

O. JAEKEL:

### Zur Morphogenie der Asterozoa.

Meine Durcharbeitung des böhmischen Materials ergab zunächst, daß schon im tiefen Untersilur D 1  $\gamma$ , das etwa dem mittleren Vaginatenkalke entsprechen dürfte, typische Asteriden (*Bohemaster*) und nahezu typische Ophiuren vorhanden sind.

Das größere Interesse kommt aber den Formen zu, die sich den genannten beiden Klassen, die für die lebenden Asterozoen aufgestellt waren, noch nicht recht fügen wollen.

Das ist zunächst unter den Asteriden der ganz neue Typus *Archeogonaster*, der in der äußeren Form durchaus an die lebenden *Goniaster*-Typen erinnert, aber in allen inneren Organisationsverhältnissen noch sehr primitive Züge aufweist. Die Ambulacralia sind beilförmige Stücke, deren Schneiden seitlich alternierend und proximal übergreifend zusammenliegen und in jedem Arm eine offene breite Rinne bilden, der das Radiärgefäß aufliegt, während die Füßchen ventral zwischen den stielförmigen Fortsätzen der Ambulacralia Platz fanden. Adambulacralia bilden sich erst heraus aus seitlich an die Ambulacralia angeschlossenen kleinen Stücken (Copularia), die in Reihen geordnet Brücken zu den Randplatten (Marginalia) herstellen. Diese sind dicke, außen gerundete Stücke, die die ganze Scheibe, einschließlich der 5 Radien umkränzen und den Infra-Marginalien der normalen Asteriden entsprechen dürften.

*Archeogonaster* schließt sich in dem Besitz dieser Marginalia an einen mittelkambrischen Asteriden (*Cambraster* n. g.) aus den mittelkambrischen Tonschiefern des Dép. Hérault an, den ich vor Jahren für das Berliner Museum erwarb und der mir nun von dessen Direktion in dankenswerter Weise zur Beschreibung geliehen wurde. Es ist der

erste wirklich kambrische Asteride, der in seiner Form und körnigen Skelettierung seiner Haut primitiven Thecoideen noch sehr nahestand, aber die geraden Ränder seiner flachen oralen Unterseite mit drei bis vier länglichen Marginalien in jedem Interradius beschwert hatte.

Andererseits dürften sich von *Archegonaster*-artigen Formen die Aspidosomen herleiten lassen, bei denen der Kranz von Marginalien aber auf die zentrale Scheibe beschränkt bleibt, aus der sich die Arme wie bei den Ophiuren frei herausgedrängt haben. Auch der Inframarginalkranz der phanerozonen *Asteroides* mag auf *Cambraster* und *Archegonaster* zurückzuführen sein. Deren Supramarginalkranz ist aber eine spätere Errungenschaft. *Bohemaster* n. g. aus D 1  $\gamma$  von Osek oder Wosek, also ebenfalls aus dem Vaginatenskalk, und *Siluraster* JKL. aus D 4, also dem oberen Untersilur, sind *Phanerozonia*, insofern sie mindestens den primären unteren Marginalkranz typisch aufweisen, und *Siluraster* auch Supramarginalia ausbildet. Beide Gattungen nähern sich in verschiedenem Maße dem Habitus typischer *Phanerozonia*. Ihre noch ziemlich kompakten vierseitigen Ambulacralia sind schon gegenständig geordnet und tragen Gruben für die Füßchen, wenn sie auch noch keine Ampullenkanäle zwischen sich durchtreten lassen. An die Ambulacralia schließen sich seitlich ganz normale Adambulacralia, die Stacheln tragen und die Ambulacralrinne schließen können. An diese grenzen seitlich die Marginalia (Inframarginalia) und darüber folgen bei *Bohemaster* unregelmäßig kleine Supramarginalia, bei *Siluraster* bereits größere, allerdings auch noch meist alternierende Supramarginalia. Die Oberseite der Arme ist bei *Bohemaster* mit kleinen rundlichen Platten getäfelt, bei *Siluraster* sind schon drei Reihen größerer und dazwischen kleine Füllstücke differenziert, so daß sich dieser Typus bereits den typischen *Phanerozonia* nähert.

