

Schale (Stalaktiten) sei noch bemerkt, dass ich es auf Grund meiner Untersuchungen für sehr wahrscheinlich halten muss, dass es auch verschiedene Epithelzonen sind, welche einerseits die Ablagerung der primären Phosphatschicht und andererseits die endgültige Bildung der Stalaktiten aus Calciumkarbonat vermitteln. Die erste Funktion bin ich geneigt, den langen, flaschenförmigen Epithelzellen des eigentlichen Randwulstes (Bandelette, palliale, Moynier) zuzuschreiben, während die angrenzenden Partien des Mantelepithels das Material für die Stalaktitenbildung zu liefern scheinen.“

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Querschnitt durch den Mantel von *Helix nemoralis*. Zeigt den Wechsel von pigmentierten und un pigmentierten Bändern. Vergr. 34. *pgb* = pigmentiertes Epithel des Mantels; *upgb* = un pigmentiertes Epithel des Mantels; *pi* = Pigmentzellen; *vs* = Blutlücke.
- Fig. 2. Querschnitt eines jungen Tiers durch ein pigmentiertes Band. Zeigt die Mündung der Pigmentzellen in das Epithel. Vergr. 1200. *pi* = Pigmentzellen; *pgb* = äußeres Epithel.
- Fig. 3. Chromatophorenzelle. *n* = Kern; *pe* = Pigmentkörnchen. Vergr. 1200.
- Fig. 4 a, b. Verschiedene Stadien der Tätigkeit der Chromatophorenzelle. *n* = Kern; *pe* = Pigmentkörnchen. Vergr. 1200.
- Fig. 5 a, b. Isolierte Pigmentzellen von *Lymnea stagnalis* in verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit. *n* = Kern; *pe* = Pigmentkörnchen. Vergr. 1200.
- Fig. 6. Kalkzellen mit Kalkkörperchen (*Kp*). Vergr. 1200.

Über die Beziehungen zwischen den *Bilateria* und den *Radiata*.

(Vorläufige Mitteilung.)

von M. Schinkewitsch.

Vor allem möchte ich vorausschicken, dass die von Lang aufgestellte Hypothese, welche durch die Auffindung von Übergangsformen in unserer gegenwärtigen Fauna bestätigt wird, meiner Ansicht nach die Abstammung der *Platodes* s. *Acoelia* von ctenophorenartigen Vorfahren durchaus erklärlich macht.

Allein die *Platodes* repräsentieren einen vollständig selbständigen Zweig der Würmer (*Vermes* s. *Helminthozoa*), welcher mit nicht-adaptiven Formen (nach der Terminologie von W. O. Kowalevsky) — den Cestoden — endet. Die vorliegende Mitteilung beschäftigt sich hauptsächlich mit der Frage über die Abstammung der Würmer mit primärer Leibeshöhle (*Protocoelia*) und derjenigen mit sekundärer Leibeshöhle (*Coelomata*), sowie über deren genetische Nachkommen. Da es bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse unmöglich erscheint, sich in bestimmter Weise über die Abstammung der Mollusken auszusprechen, bin ich gezwungen, diesen Gegenstand

fast gänzlich beiseite zu lassen. Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, dass die den *Radiata* (*Coelenterata* s. *Cnidaria* und *Porifera* s. *Spongiaria*) am nächsten stehenden Formen, welche meist unter der Bezeichnung *Vermes* (s. *Helminthoxoa*) zusammengefasst werden, durchaus nicht monophyletischen Ursprungs sind.

1. Über Spuren der vierstrahligen Symmetrie bei den *Bilateria*.

