

J. S. Schultze
Vom Verfasser überreicht.

(Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXXIII. Nr. 19/20
vom 24. November 1908.)

F 311

S. 37/42



Zur Anatomie der Echinoderen.

Von C. Zelinka (Czernowitz).

(Mit 11 Figuren.)

In Nr. 20/21 des 32. Bandes dieses Anzeigers findet sich eine Entgegnung Schepotieffs auf meine kritischen Bemerkungen, die ich, veranlaßt durch seine vorläufige Mitteilung »Zur Systematik der Nematoiden«¹, in der Nr. 5 eben dieses Bandes veröffentlicht hatte.

In dieser Entgegnung beharrt Schepotieff auf seinen Angaben und verweist auf seine definitive Arbeit. Ich übergebe nachstehende Zeilen der Öffentlichkeit, um bis zum Erscheinen meiner Monographie nicht den Anschein zu erwecken, als wären meine Einwände durch die beiden Publikationen hinfällig geworden; auch möchte ich meine Arbeit von dem Ballaste dieser Richtigstellung befreien. Einige Abbildungen sollen zur Erläuterung dienen.

¹ Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 5/6.

Die definitive Arbeit Schepotieffs erschien unter dem Titel »Die Echinoderiden«²; sie bestätigt durch ihre jedenfalls den Präparaten wahrheitsgetreu nachgebildeten Figuren meine damals ausgesprochene Vermutung, daß dieser Autor mit ungünstig konservierten Objekten gearbeitet hat. Er hat außerdem die Beobachtung am lebenden Tiere, die zur Ergänzung der anatomischen Erforschung unerlässlich ist, nicht genügend durchgeführt. Eine solche Beobachtung erfordert allerdings große Opfer an Zeit, kann aber allein über die Locomotion, über die Funktion und den Verlauf einzelner Muskeln und über die Flimmerung des Excretionsorgans Auskunft geben.

Die von Schepotieff angewandte Fixierungsmethode mit heißem Sublimat und warmer Gilsonscher Flüssigkeit dürfte die ungünstigste unter allen Methoden sein und rangiert in bezug auf den Wert der Konservierung hinter dem Alkohol. Der Vorteil, daß sie die Tiere im Moment der Streckung erstarren läßt, wird mehr als aufgehoben durch die Veränderungen, die durch die Wärme und die Diffusion hervorgebracht werden und die zu völligen Zerstörungen führen, wenn außerdem die Konservierungsmittel nicht in Seewasser gelöst und in Seewasser oder wenigstens Brunnenwasser ausgewaschen werden.

Alle von Schepotieff gebrachten Zeichnungen über die Anatomie der Echinoderen tragen die Kennzeichen der bis zur Vernichtung der Struktur führenden Quellungen und Zerreißen der zelligen Teile.

Es gibt andre Methoden, die Echinoderen gestreckt zu fixieren, ohne daß man unbrauchbare Konservierung mit in Kauf nehmen müßte.

Über die Erwiderung Schepotieffs in diesem Anzeiger und seine definitive Arbeit seien nun die notwendigsten Richtigstellungen gestattet.

Den Versuch, die Angabe von dem cylindrischen »Körper« der Echinoderen zu rechtfertigen, der mit den Worten »die Rückenansicht von *E. dujardinii* ist demnach cylindrisch« unternommen wird, braucht uns nicht weiter zu beschäftigen, wir müssen eben zwischen Form und Ansicht, zwischen Sein und Schein unterscheiden.

Eine Erörterung ist jedoch die grundverschiedene Auffassung wert, welche die Beurteilung der einzelnen Körperabschnitte erfahren hat.

Ich bezeichne als erstes oder als Kopfsegment jenen wohlabgegrenzten, sphärisch sich vorwölbenden Teil, der die Scalidenkränze trägt (vgl. Fig. 8 und 11). Als 1. Segment sehe ich ihn an, weil man das von Dolchen oder Chitinkronen bekränzte vorstreckbare Mundrohr nicht als Körperabschnitt, als Segment, am wenigsten im Sinne eines Kopfes

² Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88. S. 291—326, 4 Taf.

bezeichnen kann. Als Kopf betrachte ich dieses scalidentragende Segment, weil es der erste echte Körperabschnitt ist und weil in seiner Hypodermis das Gehirn liegt. Wie weit dabei die umgewandelte Hypodermis, die das Gehirn geliefert hat, in ihrer mächtigen Entwicklung nach hinten in die Leibeshöhle reicht, ist für die Beurteilung des Ursprungsortes gleichgültig, und wenn der Hinterrand des Gehirns bei eingestülptem Kopfe bis an das Ende des 7. oder den Anfang des 8. Segments gelangt, wie dies für manche Cyclorhagen, darunter auch *Echinoderes dujardinii* gilt, so ändert dies nichts an der Tatsache, daß das Gehirn dem 1. Segment angehört. Die Homalorhagen sind durch ein weniger weit nach hinten reichendes Gehirn gekennzeichnet, sein Hinterrand liegt im kontrahierten Tiere etwas hinter der Mitte des 6. Segments; bei ihnen aber wird dafür beim Ausstülpen des hakentragenden Kopfes das Gehirn an der Vorderwand wie eine echte Hypodermis ausgebreitet und ist dann sogar ausschließlich im 1. Segment untergebracht.

Das nun folgende Segment ist bei allen Echinoderenabteilungen sowohl vom Kopfe als auch von den folgenden Körperringeln scharf unterscheidbar.

Bei den Homalorhagen und Conchorhagen ist es zarthäutig und wird mit eingestülpt, während die darauffolgenden nicht einstülpbaren Körpersegmente gepanzert sind, bei den Cyclorhagen hat es sich durch Faltung der Haut zu einer Panzerkuppel umgebildet, die nach Einziehung des ersten Segmentes das vorderste Ende des Körpers darstellt. Dieses zweite Segment ist wie das der übrigen Echinoderen mit Ringmuskeln ausgestattet, die sich bei den Homalorhagen auf zwei beschränken, bei den Cyclorhagen auf fünf steigen (man vergleiche unsre Fig. 8r₂ u. 11r₂); bei den letzteren haben sie die Verschlussplatten einander zu nähern. Die nun folgenden Körperringel haben bei allen Abteilungen der Echinoderen als negative Merkmale gemeinsam, daß sie weder Scaliden tragen, noch einstülpbar, noch gefaltet sind, als positives Merkmal, daß sie durchweg in den geschlechtsreifen Formen gepanzert sind. Ich fasse sie als Rumpfsegmente zusammen und stelle sie in dieser Hinsicht den beiden ersten Ringeln gegenüber.

