

Die latente Segmentierung der Mollusken.

Von Dr. Werner Marchand.

(Aus der zoologischen Station in Neapel.)

Eine vor kurzem erschienene Mitteilung von R. T. Günther¹⁾ veranlasst mich, einige Gedanken mitzuteilen, welche vielleicht zur Klärung der einmal angeregten Frage beitragen könnten.

Günther spricht die Überzeugung aus, dass die Klasse der Chaetognathen „in ihrem Bau den ältesten Vorfahren des Molluskenphylums näher kommt als jedem andern Kreise des Tierreichs“ und unterstützt diese Behauptung durch Aufzählung einiger Vergleichspunkte.

Zunächst seien einige Worte der Kritik erlaubt.

Eigenschaften wie wurmförmiger Körperbau und bilaterale Symmetrie können nicht zum Vergleich herangezogen werden, da sie auch außerhalb der beiden betrachteten Familien verbreitet sind. Die „Abwesenheit unzweifelhafter Segmentation“ ist schon als negativer Charakter nicht erwähnenswert — man könnte sonst z. B. auch die Abwesenheit von Flügeln als charakteristisch ansehen.

Neben einer Reihe diskutabler Eigenschaften wird noch die Tendenz der pelagischen Mollusken herangezogen, Schale, Mantel, Kieme und Fuß zurückzubilden.

Für die pelagischen Cephalopoden kann eine Rückbildung von Mantel und Fuß nicht behauptet werden. Wenn Verf. Phyllirhoë als Beispiel anführt, so darf nicht vergessen werden, dass Rückbildung der Schale auch bei Landschnecken verbreitet ist.

Die von Günther vorgeschlagene Bereicherung unserer systematischen Nomenklatur (Einteilung der Mollusken in Nectomalacia und Herpetomalacia) ist nicht notwendig und daher überflüssig. Die Fähigkeit zu schwimmen, findet sich auch bei einigen *Lamelibranchiata* (*Pecten*) und *Gasteropoda* (*Aplysia*, *Pteropoda*), während es andererseits nicht unwahrscheinlich ist, dass den heutigen Cephalopoden nahestehende Formen festsäßen oder doch wenigstens nicht frei schwammen.

Da es mir übereilt erscheint, über den Verwandtschaftsgrad zwischen Mollusken und Chaetognathen streiten zu wollen, ehe über „die ältesten Vorfahren des Molluskenphylums“ bestimmtere Vorstellungen herrschen, möchte ich nur einige Gedanken anführen, welche, wie mir scheint, bei einer Analyse der Molluskenorganisation berücksichtigt werden müssen.

Zunächst muss bei phylogenetischen Spekulationen festgehalten werden, dass die in einer Gruppe durchschnittlich häufigste gegenwärtige Organisation zwar als Typus aufgestellt, aber nie als Stammform betrachtet werden kann.

1) R. T. Günther, Die Stellung der Chaetognathen im System, Zool. Anz. Bd. XXXII, Nr. 2, p. 71, 6. August 1907.

Wenn wir also gegenwärtig bei den Mollusken z. B. am häufigsten zwei Kiemen antreffen, so ist damit für die „ursprüngliche“ Molluskenorganisation nicht das mindeste gesagt ebensowenig wie die große Verbreitung des Hermaphroditismus an sich irgend etwas beweist für ein hermaphroditisches Urmollusk. Ein Urteil über die Stammform gewinnen wir erst auf Grund der Kenntnis gewisser Entwicklungsgesetze.

Wenn wir also in Lang, Vgl. Anat. Wirbellosen (I. Mollusken) S. 34 Fig. 51 ein „hypothetisches Urmollusk“ mit zwei Kiemen ausgestattet, abgebildet finden, so erinnern wir uns, dass viele Mollusken allerdings nur eine Kieme, andere gar keine besitzen, dass aber in diesen Fällen aus bestimmten Gründen Rückbildungen angenommen werden.

Umgekehrt treffen wir aber bei *Nautilus* vier Kiemen an, und um dem Schema treu zu bleiben, hilft man sich mit der Annahme einer Verdoppelung, ohne sich indessen zu fragen, ob und unter welchen Bedingungen eine solche phylogenetische Verdoppelung naturgesetzlich möglich ist.