Bei dem Studium typischer bilateral symmetrischer Tiere fallen Spuren einer vierstrahligen Symmetrie in die Augen, welchen bis jetzt nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Diese Spuren haben sich hauptsächlich in der Anordnung der Muskulatur und des Nervensystems, sowie zum Teil auch der Nephridien und der Gonaden erhalten. Am deutlichsten sind die Spuren einer vierstrahligen Anordnung der Muskulatur bei den *Nematodes*, *Chaetognatha*, *Sipunculida* und bei den meisten Vertretern der *Annelida* und *Arthropoda* ausgesprochen. Die Teilung der Nematodenmuskulatur in vier Muskelfelder (zwei ventrale und zwei dorsale), das Vorhandensein von vier Retraktoren im vorderen Abschnitt des Rumpfes der Sipunculiden, die Anordnung der Längsmuskulatur in vier Bänder (zwei ventrale und zwei dorsale) bei den übrigen der oben angeführten Gruppen (Fig. 8), wobei bei den *Polychaeta* bisweilen nur diese Muskeln allein auf Kosten des sekundären Mesoderms, oder des Mesoblasts (nach der Terminologie von Salensky, 1907) gebildet werden, alle übrigen dagegen mesenchymatösen Ursprungs sind¹⁾ — alle diese Verhältnisse bedürfen keiner besonderen Erklärung. Allerdings wird man in bezug auf die mit Extremitäten versehenen Formen, wie die *Polychaeta* und *Arthropoda* zulassen müssen, dass die erwähnte Anordnung der Muskulatur von der Anordnung der Extremitäten abhängig ist, während in bezug auf einige andere Formen die Annahme möglich erscheint, dieselben stammten wenigstens von Formen ab, welche mit Extremitäten versehen waren. Allein man braucht sich nur den *Archiannelida* zuzuwenden, um einzusehen, dass eine solche Deutung sogar in bezug auf diese den *Polychaeta* am nächsten stehenden Formen nicht anwendbar ist.

F. Hempelmann²⁾, welcher zuletzt Studien über *Polygordius* angestellt hat, weist darauf hin, „dass nämlich kein einziges Organ bei *Polygordius* rudimentär erscheint, sich als rückgebildet erweist, und dass vor allem von etwaigen Borsten und Parapodienresten keine Spur bei ihm zu finden ist.“

1) Meyer, Ed. Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel. 14. Bd., 3.—4. Heft, 1901.

2) Hempelmann, F. Zur Morphologie von *Polygordius lacteus* Schn. etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., 48. Bd., 4. Heft, 1906.

Bei *Dinophilus* bleibt, nach meinen eigenen Beobachtungen, nur das ventrale Paar von Längsmuskeln erhalten, während das dorsale Paar spurlos verschwunden ist³⁾.

Was endlich die Nematoden betrifft, so kann, selbst wenn man zulässt, dass dieselben Formen darstellen, welche durch Degradation aus den *Coelomata* entstanden sind, doch wohl kaum angenommen werden, dass ihre Vorfahren Extremitäten besessen haben; und doch hat sich gerade bei ihnen der vierstrahlige Typus am deutlichsten erhalten, und zwar nicht nur im Bau der Muskulatur, sondern auch im Bau des Nervensystems.

Weniger deutlich ist der vierstrahlige Bau der Muskulatur bei den *Brachiopoda*, *Enteropneusta*, *Pterobranchia* und in noch geringerem Maße bei den *Rotatoria* ausgesprochen. Doch hat schon A. O. Kowalevsky bezüglich der *Brachiopoda* darauf hingewiesen, dass die dorsalen und ventralen Stielmuskeln bei den Brachiopoden durchaus dem dorsalen und ventralen Längsmuskelpaar der *Annelida* entsprechen⁴⁾. Bei den *Enteropneusta* finden wir im Rumpf ein Paar äußerst mächtig entwickelter ventraler und ein Paar verhältnismäßig sehr schwach entwickelter dorsaler Längsmuskeln, welche sich nach vorne in die Muskeln der perihämalen Höhlen des Kragens fortsetzen. Auf die zwischen diesen beiden ungleichmäßig entwickelten Muskelpaaren und den beiden Muskelpaaren der *Annelida* bestehende Homologie habe ich bereits früher hingewiesen⁵⁾. Bei den *Pterobranchia* gelangt nur das ventrale Muskelpaar zur Entwicklung, während das dorsale Paar augenscheinlich gänzlich verloren gegangen ist⁶⁾. Weniger deutlich ist die vierstrahlige Anordnung der Muskulatur bei den *Rotatoria* ausgesprochen, doch ist dieselbe, nach einigen Zeichnungen von Zelin⁷⁾ zu urteilen, auch bei diesen Formen noch zu erkennen, wobei das ventrale Paar durch zahlreiche Bündel repräsentiert ist, welche jedoch kürzer sind, als die des dorsalen Paares.