Folgt man dieser Auffassung, so ergibt sich, daß die Echinoderen in der Körpersegmentierung die Grundzahl dreizehn zeigen. Nur die Xenosomata unter den Cyclorhagen, die gegenwärtig durch eine einzige antarktische Form repräsentiert sind, gliedern noch den Endstachel und die Aftermündung als ein 14. Segment ab. Sonst folgen sie in allen Einzelheiten dem Paradigma der Cyclorhagen. Bei den Cyclorhagen, Homalorhagen und Conchorhagen werden also der scalidentragende erste Körperabschnitt als Kopf, der zweite darauf folgende differente als Hals und die sodann folgenden gepanzerten Teile als Rumpf bezeichnet.

Ich muß aber gegen die von Schepotieff vorgeschlagene Zählungsmethode, die Segmente vom Rumpfe an, d. h. hinter dem Verschlussegment beginnend, zu zählen, den Einwand erheben, daß damit der auf der Zahl 13 beruhende Grundplan der Hautsegmentierung eliminiert wird, weil bei den Conchorhagen und Homalorhagen das im kontrahierten Tiere zu vorderst liegende Segment erst das dritte ist, nicht das zweite, wie bei den Cyclorhagen. Es hätten dann die Cyclorhagen 11 Segmente, die übrigen nur zehn, und die tatsächlich vorhandene Einheitlichkeit im Bau käme nicht zum Ausdruck.

Es hätte wenig Wert, der Unsicherheit Schepotieffs zu folgen, der in seiner ersten Veröffentlichung das Mundrohr als »Kopf oder Rüssel«, in seiner zweiten als »vordere« Körperpartie oder den sog. Rüssel« bezeichnet, in seiner dritten von ihm sagt, daß man es »kaum als ein besonderes Segment« bezeichnen kann, und der den Hakenkränze und Gehirn tragenden folgenden Teil als »Hals« benennt und mit diesem Segment den scharf abgesonderten zweiten Körperabschnitt, der bei den erwachsenen Cyclorhagen zum Unterschied vom einstülpbaren Kopfe gepanzert ist und seine eignen Muskeln besitzt, vermengt und schließlich wünscht, daß die Bezeichnung »Kopf« auf die Echinoderen überhaupt nicht angewendet werde.

Man wird gegen die Bezeichnung »Kopf« für das so prägnant ausgebildete vorderste Segment der Echinoderen, dessen Hypodermis das Gehirn gebildet hat, nichts einwenden können. Ob man das 2. Segment »Hals« nennt, ist von geringer Bedeutung.

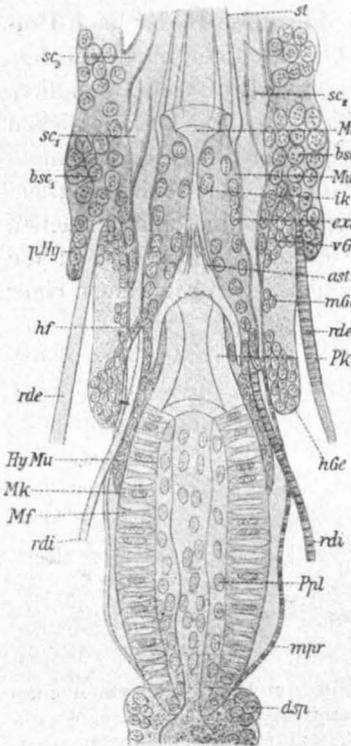
Indem ich zur Besprechung der andern wichtigsten Differenzpunkte übergehe, möchte ich ausdrücklich betonen, daß die Differenzen zwischen meinen und Schepotieffs Angaben sich nicht »auf Verschiedenheiten der einzelnen *Echinoderes*-Arten« gründen, auch was die eben besprochenen Körperabschnitte betraf, deren Zählungsmethode ja für alle Echinoderen gilt.

Zunächst sei des Gehirnes gedacht. Schepotieff beschreibt das Gehirn als eine breite Schicht über dem Oesophagus und meint, daß der von mir beschriebene Schlundring nichts andres »als die 4 Oesophagealdrüsen« seien.

Ich gebe zur Erläuterung der von mir seinerzeit gegebenen Beschreibung eine Zeichnung eines Querschnittes durch *Echinoderes dujardini* (Fig. 1), eines Querschnittes und eines Flächenschnittes durch *Pycnophyes communis* mihi (Fig. 2 u. 3); der Querschnitt trifft in beiden Figuren eben den Faserring, an dessen innerer Peripherie eine Ganglienzellschicht (*mge*) liegt. Die »4 Oesophagealdrüsen«, welche in Wirklichkeit 4 Speicheldrüsen (*dsp* Fig. 3) sind, die dem hintersten Ende des Pharynx anliegen, befinden sich hinten weit vom Schlundring entfernt.

müßte der Nervenstrang bei jeder Einziehung des Kopfes, die mit einer Abflachung des Winkels, unter dem die Ventralplatten aneinander stoßen, vor sich geht, zwischen den sich nähernden Rändern der media-

Fig. 3.



4. Fig.

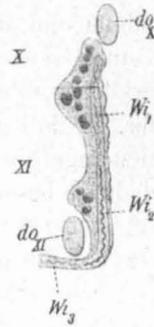


Fig. 5.

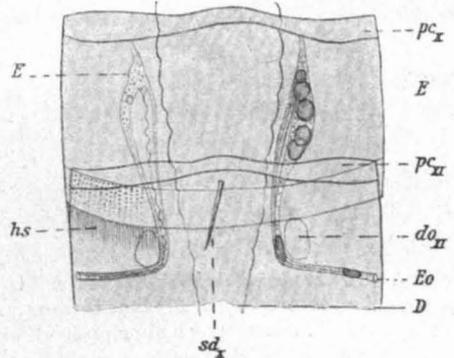


Fig. 3. Flächenschnitt durch das eingezogene Vorderende von *Pycnophyes communis mihi*. *ast*, accessorische Styli der Mundhöhle; *bsc*₁, *bsc*₂, die Basen der ersten und zweiten Scaliden; *dsp*, dorsale Speicheldrüse; *exk*, äußere Hypodermiskerne des Mundkegels; *hf*, Hautfalte zwischen Pharynx und Kopf; *hGe*, *mGe*, *vGe*, hintere, mittlere und vordere Ganglienzellen des Schlundringes; *HyMu*, Hypodermis des Mundrohres; *ik*, innere Hypodermiskerne des Mundkegels; *Mf*, Muskelfasern des Pharynx; *Mk*, Muskelkerne; *Mu*, Mundöffnung; *Muk*, Mundkegel; *mpr*, Protractor des Pharynx; *Phk*, chitinöse Pharynxkrone; *Ppl*, plasmatische Partie des Pharynx; *pHy*, hinterste Hypodermispartie der Scaliden; *rde*, äußerer dorsaler Retractor des Kopfes; *rdi*, innerer dorsaler Retractor; *sc*₁, *sc*₂, *sc*₃, Scaliden; *st*, Munddolche.

