

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

Die Entwicklung der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen.

Richard Semon

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

Die Entwicklung der *Synapta digitata* und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen.

Von

Dr. phil. et med. Richard Semon,

Privatdocent an der Universität, Assistent am anatomischen Institut in Jena.

Hierzu Tafel VI—XII.

Einleitung.

Diese Arbeit entstand während eines 10monatlichen Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel (November 1885 bis Oktober 1886). Der Königlich preußischen Regierung, die mir für diese Zeit einen Arbeitstisch an der Station zur Verfügung gestellt hat, sage ich jetzt, wo die letzte der dort von mir unternommenen Arbeiten erscheint, meinen verbindlichsten Dank.

Zunächst war es mir nur darum zu thun, das von METSCHNIKOFF entdeckte Larvennervensystem der *Auricularia* zu untersuchen, bald aber dehnte ich meine Beobachtungen auch auf die anderen Organsysteme aus, und indem ich mich bemühte, die Entwicklung des Tieres von den frühesten, mir zugänglichen Stadien bis zur völligen Ausbildung zu verfolgen, entstand der erste Teil dieser Arbeit. Fußend auf der vortrefflichen Grundlage, die J. MÜLLER, BAUR, METSCHNIKOFF und SELENKA geschaffen, gelang es mir, einen ziemlich genauen Einblick in Anlage und Ausbildung fast sämtlicher Organe und Gewebe zu erhalten. Ausnahme hiervon macht allein das Genitalsystem.

Um eine gute Anschauung auch von dem Habitus der Larven und Jugendformen zu geben, sind auf Taf. VI Habitusbilder auf schwarzem Grunde hergestellt worden. Sollte der Zweck erreicht sein, so ist dies in erster Linie der Kunst und dem eindringenden Verständnis des Herrn Lithographen A. GILTSCH zu danken, der meine Originalzeichnungen auf schwarzen Grund übertragen und dabei nur zu ihrem Vorteil verändert hat.

Während meines Neapler Aufenthalts war ich für meine Arbeit vom Meere selbst wenig begünstigt. Der pelagische Auftrieb war fortdauernd arm an Echinodermenlarven, und besonders die älteren Stadien der Synapta waren außerordentlich selten¹⁾. Ich

1) Ich will hier einige Bemerkungen über das Vorkommen der pelagischen Larven der Echinodermen und das Verhältnis zur Geschlechtsreife des entwickelten Tiers einflechten. Auricularien fanden sich im Auftrieb während meines Neapler Aufenthalts im November bis Februar; im März wurden sie selten und verschwanden im April; dann fanden sich wieder einige wenige im Juli. Anfang August war das Meer ruhig und der Auftrieb an anderen Tieren nicht gerade arm; dennoch fand ich keine Echinodermenlarve. Endlich tauchten dieselben wieder im Oktober auf. Es ließe sich nun vielleicht annehmen, daß die Synapten jährlich 2 oder 3 Perioden der Eireife besitzen oder aber, daß einige Individuen im Winter, andere im Juli, wieder andere im Herbst geschlechtsreif werden. Man hat indessen, ehe man sich über diese Verhältnisse irgend welchen Schluß erlauben darf, andere für diesen Punkt wichtige Faktoren in Rechnung zu ziehen, nämlich: erstens die Strömungen, die uns die Tiere zuführen, und zwar horizontale und vertikale, und zweitens die Temperatur und die sonstige Beschaffenheit der Meeresoberfläche, die die Tiere zu gewissen Zeiten dazu zu bringen scheint, sich in größere Tiefen zurückzuziehen. Daß letztere Faktoren für das Auftreten der pelagischen Tiere eine höchst wichtige Rolle spielen, dafür spricht der Umstand, daß die Perioden des Auftretens und Verschwindens einer Larvengattung fast immer zusammenfallen mit dem gleichen Verhalten anderer, oft wenig verwandter Larven. Sind viele Auricularien im Auftrieb, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sich viele Pluteus und hin und wieder auch Bipinnarien finden werden. Werden die einen selten und verschwinden ganz, so gilt dies fast stets auch für die anderen Klassen, und tritt nach langem Fehlen aller Echinodermen im Auftrieb — wobei letzterer deshalb durchaus noch nicht überhaupt arm an pelagischen Tieren zu werden braucht — plötzlich wieder beispielsweise Pluteus paradoxus auf, so kann man sicher darauf rechnen, auch andere Plutei oder Auricularien etc. zu finden. Ich glaube fast, daß sich Auricularien das ganze Jahr hindurch vorfinden, daß sie aber im Hochsommer in größerer Tiefe und deshalb weiter entfernt von der Küste leben und nur durch besonderen Zufall einmal während gewisser Perioden in unsere Hände gelangen. Wie gesagt, traten in Neapel im Juli 1886 während einer Woche sporadisch Auricularien auf, zusammen mit Pluteus paradoxus und wenigen Echinidenplutei. Als bald darauf wieder alle Echinodermenlarven aus dem Auftrieb verschwanden, ohne daß dieser Umstand durch stürmisches Meer, nördliche Winde (die die pelagischen Tiere aus dem Golf von Neapel heraustreiben) oder auch durch das Verschwinden der anderen pelagischen Tiere aus dem Auftrieb erklärbar war,

habe das spärliche Material von älteren Stadien, was in meine Hände gelangt ist, möglichst allseitig auszunützen versucht. Natürlich bilde ich mir nicht ein, nun auch in allen Punkten das Richtige getroffen zu haben; hoffentlich ist es mir aber geglückt, alle Hauptpunkte klar und richtig darzustellen.

Echinodermlarven, besonders die späteren Stadien, müssen lebend, auf Totalpräparaten und auf Schnitten untersucht werden. Keine dieser drei Untersuchungsmethoden ist entbehrlich. Um Serienschnitte zu machen, muß man die Tiere in Paraffin einschließen, und dabei gehen viele der kleinen Objekte verloren. Dieser Umstand ist außerordentlich störend in Anbetracht der Seltenheit und Kostbarkeit gewisser Entwicklungsstadien.

