, daß im Leben der Organismen eine Menge innerer — durch die Lebensweise nicht direkt bedingter — Ursachen eine langsame, aber sichere Rückbildung bewirken können. So wie es progressive Wachstumsvorgänge gibt, die sich nicht auf die Lebensweise zurückführen lassen, vielmehr selbst eine Umänderung der Lebensweise, wenn nicht das Aussterben der Art bedingen, so gibt es auch Rückbildungen, die durch die Teile und Bausteine des Organismus bedingt werden und mit der Lebensweise keine causale Verkettung aufweisen. Selbst bei der Rückbildung von Organen durch Nichtgebrauch, also in Fällen, wo die Beziehung zur Lebensweise auf der Hand liegt, ist durchaus nicht immer die Annahme gestattet, daß die Änderung der Lebensweise immer das Prius und die Ursache, die Reduktion des Organs das Posterius war. Es dürfte eine Menge von Fällen geben, in denen umgekehrt die Lebensweise die von der Rückbildung der betreffenden Teile abhängige Variable darstellte.

Wir sehen hier davon ab, daß, wenn ein Schritt einmal gemacht ist, eine gegenseitige Beeinflussung von Änderung im Bau und entsprechendem Wechsel der Funktion in den meisten Fällen von entscheidender Bedeutung wird; für uns bleibt nur festzuhalten, daß die Bedingungen von rückschreitender Entwicklung nicht auf dasjenige Gebiet von Ursachen beschränkt zu sein brauchen, das man in dem Worte Lebensweise zusammenzufassen pflegt.

Daß ferner die Rückbildung eines Organs oder Organkomplexes nicht mit Degeneration der Art überhaupt identisch ist, daß z. B. Rückbildung des Wassergefäßsystems eine hohe Ausbildung des Nervensystems nicht ausschließt, und daß auch rückschreitende Entwicklung in vielen Fällen eine Förderung der Art bedeutet, das alles ist von H. L. CLARK (1898) gerade für unsern Fall mit Recht betont und mit hinreichender Klarheit dargelegt worden.

Bleibt also der zweite Teil von SEMONS Behauptung zu prüfen und zu untersuchen, ob wirklich »keine anatomische und keine entwicklungsgeschichtliche Tatsache dafür spricht, die einfache Organisation der Synaptiden als durch Reduktion aus der komplizierteren der füßigen Holothurien entstanden anzusehen« (1888, S. 63). Wir versuchten schon oben zu zeigen, daß SEMON diese Behauptung nur deshalb aufstellen konnte, weil kurz vorher durch HAMANN wieder die Ansicht vertreten worden war, daß die alten Synaptiden ebensowohl Radiärkanäle besäßen wie die Jugendformen. Eine auf zahlreiche Arten ausgedehnte Nachprüfung dieser Angabe HAMANNs durch LUDWIG und BARTHELS (1891, Zool. Anzeiger Nr. 360) ergab jedoch, daß die in der Jugend angelegten Radialkanäle bei erwachsenen Tieren vollständig geschwunden sind.

Noch in demselben Jahre, 1891, überzeugte sich ein anderer ausgezeichnete Forscher, L. CUÉNOT, ebenfalls von dem Fehlen der Radiärkanäle bei den Synaptiden. Da auch die übrigen nachfolgenden Untersuchungen (z. B. die von CLARK an *Synapta vivipara* 1898) dasselbe Resultat ergaben, so mußte es den Anschein gewinnen, als ob das Auftreten rückschreitender Entwicklung bei den Synaptiden einen Zweifel nicht mehr zuließ.

Um so mehr muß es überraschen, daß eben CUÉNOT (1891), der selbst das Fehlen von Radiärkanälen bestätigt hatte, an der Ursprünglichkeit der Synaptidenorganisation festhält. Er verwirft die THÉEL-LUDWIGSche Ansicht von der Rückbildung der Synaptiden (S. 523—524); für ihn ist das aber ohne Widerspruch nur möglich, wenn er die ihm bekannten Angaben von METSCHNIKOFF (1869), SEMON (1888) und

auch BURY (1889, S. 427), die die Existenz von Radiärkanälen bei den Larven behaupten, in Zweifel zieht (1891, S. 527).

Bevor wir die Berechtigung dieses Zweifels prüfen, mögen jedoch CUÉNOTS Vorstellungen über die Phylogenie der Echinodermen etwas genauer betrachtet werden — wenigstens soweit dieselben unsre Fragen berühren. Eine kritische Prüfung der Hypothesen früherer Forscher (S. 639—642) und ausgedehnte eigne Untersuchungen über das Gesamtgebiet der Echinodermenmorphologie geben seinen Ansichten eine vorzügliche Basis. Die Betrachtung der receten Formen wird für die phylogenetischen Erörterungen in den Vordergrund gerückt. Dabei soll das biogenetische Grundgesetz in vorsichtiger Weise nur zu Schlüssen benutzt werden, die sich auf die Entwicklung der einzelnen Organe stützen. Die phylogenetische Benutzung einzelner Entwicklungsstadien als ganzer wird verworfen.

Wie SEMON, so ist CUÉNOT der Ansicht, daß keine Klasse der Echinodermen während der Entwicklung durch eine andre »hindurchgegangen« ist (SEMON 1888, S. 111). Eine klare verwandtschaftliche Abhängigkeitsbeziehung besteht nicht zwischen den ausgebildeten Typen, sondern zwischen den Stammformen der einzelnen Gruppen. Auch haben sich die Echinodermenklassen nicht alle »divergent aus einer sehr einfachen Stammform entwickelt« (wie SEMON annimmt, 1888, S. 125). Die fünf Stammformen »*Prosynapta*«, »*Proholothuria*«, »*Procytus*«, »*Proechinus*« und »*Proaster*« sind vielmehr verschieden, haben sich in direkter, einfacher Aufeinanderfolge auseinander entwickelt und ihrerseits erst den ausgebildeten Typen zum Ursprung gedient. Sie geben uns gleichsam diejenigen Stellen der geraden Hauptachse des Stammbaumes, von denen die Seitenäste abgehen (1891, S. 643 u. 646).

Am Grunde des ganzen Stammbaumes steht nach CUÉNOT eine Form, die der *Pentactaea* von SEMON sehr nahe verwandt ist (S. 643). Nur betrachtet der französische Forscher die *Pentactaea* nicht als unmittelbare Stammform der Echinodermenklassen, sondern als Stammform der Stammformenreihe. SEMONS Vorstellung von dem Echinodermenstammbaum wird verworfen, der Typus der *Pentactaea* aber beibehalten.

Die Verschiedenheit (bei aller Ähnlichkeit) der beiden phylogenetischen Theorien wird deutlich, wenn wir die Beziehungen der *Pentactaea* zu den Synaptiden erörtern. Nach SEMON stehen die Synaptiden der Urform näher als die pedaten Holothurien, weil die Körperwassergefäße bei den ersteren »noch« keine locomotorische Funktion haben (SEMON 1888, S. 93), weil dieselben in bezug auf den Ursprung der Fühler (1889, S. 262) sowie in anderer Beziehung ursprüngliche Ver-

hältnisse bewahrt haben. Trotzdem aber bilden die Synaptiden eine Untergruppe der Holothurienklasse (= *Angiochirota*), einer Klasse, die sich durch die Ausbildung interradianaler (adradianaler) Körperwassergefäße vom Urtypus ebensogut entfernt hat, wie die übrigen Klassen! (Vgl. auch 1889, S. 306—307.)

Anders CUÉNOT. Nach ihm ist der Mangel der Radiärkanäle primär. Synaptiden und Actinopoden sind also außerordentlich verschieden und bilden zwei selbständige Echinodermenklassen. Mit SEMPER und den SARASINS hält er die Synaptiden für den ältesten Zweig des Stammbaumes, der direkt von der *Pentactaea* ausgeht, die von CUÉNOT deshalb als *Prosynapta* bezeichnet wird. Mit den Holothurien haben die Synaptiden keine unmittelbare »relation ancestrale«. Diesen Punkt betont CUÉNOT mit ganz besonderem Nachdruck; denn er ist »capital pour la fixation de l'arbre généalogique des Echinodermes«. Die gemeinsamen Merkmale von Synaptiden und Holothurien sind teils darauf zurückzuführen, daß sie schon sowohl der *Prosynapta* als auch der *Proholothuria* angehörtèn, zum andern Teil aber könnten sie — wie nach CUÉNOT z. B. der Kalkring (!) — in beiden Gruppen unabhängig voneinander entstanden sein (S. 653).

CUÉNOT geht also bedeutend weiter als SEMON. Der letztere hielt die Synaptiden für Formen, die der Urform der Holothurien nahe ständen, der erstere dagegen findet in der *Prosynapta* die Stammform, aus der einerseits die Synaptiden, andererseits aber auch die Holothurien und mittelbar alle übrigen Echinodermenklassen hervorgehen.

Betrachtet man die Organisation dieser allgemeinen Echinodermenstammform »*Prosynapta*«, so drängt sich ohne Zweifel zunächst eine Ähnlichkeit mit *Rhabdomolgus* und besonders mit älteren Fünftentakelstadien dieser Art auf. Sie stimmen überein in dem Besitz eines geraden Darmes, in dem Wassergefäßring mit seinen fünf interradianalen einfachen Tentakeln, in dem Besitz eines einzigen Steinkanals mit einfacher Öffnung (die bei *Rhabdomolgus* allerdings frühzeitig in die Leibeshöhle mündet), in der genau ventralen Lage der POLischen Blase, in der geringen Ausbildung des Blutlacunensystems und endlich in dem Mangel von Wimperurnen. In dem Fehlen der Kalkkörper der Haut und im Bau der Geschlechtsorgane scheint *Rhabdomolgus* sogar einen noch tieferen Stand der Entwicklung bewahrt zu haben, als ihn CUÉNOT für die *Prosynapta* fordert. Sehen wir von einigen nicht einwandfreien Punkten ab (Kalkring, radiale Sinus), so ist die Ähnlichkeit in der Tat auf den ersten Blick eine so frappante, daß man im Sinne CUÉNOTS *Rhabdomolgus* als eine Form auffassen müßte, die der *Prosynapta*,

also der Stammform aller Echinodermen, außerordentlich nahe stände.

Damit aber wird deutlich, daß die Auffassung CUÉNOTS in den für uns in Betracht kommenden Gedanken zu dem Standpunkt von SEMPER zurückführt (CUÉNOT 1891, S. 654). SEMON würde *Rhabdomolgus* höchstens als eine der Holothurien-Urform nahestehende Art angesehen haben. CUÉNOT dagegen, dem doch die gewichtigen Tatsachen bekannt waren, die LUDWIG gegen SEMONS Ansichten vorgebracht hatte, gibt dem ganzen Problem eine Form und Lösung, die in mancher Beziehung sogar extremer ist, als die Behauptungen SEMPERs.

Der vorliegende Fall von fortwährender Wandlung einer phylogenetischen Hypothese dürfte wenig dazu angetan sein, die Lust zu wecken, jene Annahmen noch um eine zu vermehren. Trotzdem scheint uns die Möglichkeit zu bestehen — an der Hand von Tatsachen — einige Cardinalpunkte jener Fragen zu entscheiden. Die Frage nach der Entwicklung der Echinodermen überhaupt, werden wir hier nur so weit heranziehen, als sie in Kontakt steht mit dem uns hier allein berührenden spezielleren Problem. Die allgemeine Frage nach der Entstehung der Echinodermenorganisation, nach der Phylogenie dieser Gruppe, läßt sich in drei Spezialfragen zerlegen: in die nach dem Ursprung und der palingenetischen Organisation der *Dipleurula*, in das Problem der Umwandlung der bilateralen in die radiäre Symmetrie und endlich in die Frage nach der Ausbildung der verschiedenen jetzt lebenden Echinodermotypen. Uns kann hier nur das dritte Problem interessieren. Scharf abzusondern ist die Betrachtung dieses Punktes von den übrigen freilich nicht; denn das setzte voraus, daß die Trennung der großen Typen erst stattfand, als die radiäre Symmetrie von allen gemeinsam erworben worden war, und daß erst dann die Verzweigung des Echinodermenstammbaumes (wenigstens der jetzt noch lebenden Äste) einsetzte!

Wenn somit die letzte der drei Fragen einige Cardinalpunkte der Echinodermenmorphologie gar nicht berührt, so ist sie doch für die Erkenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den einzelnen Klassen von der größten Bedeutung. Wir werden uns hier damit begnügen, dieses Problem von einer Seite zu behandeln: nämlich von der der Holothurienmorphologie. Wir beschränken uns hier auf die Behandlung der Fragen: kommt den Synaptiden gegenüber den übrigen Holothurien jene Stellung als selbständige Klasse im System zu, die ihnen CUÉNOT anweist, und: ist die Urform der Synaptiden (*Prosynapta-Rhabdomolgus*) so organisiert, daß sie (mittelbar) als Stammform der

Holothurien und der übrigen Echinodermenklassen angesehen werden muß?

CUÉNOT (1891, S. 652) faßt seine Argumente in drei Punkten zusammen. Wir betrachten zunächst den entscheidendsten Grund. Dieser betrifft das Fehlen der Radiärkanäle, das CUÉNOT entschieden für primär hält (S. 523—524 u. 652) und dementsprechend auch auf die Urform überträgt (S. 643). Die Richtigkeit dieser Auffassung hängt aber von der Berechtigung der Annahme ab, daß die Radiärkanäle auch bei den jungen Tieren nicht vorübergehend auftreten. Ohne sich auf eigne Nachprüfungen stützen zu können, glaubt CUÉNOT die entgegengesetzten Angaben von THOMSON (1862), METSCHNIKOFF (1869), SEMON (1888, S. 35) und BURY (1889, S. 427 u. 1895, S. 57) bezweifeln zu müssen (CUÉNOT 1891, S. 527). Wir besitzen aber nur von einer paractinopoden Holothurienform bestimmte Angaben über das primäre Fehlen von Körperwassergefäßen, nämlich von *Synapta vivipara*. Aber selbst bei dieser Art, bei der nach CLARKS (1898) Untersuchungen die Radiärkanäle nicht über den Steinkanal nach hinten biegen, werden dieselben gleichwohl angelegt! Bei den meisten Formen haben wir jedoch keinen Grund, zu bezweifeln, daß hier die Radiärkanäle bei jungen Tieren genau so über den Kalkring nach hinten verlaufen wie bei den Pedaten. Für *Rhabdomolgus* z. B., wo diese Frage besonders interessieren muß, haben wir durch Auffindung unzweifelhafter Rudimente der Körperwassergefäße den Nachweis geführt, daß die jungen Tiere eine fundamentale Eigentümlichkeit besitzen, die den ausgewachsenen Tieren fehlt. CUÉNOTS Annahme ist also nach allen vorliegenden Angaben für die Synaptiden ungerechtfertigt und für *Rhabdomolgus* sicher falsch.