Fig. 4. Linkes Excretionsorgan von *Pycnophyes communis mihi* (Mündungsrohr nicht eingezeichnet). *Wi*₁, *Wi*₂, *Wi*₃, die drei Hauptflimmern; *dox* u. *dox*₁, die dorsoventralen Muskeln des 10. und 11. Segments im optischen Querschnitt.

Fig. 5. Excretionsorgan von *Echinoderes dujardinii* Greiff, von der Dorsalseite. *E*, linkes Protonephridium in lebendem Zustande; *E*₁, rechtes Protonephridium konserviert und gefärbt dargestellt; *Eo*, Excretionsöffnung an der Seite der Tergalplatte; *dox*, optischer Querschnitt des dorsoventralen Muskels; *D*, Darm; *Hr*, Hinterrand des 10. Segments nur zum Teil gezeichnet; *pcx*, *pcx*₁, die vorderen Verdickungsringe des 10. u. 11. Segments; *sd*_x, Rückenstachel des 10. Segments.

nen Verdickungen Quetschungen erleiden. Diese Rinne ist, wie ich in meinen kritischen Erörterungen 1907 hervorhob, von einer elastischen Verbindungsmasse erfüllt, der Bauchstrang zieht darüber hinweg (Fig. 2).

Am weitesten gehen unsre Angaben hinsichtlich des Excretionsorgans auseinander.

Ich habe das von Reinhard 1885 entdeckte Paar von Protonephridien in meinem Vortrag am vierten Zoologentage 1894 beschrieben. Man findet es am leichtesten an solchen Tieren, deren Leibeshöhle nicht allzusehr durch die Entwicklung der Genitalorgane und durch voluminöse Füllung des Darmes eingeengt ist. Es ist zwar an allen andern Exemplaren auch zu sehen, aber für den Nichtorientierten schwerer von den umgebenden Organen optisch loszulösen. Die Beobachtung der Flimmerung ist mitunter ein Geduldspiel, da die aus den gewohnten Lebensverhältnissen gerissenen Tiere unter dem Mikroskop oft lange Pausen in der Betätigung des Excretionsorgans machen. Aus den beifolgenden Figuren (Fig. 4 u. 5) ist die völlig gleiche Ausbildung dieses Organs bei Cyclorhagen und Homalorhagen, die das große Heer der Echinoderen ausmachen, zu erkennen. Es wäre nur ein Unterschied hervorzuheben, der an gestreckten Exemplaren von Cyclorhagen und Homalorhagen leicht zu erkennen ist; das Excretionsorgan der Cyclorhagen ist mittels eines Fadens am Vorderrande des 10. Segmentes befestigt, während das Protonephridium der Homalorhagen eines solchen Suspensoriums entbehrt und einzig an der dorsalen Wand des Panzers angeheftet erscheint. In den Organen beider Gruppen wird die Flimmerung durch drei hintereinander folgende Geißeln besorgt, deren Tätigkeit voneinander unabhängig ist. Außerdem sitzt bei den Homalorhagen am blindgeschlossenen Ende in einem Winkel noch eine kurze Nebenflimmer, die in Fig. 4 nicht eingezeichnet wurde. Die Basis jeder Flimmer ist durch Zellkerne in der Wand des Protonephridiums markiert. Die Mündung dieses Organs liegt zwar auf der Tergalplatte, aber nahe der Einlenkung der Ventralplatte (Fig. 6 *Es*). Außer in diesen Protonephridien gibt es keine Flimmern im Körper der Echinoderen.

Diese Excretionsorgane hat Schepotieff nicht gesehen. Dafür beschreibt er 3 Paare von »Protonephridien«, die er in der Form erweiterter Schläuche an drei bestimmten Stellen auftreten läßt. Von diesen angeblichen 3 Paaren von Excretionsorganen, in denen eine Flimmerung nicht nachgewiesen werden konnte, dürfte das erste, das im 4. Segment liegt, als Gebilde wirklich vorhanden sein, nur besitzt es keine Höhlung, mündet auch nicht dorsal, sondern ventral, und zwar durch die sogenannten Klebröhren (Fig. 9 u. 10 *kr*). Es stellt wohl eine einzellige Drüse, die Klebdrüse, vor, die wohl bei der Begattung eine

Rolle spielen wird. Sie ist ein Derivat der Hypodermis. Je nach ihrer augenblicklichen Entwicklung reicht sie mehr oder minder gegen den Rücken zu. Das zweite Paar von

Protonephridien das sich im 5. und 6. Glied, nach meiner Zählung im 7. und 8. vorfinden soll, ist kein permanentes Organ des Echinoderenkörpers. Man wird bemerken, daß an den Stellen, wo Schepotieff dieses Excretionsorgan zeichnet, die Hypodermis fehlt. In der Hypodermis lagern sich Stoffe ab, die den betreffenden Stellen ein granuliertes Aussehen verleihen und vielleicht aus einem Überschuß von assimilierter Nahrung abzuleiten sind. Solche Stellen sind stark färbbar. Wenn die Konservierung unzuweckmäßig vorgenommen worden, die Hypodermis gequollen ist und sich vom Panzer abhebt, können solche Bilder auftreten, wie sie Schepotieff wiedergibt. Es beschränken sich aber solche farbige Flecke nicht auf die beiden genannten Segmente, sondern können an jedem beliebigen Hautringel erscheinen; sie treten auch nicht immer symmetrisch auf. Auch das »dritte Excretionsorgan« ist auf eine Quellung der daselbst mächtig entwickelten dorsalen Hypodermis und auf ihre Anlagerung an 2 Muskeläste des zwölften dorsoventralen Muskels, die schief nach