Sehr deutlich ist an *Bohemaster* wie an *Siluraster* die Bildung der Mundstücke aus der Reihe der Adambulacralia erkennbar. Der Madreporit liegt bei beiden dorsal und zeigt außen die groben Furchen, die wir an Jugendformen lebender Asteriden wiederfinden. Ein verkalkter Steinkanal ist nicht erkennbar. Ob ein After vorhanden war, ist nicht zu erkennen. Die Oberseite des Tieres zeigt im Zentrum nicht den regelmäßigen zweikranzigen Plattenstern, das „Echinodermen-Phantom“, das offenbar eine spätere Folge eines mechanischen Regulierungsprozesses ist, der sich allmählich in immer früheren Stadien der Skelettanlage geltend macht und dadurch in der Ontogenie atavistische Bedeutung zu erlangen schien. Auf der Oberseite der Arme scheinen schon Poren für die Papulae vorhanden gewesen zu sein, wenigstens sind deutlich Reihen

von Vertiefungen zwischen den kleinen körnigen Plättchen der dorsalen Panzerung erkennbar.

*Cryptozonia* fehlen in unserem ältesten Asteridenmaterial. Ich schließe mich der Auffassung SCHUCHERTS an, daß sie aus verschiedenen Typen phanerozoner Asteriden hervorgingen und auf phylogenetische und demnach auch systematische Einheit keinen Anspruch erheben dürfen. Vielleicht stand eine Form wie *Bohemaster* schon am Ausgangspunkt solcher „weich“ gewordener Typen, da bei ihm die Marginalia nur schwach entwickelt sind und die Dorsalseite mit kleinen Körnern bedeckt blieb.

Von weitreichender Bedeutung für die Stammesgeschichte der Ophiuren sind einige böhmische Formen, die den Ophiuren offenbar schon viel näher stehen als den Asteriden. Es sind das zunächst solche Formen, die dem Typus von SCHÖNDORFS *Auluroidea* entsprechen würden. Ihre Axialkanäle sind ganz in die Ambulacralia eingeschlossen und diese sind alternierend angeordnet. Ihre Ambulacralrinnen sind ventral offen und ihre Füßchen haben außer lokomotorischen noch subvektorische Funktionen, d. h. sie sorgen für die Leitung der Nahrungskörper in den Mund, was bei den typischen Ophiuren nur noch die beiden ersten „Mundtentakel“ tun. Im Gegensatz zu SCHÖNDORFS Darstellung des Querschnittes eines Auluroiden-Armes bilden die Ambulacralia nicht selbst die Oberseite des Armskelettes, so daß man auf Grund unserer Formen jedenfalls nicht zu dem Schluß berechtigt ist, daß diesen Typen ein dorsales Coelom in den Armen gefehlt hätte. Über den Ambulacralien ist bei allen böhmischen Auluroiden von den Lateralien aus ein schuppiges oder körniges Hautskelett ausgespannt, das offenbar wie bei allen Ophiuren das dorsale Coelom der Arme bedeckte.

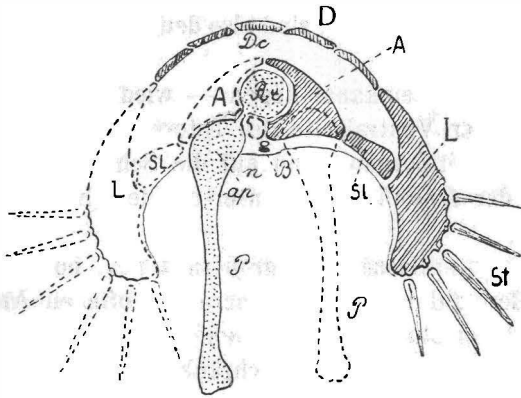
Der „auluroide“ Armbau sah also wesentlich anders und viel normaler aus als SCHÖNDORF annahm und scheint, soviel ich sehe, auf diesen Formenkreis Ophiuren-artiger Typen beschränkt zu sein. Er scheint, soweit mir bekannt, bei primitiven Asteroiden nicht vorgekommen zu sein. Wesentlicher als die Einbettung der Axialkanäle in die Ambulacralia erscheint mir deren alternierende Anordnung, die natürlich jede seitliche Verwachsung der Ambulacralia zu den „Wirbeln“ („Axialia“) typischer Ophiuren ausschloß.