Es ist daher immerhin von Interesse, diese Frage einmal aufzuwerfen.

Eine phylogenetische Verdoppelung durch allmähliche, von Generation zu Generation fortschreitende Spaltung eines differenzierten Organs wie der Ctenidie ist offenbar ebenso undenkbar, wie wenn bei einer Säugetierart allmählich aus einem Kopfe zwei werden sollten. Man versuche nur sich die Übergangsstadien vorzustellen!

Sprunghafte Doppelbildungen, die in der Ontogenie unter der Einwirkung bestimmter, nicht mit Notwendigkeit in jeder Generation sich wiederholender Reize entstehen, sind als Regenerationserscheinungen an Individuen ohne phylogenetische Bedeutung, kommen also für unsern Fall nicht in Betracht.

So viel ich beurteilen kann, kennen wir überhaupt nur zwei Fälle, in denen im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung an Stelle eines Organs mehrere auftreten.

Der erste betrifft die phylogenetische Spaltung eines ursprünglich einfachen, einheitlich funktionierenden Organs in zwei oder mehrere Organe mit verschiedenen Funktionen durch einen Prozess der Arbeitsteilung.

Streng genommen handelt es sich hier nie um eine Mehrfachbildung des gleichen Organs, sondern um die Entwicklung mehrerer ungleichartiger Organe aus einem gemeinsamen Ursprungs- oder Stammorgan.

Der zweite Fall ist die sogen. serielle Organvermehrung. Diese können wir auffassen als eine Doppel- oder Mehrfachbildung eines Organs in der Ontogenie, welche dadurch hervorgerufen wird, dass ein innerer oder äußerer Reiz im Gegensatz zu früheren phylo-

genetischen Perioden von Generation zu Generation an Bedeutung zunimmt oder abnimmt. So kann durch allmähliches Günstigerwerden der Ernährungsverhältnisse für irgendeine Anlage eine Organvermehrung eingeleitet werden, indem die quantitative Vermehrung der Anlage bei ihrer ontogenetischen Entwicklung zu einer Spaltung der Anlage in mehrere führen kann.

Da die phylogenetische Spaltung eines Organs durch Arbeitsteilung immer zu ungleichartigen Gebilden führt, kann sie für unseren Fall ausgeschlossen werden.

Es bleibt also nur die Annahme einer serialen Mehrfachbildung übrig.

Um nicht den Anschein zu erwecken, als solle zwischen beiden Erscheinungen ein prinzipieller Gegensatz konstruiert werden, der in Wirklichkeit durchaus nicht besteht, sei darauf hingewiesen, dass zwei Prozesse, Sonderung der Funktionen und Teilung von Zellkomplexen stets ineinander greifen, dass es sich aber aus praktischen Gründen empfiehlt, die typischen Extreme zu sondern. Gerade die Fälle, in denen der Prozess der Arbeitsteilung mehr in den Hintergrund tritt, sind die der serialen Organvermehrung.

Sei es nun, dass wir den einfachsten, aber in der Tierreihe seltensten Fall annehmen wollen, dass nämlich unter dem Einfluss eines phylogenetischen Reizes eine Spaltung in zwei gleichgroße und gleichartige Organe eingetreten sei, sei es, dass wir die periodische Wiederholung eines stets an Bedeutung zunehmenden Knospungs- oder Sprossungsprozesses annehmen wollen (scharfe Grenzen lassen sich zwischen beiden Erscheinungen nicht ziehen) — in jedem Falle muss die Anlage zu dieser Mehrfachbildung bei der Art vorhanden gewesen sein.

Ist also bei *Nautilus* durch seriale Mehrfachbildung — unter bestimmten Einflüssen — ein zweites Paar Kiemen entstanden, so sind wir genötigt anzunehmen, dass bei allen Mollusken die Anlage zu einer serialen Mehrfachbildung der Kiemen vorhanden war — und unter gleichen Bedingungen wie sie den *Nautilus* tragen, auch entfaltet sein müsste, dass also alle Mollusken der Anlage nach mindestens vier Kiemen besaßen.