Durch Herrn Professor OSCAR HERTWIG lernte ich ein einfaches Mittel kennen, um diesem Übelstande zu begegnen — leider erst nach meiner Abreise von Neapel. Es besteht darin, die Eier oder Larven nach voraufgegangener Fixierung und Färbung auf ein Stück Leber oder Eiweiß aufzukleben (ich bediene mich zum Aufkleben des MAYER'schen Eiweiß-Glyceringemisches) und dann mit diesem Stück zusammen einzubetten und zu schneiden. Man verliert nämlich die meisten Objekte im ätherischen Öl oder im Paraffin, und dieser Verlust unterbleibt, wenn man ein größeres Objekt, das sich direkt mit der Pincette anfassen läßt, in die verschiedenen Flüssigkeiten überzuführen hat. Auch wird die Orientierung vor dem Schneiden erleichtert.

Über die sonstige Methodik habe ich nichts zu sagen. Die Echinodermlarven sind prachtvolle Objekte sowohl für Beobachtung am Lebenden als auch für jede Art von Färbung und Imprägnierung mit Metallsalzen. Auch das Einschließen in Paraffin und Anfertigen von beliebig dünnen Serienschnitten gelingt leicht ohne Schrumpfung der Teile und ohne Veränderung oder Zerreißung der Gewebe, wenn man die allbekannten Vorsichtsmaßregeln (sorgfältige Fixierung, Färbung mit stark alkoholischen

begann ich mit dem MÜLLER'schen Netz in Tiefen von 10, 20—30 und 50 Meter zu fischen. Der Erfolg war ein durchaus negativer. Es wird Sache sorgfältigen Studiums und lange fortgesetzter Beobachtung sein, diese dunkeln, aber interessanten Verhältnisse aufzuklären. Bis wir nicht alle Faktoren kennen, die das Auftreten und Verschwinden pelagischer Tiere beeinflussen, ist es unstatthaft, aus eben jenem Auftreten auf den einzelnen Faktor der Geschlechtsreife Rückschlüsse zu ziehen.

Lösungen, allmähliche Überführung von einem Medium in das andere etc.) anwendet.

In dem zweiten Teile der Arbeit, der von der Phylogenie der Echinodermen handelt, gebe ich diejenigen Ideen und Anschauungen wieder, die mir bei genauer Untersuchung der Holothurienentwicklung aufstiegen, die ich sofort durch Vergleichung mit der Entwicklung der anderen Echinodermenklassen zu erweitern und befestigen suchte und die ich später noch an der Hand der vergleichenden Anatomie nachgeprüft habe.

Meine Auffassung der Entstehung der radiären Gliederung der Echinodermen, der Homologieen zwischen den verschiedenen Klassen und der genealogischen Verknüpfung letzterer weicht in vielen Punkten von den bisher vertretenen Anschauungen diametral ab. Nur GÖTTE hat in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Comatula (4) einige, bisher wenig beachtete Gedanken über die Bedeutung der Primärtentakel bei der Bildung der Arme und über die Orientierung der Larven bei der Vergleichung ausgesprochen, mit denen ich ganz übereinstimme, und auf die ich auf anderem Wege und unabhängig von ihm selbst gekommen bin. Natürlich gehört ihm die volle Priorität. In anderen wichtigen Punkten muß ich auch von ihm durchaus abweichen, so in der vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Würdigung des Wassergefäßsystems, dem er es abspricht, die führende Stellung beim Eintritt der radiären Gliederung einzunehmen. Ganz unverständlich ist es mir, daß er schließlich die Crinoiden im weiteren Sinne als die Stammgruppe oder die der Stammgruppe am nächsten stehende Klasse auffassen will. Die Crinoiden sehe ich als die am stärksten umgebildete, von der Stammform am weitesten entfernte Echinodermenklasse an. Von ihnen die anderen Klassen ableiten zu wollen, heißt in genau denselben Fehler verfallen, den man früher beging, indem man die Asteriden oder die Holothurien an die Wurzel des Stammbaums stellte.

Ich habe mich bemüht, in dem allgemeinen Teile in gleichmäßiger Weise die vergleichende Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie zu berücksichtigen, und habe auch die Paläontologie in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen.

Wenn die vergleichende Entwicklungsgeschichte den Löwenanteil davon getragen hat, so liegt dies nicht daran, daß ich die Bedeutung dieses Zweiges morphologischer Forschung für die Lösung genealogischer Probleme überschätze, sondern allein daran,

daß die Ontogenie in unserem speziellen Falle in vielen Beziehungen die einzige Führerin ist, welche uns wenigstens einige Fingerzeige dafür giebt, wie wir bei der Vergleichung vorzugehen, was wir voranzustellen, was für mehr nebensächlich zu erklären haben. Ich weiß wohl, daß andere Tierklassen und Ordnungen eine andere Behandlungsweise gestatten und erfordern, aber auch in diesen Fragen muss man individualisieren und die Methode dem Gegenstand anpassen. Jedenfalls scheint mir meine Auffassungsweise mit keiner vergleichend-anatomischen Thatsache in Widerspruch zu stehen und eine ganze Anzahl bisher unverständlicher Punkte in befriedigender Weise zu erklären.

ERSTER ABSCHNITT.

Die Ontogenie der *Synapta digitata*.**1. Die ersten Entwicklungsstadien.**

Furchung.

Über die ersten Entwicklungsstadien von der Furchung bis zur Ausbildung der sogenannten Auricularialarve habe ich keine eigenen Beobachtungen anstellen können, da diese Stadien während meines Aufenthalts in Neapel im Auftriebe nicht vorkamen, und sich auch zu künstlicher Befruchtung keine Gelegenheit bot¹⁾.

Glücklicherweise haben wir aber durch die ausgezeichneten Untersuchungen SELENKA's (30) über die ersten Entwicklungsvorgänge, besonders über die Furchung genügende Aufschlüsse erhalten, und nur die Frage nach der Anlage des Mesenchyms ist noch nicht als sicher entschieden anzusehen. Der Vollständigkeit halber will ich auch diese Vorgänge kurz berichten und verweise im übrigen auf die ausführliche Arbeit SELENKA's.