Andererseits finde ich schon in den tonigen Schichten des oberen D 1  $\gamma$  von St. Benigna einen Ophiuren, der die typische gegenständige Anordnung der Ambulacralia mit dem auluroiden Bau verbindet (*Hypophiura* n. g.).

*Auluroidea* sind also nicht eine Klasse der Asterozoen, die einen Teil älterer Asteroiden und eine Anzahl Ophiuren-

ähnlicher Typen umfaßt, sondern „auluroid“ sind, wie es scheint, alle primitiven Ophiuren, sowohl die mit alternierten wie auch solche mit opponierten Ambulacralien.

Wenn wir nun die Formen mit auluroidem Armbau den Ophiuren nahe stellen, so entsteht die Frage, ob durch deren volle Einordnung der systematische Begriff der Ophiuren nicht allzusehr verschoben und verändert würde, denn diese Formen haben offene Armrinnen, echte lokomotorische Füßchen mit äußeren Ampullen, keine „Wirbel“ (Axialia), weder echte Dorsalia noch irgendwelche Ventralia. Damit sind sie von allen typischen Ophiuren so weit verschieden, daß ihre systematische



Querschnitt durch den Arm eines Parophiuren (*Eophiura petaloides* JKL.) schematisch, Original. Rechts sind die Platten quer geschnitten, links verläuft der Schnitt zwischen diesen, hier lose nrandeten Skelettstücken.

D Dorsale schuppige Dachplättchen, L Lateralia, Sl Snblateralia, A Ambulacralia St Stacheln, Dc dorsales Coelom, Kr ambulacrales Radiärgefäß, N radialer ventraler Nervenstamm, B ventrales Blutgefäß, ap äußere Ampulle, P Podium, Füßchen, der linke im Längsschnitt punktiert, mit dem Radiärstamm Kr verbunden durch einen Schlauch, der die Wand des Ambulacrale (A) durchsetzt.

Vereinigung mit ihnen unzweckmäßig erscheint. Schon mit Rücksicht auf die zoologische Systematik scheint es mir daher richtig, die Ophiuren im alten Sinne zu belassen und für den ganzen Kreis mit Einschluß jener primitiven heterostichen und auluroiden Typen einen neuen Formenkreis zu schaffen, den ich *Brachioidea* nenne.

*Brachioidea* sind nun im Gegensatz zu den *Asteroidea* hoch spezialisierte Asterozoen, deren Arme besondere, von dem primitiven Zentralkörper abgeordnete Organe, nicht aber wie bei den *Asteroidea* radial ausgereckte Teile des Zentral-

körpers sind. Wo Marginalia vorhanden sind, greifen sie also nicht auf den Seitenrand der Arme über, sondern bleiben auf den Rand der „Scheibe“ beschränkt.

Die Ambulacralia werden zum axialen Mittelskelett der Arme, sind demgemäß viel größer und dicker als bei den Asteroiden.

Die „Lateralia“ sind nicht den Adambulacralia der Asteroiden homolog, sondern zwischen ihnen bei primitiven Typen (*Eophiura*) durch besondere Zwischenstücke („Sublateralia“) getrennt, die erst sekundär mit den Lateralien verschmelzen.

Das Mundskelett wird ausschließlich von ambulacralen Stücken gebildet, abgesehen von den Toralia und Zähnen, die den äußeren Hautverkalkungen entnommen waren, sind also den Mundstücken der *Asteroidea* nicht homolog.

Madreporit und Steinkanal liegen — wieder im Gegensatz zu den Asteroiden — in der Ventralseite des Interradius V:I.

Darm und Genitalorgane sind auf die Scheibe beschränkt.

Innerhalb der *Brachioidea* unterscheide ich nun folgende Unterklassen:

Unterklasse A: *Parophiura* nov. nom.

mit alternierenden auluroiden Ambulacralien, offenen Ambulacralrinnen ohne Ventralia, lokomotorischen Füßchen, die mit äußeren Ampullen auf die Unterseite der Ambulacralia beschränkt bleiben.