Von weit geringerer Bedeutung ist CUÉNOTS zweites Argument, welches die große Verschiedenheit der Schizocölkanäle und des Blutgefäßsystems bei Synaptiden und Actinopoden betont. Gerade Spaltbildungen im Mesenchym können sehr leicht eine selbständige ähnliche Ausbildung bei den verschiedenen Klassen erfahren haben. CUÉNOT selbst nimmt ja an, daß der Stammform ein Blutgefäßsystem noch fehlte (S. 643). Andererseits aber sind die Verschiedenheiten des Lacunensystems bei Synaptiden und Actinopoden nicht derart, daß sie die Annahme einer gemeinsamen Anlage derselben bei der Urform ausschließen. Die Einfachheit der Synaptiden in bezug auf diesen Punkt könnte teils ursprünglich sein, zum Teil vielleicht auch auf Rückbildung beruhen. Ein Grund zu einer scharfen Trennung in zwei Klassen liegt daher nicht vor.

Die Ausbildung anderer Spalträume im Mesenchym, etwa der Epineural- und Hyponeuralkanäle, kann aber ebensowenig für CUÉNOTS Anschauung einen Beweis erbringen. Schon früher haben wir die außerordentliche Verschiedenheit der Angaben über diese Bildungen erwähnt, die irgendwelche Schlüsse über die Phylogenie, besonders der Synaptiden, ganz unzuverlässig macht.

Weit größeres Interesse beansprucht der von CUÉNOT an erster Stelle angeführte Grund, der die Rückbildung der Synaptiden aus Holothurien-artigen Formen unannehmbar machen soll. Er stützt sich auf den Umstand, daß die fünf Primärtentakel, die sich bei den Synaptiden »erhalten«, nicht mehr in derselben Weise bei den Holothurien auftreten (S. 652). Die Primärtentakel der Holothurien entspringen zwar nach der Angabe einiger Forscher ebenfalls vom Ringkanal; doch findet CUÉNOT es mit Recht auffallend, daß einerseits die fünf Primärtentakel persistieren sollen, und daß andererseits doch alle zehn (oder mehr) Fühler der fertigen Actinopoden genau wie modifizierte Füßchen von den Radiärkanälen entspringen. Trotz dieser Unklarheiten in den entwicklungsgeschichtlichen Daten ist CUÉNOT unbedenklich, anzunehmen, daß die Holothurien während der Ontogenie ein Synaptiden-ähnliches Stadium durchlaufen, deren Ambulacralsystem ein phylogenetisch ursprünglicheres Stadium repräsentiert (S. 527) und ungefähr die Form bewahrt hat, die das Wassergefäßsystem bei seinem ersten Auftreten aufwies (S. 524).

R. SEMON, dessen Hypothese über die Rückbildung der Primärfühler der Synaptiden bereits oben zurückgewiesen wurde, hat gleichwohl jene Dunkelheit in der Bildung der Fühler besser erkannt als CUÉNOT und treffend bemerkt: »Ich bin weit entfernt, die sehr schwierige und nicht allein entwicklungsgeschichtlich zu lösende Frage für vollkommen beantwortet und sicher entschieden zu halten.«

»Ein volles Verständnis wird auch erst dann zu gewinnen sein, wenn wir über die Entstehung und Lage der später auftretenden Mundtentakel der Holothurien genauer unterrichtet sein werden« (1889, S. 262).

Wie bereits erwähnt, verdanken wir die genaueren Daten über die Art des Auftretens der Primärtentakel der Pedaten (*Cucumaria*) den Untersuchungen von H. LUDWIG. Dieser Autor hat einerseits gezeigt, daß die Primärtentakel der *Cucumaria planci* nicht vom Ringkanal (wie SELENKA behauptete), sondern von vornherein von den Radiärkanälen entspringen und andererseits nachgewiesen, daß dabei nicht jeder Radiärkanal in symmetrischer Weise je einen Fühler abgibt, sondern

daß der mittlere ventrale Radiärkanal die zwei Tentakel der beiden ventralen Interradien trägt und der linke dorsale wiederum zwei, nämlich die des linken und mittleren dorsalen Interradius abgibt (siehe Taf. XXXVI, Fig. 43). Der Primärtentakel des rechten dorsalen Interradius entspringt vom rechten dorsalen Radiärgefäß.

Diese Angaben, die CUÉNOT bekannt waren, haben denselben auffallenderweise in seiner Anschauung, daß die Holothurien ein Synaptiden-ähnliches Stadium durchlaufen, nicht gestört. Der genannte Autor scheint uns ferner die Ansichten LUDWIGS mißzuverstehen, wenn er glaubt, nach jenen Untersuchungen und Resultaten LUDWIGS seien die Primärtentakel der Holothurien denen der Synaptiden in keiner Weise vergleichbar. Wollte man konsequent sein, so müßte man nach CUÉNOT annehmen, daß die Primärtentakel der Synaptiden bereits während der Entwicklung der *Proholothuria* aus der Echinodermenstammform endgültig verloren gingen.

Schon den SEMONSchen Auffassungen gegenüber haben wir die bei *Cucumaria* gefundenen Verhältnisse als die normalen hingestellt, von denen der Ursprung der Primärtentakel aus dem Ringkanal nur eine sekundäre Modifikation darstellt.

Daß diese Ansicht zutreffend ist und auch die richtige Deutung von LUDWIGS Angaben enthält, ergibt sich aus einer Vergleichung der Stellung der Sekundärfühler von *Cucumaria* und *Synapta*. Wir brauchen bezüglich dieses Punktes nur die Darlegung unseres speziellen Teiles zu rekapitulieren: da die Primärfühler in asymmetrischer Weise auftreten, sich später aber mit den fünf Sekundärfühlern derart zu einer radiären Anordnung ergänzen, daß von einem Radiärkanal immer zwei Tentakel entspringen, so müssen auch die Sekundärfühler asymmetrisch angeordnet gewesen sein: die beiden seitlichen ventralen Radien, die gar keine Primärfühler trugen, werden je zwei Sekundärfühler abgeben, und der fünfte Sekundärtentakel wird von der noch freien dorsalen Seite des rechten dorsalen Radiärkanales in den mittleren dorsalen Interradius abgehen müssen (s. Taf. XXXVI, Fig. 43). Damit hat jeder Interradius einen neuen Tentakel bekommen. Die eigenartige asymmetrische Anordnung der Primär- und Sekundärtentakel läßt sich aber, wie unser Schema lehrt, auch dann noch wahrnehmen, wenn wir von der Verbindung mit den Radiärkanälen ganz absehen und nur die Stellung zueinander (und zu den Radien) beachten. Bezeichnen wir die Primärtentakel mit *P*, die Sekundärfühler mit *S*, so folgen sich dieselben in der eigenartigen Reihenfolge:

$$P \mid P S \mid S P \mid P S \mid S P \mid S$$

wenn wir den Ringkanal (wie in Taf. XXXVI, Fig. 43 u. 44) von hinten gesehen denken und die Fühler von der dorsalen Mitte links herum zählen. Da diese Anordnung noch zu erkennen ist, wenn die Radiärkanäle fehlen, so muß dieselbe auch bei Formen ausgeprägt sein, die zwar von pedaten Holothurien abstammen, die Radiärwassergefäße aber verloren haben und deren Fühlerkanäle alle direkt vom Ringkanal entstehen.

Somit gibt uns diese Anordnung der Tentakel ein Mittel an die Hand, das Problem der Verwandtschaft von Synaptiden und Holothurien zu entscheiden: ist die THÉEL-LUDWIGSche Ansicht von der Rückbildung der Synaptiden richtig, so muß auch bei diesen, trotz des Ursprunges der Fühlerkanäle aus dem Ringkanal, jene Trennung der Primärfühler in der oben hingeschriebenen Weise bei der Fühlervermehrung zu konstatieren sein. Wie im IX. Abschnitt gezeigt wurde, fügt sich *Rhabdomolgus* in der Tat dem obigen Schema (s. Taf. XXXVI, Fig. 37—41) ein. Für sich allein betrachtet, würde diese Stellung der Primär- und Sekundärfühler bei *Rhabdomolgus* ein unerklärliches Kuriosum sein. Dieses Kuriosum erklärt sich aber, wenn wir es in Beziehung setzen zu den Verhältnissen bei den Actinopoden, wo die Anordnung der Sekundärfühler durch den asymmetrischen Ursprung der Primärtentakel aus den Radiärkanälen verständlich wird.

Daß diese Übereinstimmung in der Anordnung der Primär- und Sekundärfühler nicht allein von *Rhabdomolgus* gilt, ist höchst wahrscheinlich. Der sechste und siebente Fühler von *Chiridota rotifera* und *contorta* fügen sich diesem Gesetz (s. LUDWIG 1881 u. 1898) der Tentakelordnung, so daß eine völlige Übereinstimmung zu vermuten ist. Für *Synapta vivipara* hat CLARK (1898) sogar den Nachweis führen können, daß auch die Primärtentakel von den Stummeln der Radiärkanäle nach der bei *Cucumaria* festgestellten Weise abgegeben werden. Aber auch bei den meisten übrigen Synaptiden, bei denen die Radiärkanäle völlig geschwunden sind, ließe sich in der oben dargelegten Weise lediglich an der Stellung der jungen Fühler eine Nachprüfung der hier vertretenen Ansichten anstellen.

Wir glauben indessen, daß unsre Darlegungen genügen, um die Unzulänglichkeit auch der CUÉNOTSchen Ansichten über die Stellung der Synaptiden und über die Bedeutung einer *Rhabdomolgus* ähnelnden *Prosynapta* zu erweisen. Einen klareren morphologischen Hinweis, wie derjenige, der sich aus der Fühlerstellung ableiten läßt, wird man bei phylogenetischen Untersuchungen nur selten erlangen können.

Symmetrieverhältnisse der Holothurien.

Bevor wir dazu übergehen, *Rhabdomolgus* im speziellen nach seiner Stellung und seiner Bedeutung genauer zu betrachten, verdienen die Symmetrieverhältnisse der Holothurien kurz erörtert zu werden.

Sehen wir davon ab, daß bei der Umwandlung der *Dipleurula*-Larve deren ursprüngliche Bilateralsymmetrie fast ganz verloren geht, so bleibt noch immer in dem Bau der Holothurien eine primäre Bilateralsymmetrie von einer sekundären zu scheiden. Wenn auch die erstere vielleicht nur durch die Anlage der Geschlechtsorgane mit jener Symmetrie der *Dipleurula*-Larve zusammenhängt, so verdient dieselbe gleichwohl die Bezeichnung primär im Gegensatz zu noch später erworbenen Symmetrieverhältnissen. So ist die Bilateralsymmetrie, die in der Lage des Steinkanals und des dorsalen Mesenteriums ihren Ausdruck findet, ohne Zweifel ursprünglicher als die Ausbildung von Trivium und Bivium usw. Freilich scheint das Auftreten der sekundären Bilateralsymmetrie trotzdem durch die ursprünglichere Symmetrie beeinflusst worden zu sein, wenigstens fallen die beiden Symmetrieebenen zusammen. Eben dieser Umstand verführt leicht zur Verwechslung. Doch hat schon SEMON (1888, S. 114) die Notwendigkeit einer Trennung der primären und sekundären Bilateralsymmetrie mit Nachdruck hervorgehoben. Nur hat SEMON weit mehr von jener primären Symmetrie als Erbteil von der *Dipleuraea* aufgefaßt. Auch dürfte die ursprünglichste Symmetrieebene (der *Dipleurula*) mit der Ebene der primären Symmetrie der Holothurien nicht zusammenfallen.

Sekundärer Natur ist z. B. die Bilateralsymmetrie des Fühlerkranzes, die auf der Stellung kleinerer Tentakel oder auf der Verteilung von mehr als zwölf Fühlern in den Interradien beruht. Die Bilateralsymmetrie des Kalkringes scheint ebenfalls sekundär zu sein, wenigstens konnten wir bei *Rhabdomolgus* an der Hand der Entwicklung nachweisen, daß die Verkürzung der in der Medianebene liegenden Glieder durch nachträgliche Verwachsung entsteht. Endlich konnte man auch den geraden Verlauf des dorsalen Mesenteriums, den wir bei *Rhabdomolgus* fanden, als sekundär bilateralsymmetrisch betrachten.

Die fünfstrahlige Radiärsymmetrie der Echinodermen prägt sich bei den Holothurien lediglich in den Organen der Radien aus, die zu der Hauptsymmetrieebene derart angeordnet sind, daß einer derselben (der ventrale) in diese Ebene hereinfällt. Vielleicht ist auch die Radiärsymmetrie des Kalkringes primärer Natur. Die Entscheidung dieser Frage hängt davon ab, ob man annimmt, die fünf zuerst auftretenden

Radiärstücke würden durch die Lage der über sie umbiegenden Radiärkanäle und Nerven bedingt, oder ob man mit SEMON (1887, 2, S. 404 und 1888, S. 109) den ursprünglichen Zweck der Kalkringstücke in der Stütze der Tentakel erblickt!

Denn die (fünf oder zehn) Tentakel stehen zwar auch in äußerlich radiärer Anordnung, aber diese radiäre Anordnung ist von der primären Radiärsymmetrie ebenso scharf zu scheiden, wie die sekundäre Bilateral-symmetrie von der primären.