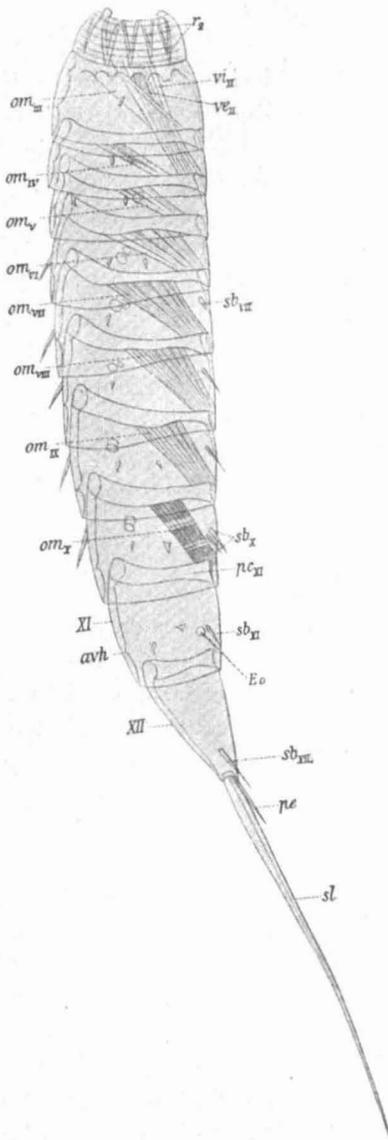


Fig. 6. *Echinoderes dujardini* Greeff von der rechten Seite, die schrägen Muskeln zeigend. *avh*, Ansatzstelle der Verbindungshaut (letztere nicht eingezeichnet); *Eo*, Excretionsöffnung; *omIII—omX*, die schrägen Muskeln, bei *omX* sind die 3 *Q* und die 2 *Z* zu sehen, die an diesen Muskeln auftreten; *pcXI*, Verdickungsring des 11. Segments; *pe*, Penis; *r2*, Ringmuskeln des 2. Segments; *sb*, Seitenstachel; *sl*, Seitenendstachel; *veII*, *viII*, äußerer und innerer Hautmuskel zum 2. Segment.

hinten zum Enddarm laufen, zurückzuführen. Auch ich erhielt seinerzeit, als ich die ersten Versuche über die geeignetste Methode machte, Präparate mit solchen farbigen Flecken in der losgelösten gequollenen Hypodermis, namentlich wenn ich eine Betäubung des Tieres mit Hydroxylamin oder Kokain vorangehen ließ. An tadellos konservierten Exemplaren wird diese Art von »Excretionsorganen« nicht gefunden.

Hinsichtlich der Meinung Schepotieffs, daß die zur Zurückziehung der vorderen Partie des Körpers dienenden Muskeln »alle von der mittleren oder hinteren Partie des Oesophagus« entspringen, möchte ich betonen, daß kein einziger dieser Muskel existiert, der am »Oesophagus« recte Pharynx sich inserieren würde (der Ausdruck »entspringen« muß dem Terminus »inserieren« weichen). Es lassen sich nämlich die Retractoren des Vorderendes in zwei Gruppen teilen, in solche Fasern, die unter das Gehirn ziehen und sich an der Cuticula der Umbiegungsstelle der Hautfalte ansetzen, jener Hautfalte, die grabenartig das Mundrohr von dem Kopfe trennt (ich nenne diese Muskeln innere Retractoren), und solche Muskelfasern, die außen über das Gehirn hinziehen und sich an der Cuticula der Scalidenbasen inserieren (äußere Retractoren), wie Fig. 3 *r_{di}* und *r_{de}* zeigt.

Die äußeren und inneren Retractoren bilden infolge der Ausbreitung der sphärischen Kopfwand und ihrer Insertionspunkte beim Strecken des Körpers gewissermaßen einen äußeren und inneren Mantel um die Achse des Körpers, der allerdings nicht vollständig ist; die Achse wird vom Darmtractus und Schlundring gebildet.

Auch die Angabe Schepotieffs, daß die beiden Hautlängsmuskel des Rückens bei *Ech. dujardinii* sich weiter hinten zu einem Strang vereinigen, ist ebenfalls auf unzureichende Präparate zurückzuführen; im Gegenteil sie divergieren vom Vorderrande des 11. Segments an, indem sie sich gleichzeitig verschmälern. Auch die dorsoventralen Muskel sind in ihrem Verlaufe nicht richtig eingezeichnet; sowohl das Schema in Fig. 21 Taf. XX als auch alle jene Bilder, an welchen die ventrale Insertion dieser Muskel wiedergegeben erscheint, wie Fig. 47 Taf. XX u. a., sind verbesserungsbedürftig. Diese Muskeln setzen sich, mitunter nach geschlängeltem Verlaufe, in Wirklichkeit ausschließlich neben den medianen Verdickungsleisten an und lassen nur so viel Raum zwischen sich und diesen Leisten, daß die Leibeshöhlenmuskel Platz für ihren Ursprung finden (vgl. Fig. 2 *dv_{VI}*, *rv_{VI}*). Denn alle Retractoren des Vorderendes entspringen median von den Insertionen der dorsoventralen Muskel. Deshalb beruht auch die Beschreibung des sog. »seitlichen Muskels« auf einer Täuschung. Es gibt keinen solchen. Ich kann nur vermuten, daß Schepotieff diesen Muskel aus Querschnittsbildern kombiniert hat, an einem Totopräparat ist ein »Seitenlängsmuskel«

nicht zu finden. Da jedoch Schepotieff die sogenannten schrägen Muskel, die ich 1894 für einen Teil der Echinoderiden (es sind dies die Cyclorhagen) konstatierte, übersehen hat, wäre es möglich, daß Querschnitte durch diese schrägen Hautmuskel ihn zur Annahme, daß es sich um seitliche Längsmuskel handle, verleitet hätte. Ich gebe eine Skizze von diesen schrägen Hautmuskeln in der Figur 6.

An diesen Muskeln ist bei om_X auch die Querstreifung dieser schrägen Muskel eingezeichnet, die, wie ich seinerzeit feststellte, an allen Haut- und Leibeshöhlenmuskeln auftritt. In meiner Monographie wird sich ein ganzer Abschnitt mit der Querstreifung der Muskel, ihrer färberischen Darstellung und ihrem optischen Verhalten unter gekreuztem Nicols beschäftigen. Auch in Fig. 2 u. 3 ist auf der rechten Seite die Querstreifung zu sehen.

Endlich beruhen auch die Zahnmuskeln auf einer Verkennung der

Fig. 7.

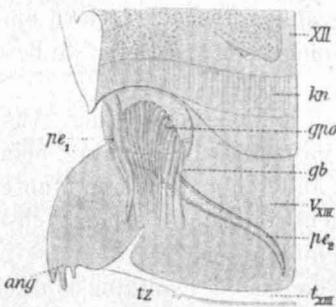


Fig. 7. Rechte Ventralplatte des 12. und 13. Segments von der Ventralseite. *Trachydemus giganteus mihi*. *ang*, Angulus des XIII. Ringes; *gb*, Genitalborsten; *gpo*, Genitalporus; *kn*, Verdickungsleistchen des Hinterrandes; *pe₁* und *pe₂*, die beiden Penisgebilde; *tXIII*, Tergalplatte des Endsegments; *vXIII*, Ventralplatte des Endsegments.

Fig. 8.