1) Man brachte mir zwar wiederholt Exemplare von *Synapta digitata*, deren Eischläuche strotzend mit großen, der Reife nahen Eiern gefüllt waren. Immer aber war noch das Keimbläschen groß und deutlich sichtbar, und selbst in einem Falle, wo eine *Synapta digitata* reifes, bewegungsfähiges Spermium besaß, fand sich kein einziges befruchtungsfähiges Ei. Diese Erfahrung mußte ich die ganze Zeit über machen, ob sich nun Auricularien im Auftrieb vorfanden oder nicht. Ich nehme an, daß diese Erscheinung, die auch schon SELENKA (30) aufgefallen ist, damit zu erklären ist, daß die Eier der einzelnen Tiere nicht gleichzeitig, sondern successive zur Reife kommen und die jedesmal reifen sofort befruchtet werden und ins Freie gelangen.

Das Ei der *Synapta digitata* gehört wie dasjenige fast aller Echinodermen zu den alecithalen, das heißt den Eiern, in welchen das Dentoplasma gleichmäßig im Protoplasma verteilt ist. Die künstliche Befruchtung ist bisher erst einmal ausgeführt worden und zwar ebenfalls durch SELENKA, der das Eindringen des Spermatozoons in den Dotter unter dem Mikroskope beobachtet hat.

Nach vollzogener Befruchtung hebt sich die Eihaut vom Ei ab und die Furchung beginnt. Die Furchung ist eine äquale, und zwar zeigen die Eier „eine Regularität der Furchung, wie sie bisher bei keinem tierischen Eie bekannt geworden.“ 9mal hintereinander halbieren sich sämtliche Zellen, so daß nacheinander 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 und 512 Zellen gefunden werden. Dann pausiert die Weiterentwicklung, und die Gastrulation tritt ein. SELENKA definiert diesen Typus der äqualen Furchung, den er „reguläre Furchung“ nennt, und der bisher allein bei *Synapta* beobachtet worden ist, folgendermaßen: „Die (durch den Eipol gehende) Eiaxe wird zur Längsaxe der Gastrula. Die Furchungsebenen schneiden mit Ausnahme der beiden ersten, senkrecht zu einander stehenden vertikalen, abwechselnd in horizontaler und vertikaler Richtung ein. Jede Furchungsphase bewirkt gleichzeitige Halbierung aller Furchungszellen, welche daher bis zum Ablauf der Furchung während jeder Teilungsphase untereinander nahezu gleich groß sind, und deren Zahl ein Multiplum von 2 ist. Die ersten beiden Blastomeren kennzeichnen die rechte und linke Hälfte des zukünftigen Embryos.“

Gastrulation.

Ist die Furchung beendet, was bei *Synapta*, wie erwähnt, nach Ablauf der 9. Teilungsphase der Fall ist, so besteht die Blastula aus einem Kugelmantel von überall gleicher Dicke; 512 genau gleich große Zellen setzen ihn zusammen. Das Innere der Furchungshöhle wird von dem sogen. Gallertkern eingenommen. Beginnt nun die Gastrulation damit, daß an einem der beiden, bisher vollkommen gleich gestalteten Pole eine rasche Zellvermehrung durch Teilung anhebt, und dieser Teil sich in die Furchungshöhle invaginiert, so entwickeln gleichzeitig sämtliche Zellen auf ihrer Außenseite Wimpern, die Gastrula beginnt innerhalb der Eihaut zu rotieren, sprengt bald darauf die Hülle und wird zur freischwärmenden Larve.

Der eingestülpte Urdarm wächst indessen weiter gegen das Innere hinein, wobei er sich frühzeitig nach einer Seite

zu neigen beginnt, die später zur Dorsalseite der Larve wird. Erst wenn der Urdarm etwa die Mitte der Furchungshöhle erreicht hat und eine starke dorsale Neigung zeigt, erfolgt die Anlage des Mesenchyms.

Mesenchymbildung.

Es ist bemerkenswert, daß bei den Echiniden und Ophiuriden, bei welchen diese Verhältnisse untersucht sind, die Mesenchymbildung der Einstülpung des Urdarms vorhergeht, bei den Holothurien (Synapta) aber derselben folgt. Es ist schwer zu entscheiden, welche Aufeinanderfolge wir als die typische, weniger modifizierte anzusehen haben. Bis dahin verliefen die Vorgänge bei Synapta in hervorragend typischer, regulärer Weise. Ich sehe daher durchaus keinen Grund, nun die bei Synapta beobachtete Reihenfolge für die modifizierte, die der anderen Echinodermen für die palingenetische zu halten. Uns fehlt eben jedes Kriterium, um in dieser Frage ein entscheidendes Urteil fällen zu können.

Die Mesenchymbildung selbst soll nach SELENKA so vor sich gehen, daß an der Spitze des Urdarms zwei Zellen hervortreten, die sich in einigen Stunden vom Urdarme ablösen und sich an beliebige Stellen der Ektodermwand anlegen. SELENKA schließt aus diesen Beobachtungen, daß die betreffenden Zellen die „Urzellen des Mesenchyms“ seien. Dieselben scheinen aber erst mehrere Stunden später durch Weitervermehrung das Mesenchym zu bilden. Allerdings beobachtete SELENKA nicht selten Larven, bei welchen das freie Ende des Urdarms wie mit sternförmigen Zellen besetzt erschien. Er hält solche Bildungen aber für pathologisch, eine, wie mir scheint, etwas willkürliche Annahme.

Bekanntlich führen HATSCHKE (8 u. 9) und SELENKA (29, 30, 31) die Mesenchymzellen bei den Echinodermen auf zwei symmetrisch gelegene „Urzellen des Mesenchyms“ zurück, die mit den „Urzellen des Mesoblasts“ bei Würmern, Mollusken, Arthropoden u. s. w. zu vergleichen, denselben sogar vielleicht homolog zu setzen wären. Unzweifelhaft sind die diesbezüglichen Beobachtungen SELENKA'S für Ophiuriden und für Echiniden viel beweisender als für Holothurien (Synapta). Aber auch bei ersteren darf man wohl angesichts des so entschiedenen Widerspruchs von METSCHNIKOFF (17 u. 18) die Frage noch nicht als definitiv entschieden ansehen.

Ich selbst habe eine Anzahl von Echinidengastrulae auf den betreffenden Stadien untersucht und Bilder erhalten, die recht gut

mit den Figuren von SELENKA übereinstimmen. Doch habe ich nur Totalpräparate gemacht, und möchte auf solche hin nicht mit apodiktischer Gewißheit behaupten, daß es regelmäßig nur zwei Zellen sind, von denen die Mesenchymbildung ausgeht. Diese Frage dürfte sich aber sicher entscheiden lassen, wenn man eine Anzahl von Larven in Schnittserien zerlegt.