Einem Vergleich der vier Längsmuskelbänder der *Acrania* und der niederen *Vertebrata* mit den vier Längsmuskeln der Würmer und anderer Formen steht der Umstand hindernd im Wege, dass die beiden Muskelpaare der *Chordata* sich auf Kosten der Wan-

3) Schimkewitsch, W. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des *Dinophilus* vom Weißen Meere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, 39. Bd., 1. Heft, 1895.

4) Kowalevsky, A. Beobachtungen über die Entwicklung der *Brachiopoda*. (Russisch.) Nachr. d. Ges. d. Naturfreunde etc. Moskau. XIV, 34.

5) Schimkewitsch, W. Studien über die Fauna des Weißen Meeres. I. *Balanoglossus Mereschkovski* Wagner. Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg. t. X, 1889. (Russisch.)

6) Schepotjeff, A. *Pterobranchia*. St. Petersburg, 1907. (Russisch.)

7) Zelin, C. Studien über Rädertiere etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., 44. Bd., 1886 Taf. XXIX, Fig. 34 u. 35.

dungen des oberen Bezirks des embryonalen Cöloms oder des Myocöls entwickeln.

Es will mir jedoch erscheinen, als hätten wir das Recht, das Myocöl nicht als den oberen, sondern als den äußeren Bezirk des Cöloms anzusehen (Fig. 9), während das Splanchnocöl eigentlich nicht den inneren, sondern den unteren Bezirk des Cöloms darstellt.

Eine derartige Anordnung nehmen diese Teile denn auch in der Architektur des erwachsenen Tieres ein, während bei dem Keim der äußere Bezirk ab origine nach der dorsalen Seite hin verlagert erscheint. Diese Eigentümlichkeit könnte in Abhängigkeit von der Anwesenheit von Dotter im Ei gebracht werden, wodurch der Keim gleichsam auf dem Dotter flach ausgebreitet erscheint und seine ventralen Teile nach den Seiten zu verschoben sind. Allein die gleiche Anordnung finden wir auch bei dem Keim der *Acrania*, welcher sich aus dotterarmen Eiern entwickelt, wobei aber zu berücksichtigen ist, dass es sich hier um Eier handeln kann, welche ihren Dotter sekundär eingebüßt haben.

Es wird daher natürlicher erscheinen, die Ursachen einer solchen Verlagerung der beiden Cölombezirke zu suchen: erstens in der verstärkten Wucherung der ventralen Oberfläche des Körpers in der Querrichtung, wie sie schon bei den *Enteropneusta* in so deutlicher Weise zutage tritt, und durch die dorsale Lage der Kiemenpalten und Geschlechtsöffnungen, sowie durch die oben erwähnte starke Entwicklung der ventralen Längsmuskeln auf Kosten der dorsalen dokumentiert wird; zweitens in der Verkürzung der Querachse der dorsalen Seite in Abhängigkeit von der Invagination des Ektoderms zur Bildung des Nervenrohrs.

Wenden wir uns nunmehr dem Nervensystem zu, und zwar wollen wir als Ausgangspunkt das Nervensystem eben der Nematoden wählen, bei welchen von dem circumösophagealen Ring außer dem dorsalen und dem ventralen Nervenstamm noch ein Paar kurzer seitlicher Stämme ausgeht⁸⁾. Bei den übrigen *Bilateria* finden wir keine so typisch ausgesprochene vierstrahlige Form des Nervensystems, doch lassen sich immer noch Spuren einer derartigen Anordnung nachweisen.