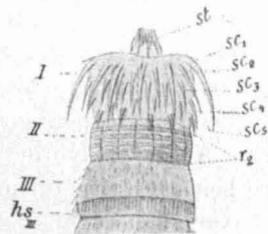


Fig. 8. Vorderende von *Centropsis parallela mihi*. *I*, *II*, *III*, die drei ersten Segmente; *hsIII*, Haarsaum am Hinterrande des 3. Segments; *r₂*, Ringsmuskeln des 2. Segments; *sc₁*—*sc₅*, die 5 Scalidenkreise; *st*, Munddolche.

tatsächlichen Verhältnisse. Was Schepotieff gesehen hat, sind die Protractoren des Pharynx, durch deren Kontraktion die selbständigen stoßweisen Vorwärtsbewegungen des Pharynx und des Mundkegels bewirkt werden. Diese Muskel, in Fig. 3 *mpr* dargestellt, entspringen durchaus nicht in der Mitte oder dem vorderen Teil des Pharynx, sondern an dessen hinteren Ende. Ihre Zahl ist 10. Sie inserieren sich an der Cuticula, und zwar an der Hautfalte, deren Hypodermis in das Gehirn umgewandelt ist, außerhalb der Insertionen der inneren Retractoren, wie Fig. 3 *mpr* zeigt.

Zur Basis der »Zähne«, wie Schepotieff die Munddolche nennt,

gelangen diese Muskel nicht; man sieht auch nie eine durch Muskelkraft bewirkte gesonderte Zurückziehung des Mundrohres allein oder gesonderte Bewegungen dieser »Zähne«, die etwa bei Kontraktion eines solchen Zahnmuskels auftreten müßten, sondern die einzige selbständige Bewegung dieser Dolche beruht auf einem Auseinanderweichen mit einem darauf folgenden Sichnähern der Spitzen. Das Auseinanderweichen wird durch einen die Basen der Dolche umziehenden Ringmuskel bewirkt, das Nähern beruht auf der Elastizität des basalen Gebietes.

Um eine Vorstellung von der Beschaffenheit der Genitalöffnungen zu vermitteln, gebe ich in Fig. 7 eine Abbildung der männlichen Apparate eines *Trachydemus giganteus* mihi, der als Homalorhage durch den Besitz von 2 Penisgebilden und eines Haarsaumes um die Geschlechtsöffnung ausgezeichnet ist. *Echinoderes dujardinii* hat 3 Penisanhänge. Die zwar hohlen, aber nicht durchbohrten Penisgebilde werden mit dem Haarsaume zu einer samenleitenden Einrichtung zusammengefügt. Der weibliche Genitalporus stellt ein einfaches Loch in der Ventralplatte des letzten Segmentes dar und entbehrt jeglicher Anhänge.

Die von Schepotieff gezeichneten Genitalpori von *Echinoderes dujardinii* sind wie die Copulationsorgane Taf. XVII Fig. 6 auf die Skulptur der Panzerung zurückzuführen und haben mit den wirklichen Genitalorganen nichts gemeinsam. Die Copulationsorgane liegen bei den Cyclorhagen noch weiter seitlich als bei den Homalorhagen und drängen sich unter dem Hinterrande des 12. Panzerringes seitlich hervor. In Fig. 6 dieser Notiz ist eines dieser Begattungsglieder eingezeichnet, die beiden andern sind durch dieses gedeckt. Zwei dieser Copulationsorgane enden spitz und erreichen eine so beträchtliche Länge, daß sie fast doppelt so lang sind als die Seitenborste sb_{XII} ; der dritte Penis ist kürzer und endet stumpf.

Die Darstellung der Spermatozoen in Fig. 23 Taf. XX entspricht nicht der natürlichen Form. Keine Echinoderenform hat solche Spermatozoen mit verdickter »Kopf- (Kern-) Partie und einem mäßig langen und ziemlich breiten protoplasmatischen Schwanz«. Ich muß jedoch der Kürze halber darauf verzichten, hier eine Darstellung der Spermato-genese und der Spermatozoenformen zu geben.

Die Vorstellung, welche sich Schepotieff von der Mündungsstelle der Afters gebildet hat, ist zu modifizieren. Die von ihm in seiner vorläufigen Mitteilung gebrauchten ungenauen Worte »der After liegt median und ventralwärts«, hat er in seiner definitiven Arbeit selbst verlassen und den After »terminal« genannt, aber die Zeichnung in Fig. 10 Taf. XVIII u. Fig. 11 Taf. XIX folgt nicht der Wirklichkeit. Ihm sind die cuticularen Platten entgangen, welche den Endteil der Darnes zu

einem flachen Schlitz umgestalten. Der After sieht ganz anders aus, als ihn die eben genannte Figur darstellt.

Schepotieffs Versuch, meine Beanstandung seiner Darstellung von den Scalidenkreisen als gegenstandslos hinzustellen, indem er sagt »Die Anordnung der Scaliden — ist auf Fig. 18 Taf. XVII schematisch dargestellt« erledigt sich von selbst durch den Umstand, daß dieses Schema nicht richtig ist, ihm fehlt also die erste Grundlage zur Berechtigung. Ein Schema darf wohl Vereinfachungen in den Einzelheiten,

Fig. 9.

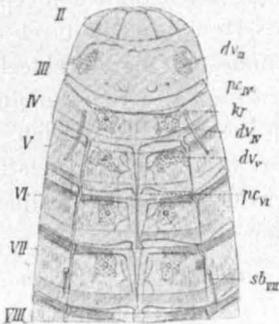


Fig. 10.

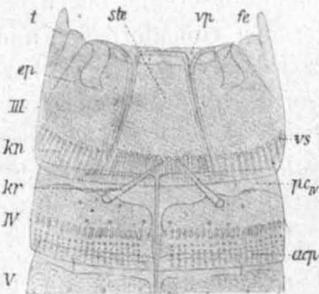


Fig. 11.

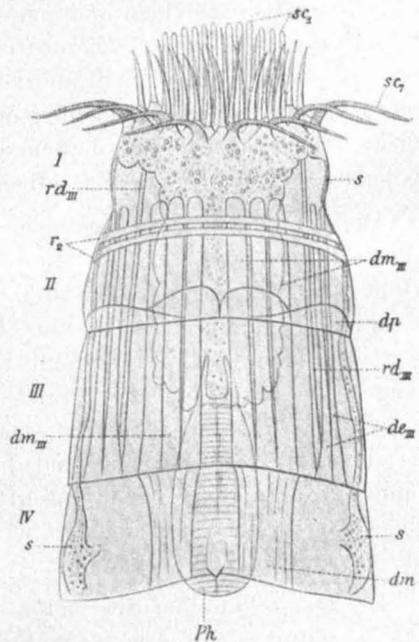


Fig. 9. *Echinoderes dujardinii* Greeff. Vorderende eingezogen (Cyclorhage), von der Bauchseite. II—VIII, 2.—8. Segment; *Kr*, Klebröhre; *dv*, Pigmentflecke; *pcrVI*, Verdickungsring des 6. Segmentes; *sbVII*, Seitenstachel des 7. Segments.