Es soll damit nicht behauptet werden, der Urmollusk habe vier ausgebildete, typische Ctenidien besessen.

Der Umstand, dass wir bei den verschiedensten Molluskengruppen das Ctenidium wiederfinden, hat die Annahme veranlasst, dass auch die gemeinsame Stammform Ctenidien gehabt haben müsse, die dann das gemeinsame Erbteil der einzelnen Stämme geworden sei. Diese Annahme ist indessen unbegründet, da bei verwandten Gruppen aus homologen Anlagen identische oder doch sehr ähnliche Gebilde hervorgehen müssen, sofern nur die für diese Gebilde wesentlichen äußeren Einflüsse ungefähr die gleichen bleiben.

Dass die äußeren Einflüsse übrigens durchaus nicht immer die gleichen waren, darauf deuten die immerhin recht bedeutenden Verschiedenheiten in der qualitativen und vor allem auch numerischen Ausbildung der Ctenidien hin.

Wenn wir also bei den meisten Mollusken weniger als vier Kiemen zur Ausbildung kommen sehen, so sind wir zu der Annahme gezwungen, dass bei ihnen aus bestimmten Gründen mehrere Kiemenanlagen rückgebildet oder zugunsten der ausgebildeten unterdrückt worden sind. Ohne behaupten zu dürfen, dass die gemeinsame Urform etwa die vier Ctenidien des *Nautilus* ausgebildet besessen hätte, müssen wir vielmehr annehmen, dass von mehreren, sagen wir vier Anlagen, bei dem *Nautilus* allein vier, bei den Dibranchiaten nur zwei, bei andern Mollusken zwei, oder eine, oder selbst gar keine, zur Ausbildung gelangten.

Die Annahme einer mindestens vierfachen Anlage der Molluskenkieme wirft einiges Licht auf die Tatsache, dass die vier Kiemen des *Nautilus* frei in die Mantelhöhle hineinhängen, während die beiden Kiemen der Dibranchiaten an der Mantelwand befestigt sind, und zwar durch Vermittelung der sogen. Blutdrüse, eines Gebildes etwas zweifelhafter Funktion, das dem *Nautilus* fehlt. Es liegt sehr nahe, in dieser „Blutdrüse“ ein der Kieme des zweiten Paares homologes Organ zu sehen. Da ich selbst gegenwärtig nicht in der Lage bin, dieser interessanten Frage nachzugehen, kann ich nur darauf aufmerksam machen, dass die Topographie des Organs keinen wesentlichen Widerspruch zu unserer Annahme zu enthalten scheint.

Um auf die übrigen Molluskengruppen nicht weiter eingehen zu müssen, möchte ich nur hervorheben, dass es andererseits auch keinen einzigen Fall gibt, in dem bei Mollusken mit Sicherheit mehr als vier Kiemen nachgewiesen werden können.

Die Kiemen der Chitoniden können, wie die Einfachheit der Herzvorhöfe andeutet, als die Sekundärfiedern von zwei, resp. vier, der Länge nach angewachsenen Kiemen angesehen werden, keinesfalls aber ohne weiteres als Beweis ursprünglicher Segmentierung dienen. Dass Kiemen der Länge nach „anwachsen“ (um diesen Ausdruck auf die Phylogenie zu übertragen), ist eine bei Mollusken verbreitete und naturgesetzlich sehr wohl verständliche Erscheinung. Es kann allerdings nicht bestritten werden, dass in anderen Gruppen (*Brachyura*) eine weitgehende Zentralisation des Herzens stattgefunden hat, ohne dass die Kiemen davon mitbetroffen sind.