Rückenporus, Hydroenterocölanlage¹⁾ und Larvenmund.

SELENKA hat ferner beobachtet, wie nach Abschnürung der Mesenchymzellen der Darm, dessen freies Ende sich schon früh gegen die Rückenfläche geneigt hatte, mit dem Ektoderm derselben in Kontakt tritt und sich im Rückenporus nach außen öffnet. „Unter Vermehrung seiner Zellen biegt er sich hierauf knieförmig ein und wendët sich, unter gleichzeitigem Längenwachstum in entgegengesetzter Richtung gegen die Bauchseite hin. Noch ehe er diese erreicht, wird die Kommunikation zwischen beiden Abschnitten des Urdarms nahe der Umbiegungsstelle unterbrochen und damit eine Scheidung des Urdarms in Darm und Vasocölomsack eingeleitet. Gleichzeitig erweitert sich das Vorderende des Darms ein wenig zu einem Kolben, welcher zum Vorderdarm der Larve wird.“

„Nach diesen Vorgängen erst gelangt der Vorderdarm in Kontakt mit dem Ektoderm, welches sich an der Berührungsstelle deutlich napfartig einbuchtet, bald in offene Verbindung mit dem Darms tritt und den Mund der *Auricularia*, den Larvenmund, bildet. Sowohl der Larvenmund wie der Vasocölomsack bilden ein einschichtiges Rohr, dessen Zellen Geißeln tragen.“

„Nachdem der Larvenmund entstanden ist, lockert sich die Verbindung des Vasocölomsacks mit dem Vorderarme mehr und mehr, bis endlich die vollständige Trennung erfolgt. Anfangs scheinen sämtliche Zellen des Vasocölomsacks Geißeln zu besitzen, nach dessen Loslösung vom Larvendarm bemerkte ich feine Wimperhärchen nur in der Nähe des Porus.“

Nach Ablauf dieser Vorgänge, die, wie erwähnt, allein von SELENKA beobachtet und in sehr anschaulicher Weise von ihm auf Taf. IX und Taf. X, Fig. 62—87 der citierten Arbeit (30) abge-

1) Nach dem Vorschlage LUDWIG'S werde ich in folgendem die Anlage der Leibeshöhle *Enterocöl*, des Wassergefäßsystems *Hydrocöl*, beide vereinigt *Hydro-Enterocöl* nennen.

bildet sind, beginnt die Bildung der Wimperschnüre, das heißt, während bis dahin die ganze Oberfläche der Larve mit geißeltragenden Zellen bedeckt war, wirft nun ein Teil dieser Zellen die Geißeln ab und plattet sich ab. An anderen Stellen tritt eine Vermehrung der Geißelzellen ein, so daß diese Stellen wulstförmig über das Niveau der Oberfläche vorspringen.

Diese Wimperwulste oder Wimperschnüre haben eine ganz bestimmte Anordnung, die die Larve vor den Larven anderer Echinodermenklassen auszeichnet. Sie wird nun als *Auricularia* bezeichnet. Mit der Ausbildung der Wimperschnüre tritt die bilaterale Symmetrie deutlich hervor.

2. Die *Auricularia*.

Anordnung der Wimperschnüre. Körperform.

Die Wimperschnüre sind, wie schon erwähnt, lokale Ektodermverdickungen. Gleichzeitig verlieren die übrigen Ektodermzellen ihre Geißeln und platten sich ab. Durch die Ausbildung der Wimperschnüre wird die bis dahin nahezu eiförmige Körperform der Larve stark modifiziert.

In Figur 2 a—c, Tafel IX, habe ich mit Benutzung der J. MÜLLER'schen Abbildungen das Schema des Wimperschnurverlaufs dargestellt. Durch Vergleichung mit Taf. VI wird man sich daraus leicht die Entwicklung der Biegungen und Verschlingungen der Wimperschnur bis zur typischen *Auricularia*form klar machen können.

Der Urdarm hat zunächst ein bläschenförmiges Gebilde abgeschnürt, das wir, wie berichtet, nach außen münden sahen; die dadurch bezeichnete Seite wird als Dorsalseite der Larve bezeichnet. Darauf hat der Darm sich in die entgegengesetzte gewandt und sich mit einer entgegenwachsenden Ektodermeinstülpung in Verbindung gesetzt. Hierdurch ist die Ventralseite der Larve gekennzeichnet. In sie wird allmählich der ursprünglich polständige After (Gastrulamund) hineingezogen. Wir sehen nun, wie aus der ursprünglich wenig gewundenen Wimperschnur sich die sogenannte „longitudinale“ Wimperschnur der *Auricularia* herausbildet. Dieselbe verläuft longitudinal auf der Dorsalseite, wendet sich dann an den Polen auf die Ventralseite und hat, über und unter dem Munde herlaufend, an diesen Stellen queren Verlauf. Auf diese Weise entstehen auf der Ventralseite 3 Felder, die wir als vorderes, mittleres (oder Mund-) und hinteres (oder

... und die nächsten 10 Seiten ...
... and the next 10 pages ...

Pentactularlarve und Stammform der Echinodermen.

Haben wir nun in der Pentactularlarve einen allgemein wichtigen, unverfälschten Entwicklungszustand zu erblicken, der uns gestattet, auf gewisse Stammeltern der Echinodermen Rückschlüsse zu machen, ist mit einem Wort das Pentactulastadium ein palingenetisches, oder aber sind derartige Rückschlüsse unberechtigt, sind die Übereinstimmungen zwischen den Pentactularlarven verschiedener Klassen unwichtige oder gar nur zufällige, ist das Stadium ein cenogenetisch modifiziertes? Diese Frage wird die Grundfrage für die von mir zu entwickelnden Anschauungen bilden; sie darf aber nicht von einem, sondern muß von den verschiedensten Gesichtspunkten aus erörtert werden. Wenn sich nachweisen läßt, daß keinerlei direkte Thatsachen für die cenogenetische Natur der Pentactula sprechen, daß ferner, wenn wir eine pentactulaähnliche Form, die man *Pentactaea* nennen könnte, als Stammform der Echinodermen annehmen, sich aus einer solchen Stammform die verschiedenen Klassen in ungezwungener und auch durch die Entwicklungsgeschichte thatsächlich vorgezeichneter Weise ableiten, wenn sich endlich mit einer derartigen Ableitung die vergleichend-anatomischen Thatsachen in Einklang bringen lassen, ja durch dieselbe viele dunkle Punkte der vergleichenden Anatomie der Echinodermen in einleuchtender Weise erklärt werden, dann, meine ich, ist der Beweis für die palingenetische Natur der Pentactularlarve mit der Sicherheit erbracht, die sich in phylogenetischen Fragen überhaupt erreichen läßt. Ich fasse meinen Standpunkt in folgenden Sätzen zusammen und behaupte:

1. Die Pentactularlarven zeigen an und für sich betrachtet nichts, was man als cenogenetische Bildungen deuten könnte.

2. Nimmt man an, daß die Stammform der Echinodermen ein Geschöpf gewesen ist, das in seiner äußeren Form und seiner inneren Organisation große Ähnlichkeit mit den Pentactularlarven besessen hat (Taf. X, Fig. 1), so lassen sich leicht und ungezwungen aus einer solchen Stammform, die man *Pentactaea* nennen könnte, die sämtlichen Echinodermenklassen ableiten.

3. Eine derartige Ableitung steht mit den Tatsachen der vergleichenden Anatomie in Einklang und liefert sogar den Schlüssel zu manchen ungelösten Fragen.

Es wird nun meine Aufgabe sein, meine Gründe für diese Behauptungen beizubringen. Ich werde die drei Thesen der Reihe nach erörtern und in diesem Abschnitt zunächst nur auf die erste eingehen, da dieselbe eine mehr relative Bedeutung hat und sich kürzer abthun läßt als die beiden anderen. Im folgenden Abschnitt gehe ich auf die zweite Frage ein, deren Beantwortung die Grundzüge der Phylogenie der Echinodermenklassen liefert. Der Beantwortung der dritten Frage, die sozusagen die Probe auf das Exempel abgeben wird, soll dann das ganze nächste Kapitel gewidmet sein.

Zu Punkt 1 bemerke ich folgendes. Es ist mir nicht gelungen, irgend eine Eigentümlichkeit in der Organisation der Pentactulararven zu entdecken, die man als eine cenogenetisch veränderte bezeichnen könnte, die auch nur einen Zweifel in dieser Beziehung Raum gäbe. Wenn dies ein Schluß per exclusionem zu sein scheint: „weil nichts Cenogenetisches zu finden ist, deshalb ist alles palingenetisch“, und wenn man solche Argumente nicht gelten lassen will, so ist doch der Umstand, daß die Pentactula keine „Anlagen“ mehr enthält, sondern daß die meisten Organe als solche — wenn auch in einfachster Form — schon ausgebildet sind und physiologische Funktionen versehen, ein starker positiver Beweis. Noch wichtiger aber scheint mir die schon oben hervorgehobene Convergenz zu sein, die die verschiedenartig gebauten Dipleurulararven auf das Pentactulastadium hin erkennen lassen, um dann wieder bei der Entwicklung zum ausgebildeten Echinoderm stark zu divergieren.

Auch das ist wichtig, daß Formen, deren bilaterales Entwicklungsstadium durch Abkürzung stark modifiziert ist (von Echiniden *Abatus*, von Holothuriern *Holothuria*, von Asteriden *Asterina gibbosa*, *Echinaster Sarsii*), doch ein gut ausgeprägtes Pentactulastadium durchlaufen, dieser Zustand also unbedingt den festesten, unverrückbarsten Punkt in der ganzen Echinodermenentwicklung ausmacht.

Die divergente Entwicklung der Echinodermenklassen aus der Stammform.

Ich komme nun zu meiner zweiten Aufstellung. Gesetzt den Fall, die Pentactulararve repräsentiert ein Stadium, das bei der

phylogenetischen Entwicklung des Echinodermenstammes durchlaufen wurde, ist es uns dann möglich, die Entstehung der verschiedenen Echinodermenklassen aus einer so organisierten Stammform leicht einzusehen und an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu erläutern? Nehmen wir eine Form, wie ich sie in Tafel XII, Figur 1 als hypothetische Stammform (Pentactaea) abgebildet habe, als Ausgangspunkt an, wie haben sich dann aus ihr die verschiedenen Echinodermenklassen entwickelt?

Es kann für mich gar kein Zweifel obwalten, daß die vier (oder besser fünf) lebenden Echinodermenklassen schon von diesem frühen Ausgangspunkt her verschiedene Wege der Entwicklung eingeschlagen, von hier aus divergiert haben. Der Grad der Divergenz in den verschiedenen Klassen ist verschieden, häufig sind auch ähnliche Wege eingeschlagen worden; die echten Homologieen der Klassen wurzeln aber in der Pentactula, darüber hinaus überwiegen die Abweichungen und besonderen Eigentümlichkeiten der Ausbildung das neu erworbene Gemeinsame so bedeutend, daß die frühe Divergenz nicht allein ein Postulat der Entwicklungsgeschichte, sondern auch der vergleichenden Anatomie ist.

Wenn aber auch, wie sich deutlich erkennen läßt, alle fünf Klassen schon bei der Abzweigung von der Stammform divergiert haben, so haben doch Crinoiden, Asteroiden und Ophiuriden in einem Hauptpunkt eine übereinstimmende Richtung der Entwicklung eingeschlagen. Betrachten wir die Stammform, so können wir zwei Hauptregionen des Körpers unterscheiden: den eigentlichen Körperstamm, der die wichtigsten Organe (Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane) trägt einerseits und andererseits die fünf Primärtentakel. Letztere sind ursprünglich nichts als fünf hohle Ausstülpungen des Wassergefäßringes, welche einen Epidermisüberzug tragen. Die Hauptdivergenz in der Entwicklung der fünf Klassen liegt nun in der wechselnden Ausbildung dieser beiden Regionen, Körperstamm und Primärtentakel, zu einander. In einem Typus erhält sich das Verhältnis von Körperstamm zu den Primärtentakeln in nahezu derselben Ausbildung, wie wir sie in der Stammform vorfinden. Es ist dies der Typus der Holothurien, die ich, weil ihr Tentakelsystem im wesentlichen eine Ausstülpung des Wassergefäßringes mit Hautüberzug geblieben ist, Angiochiroten nennen will. Bei einem zweiten Typus schwindet die durch die Primärtentakel gekennzeichnete Region ganz, und im ausgebil-

deten Tier finden wir nur den Körperstamm wieder. Es ist der Typus der Echinoiden, den ich als den der Achiroten bezeichnen will.