Fig. 10. *Pycnophyes flaveolata* mihi. Vorderende eingezogen (Homalorhage), Ventralseite. III—V, 3.—5. Segment; *acp*, accessorischer Verdickungsring; *ep*, Episternalplatte; *fe*, verdünntes Feld im Panzer; *Kn*, aus Knöpfchen entstandene Verdickungsstreifen des Panzerhinterrandes; *Kr*, Klebröhre; *pcrIV*, Verdickungsring des 4. Segments; *ste*, Sternalplatte; *t*, Tergalplatte; *vp*, ventrale interstitielle Verschlussplatte; *vs*, vorderer Saumstreifen am Panzerhinterrand.

Fig. 11. *Hyalophyes*-Larve von *Pycnophyes communis* mihi (Dorsalseite). Kopf (I), eben im Vorstrecken begriffen, das 2. Segment Hals (II) in voller Streckung. *deIII*, äußerer dorsaler Hautmuskel; *dmIII*, innerer dorsaler Hautmuskel des 3. Ringes; *dm*, dorsaler Hautmuskel des Rumpfes; *dp*, dorsale interstitielle Verschlussplatte; *Ph*, Pharynx; *r2*, Ringmuskel des Halses; *rdIII*, dorsaler Retractor des 3. Segments; *s*, Seitenstrang; *sc1*, *sc7*, Scaliden des 1. und 7. Kreises.

aber keine Unrichtigkeiten enthalten. Ich gebe eine Abbildung von diesen Verhältnissen bei den Cyclorhagen, die, wie wir wissen, Schepotieff zum Studium gedient haben, in Fig. 8.

Aus dieser Abbildung geht auch hervor, wie weit der Mundkegel normal vorgestreckt werden kann. Alle Abbildungen, die Schepotieff in Fig. 1, 7, 12, 15 Taf. XVII, Fig. 17 Taf. XX bringt, beziehen sich auf Artefakte.

Gänzlich mißverstanden wurden meine Angaben über die Häutung. »Der Häutungsprozeß«, sagt Schepotieff, »tritt nur an den dicken Panzerplatten, d. h. am Rumpf und an der hinteren Halspartie, nicht aber an der vorderen Halspartie, und dem Rüssel auf.«

Die beigegebene Abbildung auf Taf. XVII Fig. 15 läßt es fraglich erscheinen, ob das betreffende Tier überhaupt in Häutung war. Die Häutung der Echinoderiden besteht nun in einem Abwerfen der gesamten Larvenhaut und betrifft ebenso sehr den Mundkegel wie die Scaliden als alle andern Körperanhänge. Die neuen Dolche am Mundkegel, die aus der alten Umhüllung herausgezogen werden, sind für das eingeschlossene und die Larvenhaut verlassende Tier zum Zweck des Durchbruches wertvolle Werkzeuge und werden kräftig gebraucht. An »dicken Panzerplatten« findet nie eine Häutung statt, die ausschließlich dem Larvenstadium vorbehalten bleibt.

Die nächsten Abbildungen mögen dem Mißverständnis abhelfen, dem Schepotieff in betreff des Begriffes Cyclorhagen und Homalorhagen unterworfen war.

Fig. 9 stellt die Ventralseite des eingezogenen Vorderendes von *Echinoderes dujardinii* Greeff vor. Das mit radiär gelagerten Panzerplatten bedeckte 2. Segment schließt den Körper kuppelartig ab. Bei den Homalorhagen (Fig. 10) besorgt den Verschuß das 3. Segment, indem drei Ventralplatten *ep* und *ste* an die gewölbte Tergalplatte angepreßt werden.

Das 2. Segment der Homalorhagen ist weichhäutig (s. Fig. 11) und wird bekanntlich mit ein- und ausgestülpt.

In der Fig. 11 sind die Hautlängs- und Ringmuskel eingezeichnet, die Leibeshöhlenmuskel sind weggelassen. Das zweite Segment (II) ist in der größten Streckung begriffen, der Kopf (I) wird eben vorgestoßen. Sobald der Kopf ganz ausgestülpt ist, wird das 2. Segment zum Teil eingestülpt.

Nachdem ich die wesentlichsten Differenzpunkte, welche über die Anatomie und Systematik zwischen mir und Schepotieff bestehen, besprochen habe, möchte ich einige Worte über die von Schepotieff³

³ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89. S. 230—241. Taf. XI.

verfochtene Verwandtschaft der Echinoderen und Gordiaceen hinzufügen. Die auffallende Ähnlichkeit welche die *Gordius*-Larven in einzelnen Punkten mit den Echinoderen zeigen, hat Schepotieff veranlaßt, die Echinoderen den Ahnen der recenten Gordiaceen nahe zu stellen. Mir ist diese Ähnlichkeit seinerzeit neuerdings aufgefallen, als ich auf Grund der im Jahre 1904 erschienenen Arbeit Montgomerys⁴ die Larven der Gordiaceen in Betracht zog.

Ich muß gleich hervorheben, daß die Larven von *Paragordius* einen ganz andern Bau haben als jener, den Schepotieff von *Gordius* beschrieb. Zunächst zeigt die Larve von *Paragordius* eine bemerkenswerte Zweiteilung des Körpers, die ihn in eine Rüsselportion und in eine dahinter gelegene eigentliche Körperpartie scheidet. Beide Körperteile, fast gleich groß, sind durch ein ectodermales Septum getrennt, welches Septum auch bei Larven der Gattung *Gordius* von Vejdovský⁵ gesehen worden ist. Vejdovský beschreibt in dieser Arbeit, wie der vordere Teil der Larve, der Embryonalkörper, an dem Camerano die Häkchen und den Rüssel gesehen hat, in Degeneration begriffen ist. Nach Montgomery ist das Septum die vordere Grenze des zukünftigen Kopfes, der Rüssel ist ein präcephales Larvenorgan. Im zweiten bleibenden Körperteile liegt nun eine zweite Besonderheit der *Paragordius*-Larven eingebettet, eine unpaare Drüse, die nach Montgomery aus dem vorderen Ende des entodermalen Darmes stammt. Diese Drüse, von Vejdovský bei älteren *Gordius*-Larven wohl als »braune Drüse« beschrieben, deren direkte Mündung in die Speiseröhre des bleibenden Wurmkörpers von Vejdovský an Schnitten dargelegt wurde, mündet nach Montgomery bei den viel jüngeren Larvenstadien von *Paragordius* durch einen langen geschlängelten Ductus am vorderen Ende des Rüssels aus; ein Mund fehlt, ebenso fehlt im Rüsselteile jeglicher Teil des Darmes. Das Nervensystem des hinteren Körperabschnittes — im präcephalen »Rüssel« fehlt es gänzlich — beschränkt sich auf eine ventrale Verdickung der Hypodermis. Dies stimmt auch mit den Angaben Vejdovskýs, dessen Untersuchungen über die Organogenie dargetan haben, daß das sog. »Gehirnganglion« der Gordiiden der am spätesten sich bildende Teil des Nervensystems ist und aus dem Bauchstrange hervorgeht, indem dieser die Speiseröhre zuerst seitlich umfaßt; viel später kommt es erst zum Verschuß auf der dorsalen Seite, und zwar nicht durch Ganglienzellen, sondern durch das Neuralreticulum,

⁴ 1904. Montgomery, Th. H., Development and Structure of the Larva of *Paragordius*. Proceed. Acad. Nat. Science. Philadelphia, October 1904. p. 738—755, Taf. 49 u. 50.