Es liegt also auch unter Berücksichtigung dieses Einwandes kein zwingender Grund vor, mehr, aber auch nicht weniger als vier Kiemenanlagen für das „Urmollusk“ voraussetzen. Da deren enge Beziehungen zum Gefäß- und Exkretionssystem bekannt sind,

da ferner tatsächlich bei *Nautilus* der Vierzahl der Kiemen auch eine Vierzahl der Herzvorhöfe, der Nieren und der Perikardialdrüsen entspricht, welche wiederum eine Vierzahl der Coelomanlagen vermuten lässt, so lässt sich das Gleiche wie für die Kieme nach Analogie auch für diese mit ihr korrelativ verbundenen Perikardialorgane nachweisen, auch sie müssen bei allen Mollusken ursprünglich in doppelter Anlage, also in zwei Paaren, vorhanden gewesen sein.

Diese doppelte Ausbildung einer ganzen Organgruppe kann als ein Analogon zu typischer Metamerie angesehen werden, zumal da es sich um einen Organkomplex handelt, der bei Segmenttieren vor allem die Metamerie erkennen lässt.

Es könnte indessen gegen die Annahme echter Metamerie der Einwand gemacht werden, dass die seriale Vermehrung der Kieme, also eines einzelnen Organs auch durch einen äußeren Faktor, z. B. die Zunahme der Sauerstoffzufuhr bedingt sein könne, und dass erst sekundär eine Verdoppelung der mit der Kieme in physiologischer Korrelation stehenden Organe eingetreten sei. Ohne die Frage diskutieren zu wollen, ob nicht überhaupt jede seriale Mehrfachbildung als ein Beweis von ursprünglich metamerer Anlage anzusehen sei, können wir in diesem Fall den Nachweis tatsächlicher Metamerie durch eine Betrachtung der Geschlechtsorgane liefern, bei denen eine unmittelbare physiologische Korrelation mit den Atmungsorganen nicht zu bestehen scheint.

Wie ich früher wahrscheinlich zu machen versuchte, lassen sich die Cephalopoden auf Stammformen zurückführen, welche vier getrennte Leitungswege besaßen, auf jeder Seite je einen männlichen und einen weiblichen, welche späterhin proximalwärts verschmolzen, einen Zwittergang bildeten und endlich durch Rückbildung des einen und kompensatorische Ausbildung des anderen Geschlechts zu einer Verteilung der Geschlechter auf männliche und weibliche Individuen führten. Da die Verschmelzung der beiden Gänge, wenigstens im männlichen Geschlecht, keine vollständige war, lässt sich in der Tat noch jetzt die vierfache Ausmündung des Geschlechtsleiters nachweisen.

Eine Ähnlichkeit mit den hermaphroditischen Geschlechtsleitern vieler Gastropoden ist unverkennbar und legt die Vermutung nahe, dass auch bei diesen, wo wir oft sehr weit getrennte Ovidukte und Spermatodukte antreffen, eine unvollkommene Verschmelzung früher völlig getrennter Gänge stattgefunden hat, zumal da die Annahme der allmählichen Spaltung eines Ganges auf theoretische Schwierigkeiten stoßen würde.

Bei Gasteropoden wie bei Cephalopoden ist der Geschlechtsleiter häufig nur einseitig ausgebildet, bei beiden nehmen wir aus gleichen Gründen eine ursprünglich beiderseitige, symmetrische Anlage an. Treffen wir nun in dem einseitig ausgebildeten Leitungs-

apparat einen ähnlichen Bauplan wie bei dem der Cephalopoden, so sind wir zunächst berechtigt, auch eine analoge Entstehungsweise anzunehmen, bevor das Gegenteil bewiesen wird.

Auch für die Gastropoden würde demnach eine Stammform in Betracht kommen, welche vier getrennte Leitungswege besaß, und zwar je einen männlichen und einen weiblichen auf jeder Seite.

Um den Gedankengang konsequent zu verfolgen, sei nun die Frage gestellt, ob auch die sogen. Zwitterdrüse der Gastropoden wie der Zwittergang das phylogenetische Verschmelzungsprodukt ursprünglich getrennte Gonaden darstellt, deren wir nach Analogie ebenfalls vier annehmen müssten. Dieser Annahme steht in der Tat nichts im Wege.