Beim ausgewachsenen Tier (mit den zehn Haupttentakeln) ist die radiäre Anordnung der Tentakel besonders auffallend. Die rein anatomische Untersuchung würde in der Ansicht, es handelte sich dabei um echte Radiärsymmetrie nur bestärken; besonders bei den Synaptiden, bei denen nicht einmal eine Beziehung zu den Radiärkanälen und deren Radiärsymmetrie besteht. Erst die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß von der radiären Anordnung der Tentakel das im besonderen gilt, was A. LANG (1894, S. 1139) von dem Seltsamen des radiären Baues der Echinodermen überhaupt bemerkt: diese radiäre Anordnung ist nur die »Maske«, »hinter welcher sich eine uns noch unverständliche, komplizierte Asymmetrie verbirgt«.

Bei der scheinbaren Radiärsymmetrie der Tentakel ist es gelungen, diese Maske wegzureißen. Bei den Pedaten konnte für die Primärtentakel direkt der Nachweis ihres asymmetrischen Ursprunges aus den Radiärkanälen beobachtet werden. Daraus folgte, wie wir sahen, daß auch die Sekundärtentakel nicht einen radiären, sondern ebenfalls einen asymmetrischen Ursprung nehmen.

Verwickelter liegen die Beziehungen bei den Paractinopoden: hier weisen nicht nur die zehn Haupttentakel, sondern auch die fünf Primärfühler eine vollkommene Radiärsymmetrie auf! Nur die eigentümliche Art, in der Primär- und Sekundärtentakel einander in Gruppen trennen, legt hier Zeugnis davon ab, daß der früher asymmetrische Ursprung der Primärfühler nur verwischt ist.

Sowohl bei Actinopoden als auch bei den Synaptiden besteht also eine doppelte Asymmetrie, zwei regelmäßig-asymmetrisch auftretende Gruppen von Bildungen, die sich jedoch immer zu einer — sekundären — Radialsymmetrie ergänzen. Die sekundäre Radialsymmetrie der Holothurien ist somit komplexer Natur, und das scheinbar radiäre Ganze besteht aus zwei asymmetrischen Teilen.

Die asymmetrische Anordnung der Primär- und Sekundärfühler verdient noch einige Worte. In Wirklichkeit ist dieselbe nicht so

unregelmäßig, wie es auf den ersten Blick scheinen muß. Verbindet man nämlich in dem Tentakelkreis alle Primärfühler für sich und ebenso die Sekundärfühler der Reihe nach durch gerade Linien, so ergeben sich zwei Fünfecke. Die entsprechenden Seiten dieser symmetrischen Fünfecke laufen einander alle parallel, mit Ausnahme von zwei Seiten, die sich im rechten dorsalen Radius schneiden. Durch eine Linie, die diesen Schnittpunkt mit der Mitte des Fühlerkranzes verbindet, ist eine senkrechte Ebene bestimmt, zu der die eben konstruierten Fünfecke symmetrisch liegen.

Die Konstruktion dieser Symmetrieebene erinnert an den Nachweis der eigentümlichen symmetrischen Beziehungen der Ambulacrallplatten der Echiniden, auf die LOVÉN (1874) zuerst die Aufmerksamkeit der Morphologen gelenkt hat (s. die Textfig. 12). In beiden Fällen läßt sich die Regelmäßigkeit sehr einfach durch die Buchstabenreihe ausdrücken:

$$a \ a \ b \ b \ a \ | \ b \ a \ a \ b \ b$$

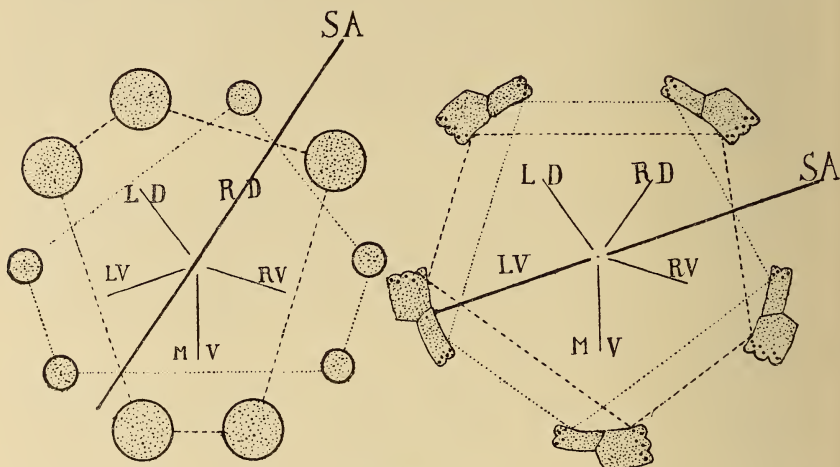
in der uns *a* die Gebilde (Platten oder Tentakel) der einen, *b* diejenigen der andern, damit abwechselnden Art bezeichnet. Der mittlere Strich gibt uns die Symmetrieachse, die so beschaffen ist, daß an entsprechenden Stellen der linken und rechten Seite immer ungleichartige Stücke (Platten oder Fühler) liegen.

Die Lage dieser Symmetrieachse ist jedoch bei Holothurien und Echiniden nicht dieselbe. Um die obige Anordnung der Buchstaben zu erhalten, muß man bei der Seeigelschale an einer andern Stelle zu zählen beginnen als bei dem Tentakelkranz einer Holothurie. Orientieren wir die in Rede stehenden Symmetrieebenen der beiden Klassen nach der Lage des Steinkanals, so ergibt sich, daß dieselben miteinander einen Winkel von $1/2 \times 360/5$ Grad bilden: diejenige der Holothurien geht durch den rechten dorsalen Radius, diejenige der Echiniden durch die Mitte des rechten dorsalen Interradius (s. die Textfig. 12).

Diese Lagedifferenz weist darauf hin, daß die besprochenen Symmetrieverhältnisse in beiden Klassen verschiedener Natur sind, daß sie verschiedene Ursachen haben müssen und wahrscheinlich nur durch Zufall die oben erwähnte Übereinstimmung aufweisen.

O. BÜTSCHLI (1892, S. 150ff.) hat den Versuch gemacht, die merkwürdige Symmetrie der Seeigelschale zu erklären und glaubt in der Reduktion von $1\frac{1}{2}$ Doppelradien der rechten Körperseite der noch bilateral-symmetrischen Urform eine Ursache dafür gefunden zu haben, die mit seinen Vorstellungen über die Entwicklung der fünfstrahligen Radiärsymmetrie in gutem Einklang steht.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Holothurien. Um die oben erwähnte Symmetrie der Tentakelstellung zu erklären, braucht man sicherlich nicht bis auf die Organisation der bilateralsymmetrischen Urahnen zurückzugehen. Die Entwicklungsgeschichte scheint hier einen deutlicheren Hinweis zu geben: an Jungen der *Cucumaria planici* hat nämlich H. LUDWIG (1891, 1) festgestellt, daß von den ersten fünf Füßchen vier am mittleren ventralen Radius und das fünfte am linken dorsalen Radialkanal auftritt. »Es sind also dieselben beiden Radialkanäle jetzt an der Füßchenbildung beteiligt, welche auch in der Fühlerbildung den übrigen Radialkanälen insofern vorausgingen, als sie zuerst



Textfig. 12.

Vergleich der Konstruktion und Lage der Symmetrieachse (*SA*) des Fühlerkranzes der Holothurien (links) mit derjenigen der Lovénschen Symmetrieebene der Seeigel (rechts). Beide Figuren sind so gezeichnet, daß man die Fühler, bzw. Ambulacrallplatten vom Apicalpol des Tieres sieht. Es bedeuten *LD* und *RD* den linken und rechten dorsalen, *LV*, *RV* und *M V* den linken, rechten und mittleren ventralen Radius.

ihre definitive Zahl von je zwei Fühlern lieferten« (l. c. S. 8). Hier liegt es somit nahe, anzunehmen, daß die stärkere Entwicklung des mittleren ventralen und linken dorsalen Radius die Ursache war dafür, daß dieselben je zwei Fühler ausbildeten, während die übrigen drei schwächeren Radiärkanäle noch überhaupt keinen oder erst einen Fühler trugen. Von diesen letzteren drei Radiärgefäßen ist nun das rechte dorsale (wie auch der zugehörige Nerv) in der Entwicklung gegenüber den seitlichen ventralen Kanälen ähnlich — wenn auch nicht so weit — voraus, wie der linke dorsale und besonders der mittlere ventrale Radiärkanal (s. LUDWIG 1891, 1, S. 3 u. 9). Damit wird auch

verständlich, daß der allein noch freie rechte dorsale Interradius seinen Primärfühler eben von jenem in der Entwicklung vorgeschrittenen rechten dorsalen Radiärkanal erhält (s. hierzu das Schema Taf. XXXVI, Fig. 43).

Nehmen wir also an, daß die stärkere Ausbildung des mittleren ventralen, des linken und auch des rechten dorsalen Radialkanals eine palingenetische Erscheinung der Ontogenese darstellt, so erklärt sich der asymmetrische Ursprung der fünf Primärfühler von *Cucumaria* in ungezwungener Weise dadurch, daß zur Zeit ihres ersten Auftretens eben nur jene drei stärkeren Radiärkanäle an ihrer Bildung teilnahmen. Erst viel später — nachdem die ungleiche Ausbildung der einzelnen Radien sich wieder verloren hatte — begannen dann auch die beiden seitlich ventralen Radiärkanäle durch die Umbildung der vordersten Füßchen eine Vermehrung der Tentakel herbeizuführen.

Bedenkt man nun, daß die radiäre Anordnung der Primärfühler der Synaptiden, wie wir sahen, erst sekundär aus derselben asymmetrischen Ursprungsweise hervorgegangen ist, die die Actinopoden noch heute aufweisen, so wird es wahrscheinlich, daß auch bei den Paractinopoden der mittlere ventrale, der linke dorsale und auch der rechte dorsale Radiärkanal ihre vordersten Füßchen oder Füßchenpaare (= Fühler) früher entwickelten als die beiden seitlichen ventralen Radien. Damit aber wird vorausgesetzt, daß auch bei den Vorfahren der Paractinopoden jene stärkere Entwicklung dreier Radien bestand, die wir oben für die Actinopoden anzunehmen uns genötigt sahen.

Aus der Übereinstimmung in der Anordnung der Primär- und Sekundärfühler bei Actinopoden und Paractinopoden folgt somit, daß uns die bei *Cucumaria*-Jungen beobachtete stärkere Ausbildung des mittleren ventralen und der beiden dorsalen Radien (besonders des linken) eine Eigentümlichkeit eines phylogenetischen Entwicklungsstadiums repräsentiert, eines Stadiums, bei dem die Trennung der Klasse in Actinopoden und Synaptiden noch nicht vollzogen war: da schon die Entstehung der Primärfühler durch das Dominieren jener drei Radien bedingt wurde, so muß diese stärkere Ausbildung derselben schon eine Eigentümlichkeit von Echinodermenformen gewesen sein, die eben erst begonnen hatten, die typischen Eigentümlichkeiten der Holothurienklasse anzunehmen.

Rhabdomolgus ruber nach seinen Beziehungen zur Urform und nach seiner Stellung im System.

Von der Urform der Holothurien, von der wir oben eine ungleichmäßige Ausbildung verschiedener Radien wahrscheinlich zu machen suchten, bis zu dem Stadium, auf dem die Trennung in Actinopoden und Paractinopoden begann, ist es ein weiter Schritt. Mindestens ebenso beträchtlich, ja noch größer ist die Entfernung, die *Rhabdomolgus* von jener Urform trennt. In dem allgemeinen Teil unsrer Auseinandersetzungen waren wir bemüht, den Beweis zu erbringen, daß die Ahnen der Synaptiden, die eben anfangen, die Charaktere dieser Gruppe auszubilden, pedate Holothurienformen sein mußten. *Rhabdomolgus* ist nun eine Synaptide — das haben alle Forscher, die dieser Form eine systematische Stellung zu geben suchten, wie ihr erster Entdecker hervorgehoben. *Rhabdomolgus* unterscheidet sich mithin von der asymmetrischen Stammform der Holothurien nicht nur in den Merkmalen, welche die wenigstens scheinbar radiäre Urform der Synaptiden von jener unterscheidet, sondern außerdem durch die Eigentümlichkeiten, die die Paractinopoden gegenüber dem Actinotentypus auf ihrem getrennten Weg verloren oder neu erworben haben.

Daß *Rhabdomolgus* in der Tat jene rückschreitende Entwicklung mitgemacht hat, die den Paractinoten ihre Sonderstellung verschaffte, dürfte nach den Angaben unsres speziellen Teiles und nach unsern allgemeinen Darlegungen kaum bezweifelt werden: die Streckung der larvalen Darmwindung, das Vorhandensein von Rudimenten der Radiärkanäle und der Verlauf der Fühlervermehrung weisen unverkennbar auf jene Rückbildung hin, und der Mangel der Füßchen, der Besitz von fünf Paar Statocysten sowie eine Fülle kleiner Übereinstimmungen im anatomischen und histologischen Bau, die an dieser Stelle nicht wiederholt zu werden brauchen, bestätigen die nahe Verwandtschaft mit den Synaptiden.

Wenn aber kein Zweifel darüber bestehen bleiben kann, daß *Rhabdomolgus* sich gleichzeitig mit den Paractinopoden vom Stamme der Holothurien getrennt hat, so bleibt die Frage zu erörtern, welche Stellung *Rhabdomolgus* in der Gruppe der Synaptiden einnimmt, d. h. zu untersuchen, wie weit diese Form den gesonderten Weg und die Rückbildung der Paractinopoden mitgemacht hat.

Rhabdomolgus ruber ist eine sehr einfach gebaute Form, das muß von uns ebensogut wie von SEMPER betont werden. Diese Einfachheit des anatomischen Baues ist eine Tatsache: Gegenstand einer besonderen

Prüfung aber bleibt es, diese Einfachheit auf ihre Ursachen hin zu untersuchen. Schon jetzt sind wir in der Analyse jener Einfachheit so weit fortgeschritten, daß wir einen beträchtlichen Teil derselben als sekundär und als durch Rückbildung entstanden anzusehen gelernt haben. Zu dieser sekundären Einfachheit ist z. B. der Mangel der Füßchen zu rechnen. Die zickzackförmige Anordnung der Tastpapillen war es, die uns bei *Rhabdomoligus* jenen Verlust der Füßchen dokumentierte (vgl. oben S. 603—604).