⁵ 1894. Vejdovský, Fr., Organogenie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57. S. 642—703. Taf. 27—30.

so daß das Peripharyngealganglion oder Gehirnganglion gar kein selbständiger Teil des Nervensystems ist und der Ganglienzellen entbehrt. Es sei mir gestattet, zur Beschreibung des Mundes der Larve, wie sie Vejdovský gibt, eine kurze Bemerkung zu machen. Wenn Montgomerys Beobachtung richtig ist und der Rüssel der Gordiidenlarven nur von dem Drüsengange durchzogen ist, dann entspricht jene Öffnung, welche Vejdovský in Fig. 10 und 12 zeichnet, nicht der Öffnung des vordersten Endes des Verdauungstraktes, vielleicht auch in Fig. 13 nicht, sondern es handelt sich hier um Querschnitte durch jenen Ausführungsgang der braunen Drüse, die ja ebenfalls ein larvales Organ ist und vielleicht durch ihr Secret das Eindringen der Larve in den Wirt unterstützt. In Fig. 8, 9 und 17 der Vejdovskýschen Arbeit erscheint weder eine Öffnung noch eine Röhre gezeichnet. Vejdovský bemerkt, daß die Öffnung am vorderen Körperpol oft mit einer terminalen Cuticula verklebt ist.

Der Darmkanal ist nach Montgomerys Darstellung⁶ eine blindgeschlossene Röhre, deren hinteres Ende durch einen soliden Stiel mit der Stelle des Blastoporus zusammenhängt. Im Lumen des Darmes sind immer, meist zwei, aber mitunter auch mehrere große sphäroide Körper von blaßbrauner Farbe und zäher Konsistenz vorhanden, die zuerst von mehr flüssiger Beschaffenheit sind. Montgomery hält sie nicht für Nahrungskörper, weil der Darm keine Verbindung mit der Außenwelt zeigt. Vermutungsweise wird diesen Körpern die Natur von Umwandlungsprodukten zugeschrieben, so daß der geschlossene Darm eine Art von excretorischem Reservoir vorstellen würde. Kleine Zellen embryonalen Charakters am Hinterende des Leibes sieht Montgomery als Keimzellen an. Die Auffassung der *Paragordius*-Larve durch diesen Autor wird vervollständigt durch die Angabe, daß die Leibeshöhle eine primäre ist, ohne mesodermales Gewebe oder Mesenterien. Über die Entstehung des »Parenchyms« und seine Anordnung in Zellwänden war an der *Paragordius*-Larve noch nichts zu erfahren.

Das Bild würde unvollständig sein, wollte man nicht auch einen Blick auf die Embryonalentwicklung werfen, die Montgomery zu verfolgen geglückt ist. Die Furchung und Gastrulation als für unsre Betrachtung unwesentlich beiseite lassend, hätten wir unsre Aufmerksamkeit auf jene Stadien zu lenken, welche nach Verschuß des Blastoporus damit beginnen, daß das Ectoderm an einer dem Blastoporus gegenüberliegenden Stelle sich ungemein verdickt, während von dem Darmsacke das vordere, der Ectodermverdickung zunächst liegende Ende sich abschnürt, um zur Drüse zu werden. Die Ectodermverdickung erhält eine tiefe Einstülpung, in dessen Tiefe sich der Rüssel erhebt.

⁶ l. c. S. 750.

Nach dieser Darstellung ist der ganze Einbohrungsapparat mit Ausnahme einiger mesenchymatischen Zellen, die zu Muskelfasern werden, aus dem Ectoderm hervorgegangen. Dieser provisorische Apparat wird durch ein ectodermales Septum, in dem sich später, nach Verlust des Bohrapparates, der Mund bildet und in dessen Nähe später die dorsale Nervencommissur entsteht, vom bleibenden Körper abgesondert. Die Genitalorgane sollen, wie schon erwähnt, später aus den mesenchymatischen Zellen am Hinterende des bleibenden Körperabschnittes hervorgehen.

Eine grundverschiedene Auffassung vom Bau der Gordiaceenlarve bietet uns Schepotieff. Es muß hervorgehoben werden, daß es sich um Larven auf annähernd gleicher oder Larven auf derselben Entwicklungsstufe wie die erwähnte von *Paragordius* handelt.

Die wesentlichsten Differenzen sind folgende:

1) Schepotieffs Larven entbehren des Septums; der ganze Körper wird als ein einheitlicher geschildert.

2) Die große Drüse mit dem zur Spitze der Proboscis führenden Ductus fehlt den Larven Schepotieffs, dafür liegt in der Nähe dieser Stelle das »dorsale Cerebralganglion«, in der »Art eines Schlundringes« den Oesophagus umschließend. »Hinter dem Cerebralganglion ist ein Aggregat von Parenchymzellen vorhanden«. Schepotieffs Larven besitzen nämlich ein Parenchym mit großen Vacuolen.

3) Ein Bauchstrang wird bei diesen *Gordius*-Larven nicht beschrieben.

4) Der Darmkanal dieser Larven gliedert sich in Mundhöhle, Oesophagus und eigentlichen Darm. Er ist durchgängig, mit Mund und After versehen.

5) Als erste Anlage der Genitalschläuche erscheint in der hinteren Rumpfpartie kleinerer Larven eine große unpaarige Blase »die dorsal auf dem Darmkanal liegt«. Sie soll sich »bei den meisten Larven« in zwei teilen, die dann zu den Seiten des Darmes zu finden sind. Sie bestehen aus einer Hülle und einer inneren gallertigen, völlig homogenen Substanz, welche sich sehr schwach färbt und keine Kerne besitzt. Kerne treten nur in der abstehenden Hülle hervor.

Der Darm soll von diesen Blasen »sehr stark gepreßt werden«.

Man würde nicht leicht größere Widersprüche in der Deutung des Gesehenen finden können, als sie in den Anschauungen Montgomerys und Schepotieffs zum Ausdruck kommen.