Aus dem Umstande, dass wir die Leitungswege um so inniger verschmolzen finden, je näher wir der Gonade kommen, kann mit einiger Sicherheit vermutet werden, dass sich die größte Verschmelzungstendenz in der Gonade selbst finden wird, zumal wo diese am Hinterende des Körpers zu liegen kommt. Auch fehlt es nicht an tatsächlichen Befunden, die die Richtigkeit unserer Theorie zu bestätigen scheinen. Bei einer ganzen Anzahl von Mollusken (*Prosobranchia*, viele *Lamellibranchiata*) finden sich paarige Gonaden, auch bei Cephalopoden und Pulmonaten ist oft eine Zweilappigkeit unverkennbar, und zwar lassen sich Beispiele sowohl für paarige Hoden und paarige Ovarien, wie auch für paarige Zwitterdrüsen anführen. Endlich konstatieren wir bei einigen Muscheln (*Poromya*, *Anatinaacca*) das wirkliche Vorkommen von vier getrennten Gonaden, zwei männlichen und zwei weiblichen, mit vier getrennten Leitungswegen.

Es scheint also, dass sich für die Geschlechtsorgane und deren Leitungswege in ähnlicher Weise wie für den Perikardialkomplex eine Anlage in zwei Paaren ergibt. Da es sich hier um Organe handelt, bei denen eine direkte physiologische Korrelation mit dem Kiemenapparat nicht behauptet, wenn auch nicht unbedingt bestritten werden kann, so neigt sich die Wagschale doch zugunsten der Annahme, dass es sich hier um eine seriale Mehrfachbildung eines ganzen Organkomplexes aus inneren Gründen handelt, nicht aber darum, dass die gesteigerte Entwicklung eines Organs die Entwicklung der übrigen gleichsinnig beeinflusst hätte.

Wir sind um so mehr gezwungen, in diesem Fall echte Metamerie anzunehmen, als sich gerade diejenigen Organe in doppelter Ausbildung vorfinden, die bei typischen Segmentaltieren vor allem die Metamerie erkennen lassen.

Es seien daher noch einige Worte dem Coelom gewidmet. Die engen Beziehungen des Coeloms einerseits zu der Gonade, andererseits zu dem Kiemenapparat machen es ohnehin wahrscheinlich, dass wir auch hier eine vierfache Anlage vermuten müssen.

Wenn wir ferner in Betracht ziehen, dass die Geschlechtsleiter selbst in der Ontogenie von dem Coelom sich abspalten, demnach phylogenetisch durch Arbeitsteilung aus ihm hervorgegangen sein müssen, dass andererseits Nieren und Perikardialdrüsen wieder als durch Arbeitsteilung abgesonderte Teile des Coeloms aufzufassen sind, so scheint es, als wäre die vierfache Anlage der Coelomsäcke in Verbindung mit der der Kiemen und der Gonaden das eigentlich ursprüngliche dieser Metamerie.

Wir kommen also zu dem Schlusse, dass alle Mollusken auf Stammformen zurückgehen, welche der Anlage nach Gonaden, Kiemen und Coelomsäcke (und die von ihnen abgeleiteten Organe) in mindestens zwei Paaren besaßen. Daraus ergibt sich eine ursprüngliche Zusammensetzung aus mindestens drei Segmenten, einem Kopf- und zwei Geschlechtssegmenten mit getrennten Ausführungen.

Ich möchte vor allem betonen, dass in der metameren Wiederholung der genannten Organgruppe das wesentliche Kennzeichen echter Metamerie besteht, und dass die Frage nach einer äußeren Segmentierung hier nicht gestreift zu werden braucht.

Zieht man alles dies in Betracht, so erscheint allerdings ein Vergleich mit den Chaetognathen berechtigt. Zu den von R. T. Günther angeführten Übereinstimmungen, die ich aus Mangel an Sachkenntnis mich nicht zu diskutieren getraue, wäre noch die Dreigliedrigkeit des Körpers und die Verteilung der Geschlechter auf vier paarweise angeordnete Gonaden mit getrennten Ausführungen hinzuzufügen.