Das Fehlen von Radiärkanälen gehört zu demselben sekundär einfachen Teil der Organisation. Das wird nicht nur durch das Auftreten der Sekundärausstülpungen (für die Synaptiden) bewiesen, sondern bei *Rhabdomoligus* noch in besonders deutlicher Weise durch das Vorhandensein bleibender Rudimente beim fertigen Tier garantiert.

Ebenso konnten wir den Nachweis erbringen, daß die einfach regelmäßige Art, in der Primär- und Sekundärfühler vom Wassergefäßring entspringen, nicht primärer Natur ist, sondern erst später erworben wurde, und genau Entsprechendes ließ sich von dem einfach geraden Verlauf von Darm und Mesenterium zeigen (s. oben S. 620).

Nicht so deutlich sprechen die Tatsachen über die Art, in der das Fehlen der Kiemenbäume bei Synaptiden und bei *Rhabdomoligus* gedeutet werden muß, denn Rudimente dieser Bildungen sind bei Paractinoten bisher nicht aufgefunden worden — wenn man nicht die Darmausstülpung der großen *Auricularia* von *Orotava* — die vielleicht eine Synaptidenlarve ist — in diesem Sinne deuten will. Trotzdem hält LUDWIG es für wahrscheinlich, daß auch die Kiemenbäume von *Rhabdomoligus* und den Synaptiden sekundär verloren gegangen sind; denn Dendrochiroten und Aspidochiroten besitzen die Kiemen gleicherweise und haben sich jedenfalls schon zu einer Zeit getrennt, als die Synaptiden noch mit den ihnen ähnlicheren Dendrochiroten eine Gruppe bildeten. Die Vorfahren der Synaptiden scheinen also Kiemenbäume besessen zu haben; denn daß die Ausbildung von Wasserlungen bei Aspido- und Dendrochiroten auf Konvergenz beruhte, ist immerhin unwahrscheinlich. Aber wie bereits bemerkt: die Ontogenese gibt keine Daten, die diese Annahme stützten (s. hierzu LUDWIG 1889—92, S. 453 u. 455).

Die genannten Eigentümlichkeiten sind *Rhabdomoligus* und den Synaptiden gemeinsam und gemeinsam während der Entwicklung entstanden, die die ganze Gruppe so weit vom Grundtypus der Holothurien entfernte. Die Einfachheit von *Rhabdomoligus* weist aber noch andere Charaktere auf, die dieser Form im besonderen eigentümlich sind.

Auch bei dieser Einfachheit bleibt natürlich wieder scharf zwischen Primärem und Sekundärem zu trennen. Denn: es können einige Teile dieser besonderen einfachen Organisationsverhältnisse dadurch ihre Erklärung finden, daß *Rhabdomolgus* der Stammform der Synaptiden nahe stand, andre aber vielleicht durch eine Rückbildung entstanden sein, die bei einzelnen Organen von *Rhabdomolgus* weiter gegangen sein könnte als bei den übrigen Paractinopoden! Der Kalkring gibt ein Beispiel. Die unvermehrte Zehn-Zahl der Glieder weist auf einfache Verhältnisse hin. Die Form der einzelnen Stücke ist eine außerordentlich einfache und bei Radial- und Interradialgliedern übereinstimmend. Nichts spricht dagegen, diese einfache Gestalt, die sich, wie oben gezeigt wurde, leicht auf das Primärkreuz zurückführen läßt, als ursprünglich anzusehen. Der Kalkring von *Rhabdomolgus* gibt also eine Beziehung zur Urform der Synaptiden und (freilich mittelbar) zu der Urform der Holothurien überhaupt. Ganz gefehlt aber würde es sein, wenn man nun auch die Bilateralsymmetrie des Kalkringes als einen Hinweis auf die Verwandtschaft mit primitiven Formen benutzen wollte; denn die Verkürzung zweier dorsal und ventral einander gegenüberliegender Kalkringstücke ist, wie mehrfach erwähnt, eine ganz sekundäre!

Dagegen weist *Rhabdomolgus* in der einfach zickzackförmigen Anordnung der Tastpapillen wieder ein Merkmal auf, das, wie oben ausgeführt wurde, sicher primärer Natur ist und zudem einen sicheren Anhaltspunkt gibt, um die Stellung von *Rhabdomolgus* unter den Synaptiden festzulegen. Die zickzackförmige Doppelreihe der Tastpapillen weist darauf hin, daß *Rhabdomolgus* in diesem wesentlichen Punkt der Organisation auf einem phylogenetischen Entwicklungsstadium verharret, bei dem eben erst der Verlust der Füßchen stattgefunden hatte!

Weisen wir so *Rhabdomolgus* im Stammbaum der Holothurien eine Stelle an, die demjenigen Punkte nahe liegt, von dem aus die Synaptiden ihren besonderen Weg einschlagen, so erklärt sich die ursprüngliche Zahl und Form der Kalkringglieder in ungezwungener Weise. Ebenso stimmen die Zehn-Zahl der Tentakel, ihre unverzweigte einfache Form, ferner das Fehlen einer zweiten Bindegewebsschicht im Darm und andre geringfügigere, ursprünglich einfache Merkmale vorzüglich mit dieser Annahme überein.

Andere Verhältnisse sind weniger durchsichtig. So z. B. das Fehlen der Wimperurnen! Es liegt nahe, auch diesen Mangel als ursprüngliche Eigentümlichkeit aufzufassen. Andererseits wäre es denkbar, daß auch

die geringe Größe, wie in anderer Richtung, so auch hier vereinfachend gewirkt und den Besitz von Wimperurnen entbehrlich gemacht hätte. Mein Zweifel an der primären Natur jenes Mangels stützt sich vor allen Dingen auf die Entdeckungen ÖSTERGRENS (1905, 1), der bei *Synapta buskii* und andern typischen Synaptiden die Wimperurnen vergeblich suchte. Wenn einmal alle Synaptiden die Wimperurnen gemeinsam erworben haben, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß jene kleinen Arten, die derselben entbehren, dieselben sekundär verloren haben! *Synapta minuta* scheint hier den Übergang zu vermitteln; denn es fand sich bei derselben, wie ich in einer vorläufigen Mitteilung angegeben habe, nur eine einzige Wimperurne in der Leibeshöhle vor! (S. BECHER 1906.) Indessen ist nicht abzustreiten, daß auch die Möglichkeit besteht, daß *Rhabdomolgus* niemals Wimperorgane besessen hat und schon zu einer Zeit seinen eignen Weg ging, als diese Organe von den Synaptiden noch nicht ausgebildet waren.

Das völlige Fehlen von Kalkkörpern bei *Rhabdomolgus* ist gleichfalls nicht leicht mit Sicherheit zu deuten! Ich habe bei Jugendformen dieser Art vergeblich nach kleinen Primärkreuzen oder irgendwelchen Kalkteilen gesucht, die auf einen sekundären Verlust der Kalkeinlagerungen der Haut hinwiesen! Trotzdem bin ich nicht der Ansicht, daß *Rhabdomolgus* unmittelbar von kalkkörperlosen Ahnen abstammt; denn gerade die Kalkabsonderung kann während der Ontogenese leicht überhaupt verschwinden, wenn das fertige Tier die Einlagerungen von kohlenstoffsaurem Kalk einmal verloren hat. Ferner ist zu bedenken, daß in allen Echinodermenklassen stark entwickelte Skeletteile in Menge vorkommen und es daher unwahrscheinlich ist, daß eine Gruppe oder gar eine Art — wie *Rhabdomolgus* — von vornherein kein Skelet besessen haben soll. Dazu kommt, daß *Rhabdomolgus* — wie oben dargelegt wurde — unmöglich als eine Form betrachtet werden kann, die den vielleicht skeletlosen Ur-Urahnen der Echinodermen sehr nahe steht. Zudem besitzt ja auch *Rhabdomolgus* einen Kalkring, d. h. ein Organ, dessen Homologisierung mit andern Skeletbildungen Schwierigkeiten macht und das infolgedessen wahrscheinlich viel späteren Ursprunges ist, als die Kalkablagerungen der Haut. Der Kalkring ist aber, morphologisch betrachtet, eine Bildung des Bindegewebes der Körperwand, so daß es in hohem Maße merkwürdig sein würde, wenn bei *Rhabdomolgus* von jeher lediglich jene Zone der Haut Primärkreuze und daraus Kalkringglieder gebildet hätte, während die übrige Körperwand, die bei fast allen Echinodermen Kalkkörper bildet, immer steril gewesen wäre. Es liegt somit näher anzunehmen, daß *Rhabdomolgus*

die Kalkkörper der Haut sekundär verloren hat und in dieser Richtung in der Rückbildung sogar weiter gegangen ist als die Synaptiden, bei denen die Reduktion des Kalkskeletes auch schon unverkennbar ist.

Mit dem Kalkkörpermangel hängt vielleicht das Fehlen eines Madreporenköpfchens zusammen. Ebenso gut aber könnte die einfache Öffnung des Steinkanals ein primäres Merkmal sein. Eine Entscheidung über diese Punkte ist vorläufig nicht zu treffen.

Etwas deutlicher sehen wir in bezug auf die Geschlechtsorgane. Der nur in der Einzahl vorhandene einfache Geschlechtsschlauch ist sicher eins jener Merkmale, die beweisen, daß *Rhabdomolpus* frühzeitig und vor der Ausbildung zahlreicher Komplikationen des anatomischen Baues von den übrigen Holothuriern, speziell den Synaptiden, abzweigte. Nur bleibt, wie oben genauer ausgeführt wurde, zweifelhaft, ob nicht doch auch *Rhabdomolpus* früher wenigstens zwei, d. h. an jeder Seite, einen Geschlechtsschlauch besessen hat. Die Ausbildung eines zweiten kleinen Geschlechtsschlauches bei einer Achttentakeljugendform (die in Fig. 30 (Taf. XXXIV) abgebildet ist) gibt wenigstens einen Fingerzeig in dieser Richtung.

Einige andre Punkte der Organisation von *Rhabdomolpus* bleiben für die Phylogenie unfruchtbar, weil wir dieselben Verhältnisse bei den Synaptiden nicht klar durchschauen. So macht z. B. die Deutung der Tatsache Schwierigkeiten, daß die Actinopoden eine unterbrochene Quermuskelschicht, die Synaptiden und *Rhabdomolpus* dagegen eine ununterbrochene Ringmuskelschicht aufweisen. LUDWIG hält den Besitz einer Ringmuskelschicht für primär und schreibt dementsprechend auch der Urform eine ununterbrochene Ringmuscularis zu (s. 1889—92, S. 453). Bei den Paractinopoden müßte dementsprechend die Ringmuskulatur erst später in den Radien Unterbrechungen erfahren haben (l. c. S. 454), und dafür spricht die Tatsache, daß selbst bei Synaptiden (*Acanthotrochus mirabilis*) in der mittleren Körperregion eine Trennung der Ringmuskelschicht in fünf interradiäre Felder eintreten kann! (DANIELSSEN und KOREN 1882.) Dagegen aber wäre es auch nicht vollkommen ausgeschlossen, daß die unterbrochene Quermuskulatur primärer Natur wäre und nur dadurch bei den Synaptiden sich zu einer Ringmuskelschicht ergänzt hätte, daß bei dieser Gruppe die Radiärkanäle rückgebildet wurden, und damit eine Stelle in den Radien frei wurde, an der die Quermuskelschicht sich ausdehnen konnte.

Auch bei einigen Sinnesorganen ist es schwer, genauer anzugeben, ob sie vor oder erst nach der Trennung der Synaptiden vom Actinopodentypus gebildet worden sind. So wahrscheinlich es ist, daß die

Statocysten (die eben auch bei einigen Elaspoden vorkommen) wie die Tastpapillen uralte Bildungen sind, so fraglich ist es, ob z. B. die Sinnesknospen der Tentakel oder der Körperwand später von den Synaptiden neu erworbene, oder alte bei den Actinopoden wieder verloren gegangene Bildungen darstellen.

Nicht weniger verfrüht würde es sein, wenn man über das erste Auftreten der contractilen Rosetten eine bestimmte Ansicht aussprechen wollte; denn die weite Verbreitung, die diesen Organen meiner Überzeugung nach bei den Synaptiden zukommt, gestattet nur den einen Schluß, daß dieselben schon frühzeitig in der Gruppe der Paractinopoden vorhanden gewesen sein müssen. Dafür spricht schon das Auftreten der Rosetten bei *Rhabdomolgus*, und mehr zu erschließen wird unmöglich bleiben, bis wir über das Vorkommen oder Nichtvorhandensein dieser Organe bei den Actinoten Gewißheit haben.

Die Analyse des morphologischen Baues von *Rhabdomolgus*, die wir im vorhergehenden zu geben versucht haben, dürfte deutlich machen, wie weit *Rhabdomolgus* davon entfernt ist, eine reine Urform darzustellen. Gerade das Beispiel unseres Tieres zeigt, wie große Vorsicht geboten ist bei der Annahme, eine einfach gebaute Form sei auch eine ursprüngliche: Urform. Primäre und sekundäre Einfachheit (die wieder doppelter Natur sind) greifen mit Neubildungen verschiedenen Alters in komplizierter Weise ineinander und täuschen eine Einheitlichkeit und Einfachheit vor, die den merkwürdigen vor- und rückschreitenden Gang der phylogenetischen Entwicklung mit ihren Seitenwegen verdunkeln. So nahe *Rhabdomolgus* z. B. der Stelle stehen mag, an der die Synaptiden eben ihre Trennung von den übrigen Holothurien vollzogen hatten, so sicher ist es andererseits, daß unsere Form auch von dieser Stelle aus sich durch eine eigene Entwicklung entfernt hat (Verlust der Kalkkörper usw.).