Bei denjenigen Würmern, wo die ventralen Nervenstämme etwas auseinander gerückt erscheinen, sind letztere wahrscheinlich

8) Bei *Mermis* finden wir statt eines seitlichen Stammes deren jederseits zwei, und zwar einen dorsalen und einen ventralen sublateralen Stamm, allein auf Grund der bei *Mermis* vorhandenen vier Anhäufungen von Ganglienzellen hinter dem Ösophagealring wird man annehmen müssen, dass diese sublateralen Stämme durch Zerteilung eines einzigen lateralen Stammes entstanden sind. Vgl. M. Rauther. Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. Sieb. etc. Zool. Jahrb., Anat. Abt., 33. Bd., 1906.

nicht den ventralen, sondern den lateralen Stämmen der Nematoden homolog. Besonders anschaulich ist dies an dem Nervensystem der Nemertinen zu sehen, bei welchen sich auch der dorsale Stamm erhalten hat.

Bei denjenigen Vertretern der höheren Würmer, bei welchen der ventrale Nervenstamm auf der Medianlinie liegt, ist derselbe augenscheinlich durch Verschmelzung von paarigen (lateralen) Stämmen entstanden, was deutlich an einer ganzen Reihe von Übergangsformen aus den *Annelida* und *Arthropoda* (inkl. der *Prototracheata*) zu ersehen ist. Es ist jedoch möglich, dass in vielen Fällen an der Bildung des ventralen Nervenstammes auch die dem medianen ventralen Stamm des Nematoden entsprechende Anlage Anteil genommen hat. An dem einzigen ventralen Stamm von *Gordius* kann man nach Rauther⁹⁾ an Querschnitten drei durch

Fig. 1.

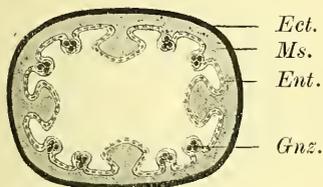


Fig. 2.

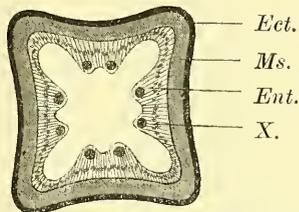


Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Fuß von *Lucernaria* (nach Korotneff) mit Eintragung der im oralen Teil des Tieres gelegenen Gonaden. *Ect.* = Ektoderm; *Ms.* = primäres Mesoderm (Mesenchym); *Ent.* = Entoderm; *Gnz.* = Genitalzellen.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch *Tetraplatia* (nach Viguier) in der oralen Region (bei der Abzweigung der Seitenbogen). X-Stränge von unbekannter Bedeutung (sogen. Genitalstränge); *Ect.* = Ektoderm; *Ms.* = primäres Mesoderm (Mesenchym); *Ent.* = Entoderm.

Zwischenlagen von Neuroglia abgegrenzte Teile erkennen und zwar einen medianen und zwei laterale, wobei diese Dreiteilung sowohl in der Lagerung der Ganglienzellen, als auch in der Anordnung der faserigen Masse zum Ausdruck kommt. Es soll hier bemerkt werden, dass auch Rauther dem Gedanken an eine Abstammung der *Nematomorpha* von „skyphozoenartigen Ahnen“ zuneigt.

Indem wir uns *Polygordius* zuwenden, bei welchem die lateralen Stämme, im Gegensatz zu *Dinophilus*, zu einem ventralen Stamm verschmolzen sind, so sehen wir auch hier eine Zusammensetzung des ventralen Nervenstammes aus drei Teilen wie bei *Gordius* (vgl.

9) Rauther, M. Beitr. zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden. Jenaer Zeitschrift, 40. Bd., 1905, Taf. II, Fig. 23.

Hempelmann, loc. cit.). Man wird die Frage aufwerfen können, ob nicht diese mediane unpaare Anlage, welche bei der Entwicklung des Nervensystems bei den höheren Würmern und den Arthropoden vielleicht durch den sogen. Mittelstrang repräsentiert wird, ein Homologon des ventralen unpaaren Stammes darstellt. Der Umstand, dass diese Anlage nicht bei allen Formen auftritt, darf uns natürlich nicht irre machen. Es muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass die Näherung der lateralen Anlagen der Medianlinie der Ventralseite den Reiz abgibt, durch welchen das zutage treten dieser außerordentlich alten medianen Anlage, wenn auch in degenerierter Form, hervorgerufen wird.