Hierhin gehören von bisher bekannten böhmischen Formen:

1. *Eophiura* JAEKEL mit besonderen Sublateralien, steifen, nur passiv beweglichen, petaloiden, d. h. blattartig verbreiterten Armen.  
Tiefes Untersilur. D 1  $\gamma$  von Osek.
2. *Palaeura* JAEKEL mit intervertebralen Zwischenmuskeln, also auch beweglicheren Armen, Sublateralia mit den Lateralien verwachsen. Arme länger als bei *Eophiura*, allmählich verdünnt.  
Ebendaher.
3. *Bohemura* aus dem oberen Untersilur (D 4 Barr.) nähert sich durch die Modellierung ihrer alternierenden Ambulacralia bereits den obersilurischen Formen der Ludlow beds in England, und ist besonders deshalb beachtenswert, weil sich an ihren Armen die Lateralia bereits ventral zusammenschließen, so daß das distale Ende der Arme keine offene Rinne mehr bildet. Da diese anscheinend an allen Armen die Regel ist, wird man es nicht auf zufällige Erhaltung der Arme schieben dürfen, sondern muß wohl annehmen, daß der Schluß der Armrieme allgemein bei den Ophiuren diesen Weg gegangen ist.

### Unterklasse B: *Ophiura*

Ambulacralia gegenständig, zunächst noch auluroid und gesondert, dann massiv und zu einheitlichen Wirbeln verwachsen. Armrinne allmählich ventral geschlossen, bei jüngeren Formen mit einer Mittelreihe ventraler Plättchen.

Dieser Formenkreis würde also alle Ophiuren mit gegenständigen (opponierten) Ambulacralien umfassen. Eine Trennung desselben in Formen mit unverwachsenen und mit verwachsenen Ambulacralien ist kaum durchführbar, weil sich die Verwachsung zu den einheitlichen Wirbeln ganz allmählich und an fossilen Formen unkontrollierbar vollzog, und weil sie bei epistatischen Typen der Gegenwart wieder unterbleibt. Die nachstehende Einteilung in drei natürliche Gruppen, typische Entwicklungsrichtungen, scheint aber sehr nahe zu liegen und dürfte kaum auf Widerspruch stoßen.

#### 1. Ordnung. *Hypophiuri*,

primitive Ophiuren mit gegenständigen, nicht verwachsenen, auluroiden Ambulacralien, die breite ventrale äußere Ampullengruben besaßen, deren Armrinne also ventral noch offen war und deren Füßchen (Podia) noch nicht zu Tentakeln reduziert waren. Ventralia und typische Dorsalia fehlen.

##### *Hypophiura tentatrix* n. g. n. sp.

im tiefen Untersilur D 1  $\gamma$  b von St. Benigna in Böhmen. Ein Exemplar von geringer Größe, mit weiten auluroiden, zwischen je zwei Ambulacralien spindelförmig anschwellenden Radialkanälen, weiten ventralen Ampullargruben, deren adorales Paar etwas vergrößert, aber sonst kaum merklich von den andern verschieden war.

#### 2. Ordnung. *Zygophiuri*

mit ungeteilten in der Regel typisch verwachsenen „Wirbeln“ (Axialia), geschlossenen Armrinnen, Podia zu dünnen Tentakeln reduziert und teilweise in den Körper der Axialia aufgenommen, ohne Ampullen, eine Reihe Dorsalia und Ventralia meist vorhanden.

Hierher die große Masse der jüngeren und vieler paläozoischen Ophiuren, einschließlich der „Streptophiuren“ GREGORYS und der Onychasteriden.

#### 3. Ordnung. *Cladophiuri*

mit geteilten Armen, die geologisch sehr jungen Euryaleen umfassend, deren Armgabelung die Tendenz fortsetzt, die Arme immer beweglicher

**350**      **Die Versammlung der Palaeontologischen Gesellschaft in Tübingen**

zu gestalten. Dieser Typus entfernt sich damit am weitesten von dem der Asteroiden. Sie erinnert aber nur äußerlich an die Armgabelung der Crinoiden, die auf eine Verlängerung der ernährenden Wimperrinnen basiert ist, während es sich bei den Cladophiuren wohl nur um einen Überschuß der Mobilisierung der Arme handelt.

Die eingehende Beschreibung dieser Formen wird in einem besonderen Bande von BARRANDE'S *Système silurien de la Bohème* in diesem Jahre in Druck gehen.

---