Reine Urformen zu suchen ist eben in vielen Fällen eine vergebliche Mühe. Haben dieselben in mancher fundamentalen Beziehung die Organisation des Urtypus bewahrt, so überzeugt doch die genauere morphologische Analyse, wie auch sie in andrer Richtung durch den unvermeidlichen Einfluß vielfach veränderter Lebensbedingungen modifiziert worden sind. Das gilt im besonderen von *Rhabdomolgus*. Einige Merkmale, wie z. B. der Bau der Kalkringglieder, erinnern noch an ganz ursprüngliche Verhältnisse der Holothurienurform, von der doch *Rhabdomolgus* durch die Rückbildungen, die er mit den Synaptiden gemeinsam durchmachte, so weit entfernt ist. Andere Merkmale wieder, wir denken hier in erster Linie an die Anordnung der Tastpapillen, repräsentieren

offenbar das phylogenetische Stadium, auf dem jene Synaptiden-Rückbildung (Radiärkanäle, Fühlerursprung) eben vollzogen war. Dazu treten dann noch eine Menge kleiner Neu- und Rückbildungen, die *Rhabdomolgus* erwarb, als diese Form, wie oben bereits erwähnt wurde, von jenem vorhin genannten Stadium aus eigene Wege ging.

Bonn, im Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

1902. AUGUST ACKERMANN, Über die Anatomie und Zwitterigkeit der *Cucumaria laevigata*. Diese Zeitschrift. Bd. LXXII.
1891. PHILIPP BARTHELS, s. LUDWIG.
1864. ALBRECHT BAUR, Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Vol. XXXI.
1906. SIEGFRIED BECHER, Über *Synapta minuta* n. sp., eine Brutpflegende Synaptide der Nordsee, und über die contractilen Rosetten der Holothurien. Zool. Anzeiger Bd. XXX, Nr. 16.
1907. — *Rhabdomolgus ruber* und die Stammform der Holothurien. Inaug.-Dissert. Bonn 1907.
1899. L. BORDAS, Recherches sur les organes de la génération de quelques Holothuries. Annal. de la Faculté des Sciences de Marseille. T. IX, 4. 1.
1889. H. BURY, Studies in the Embryology of the Echinoderms. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXIX.
1895. — The Metamorphosis of Echinoderms. Ibid. Vol. XXXVIII.
1892. O. BÜTSCHLI, Versuch einer Ableitung des Echinoderms aus der bilateralen Urform. Diese Zeitschrift. Bd. LIII.
1898. HUBERT LYMAN CLARK, *Synapta vivipara*: A Contribution to the Morphology of Echinoderms. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. V, No. 3.
1891. L. CUÉNOT, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. biol. Vol. XI.
1882. D. C. DANIELSSEN und J. KOREN, Holothurioidea. Norwegian North-Atlantic Exped. 1876—78. Zoology. Christiania 1882.
1903. Y. DELAGE et EDG. HÉROUARD, Traité de Zoologie concrète. T. III, Les Echinodermes. Paris 1903.
1889. CHARLES L. EDWARDS, Notes on the Embryology of *Mülleria agassizii* Sel. John Hopkins University Circulars. Vol. VIII, No. 70. Baltimore.
1896. JOHN HIRAM GEROULD, The Anatomy and Histology of *Caudina arenata* Gould. Bull. Mus. Comp. Zoology at Harvard College. Vol. XXIX, No. 3.
1876. A. GÖTTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der *Comatula mediterranea*. Arch. mikr. Anat. XII.
- 1883, 1. OTTO HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Mittheil. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX, S. 145—190.
- 1883, 2. — II. Mittheil. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX, S. 309—333.

Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien. 683

1884. OTTO HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1. Die Holothurien. Jena 1884.
1885. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2. Die Asteriden. Jena 1885.
1889. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 4. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jena 1889.
1887. EDGARD HÉROUARD, Sur le système lacunaire dit sanguin et le système nerveux des Holothuries. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. CV, No. 25, S. 1273—75.
1890. — Recherches sur les Holothuries des côtes de France. Paris 1890. Auch in Arch. Zool. Expér., 2 Sér. T. VII.
1886. W. H. HOWELL, Observations upon the Blood of Limulus, Callinectes and a species of Holothurian. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. III.
1833. GUIL. FRID. JÄGER, De Holothuriis. Diss. inaug. Turici 1833.
1902. CARL JICKELI, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels usw. im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.
1883. ET. JOURDAN, Recherches sur l'Histologie des Holothuries. Ann. du musée d'histoire nat. de Marseille. — Zoologie. T. I, No. 6.
1863. WILH. KEFERSTEIN, Über Rhabdomolgus ruber gen. et sp. n., eine neue Holothurie. In: Untersuchungen über niedere Seethiere. Diese Zeitschrift. Bd. XII.
1867. A. KOWALEVSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Mém. de l'Acad. impér. des scienc. de St.-Pétersbourg. VII. Serie. T. XI, No. 6.
1885. KURT LAMPERT, Die Seewalzen. In: SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. IV, Abt. 3. Wiesbaden.
1894. ARNOLD LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. IV. Teil. Jena 1894.
1852. FRANZ LEYDIG, Anatomische Notizen über Synapta digitata. MÜLLERS Archiv 1852.
1854. — Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Ibid. 1854.
1857. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
1874. LOVÉN, Études sur les Echinoidées. Kg. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XI, No. 7.
1881. HUBERT LUDWIG, Über eine lebendiggebärende Synaptide und zwei andere neue Holothurienarten der brasilianischen Küste. Arch. de Biol. Vol. II.
- 1889—92. — Echinodermen. II. Bd. 3. Abteilung von BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. I. Buch. Die Seewalzen. Leipzig.
- 1891, 1. — Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin. 1891. X.
- 1891, 2. — Zweite Mitteil. Ibid. XXXII.
1898. — Holothurien. Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg 1898.
1905. — Ein wiedergefundenes Tier: Rhabdomolgus ruber Keferstein. Zool. Anzeiger. Bd. XXVIII, Nr. 12.
1891. HUBERT LUDWIG und PHILIPP BARTHELS, Zur Anatomie der Synaptiden. Ibid. 1891. Nr. 360.

1869. E. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. impér. de St.-Petersbourg. VII. Sér. T. XIV, No. 8.
1850. JOH. MÜLLER, Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandlungen der Berliner Akad. der Wissensch. 3. Abhandl. aus den Jahren 1849—50.
1852. — 4. Abhandl. aus den Jahren 1850 und 51.
1854. — Über den Bau der Echinodermen. Ibid., aus dem Jahre 1852. Berlin 1854.
1894. TH. MORTENSEN, Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis Ljungman. Diese Zeitschrift. Bd. LVII.
1898. — Die Echinodermenlarven der Plankton-Expedition, nebst einer systematischen Revision der bisher bekannten Echinodermenlarven. Ergebn. Plankton-Exp. Bd. II.
1901. — Die Echinodermenlarven. Nordisches Plankton Kiel 1901, Nr. 9.
- 1905, 1. HJ. ÖSTERGREEN, Zur Kenntnis der skandinavischen und arktischen Synaptiden. Arch. zool. expér. et génér. 1905. [4] Vol. III. Notes et Revue, No. 7.
- 1905, 2. — Zwei Koreanische Holothurien. Ibid. No. 8.
1884. L. PETIT, Remarques sur la Synapta inhaerens. Bull. Soc. philom. Paris (2). Bd. VIII.
1842. A. DE QUATREFAGES, Mémoire sur la Synapte de Duvernoy (Synapta Duvernoia A. de Q.). Ann. des scienc. nat. 2 Sér. Zool. T. XVII.
1896. ACHILLE RUSSO, Nuovo contributo all' Embryologia degli Echinodermi. Bollet. della Società di Naturalisti in Napoli. Vol. X.
1900. — Sulla funzione renale dell' Organo Genitale delle Olothurie. Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri Laboratori biologici. Vol. VIII, fasc. 1. 1900.
1902. — Studii sugli Echinodermi. Atti dell' Accad. Gioenia delle Scienze Natur. Catania. Ser. 4a. Vol. XV.
1888. P. und FR. SARASIN, Über die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. In: Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. I. Bd. Wiesbaden 1887—1888.
1902. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena.
1895. EUGEN SCHULTZ, Über den Proceß der Excretion bei den Holothurien. Biol. Centralblatt. Bd. XV.
1867. EMIL SELENKA, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Diese Zeitschrift. Bd. XVII.
1876. — Zur Entwicklung der Holothurien (Holothuria tubulosa und Cucumaria doliolum). Ibid. Bd. XXVII.
1883. — Die Keimblätter der Echinodermen. (Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2. Heft.). Wiesbaden 1883.
1883. RICHARD SEMON, Das Nervensystem der Holothurien. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XVI.
- 1887, 1. — Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. 1. Mittheilung. Mittheil. d. zool. Stat. Neapel. Bd. VII.
- 1887, 2. — 2. Mitteilung. Ibid.

1888. RICHARD SEMON, Die Entwicklung der Synaptadigitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jena 1888. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII.
1889. — Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Morphol. Jahrbuch. Bd. XV.
1868. C. SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil. Wissenschaftliche Resultate. I. Bd. Holothurien. Leipzig 1868.
1876. R. TEUSCHER, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. V. Holothuriae. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X.
1877. HJALMAR THÉEL, Mémoire sur l'Elpidia, nouveau genre d'Holothuries. Kg. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XIV, No. 8. Stockholm.
1882. — Report on the Holothurioidea. Part I. Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. »Challenger«. Zoology. Vol. XIV. Part XIII.
1886. — Part II. Ibid. Vol. XIV. Part XXXIX.
1861. WYVILLE THOMSON, On a new palaeozoic Group of Echinodermata. The Edinb. new philos. Journal. Vol. XIII.
1862. — On the Development of Synapta inhaerens, O. F. Müller. Journ. Micr. Science. Vol. II. New Ser.
1816. FRIEDR. TIEDEMANN, Anatomie der Röhren-Holothurie, des pomeranzfarbigen Seesterns und des Steinseeigels. Landshut 1816.
1887. CARL VOGT und EMIL YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Zeichnungen sind, wenn nicht anders angegeben, unter Anwendung ZEISSscher Linsen und mit Benutzung des großen ABBÉschen Zeichenapparates angefertigt worden.

Allgemeingültige Bezeichnungen:

<i>bg</i> , Bindegewebe;	<i>k</i> , Kern;
<i>bl</i> , Blutlacune;	<i>m</i> , Muskelfaser;
<i>cle</i> , Cölomepithel;	<i>n</i> , Nerv;
<i>cu</i> , Cuticula;	<i>th</i> , Tentakelhohlraum.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Ganzes Tier, stark vergrößert. Vgl. die Angaben über die natürliche Größe im Text.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Tentakel. Färbung: Thionin-Eosin. *kdr*, Klebdrüsen. Vergr. 485. Apochr. 2,5 Wasser-Imm. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 3. Einzelne Klebdrüse mit basalem Fortsatz, Kern und verbreiteter Ausmündung. Färb.: Thionin. Vergr. 915. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 8.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Radius der Körperwand. Färb.: Thionin. *sdr*, Schlauchdrüsen; *an*, äußeres; *in*, inneres Nervenband des Radialnerven; *bg*s, bindegewebige Scheidewand; *m*, Muskelfasern des Radialnerven. Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4. Länge bzw. Breite der dickeren Drüse betragen 0,025 bzw. 0,012 mm.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch die Stelle des Darmes, an welcher Magen und Dünndarm ineinander übergehen. Färb.: Eisenhämatoxylin (M. HEIDENHAIN)-Säurefuchsin. *ie*, vacuolisierte Zellen des Innenepithels; *krdr*, Körnerdrüsen. Vergr. 485; Apochr. 2,5, Komp. Ocul. 4.

Fig. 6—10. Verschiedene Formen von Wanderzellen. Fig. 6. Unbeladene Wanderzelle (Blutzelle). Fig. 7. Freßzelle mit normalem und gefressenem degenerierten Kern, *gk*. Färb. von Fig. 6 u. 7 Eosin-Wasserblau. — Fig. 8. Kleinere und größere Riesenwanderzelle. *gk*, gefressene Kerne; *v*, Vacuolen. Färb. Eisenhämatoxylin (HEIDENH.)-Pikrinsäure. Vergr. von Fig. 6—8 = 1380. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 12. — Fig. 9. Excretionswanderzellen. Färb. Eosin-Wasserblau. a) Vergr. 1380. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 12. b) Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4. c) Schnitt durch einen Wanderzellenklumpen der Leibeshöhle. Vergr. wie b. — Fig. 10. Homogene Wanderzelle. Färb. wie Fig. 9. Vergr. 1380. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 12.

Fig. 11. Pigmentzelle von einem jungen Tier. Nach dem Leben mit dem Zeichenapparat gezeichnet WINKEL Obj. 8. Ocul. 1. Tubus zusammengeschoben. Projektion auf den Arbeitstisch.

Fig. 12. Färb. Thionin-Eosin. Freßzellen mit Vacuolen (*v*) und gefressenen Kernen (*gk*). *a—d*. Allmähliche Umwandlung und Auflösung der gefressenen Kerne. Zwischen *b* und *c* zwei derselben allein während der Umänderung der Färbbarkeit. Fig. *e*. Freßzelle mit leerer Vacuole. *f*. Freßzelle mit gefressenem normalen Kern. *g*. Freßzelle mit einem noch nicht angegriffenen, einem fast aufgelösten Einschlußkern und mit Vacuole. Vergr. aller Fig. *a—g* = 1380. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 12.

Fig. 13. Kleines Stück aus dem äußeren Epithel der Haut mit normalen und degenerierten (roten) Kernen (*dk*). Färb. Eosin-Wasserblau. Eine Wanderzelle (*fz*) ist in das Epithel eingedrungen und hat einen der degenerierten Epithelkerne in ihre Vacuole aufgenommen. Vergr. wie Fig. 12.

Tafel XXXIII.

Fig. 14. Querschnitt durch die Körperwand bei einem Radius. Färb.: Wasserblau-Safranin. Nur die Bindegewebsfasern sind blau gefärbt. Man sieht wie die Fasern über dem Nerv ein elastisches Gitterwerk bilden. *al*, äußere; *il*, innere Gerüstlage des Bindegewebes; *dk*, degenerierter Kern im Epithel; *an*, äußeres, *in*, inneres Nervenband. Vergr. 750. Apochr. 2,5, Komp.-Ocul. 6.