Bei Montgomery die auf dem Stadium der Eientwicklung fußende Auffassung von der Zweigeteiltheit des Larvenkörpers, welche Auffassung durch Vejdovskýs Beobachtungen gestützt wird, bei Schepotieff die Ansicht von der Einheitlichkeit des Larvenkörpers, dessen

ganzer vorderster Körperabschnitt jedoch später zugrunde gehen muß, um der von Vejdovský festgestellten Metamorphose zu genügen.

Wenn Montgomerys Beobachtungen richtig sind, woran angesichts der embryologischen Grundlage seiner Angaben nicht leicht zu zweifeln sein wird, und wenn der ein- und ausstülpbare Vorderteil der Larve tatsächlich ein rein ectodermales und temporäres Organ, nur ein äußeres Anhängsel für eine bestimmte Periode des Larvenlebens darstellt, dann sind Hakenkränze und Bohrrüssel der Gordiaceenlarven unter keinen Umständen mit dem Körpervorderteil der Echinoderen zu homologisieren oder von einer gemeinsamen Ahnenform abzuleiten, und die Ähnlichkeit zwischen beiden bleibt eine rein äußere, hervorgerufen durch ähnliche Aufgabe und Funktion der vorderen Körperenden.

Ehe man sich mit den phylogenetischen Ausführungen Schepotieffs wird vertraut machen können, muß auch klargestellt sein, wo die »braune Drüse« jener Larven, die dieser Autor untersuchte, lag und ob die »Genitalanlagen« nach Schepotieff die gallertigen, homogenen Kugeln nicht doch den rundlichen Körpern »of a pale brownish color and viscid consistency«, wie sie Montgomery im Lumen des Darmes fand, entsprechen. Gonadenanlagen von vollständig homogener Masse ohne Zellkerne werden als sehr unwahrscheinlich anzusehen sein. Die Lagerung der Urogenitalzellen, wie sie Montgomery angibt, erscheint um vieles plausibler.

Wie wenig wir uns solchen Vergleichen anschließen dürfen, ergibt sich, wenn man die Merkmale, welche nach Schepotieff die Gordiaceenlarven mit den Echinoderen verbinden sollen, betrachtet. Von dem Rüssel der *Gordius*-Larven sieht Schepotieff eigentlich selbst und mit Recht ab und verzichtet darauf, ihm große phylogenetische Bedeutung zuzugestehen; dieses Organ mit seinen drei, seine ganze Länge durchziehenden Chitinstiletten läßt sich auch mit dem Mundrohre der Echinoderen schwer, noch weniger mit dem Pharynx derselben vergleichen. Wenn wir es »als ein neu erworbenes, für die Einbohrung ins Innere des Wirtskörpers bestimmtes Organ betrachten«, so dürfen wir dabei nicht übersehen, daß die gleiche Wertschätzung auch der nächstfolgende Teil des Körpers, der Hals nach Schepotieffs Bezeichnung, verdient, dessen drei Reihen Spicula bei der Locomotion und beim Eindringen in den Wirt ebenso unentbehrlich sein werden, wie der Rüssel, und die tatsächlich auch an den eingedrungenen Larven noch zu finden sind, wie *Cameranos* Zeichnungen beweisen.

Die Längsfaltung der hinteren Halsregion mit den 16 Chitinplatten der Cyclorhagen zu vergleichen, ginge nur an, wenn man die Cyclorhagen von den Gordiiden selbst oder umgekehrt ableiten wollte. Nun darf man nicht aus dem Auge lassen, daß es außer den Cyclorhagen auch

Conchorhagae und Homalorhagae gibt, welche einen solchen faltigen, kuppelartigen Verschuß des Körpers nicht besitzen. Sollten die Gordiiden und die Echinoderen von einer Stammform abgeleitet werden, so würde man wohl nur eine primitive gemeinsame Form, aus der alle 3 Echinoderengruppen hervorgehen könnten, heranziehen dürfen, jedoch nicht ein hochspezialisiertes Endglied, wie dies die Cyclorhagen mit ihrem Faltenpanzer am 2. Segment sind.

Übrigens wird ein mit einer Cuticula versehener Körperteil, der sich umzustülpen hat, kaum ohne Längsfaltung aus dem Stadium der Ausstülpung in das der Einstülpung gelangen können, so daß eine solche Faltung der Cuticula wohl keinen phylogenetischen Wert besitzen dürfte, ebensowenig wie die Querfalten der *Gordius*-Larven, die man eine Ringelung der Cuticula nennen darf, aber nicht mit der ausgeprägten locomotorischen Segmentierung der Echinoderen mit ihrer strengen Metamerie der Längshautmuskel und dorsoventralen Muskel vergleichen kann.

Schepotieff zieht auch die Excretionsorgane zum Vergleiche heran. Da er das Protonephridium der Echinoderen nicht kennen gelernt hat und das von ihm beschriebene Gebilde im 4. Segment von *Echinoderes* damit nichts zu tun hat, fällt dieser Versuch von selbst weg. Es werden außerdem andre Übereinstimmungen, die innere Organisation, und zwar Verlauf und Beschaffenheit des Darmkanals, die Gonaden und das Cerebralganglion betreffend, besprochen. Die oben aufgedeckten Widersprüche lassen es geraten erscheinen, diese Organe erst nach Beseitigung dieser zur Vergleichung heranzuziehen.

Endlich können die zwei Paar Chitinspitzchen am Hinterende der Gordiaceenlarven ebenso, wie das hakentragende Vorderende, selbständig aus der Bohrfunktion des Körpers erklärt werden, bei der diese Widerstandshäkchen als lokale Chitinisierungen gute Dienste leisten werden. Eine Vergleichung mit den Seitenborsten oder den durch Muskeln beweglichen Echinoderenendstacheln wäre doch zu weit hergeholt, wie aus nachstehender Erwägung hervorgeht.

Die Ahnen der Echinoderen, welche allen so differenten Formen den Ursprung gegeben haben, dürften sicherlich nicht bicerk gewesen sein. Man darf dies aus den Larvenformen schließen, die uns zeigen, daß die kleinsten, jüngsten Larven entweder monocerk oder acerk sind. Dabei ist zu beachten, daß die Larven unter genau denselben Lebensverhältnissen zu finden sind, wie die geschlechtsreifen Tiere, und man nicht etwa differenten Einflüssen cänogenetische Veränderungen zuschreiben müßte. Die Bicerkie hat sich erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung herausgebildet, wie sie auch in der Ontogenie erst später auftritt. Die Gordiaceen aber mit echten bicerken Echinoderen

in Verbindung zu bringen, geht aus den oben dargelegten Gründen nicht an.

Man wird der angeblichen Verwandtschaft der Echinoderen mit den Gordiaceen vorläufig mit berechtigter Skepsis gegenüberstehen müssen.