Indessen sind Behauptungen über nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einzelnen Gruppen stets mit Vorsicht aufzunehmen. Es ist vor allem nicht bekannt, ob die Dreigliedrigkeit des Körpers bei den Chaetognathen eine ursprüngliche oder eine sekundäre ist. Es ist ferner zu vermuten, dass die Zahl der Segmente, welche den Molluskenkörper ursprünglich zusammensetzen, eine viel größere ist als wir jetzt nachweisen können. Die jetzt vorhandenen „Segmente“ sind vielleicht Zentralisationen ganzer Segmentgruppen.

Es ist allerdings möglich, dass die Dreigliedrigkeit ein Zustand ist, der unter Umständen lange beibehalten wird. Doch ist schon die Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Segmente wie bei den Chaetognathen ein Beweis von Zentralisation, und was das Kopf-„Segment“ anbetrifft, so sei daran erinnert, dass bei Wirbeltieren und bei Insekten Vereinigungen zahlreicher Segmente zu sekundären Segmenten sehr verbreitet sind, und dass namentlich der Kopf gewöhnlich aus einer sehr großen Zahl von Segmenten zusammengesetzt ist.

Um direkte Anknüpfungspunkte an die „ältesten Vorfahren des

Molluskenphylum“ zu finden, müssten wir vielleicht eher einige altertümliche Annelidengruppen zum Vergleich heranziehen. Denken wir uns die durch Arbeitsteilung erfolgten Spezialisierungen des Molluskenkörpers hinweg, so kommen wir in der Tat auf Organismen, welche in dem Besitz eines dorsal gelegenen Blutgefäßes, eines ventral gelegenen Nervensystems, eines (nicht deutlich gegliederten) dreiteiligen Darms und der metameren Anlage von Gonaden, Coelomsäcken und respiratorischen Körperanhängen eine vollkommene Analogie zu der ursprünglichen Annelidenorganisation bilden würden.

Auch ohne über die Frage der Verwandtschaft der Mollusken mit den Chaetognathen zu einer Entscheidung gelangt zu sein, sind wir doch zu dem Resultat gekommen, dass es nicht zulässig scheint, die Mollusken, wie bisher üblich, als ungegliederte Tiere aufzufassen.

Wir haben vielmehr allen Grund, von einer latenten Segmentierung der Mollusken zu sprechen.

Auf die Versuche, welche gelegentlich gemacht worden sind, Spuren einer Segmentierung im Molluskenkörper zu entdecken, möchte ich an dieser Stelle nicht näher eingehen. Stets leitete der Gedanke an eine Zusammensetzung aus einer größeren Zahl von Einzelsegmenten, eine Möglichkeit, die auch durch unsere Überlegung durchaus offen gelassen wird.

Dass allem Anschein nach Beziehungen zwischen Segmentierung und Organisationshöhe bestehen, und dass daher auch theoretisch derartige Versuche berechtigt sind, sei in diesem Zusammenhange nur gestreift.

Franz Doflein, Ostasienfahrt.

Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in
China, Japan und Ceylon.

Mit zahlreichen Abb. im Text, 18 Taf. u. 4 Karten. Leipzig 1906, Verlag von
B. G. Teubner.

Doflein's Reisebuch birgt im Rahmen einer frischen und lebensvollen Schilderung seiner Erlebnisse zahlreiche biologische Mitteilungen, die sich teils auf sein eigentliches Reiseziel, die Erforschung der Tiefseefauna der Sagambucht, beziehen, teils gelegentlich auf den verschiedenen Etappen der Reise angestellt wurden. Da sie in einem nicht eigentlich wissenschaftlichen Werk versteckt sind, sei einiges daraus für die Leser des Biol. Centralbl. extrahiert.

Oft ist in dem Buch von den mannigfachen Anpassungen an die Außenwelt (Mimikry, Schutz- und Warnfarben) die Rede, die dem Tropenreisenden auf Schritt und Tritt begegnen und ihn diese Probleme mit ganz anderen Augen betrachten lassen, als es der am grünen Tisch theoretisierende vermag.

So enthält das 9. Kapitel eine anschauliche Schilderung der Korallenbänke mit ihrer Farbenpracht und all dem bunten Getier,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Marchand Werner

Artikel/Article: [Die latente Segmentierung der Mollusken. 721-728](#)