Fig. 15—18. Contractile Rosetten. Fixation: Sublimat-Eisessig nach CLARK. Färb. Eosin-Wasserblau. Fig. 15 zeigt dicht nebeneinander einen Kern des überkleidenden Cölomepithels und einen Kern des Bindegewebes (*k*). Bei Fig. 18 hängt das Cölomepithelsäckchen nur mit dünnem Stiele mit der Körperwand zusammen. Vergr. von Fig. 15—18 = 1786. ZEISS. Homog. Immers. 1/18. Komp.-Ocul. 8.

Fig. 19. Sinnesknospe. Längsschnitt durch das Körperepithel etwas hinter dem Tentakelkranz. Färb. Eisenhämatoxylin (HEIDENH.)-Pikrinsäure. Größe der ganzen Knospe = 0,05 mm. Tiefe der Öffnung = 0,012 mm. Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 20. Einzelne Sinneszellen mit Kern, Sinneshaaren und Basalkörnern aus einer Sinnesknospe. Färb. wie Fig. 19. Vergr. 1380. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 12.

Fig. 21. Querschnitt durch den Steinkanal. Man sieht die Verdickung des Epithels am äußeren Rande und die Basalkörner der Wimpern. Färb. wie Fig. 19 u. 20. Vergr. 460. ZEISS Homog. Immers. 1/18, Komp.-Ocul. 2.

Tafel XXXIV.

Fig. 22. Interradialer Längsschnitt durch die Körperwand. Färb. Hämatoxylin-Eosin-Wasserblau. *kae*, Kern des äußeren Epithels; *rgm*, Ringmuscularis, quergetroffen. Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 23. Querschnitt durch die Körperwand bei einem Radius. Färb. Hämatoxylin-Eosin. Nur die Epidermis ist in der Zeichnung genauer ausgeführt. *bz*, Becherzellen. Läng und Breite der größeren = 0,015 mm. Der Kern derselben ist 0,005 mm lang und 0,0036 mm breit. *rn* u. *rm*, Radialnerv und Radialmuskel. Vergr. 915. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 8.

Fig. 24. Querschnitt durch die Haut mit zwei Schlauchdrüsen, *sdr*. Färb. und Vergr. wie bei Fig. 23.

Fig. 25. Kalkringglied, Statocysten (*stc*) und contractile Rosetten (*cr*) eines jungen Fünftentakelstadiums (vom 28. III. 1906). Nach dem lebenden Tier mit dem Zeichenapparat gezeichnet. *rn*, Radialnerv; *iz*, Innenzellen; *rk*, Radiärkanal? — WINKEL, Obj. 5. Ocul. 4. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus.

Fig. 26. *a*, Kalkringglied eines ausgewachsenen Tieres. Länge = 0,144 mm. *b*, Umriß eines der beiden medianen Kalkringglieder von demselben Tier bei gleicher Vergrößerung. *c*, Länge eines Kalkringstückes von einem jungen Tier (fünf Tentakel) bei derselben Vergr. 280. Apochr. 16. Komp.-Ocul. 18.

Fig. 27. Längsschnitt durch die Epidermis mit Tastpapille. Kombiniert aus zwei aufeinander folgenden Schnitten. Färb. Eisenhämatoxylin (M. HEIDENH.) -Pikrinsäure. *sz*, Sinneszellen; *sdr*, Mantel von Schlauchdrüsen. Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 28. Querschnitt durch die Körperwand bei einem Radius. Färb. Eisenhämatoxylin (M. HEIDENH.)-Säurefuchsin. *tp*, Tastpapille. Man sieht den Tastpapillennerv (*tpn*) und seinen Ursprung aus dem Radialnerven (*rn*). *m*, Muskelfasern des Längsmuskels; *rgm*, Ringmuscularis; *ns*, Nervenfaserschicht; *r*, Rudiment des Radiärkanals mit zwei quergetroffenen Muskelfasern. Vergr. 750. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 6.

Fig. 29. Längsschnitt durch einen Radius der Körperwand und durch die Mundscheibe. Färb. Hämatoxylin-Eosin-Wasserblau. *nr*, Nervenring; *g*, quergetroffenes Glied des Kalkringes; *sk*, Sinnesknospe; *ef*, Falten der Epidermis; *rn*, Radiärnerv; *rm*, Radialmuskel. Vergr. 70. Apochr. 16. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 30. Querschnitt durch die Körperwand (Cölomepithel) *w*, Geschlechtsschlauch, Mesenterium (*ms*) und Darm eines Achtentakelstadiums. Färb. Eisenhämatoxylin (M. HEIDENH.)-Wasserblau. Der Schnitt ist von hinten gesehen, rechts und links also vertauscht. Man sieht die Anlage zweier gegenüberliegender Geschlechtsschläuche, von denen nur der rechte beim ausgewachsenen Tier vorhanden ist. *de*, Darmepithel; *rm*, Ringmuscularis des Darmes, außen davon das Cölomepithel usw. mit Längsmuskelfasern; *eiz*, Eizellen; *bl*, dorsale Blutlacune mit Wanderzelle. Vergr. 750. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 6.

Tafel XXXV.

Fig. 31. Querschnitt durch die Magenwand. Färb. Hämatoxylin-Eosin. *dcu*, dicke Cuticula des inneren Epithels (*ie*); *dk*, degenerierter Kern desselben; *bz*, Blutzelle in der Blutlacune *bl*, die von dünnen Bindegewebslamellen begrenzt wird. Vergr. 940. ZEISS homog. Immers. 1/18. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 32. Querschnitt durch die Wand des hinteren erweiterten Oesophagus. Färb. Hämatoxylin-Eosin. *sdr*, Schlauchdrüsen; *bgl*, Bindegewebslamelle; *lm*, Längsmuskelfasern außen von der Ringmuscularis. Vergr. 485: Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 33. Längsschnitt durch die Darmwandung an der Stelle, wo vorderer und hinterer Teil des Enddarmes (Colon und Rectum) ineinander übergehen. Färb. Eisenhämatoxylin (M. HEIDENH.)-Orange-Dahlia. Man sieht den plötzlichen Übergang der Cuticula der Epithelzellen des Dickdarmes (*cz*) in die des Rectumepithels (*rz*). *dk*, degenerierte Kerne; *bgl*, Bindegewebslamelle mit dicht anliegender Ringmuscularis. Außen davon die Längsmuskelfasern *lm*. Vergr. 485. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 4.

Fig. 34. Contractile Rosetten (*cr*) im ausgedehnten und kontrahierten Zustand nach dem Leben mit dem Zeichenapparat gezeichnet. *stc*, Statocyste; *pz*, Pigmentzellen; *g*, Kalkringglied. WINKEL, Obj. 8. Ocul. 4. Projektion auf den Arbeitstisch bei zusammengeschobenem Tubus.

Fig. 35. Querschnitt durch das dorsale Mesenterium (*dm*) mit längsgetroffenem Seitenkanal. Färb. Hämatoxylin-Eosin. *ea*, höheres Epithel der konvexen Außenseite; *ei*, niedrigeres Epithel der konkaven Innenseite; *w*, Ansatzstelle des Mesenteriums an die Körperwand; *o*, freie Öffnung des Steinkanals in die Leibeshöhle (ohne Madreporenköpfchen) mit langen, nach außen gerichteten Wimpern. Vergr. 460. ZEISS homog. Immers. 1/18. Komp.-Ocul. 2.

Fig. 36. Querschnitt durch einen Tentakel in der Nähe der Basis. Färb.: Hämatoxylin-Eosin. *ie*, Innenepithel mit Muskelfasern *m* und rings umgeben von den Tentakelnerven *tn*. Dieser Fühlernerv ist innen wie außen von einer Bindegewebslamelle umgeben; *ep*, Epidermis. Vergr. 460. ZEISS homog. Immers. 1/18. Komp.-Ocul. 2.

Tafel XXXVI.

Fig. 37 u. 38. Kopfstück eines jungen Tieres mit fünf Primär- und drei Sekundärtentakeln, von rechts (Fig. 37) und von links (Fig. 38) gesehen.

Es bedeutet: *Pmd* mittlerer dorsaler, *Prd* rechter dorsaler, *Pld* linker dorsaler Primärfühler, *Plv* linker ventraler, *Prv* rechter ventraler Primärfühler, ferner bezeichnen *Smd*, *Srd* und *Slid* die Sekundärtentakel des mittleren, rechten und linken dorsalen Interradius; *rdr*, *rvr* und *lvr*, rechter dorsaler, rechter ventraler und linker ventraler Radius. *st*, Steinkanal; *ag*, Anlage des Geschlechtsschlauches. Vergr. 138. Apochr. 16. Komp.-Ocul. 8.

Fig. 39—41. Querschnitte durch ein junges Tier mit acht ausgebildeten Tentakeln, das eben im Begriff ist, seinen neunten und zehnten Tentakel zu entwickeln. Färb. Eisenhämatoxylin (M. HEIDENH.)-Wasserblau. Fig. 39 zeigt, daß die drei dorsalen Interradien bereits je zwei Fühler besitzen. An einzelnen Tentakeln sieht man die Fühlerventile und die Fühlerkanäle (*fk*). *svr*, ein seitlicher ventraler Radius mit einer Statocyste. Im folgenden Schnitt ist der mittlere ventrale

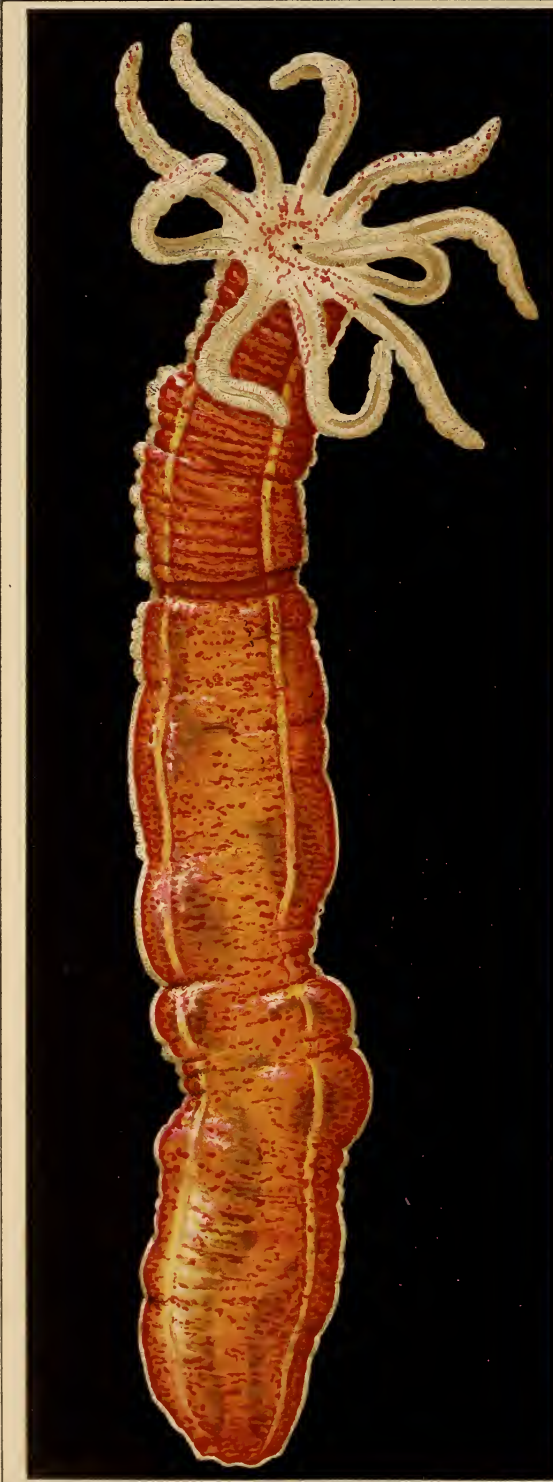
Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien. 689

Radius (*mvr*) mit seinen zwei Statocysten deutlich zu erkennen. Die beiden ventralen Interradien besitzen nur je einen der acht ausgebildeten Fühler (*Pf*), indessen sieht man, wie bei *S* ein Sekundärtentakel neben einer Statocyste (*stc*) eines seitlichen Radius hinzutritt. In dem übernächsten Schnitt, nämlich dem in Fig. 41 dargestellten, ist auch schon der Sekundärfühler (*S*) des andern seitlichen Radius neben der Statocyste (*stc*) wahrzunehmen. — *C* gibt eine der Stellen an, wo die contractilen Rosetten in großer Zahl aufzutreten pflegen. Vergr. von Fig. 39, 40 u. 41 = 138. Apochr. 16. Komp.-Ocul. 8.

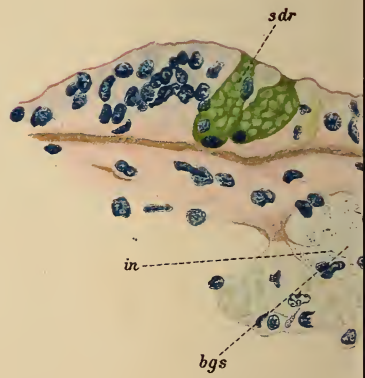
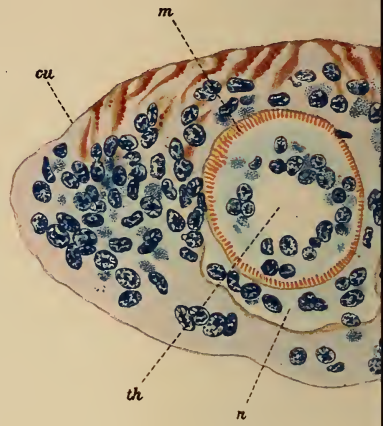
Fig. 42. Gibt die Stelle *S* von Fig. 40 bei stärkerer Vergrößerung. Man beachte die große Ähnlichkeit der Statocyste (*stc*) mit der kolbigen Anschwellung der Ausstülpung des Wassergefäßringes, die zu einem Sekundärtentakel wird (*sa*). *rn*, Radialnerv; *g*, ein Stück vom Grundgewebe des Kalkringes. Vergr. 750. Apochr. 2,5. Komp.-Ocul. 6.