Im dritten Typus endlich sehen wir wichtige Organsysteme, vor allem die Leibeshöhle, bei einigen Formen auch successive die Geschlechtsorgane und den Darm mit in die Tentakelregion hineingezogen, die dadurch Schritt für Schritt größere Bedeutung und Selbständigkeit gewinnt. Es ist der Typus der Crinoiden, Ophiuriden, Asteroiden, die ich, weil bei allen die Leibeshöhle sich in die Tentakelregion hinein erstreckt, Cöломachiroten nenne.

Ganz ähnliche Anschauungen vertritt GÖTTE (4), wenn er sagt: „Die Tentakelanlagen der oralen Seite der sich entwickelnden Larven ergeben eine andere Strahlgliederung als die aborale Körperhälfte und stehen mit der letzteren in einem Wechselverhältnis der weiteren Ausbildung. Die zu Armen anwachsenden Tentakelanlagen der Asterien und Ophiuren reduzieren die aborale Körperhälfte (dorsales Scheibenzentrum) und übertragen ihre eigene Anordnung auf den ganzen Organismus. Bei der geringen Entwicklung der ursprünglichen Tentakelanlagen der Holothurien erhalten deren aborale Körperhälften das Übergewicht, so daß auch die Strahlgliederung der letzteren, welche die Interradien der Sterne vertritt, allein zum Ausdrucke des typischen Baues dient. Comatula neigt in den frühesten Entwicklungsperioden zu der letzteren Form, später schließt sie sich den übrigen Sternen an. Die Seeigel nehmen in der Entwicklungsgeschichte wie im fertigen Zustande eine besondere Mittelstellung zwischen den Sternen und Holothurien ein.“

Ich will nun im folgenden eine Einteilung und Charakterisierung der fünf lebenden Echinodermenklassen auf Grund der bis hierher gewonnenen Gesichtspunkte versuchen; ich berücksichtige dabei aber im spezielleren nur die uns hier interessierenden Organisationsverhältnisse.

I. Typus Angiochirota.

Holothurioida. Primärtentakel erhalten, numerisch vermehrt, stellen einfache Ausstülpungen des Wassergefäßsystems dar, die einen Epidermisüberzug (Sinnesepithel) tragen. Die Tentakel werden an ihrer Basis durch interradianal (resp. adradial) gelegene Kalkstücke, sog. Kalkring, gestützt. Wassergefäße und Nerven des

Körperstammes liegen interradiä (resp. adradial). Die inneren Organe, wie Darm, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane, zeigen keine radiäre Gliederung.

II. Typus Achirota.

Echinoidea. Primärtentakel der Jugendform im ausgebildeten Tiere rückgebildet. In ihrer Verlängerung gegen den hinteren Pol, also perradiä, die fünf Körpergefäße nebst Nerven. Geschlechtsorgane in radiärer Anordnung.

III. Typus Cöломachirota.

Cöлом erstreckt sich in die Tentakel, die man nun als Arme bezeichnet. Radiärer Typus am höchsten ausgebildet und auf die meisten Organe ausgedehnt.

1. Crinoidea.

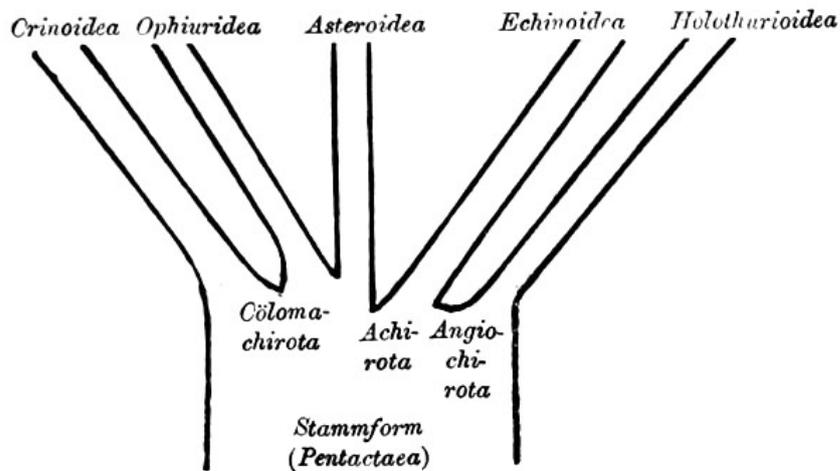
Geschlechtsorgane mit in die Arme übernommen. Darm zeigt keine radiäre Gliederung. Bleibend oder in der Jugend gestielt.

2. Ophiuridea.

Geschlechtsorgane und Darm auf Körperstamm (Scheibe) beschränkt, radiär gegliedert.

3. Asteroidea.

Fortsetzungen der Leibeshöhle, des Darms und der Geschlechtsorgane erstrecken sich in die Arme. Radiärer Typus und damit Dezentralisation am höchsten entwickelt.



2. Homologieen unter den Klassen, vergleichend-anatomisch und vergleichend-entwicklungsgeschichtlich begründet.

Einleitung (Stellungnahme zur Paläontologie).

Dieses Kapitel soll Beweise für meine dritte These beibringen, daß nämlich eine derartige Ableitung der Echinodermenklassen von der pentactula-ähnlichen Stammform, wie ich sie oben versucht habe, mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie ebenso im Einklange steht, wie mit der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, daß sie sogar den Schlüssel zu manchen bisher ungelösten Fragen liefert und uns den richtigen Weg zeigt, um zu erkennen, was in der Organisation der verschiedenen Klassen als wirklich homolog, was dagegen als bloß analog aufzufassen ist.