Eine andere Frage, welche ebenfalls gestellt werden kann, allein gleich der vorhergehenden wohl kaum sofort zu beantworten ist, betrifft die *Sipunculida*: es fragt sich nämlich, ob nicht der ventrale Stamm dieser Formen ein Homologon des unpaaren Stammes des vierstrahligen Systems darstellt, indem er in Gestalt einer unpaaren Verdickung des Ektoderms angelegt wird¹⁰⁾. Auch der Nachweis eines dorsalen medianen Stammes bei den *Nematodes* und den *Nemertini*, sowie bei den *Enteropneusta*, den *Pterobranchia* und den *Copelatae* stellt eine Tatsache dar, welche vom Gesichtspunkt der allgemein üblichen Auffassung aus betrachtet, nicht zu erklären ist. von meinem Gesichtspunkte aus jedoch durchaus begreiflich ist. Bei den *Enteropneusta* bemerkt man unterhalb des gesamten Ektoderms ein dichtes und ziemlich massives, aus Nervenfasern bestehendes Geflecht (Plexus), welches, wie Spengel¹¹⁾ vermutet, unter Anteilnahme von Verästelungen der im Ektoderm des Tieres liegenden gangliösen und perzipierenden Zellen gebildet wird, während der dorsale, innerhalb des Kragens in Gestalt eines wahren Nervenrohrs auftretende Stamm, im Rumpfe eine lokale Verdickung dieses subektodermalen Geflechts darstellt. Eine ebensolche Verdickung dieses Geflechts stellt auch der ventrale Stamm dar, ebenso der von einigen Autoren beschriebene Schlundring, welcher den dorsalen und ventralen Stamm miteinander verbindet. Ähnliche, wenn auch nicht durchaus übereinstimmende Verhältnisse finden wir offenbar auch bei den *Pterobranchia* (Schepotieff, 1906) und *Phoronida* (Brooks a. Cowles, 1906).

Bei den *Copelatae* erscheint dieser dorsale Stamm deutlich metamerisiert, indem er eine Reihe gangliöser Anschwellungen aufweist. Wir wissen nicht, ob dieser Stamm bei dem Keim in der Tat durch Reduktion des Nervenrohrs entsteht. Man wird auch

10) Gerould, J. The development of Phaxolosoma. Zool Jahrb., Anat. Abt., 23. Bd., 1906.

11) Spengel, J. Die Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1893, S. 75 u. 598.

annehmen können, dass sowohl das Nervenrohr der *Chordata*, wie auch dieser Stamm sich aus einem einfachen metamer gewordenen dorsalen Stamm entwickelt haben, wie wir ihn bei den oben erwähnten Formen gesehen haben. Der Mangel an embryologischem Material gestattet kein Urteil darüber, inwieweit der dorsale sympathische Stamm der höheren *Vermes* und *Arthropoda* mit dem in Rede stehenden dorsalen Stamm verglichen werden kann, — doch sprechen die morphologischen Beziehungen dieses sympathischen Stammes (die Paarigkeit seine svorderen Abschnitte) eher gegen einen solchen Vergleich. Jedenfalls ist es für mich vollständig klar, dass die *Enteropneusta* und die *Pterobranchia* ihre den paarigen Abschnitten der Ganglienkette der Anneliden entsprechenden lateralen

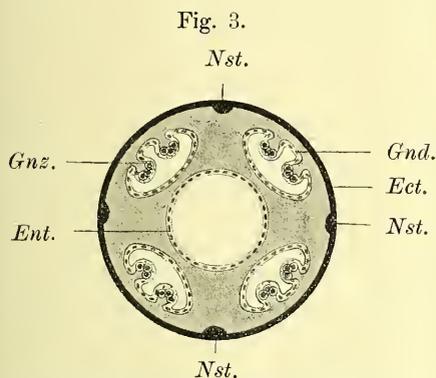


Fig. 3. Horizontaler Querschnitt durch eine hypothetische *Tetraneurula*. *Nst.* = Nerventämme; *Gnd.* = Gonaden; *Gnz.* = Genitalzellen; *Ent.* = Entoderm.