Fig. 43 u. 44. Schematische Darstellung der Lage von Primär- und Sekundärfühlern, um die Übereinstimmung ihrer asymmetrischen Stellung zueinander bei Actinopoden (Fig. 43) und Paraactinopoden (Fig. 44) zu zeigen. Die Sekundärfühler sind durch kleinere Kreise kenntlich gemacht. Man sieht von hinten gegen den Ringkanal, so daß rechts und links bei den Figuren der rechten und linken Seite des Tieres entspricht. Die zwei bzw. drei zuerst auftretenden Sekundärfühler sind durch die hinzugesetzten Zahlen 6, 7 bzw. 6, 7, 8 hervorgehoben. Endlich bezeichnet *ldr* und *rdr* den linken und rechten dorsalen, *lvr*, *rvr* und *mvr* den linken, rechten und mittleren ventralen Radius.



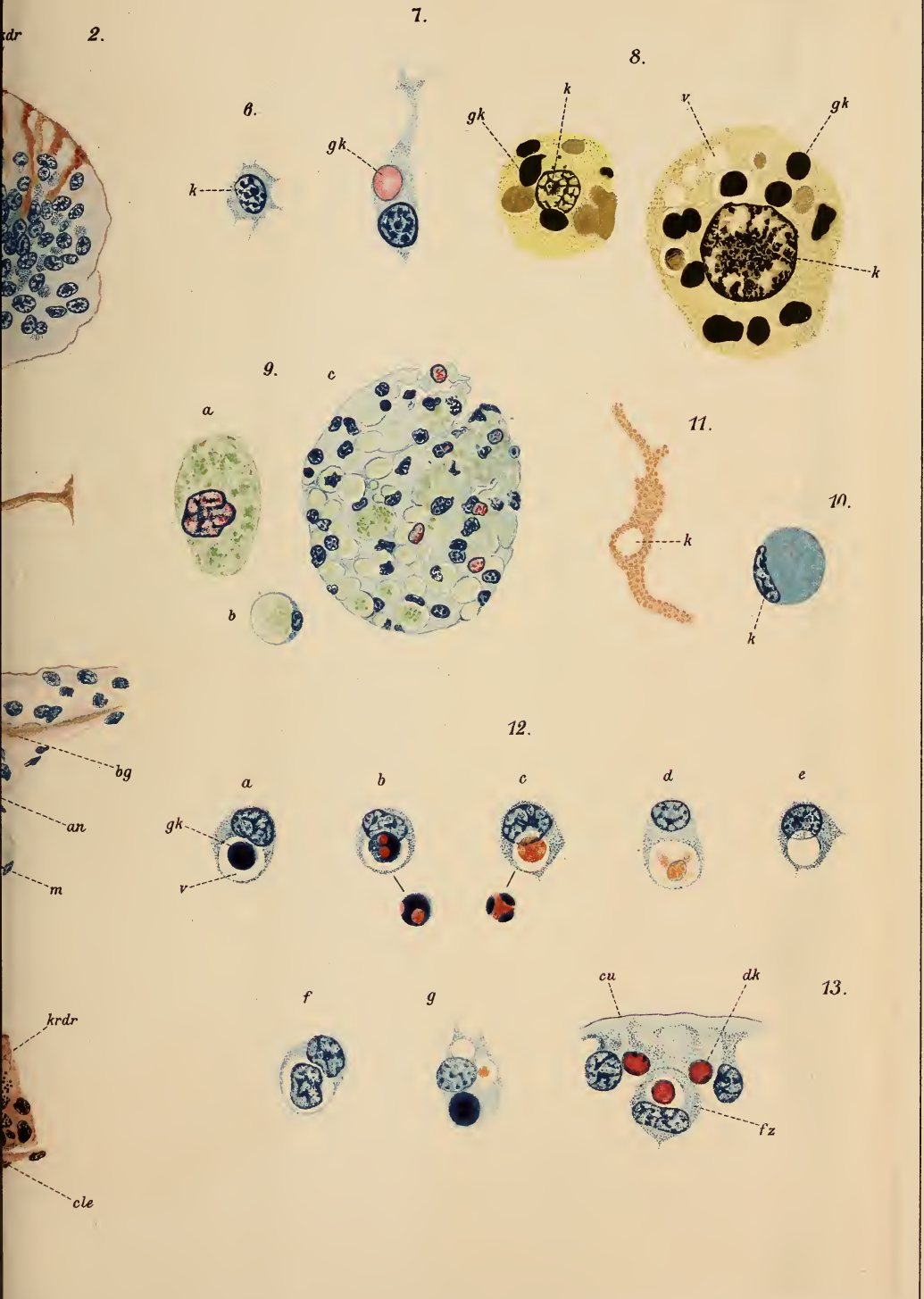


1.



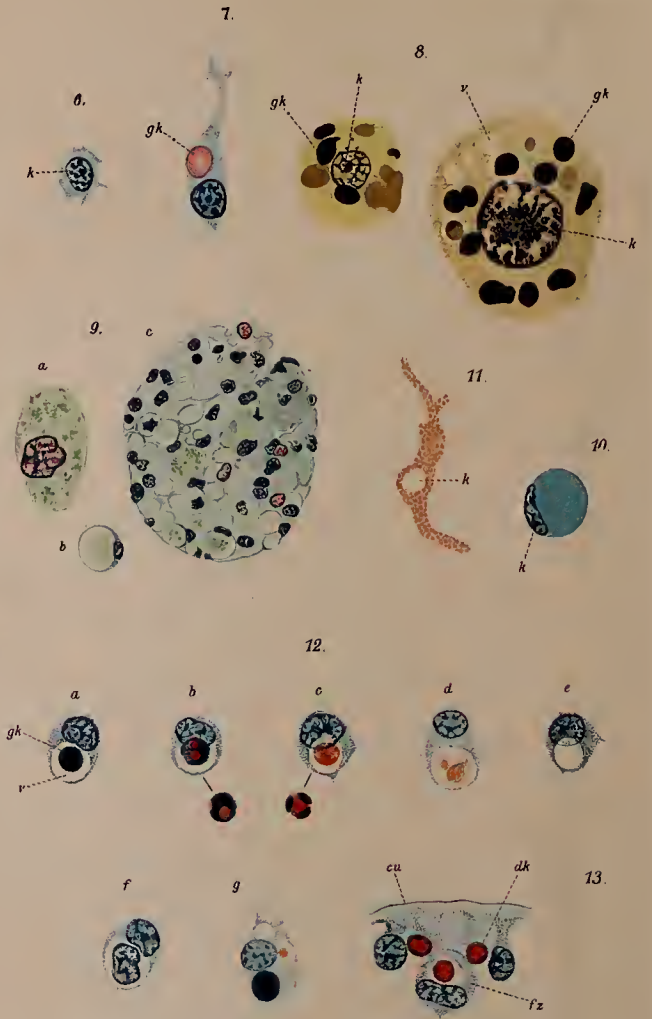
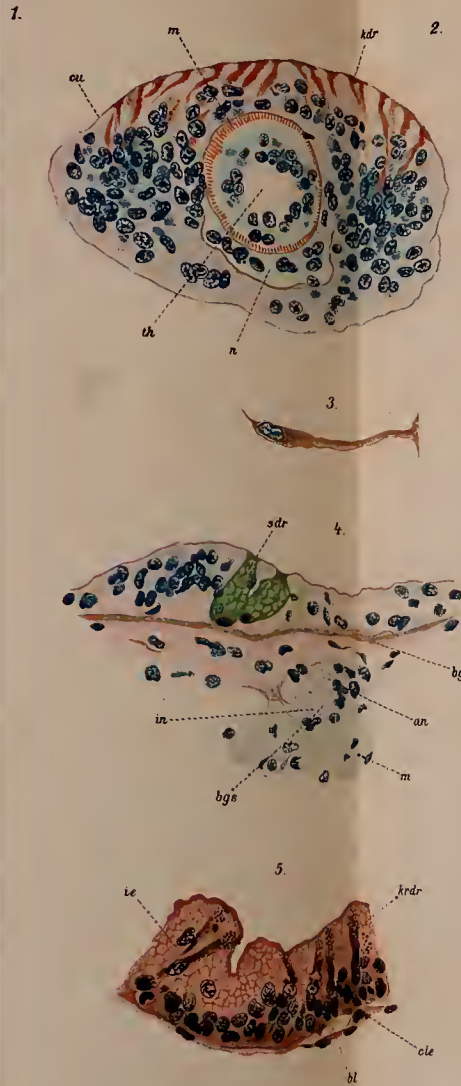
5.







Becher gez



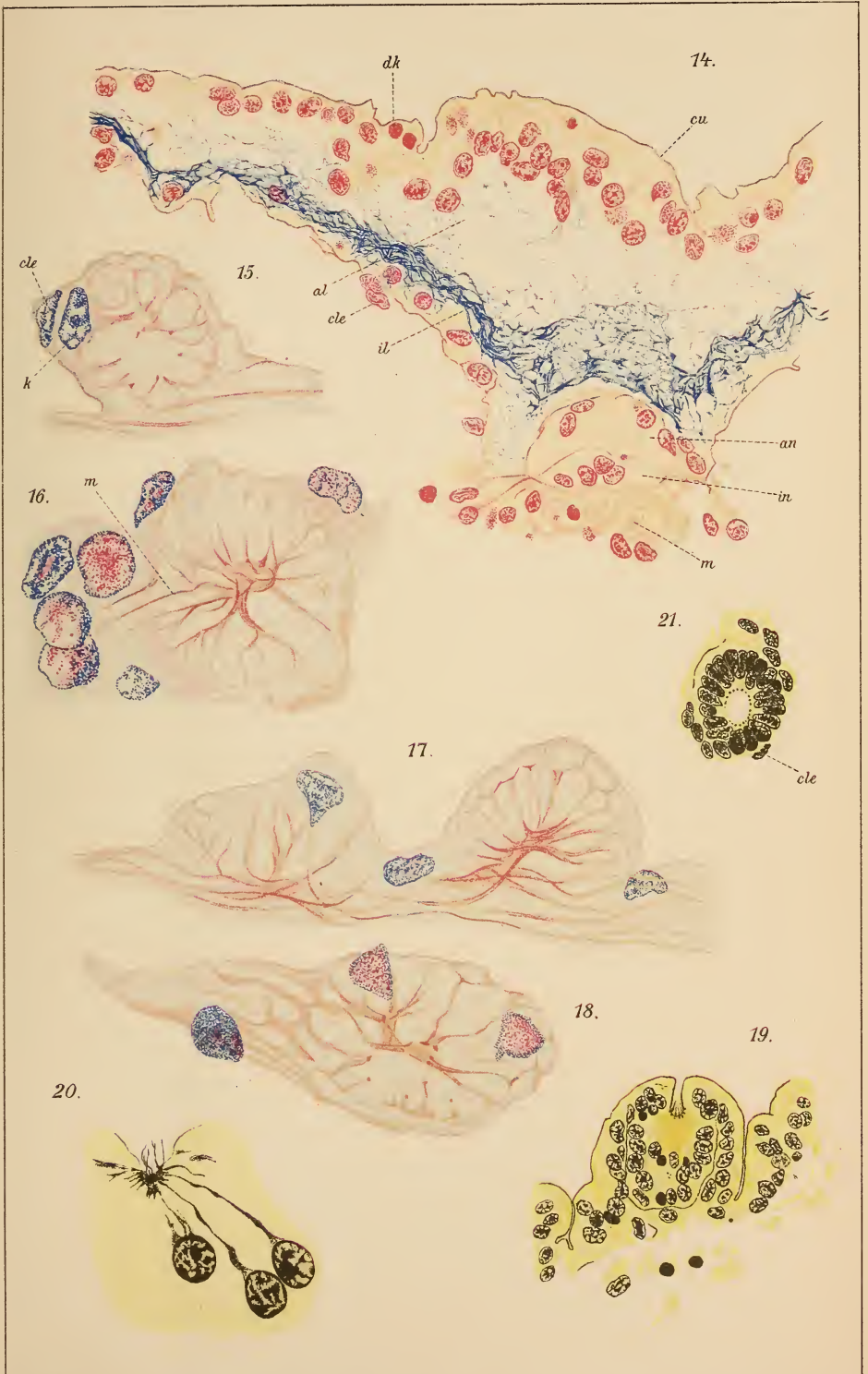




Fig. 23.

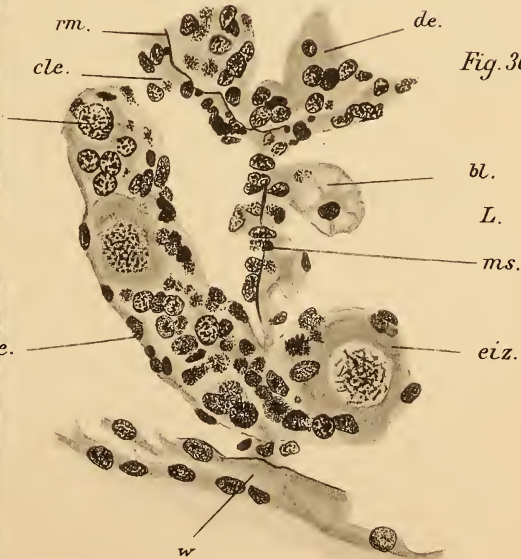
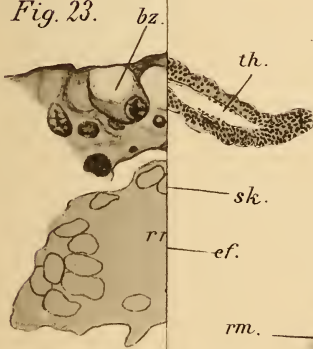


Fig. 30.