Wenn wir die Verwandtschaftsverhältnisse ganzer Klassen und Tierstämme ergründen wollen, haben wir bei unseren Erwägungen die Materialien, die uns die vergleichende Anatomie, die vergleichende Entwicklungsgeschichte und die Paläontologie liefert, in gleichmäßiger Weise zu verwerten. Es wird daher vielleicht auffallen, daß ich in der Überschrift zu diesem Abschnitt nur eine Berücksichtigung der beiden ersten morphologischen Disziplinen ankündige, auf die Unterstützung und die Kontrolle der Paläontologie aber ganz verzichte. Natürlich habe ich mich, soweit dies immer in meinen Kräften stand, mit den paläontologischen Thatsachen bekannt zu machen gesucht, die für unser Thema, das heißt für die Frage nach den Beziehungen der Echinodermenklassen zu einander, irgend einen Beitrag zu liefern scheinen. So vortreffliche, scharf faßliche Anhaltspunkte die Paläontologie uns nun aber bei der Ergründung der Verwandtschaften innerhalb gewisser Klassen liefert (vor allem der Echinoideen und der Eucrinoiden), so gänzlich unvermögend ist sie bis jetzt gewesen, irgendwie befriedigende Handhaben für die Verknüpfung der Klassen untereinander zu liefern.

Zunächst muß ich hier gegen einen Gebrauch auftreten, der in vielen paläontologischen Lehrbüchern und auch Spezialarbeiten herrscht, nämlich Klassen und Ordnungen, die in älteren Schichten auftreten, ohne weiteres als ältere gegenüber solchen zu bezeichnen, die erst in jüngeren Schichten gefunden werden. Hier besteht ganz allgemein ein Trugschluß. Man hat wohl das Recht, zu sagen: die cambrischen Crinoiden sind älter als die obersilurischen und devonischen, aber nicht, weil Crinoideen im

Cambrium auftreten, Echinoideen dagegen erst im Untersilur, sind die Crinoideen eine ältere, das heißt, früher entstandene Klasse als die Echinoideen. Das wäre grundfalsch. Das frühere oder spätere geologische Auftreten gestattet in vielen Fällen allein einen Rückschluß auf die Zeit, wo in einer Gruppe ein erhaltungsfähiges Skelett entstanden ist, nicht auf das Alter der Gruppe selbst. Wenn, wie ich es annehme, die pentactulaähnliche Stammform der Echinodermen kein festes Skelett besaß, sondern ursprünglich vielleicht gar kein Skelett, später zerstreute Spicula und Rädchen, wie heutzutage noch die Holothurien, so sagt uns die Paläontologie nur: ein festes Skelett hatte sich bei den Cystoideen und Eucrinoideen sowie bei den Asteroideen in oder wahrscheinlich vor dem Cambrium entwickelt, bei den Echinoideen (Untersilur) und Blastoideen (Obersilur) aber erst später. Bei den Holothurioideen ist ein solches überhaupt nicht zur Entwicklung gekommen, so daß fossile Reste so gut wie vollkommen fehlen. Sollen wir annehmen, die Holothurien seien erst im Lias oder weißen oder braunen Jura entstanden, weil sich bis jetzt erst in jenen Schichten Reste gefunden haben, die mit einiger Sicherheit auf fossile Holothurien bezogen werden dürfen? Ich glaube, kein vorurteilsfrei urteilender Naturforscher wird einen solchen Schluß wagen.

Wenn wir mit ziemlicher Sicherheit aus den paläontologischen Befunden schließen dürfen, die Klasse der Säugetiere sei ungefähr zu der und der Zeit entstanden und habe vor jener Zeit nicht existiert, so ist dieser Schluß berechtigt, weil wir alle überzeugt sind, daß die Vorfahren der Säugetiere ein Wirbeltierskelett besessen haben, weil wir wissen, daß solche Skelette erhaltungsfähig sind und von Vertebratenklassen, die wir aus vergleichend-anatomischen Gründen für phylogenetisch älter als die Säugetiere halten müssen, schon in paläozoischen Schichten gefunden werden. Etwas ganz anderes ist dagegen das geologische Auftreten bei Tierklassen, die, wie ich annehme, sämtlich von einer skelettlosen Form oder doch von einer Form ohne erhaltungsfähiges Skelett abstammen.

Somit gewährt uns die Paläontologie keine Handhabe, das phylogenetische Alter der Echinodermenklassen zu bestimmen.

Ebensowenig liefert uns die Paläontologie Zwischen- oder Übergangsformen zwischen den verschiedenen Klassen. Was man als solche erklärt hat, hält in keinem einzigen Falle einer gründlichen und durchgeführten Prüfung Stand.

Die Paläontologie liefert uns häufig unschätzbare Beiträge, um den Entwicklungsgang einer Formenreihe zu verstehen. Erstens ist aber dann nötig, daß wirklich eine Formenreihe aufzustellen ist (wie z. B. bei *Equus*), und ferner, daß die einzelnen Glieder offenbar in ihrer Organisation nicht weit von den recenten Formen abweichen, so daß man mit einiger Sicherheit aus dem Skelett auf ihren inneren Bau, ihre gesamte Anatomie Rückschlüsse machen kann. Wo dies aber nicht der Fall ist, wo recente Repräsentanten fehlen und der innere Bau infolgedessen ganz unklar oder Gegenstand der willkürlichsten Konjekturen ist, also bei den isoliert stehenden fossilen Gruppen, den Graptoliten, den Trilobiten, in gewissem Sinne auch den Ammonoideen, von denen es immer noch zweifelhaft ist, ob sie tetrabranchiate oder dibranchiate Cephalopoden sind, da ist es besser, von einer Verwertung solcher Gruppen bei phylogenetischen Untersuchungen ganz abzusehen.

Ich vertrete diese Ansicht nicht deshalb, weil eine vorurteilsfreie phylogenetische Deutung, die man den Cystoideen und Blastoideen zu Teil werden ließe, meinen Ansichten über den Stammbaum der Echinodermenklassen im mindesten widerspricht. Am Schlusse einer paläontologischen Untersuchung, die auch die embryologischen Thatsachen berücksichtigt, kommt J. WALTHER (36) zu folgenden Schlüssen, die, wie leicht ersichtlich, sich ungezwungen mit meinen Anschauungen vereinigen lassen:

„Die Gruppe der Pelmatozoen entstand im Vorkambrium aus einer gestielten Stammform. — — Durch festsitzende Lebensweise entstand die radial gebaute, holosymmetrische Form, als deren nur wenig abgeleiteten Vertreter wir die älteste bekannte cambrische Pelmatozoengattung *Macrocystella* mit ihrem oralen Pinnulakranz betrachten dürfen. Von diesem Stadium gehen zwei Formenreihen auseinander. Einerseits die Cystoiden, ohne entwickelte pinnulatragende Arme, meist mit inneren Geschlechtsdrüsen und anomalocyclisch unbegrenztem Kelchwachstum, welche später als charakteristisches Merkmal die regelmäßigen Kelchporen erhalten und im Obersilur aussterben. Andererseits die Crinoiden, indem die Geschlechtsdrüsen in die oralen Pinnulae treten, und die Vermehrung dieser Genitaltentakel durch fünf zapfenartige Wucherungen der Mundscheibe unbegrenzt gesteigert wird. Diese fünf Wucherungen gabeln sich und werden zu Armen. Es wird dadurch dem Kelch der pentasymmetrische Typus aufgeprägt, die Vermehrung der Kelchtafeln wird begrenzt und

erfolgt nach bestimmten geometrischen Gesetzen in einer spiraligen Drehung. Die Arme werden immer üppiger entfaltet und erreichen in dem heute noch lebenden *Pentacrinus* das höchste Maß ihrer Ausbildung zugleich mit der stärksten Intensität der Fortpflanzungsfähigkeit.

Bei den Cystoiden wird derselbe Entwicklungsgang in *Porocrinus* versucht, aber ohne daß er zur Herrschaft gelangen könnte.

Die Blastoiden treten erst am Schluß der Silurzeit auf, also nachdem die Eucrinoiden und Cystoiden den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben; sie dürfen daher bei einer Untersuchung über die Phylogenie und Verwandtschaft jener beiden Gruppen nicht berücksichtigt werden, und verlangen eine besondere Behandlung.“

Man sieht, der Verfasser ist von paläontologischen Gesichtspunkten aus zu sehr ähnlichen Anschauungen gelangt, zu denen ich von ganz anderen Ausgangspunkten her gelangt bin und die ich bei der vergleichenden Betrachtung sämtlicher Echinodermenklassen voranstelle. Die Hervorhebung einiger Worte in oben stehendem Citat durch gesperrten Druck, die von mir, nicht von dem Autor herrührt, wird den Leser hierauf aufmerksam machen. WALTHER verlegt die Divergenz der Cystoiden- und Crinoiden-Klasse auf einen sehr frühen Zeitpunkt, worin ich ihm natürlich beistimme. Zweifelhaft erscheint mir nur, ob wir das Recht haben, in *Macrocystella* wirklich einen nur wenig abgeleiteten Vertreter der gemeinsamen Stammform beider Gruppen zu erblicken. Es läßt sich nicht leugnen, daß eine nicht zu übersehende Ähnlichkeit zwischen einer *Antedonpentactula* des auf Tafel XII, Figur 3 gezeichneten Stadiums (auf der Figur ist das Kalkskelett durch Säuren entfernt) einerseits und *Macrocystella* andererseits besteht. Ich kann mich aber nicht entschließen, auf diese Formähnlichkeit allzu viel Gewicht zu legen, so sehr sie auch die in dieser Arbeit vorgetragenen Ansichten und Schlüsse stützen würde, solange wir so gar nicht näheres über den Bau des Geschöpfes, vor allem über die Anordnung und Ausmündungsweise des Wassergefäßsystems wissen. Vielleicht bringt uns die Zukunft neue Aufschlüsse, aber bis jetzt ist äußerste Skepsis geboten. Sehr bemerkenswert ist es, daß WALTHER, worin ich wieder vollkommen mit ihm übereinstimme, in *Porocrinus* nicht eine Übergangsform von Cystoiden zu Eucrinoiden erblickt, sondern

in der Gliederung seines Kelches einen analogen, auf ähnliche Kausalmomente zurückzuführenden Bildungsgang sieht, wie er ganz unabhängig in der Klasse der Crinoiden zu der charakteristischen Anordnung im Kelchgetäfel geführt hat. Wie solche analoge Bildungen entstehen und dann leicht als echte Homologieen imponieren, soll noch des näheren in dem Abschnitt „Skelettsystem“ auseinandergesetzt werden.

Der Besitz von Porenrauten entfernt die Gattung *Porocrinus* überhaupt weit von den Eucrinoiden und zwingt uns, sie zu den stärker abgeänderten rhombiferen Cystoiden zu setzen.

Da wir nicht wissen, welche morphologische und physiologische Bedeutung die Poren ihrer Kelchtafeln besessen haben, auch über die Bedeutung der Hauptkörperöffnungen bei sämtlichen Cystoideen vollkommen im Unklaren sind, die Anordnung des Wassergefäßsystems und seine Ausmündung nicht kennen, hört hier das auf Thatsachen gestützte, das naturwissenschaftliche Schließen auf. Die ältere Paläontologie vereinigte die Cephalopoden und die Foraminiferen in eine Gruppe, stellte gewisse Hexactinelliden zu den Bryozoen etc. etc. Diese Irrtümer sollten uns warnen, auf die alleräußerlichsten Formähnlichkeiten hin und unter Ignorierung fundamentaler Differenzen *Agelacrinus* mit den Asteriden, *Echinosphärites* oder *Sphaeronites* oder *Mesites* mit den Echiniden in Beziehung zu bringen. Wie viel mehr Recht hatten im Vergleich hiermit die älteren Morphologen dazu, die Brachiopoden in engen genetischen Zusammenhang mit den Lamellibranchiaten zu setzen. Ich kann nur finden, daß die Sprache, welche die Paläontologie in unserer Frage redet, in keinem Punkte meinen Anschauungen widerspricht, sie im ganzen vielmehr bestätigt und erläutert. Da diese Sprache aber eine so sehr abgebrochene, dunkle, vieldeutige ist, ist es besser, sich wesentlich auf die klareren Thatsachen und verständlicheren Zusammenhänge der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu verlassen. Von diesen ausgehend, will ich in diesem Abschnitt erörtern, was wir in der Organisation der Echinodermenklassen als Erbteil von der gemeinsamen Stammform und somit als homologe Bildungen, was als bloße Analogieen auffassen müssen, die nur ähnlichen Entstehungsursachen und Bedingungen ihre Übereinstimmung verdanken. Das Thema ist so umfangreich und ausgedehnt, daß ich mich der möglichsten Kürze befleißigen und nur die wichtigsten Organisationsverhältnisse berücksichtigen werde.