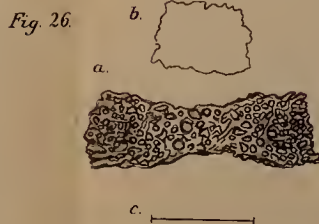
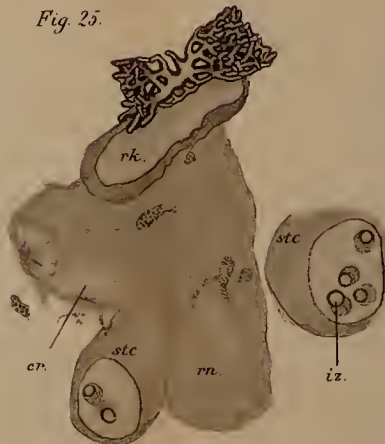
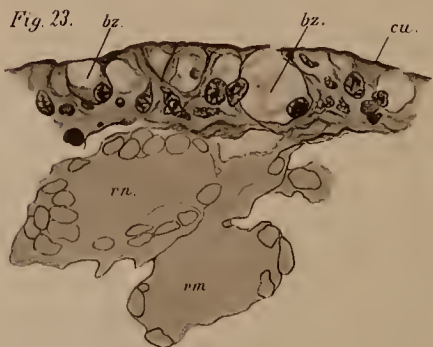
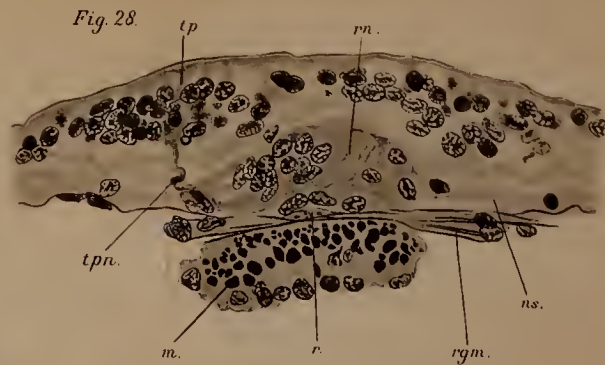
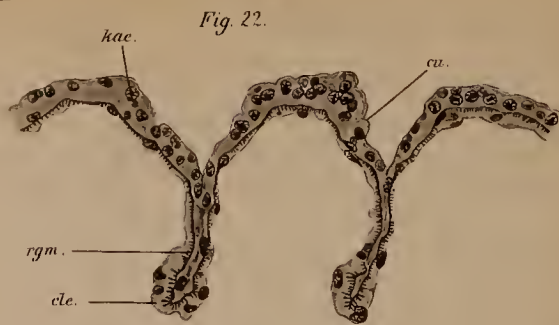


Fig. 31.

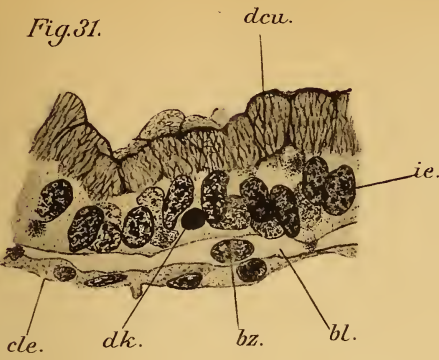


Fig. 32.

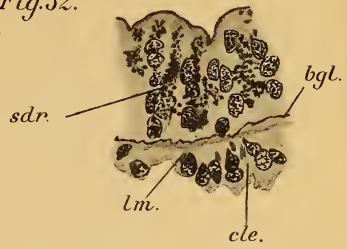


Fig. 33.

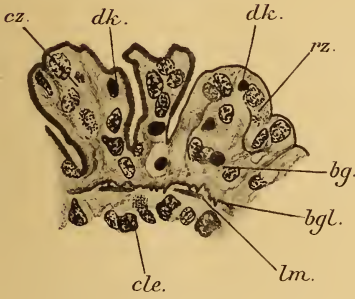


Fig. 34.

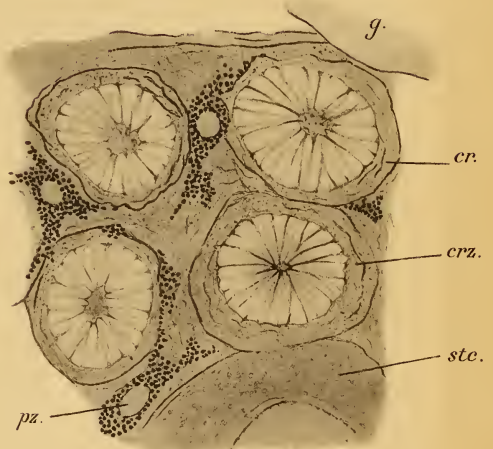


Fig. 35.

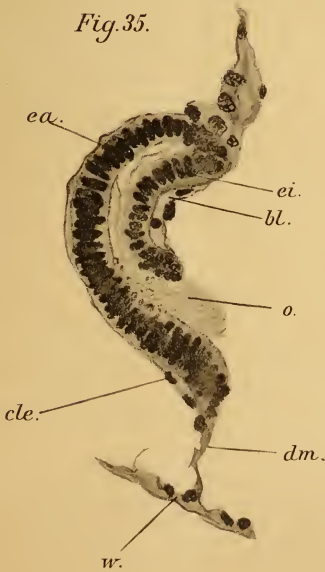


Fig. 36.

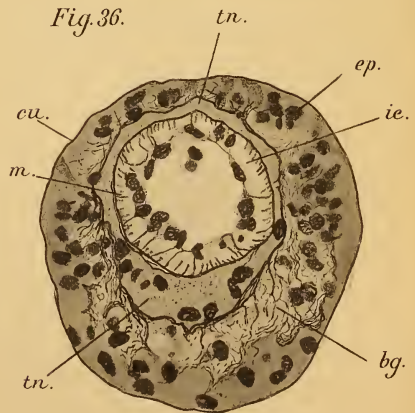


Fig. 37.

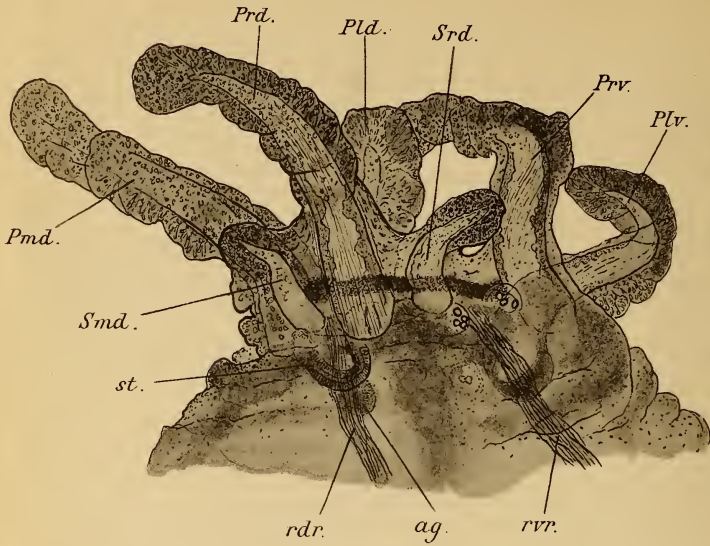


Fig. 38.



Fig. 43.

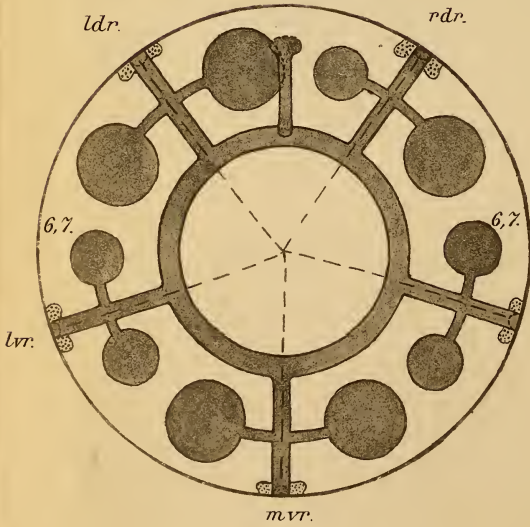
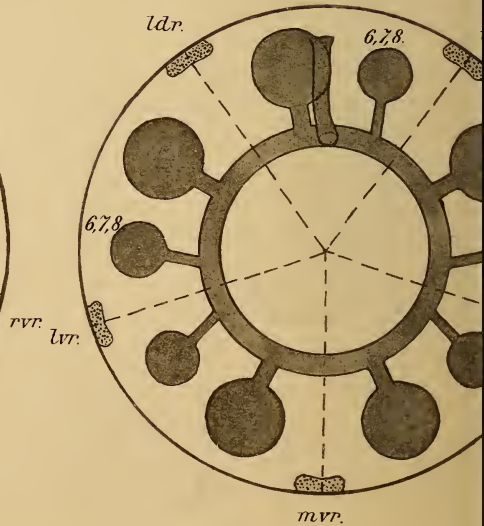


Fig. 44.



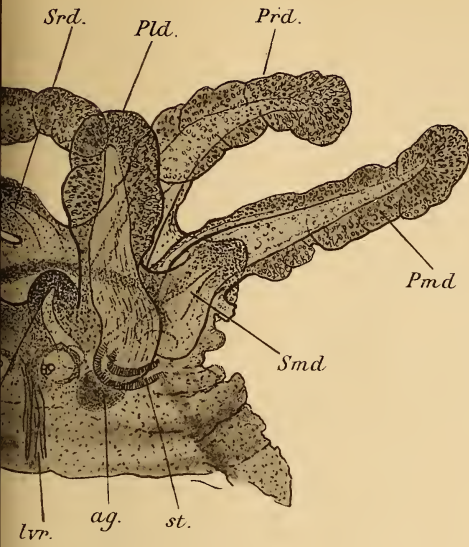


Fig. 39.

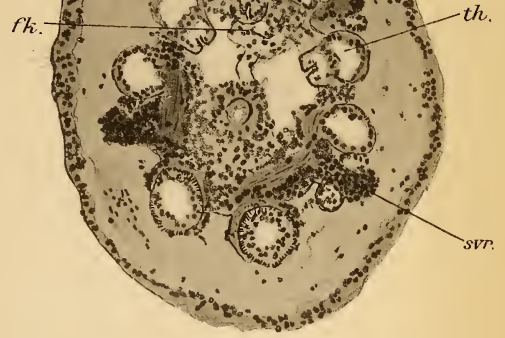


Fig. 40



Fig. 42.



Fig. 41.

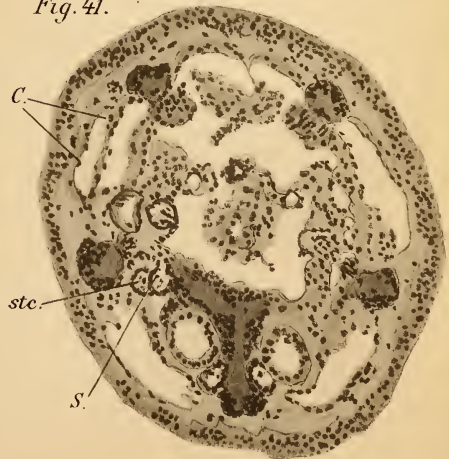


Fig. 37.

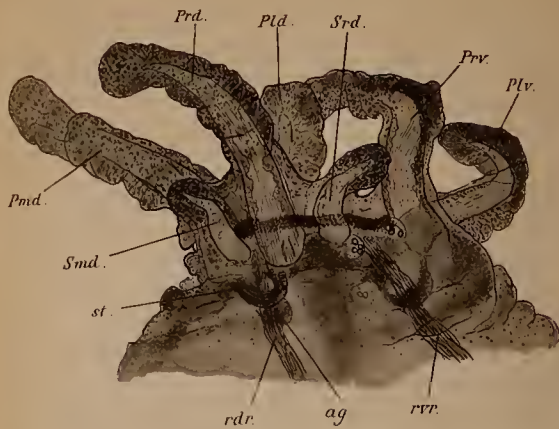


Fig. 38.

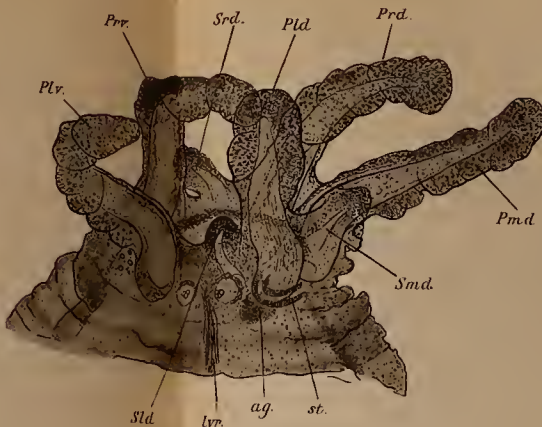


Fig. 39.



Fig. 40.

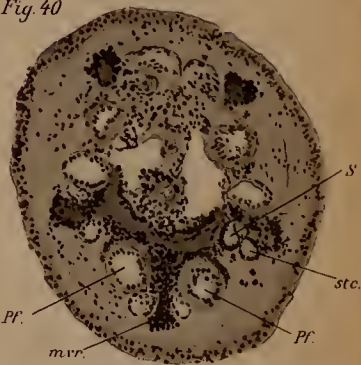


Fig. 43.

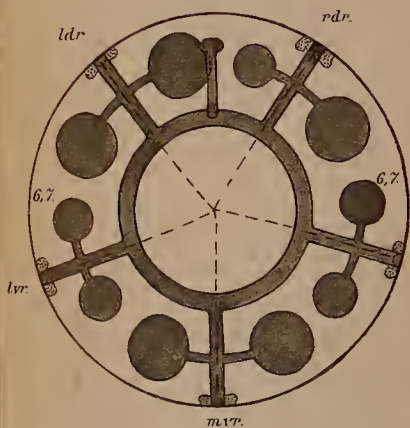


Fig. 44.

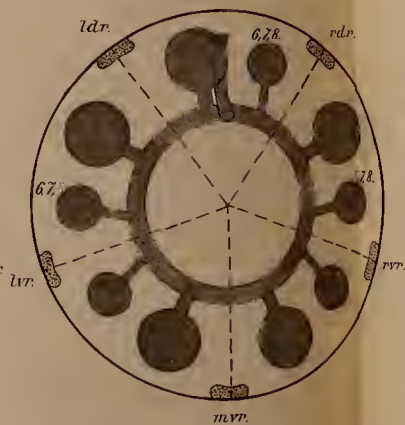


Fig. 42.



Fig. 41.