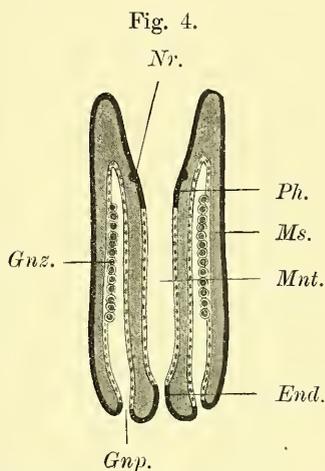


Fig. 4. Vertikaler Längsschnitt durch eine hypothetische *Tetraneurula*. *Nr.* = zirkumösophagealer Nervenring; *Ph.* = Vorderdarm (Stomodaeum); *Ms.* = primäres Mesoderm (Mesenchym); *Mnt.* = Mitteldarm (Mesenteron); *End.* = Enddarm (Proctodaeum); *Gnz.* = Genitalzellen; *Gnp.* = Genitalporen.

Stämme eingebüßt haben, wogegen sich nicht nur der mediane ventrale, sondern auch der dorsale Stamm (bei den *Copelatae* nur dieser letztere) erhalten hat. Was die *Phoronida* betrifft, so kann man deren dorsalen (lateralen) Nerv, nach der Ansicht von Schultz, nicht mit dem dorsalen Stamm der *Enteropneusta* vergleichen, wie dies von Mastermann getan wurde, indem der dorsale Nerv von *Phoronis* nach den Beobachtungen von Schultz¹²⁾ „ein Bündel Nervenfasern, das gar keine Nervenfasern enthält“, darstellt. Mir scheint, dass die von Schultz geschilderten Verhältnisse in keiner

12) Schultz, E. Aus dem Gebiete der Regeneration. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 75. Bd., 1903. Siehe auch Trav. Soc. Imp. Nat. St. Pétersbourg, t. XXIV, 1905.

Weise der von Mastermann ausgesprochenen Deutung entgegenstehen. Bei den *Arachnida* können wir die Degeneration der abdominalen Bauchkette zu einem Paar langer Nerven beobachten, welche bisweilen gangliöse Anhäufungen an ihrem Hinterende aufweisen, bisweilen aber derselben entbehren. Bei den *Phoronida* sehen wir genau die gleiche Degeneration des dorsalen Stammes, wobei dessen Ganglienzellen sich offenbar mit dem Kopfganglion vereinigt haben.

Der Schlundring erweist sich als der allerbeständigste Teil des Nervensystems, welches bisweilen auf diesen Ring beschränkt ist, während der Überrest des Kopfganglions als eine bloße Verdickung derselben erscheint, wie wir dies bei den *Phoronida* und *Lingualulida* sehen. Als Ausgangsform für das Muskelsystem der bilateral symmetrischen Formen können wir demnach die vier longitudinalen Muskelbänder oder Muskelfelder betrachten, als Ausgangspunkt für das Nervensystem der bilateral symmetrischen Formen dagegen — den Schlundring mit vier zwischen diesen Feldern verlaufenden Stämmen. Zwei der Muskelfelder entsprechen der ventralen, die beiden anderen — der dorsalen Seite, während von den Nervenstämmen zwei auf den Seiten, die beiden anderen dagegen auf der medianen Bauch- und Rückenlinie liegen. Aus diesem Schema können die verschiedenen Formen des Nervensystems bei den *Bilateralia* durch Verlagerung, Reduktion, Metamerisierung und Invagination einzelner Teile desselben abgeleitet werden.

Wie es die *Nematodes* unter den Tieren mit primärer Leibeshöhle sind, bei welchen sich die vierstrahlige Symmetrie am deutlichsten erhalten hat, so sehen wir unter den Tieren mit sekundärer Leibeshöhle die *Brachiopoda* (Fig. 7) die gleiche Stellung einnehmen.

Bei ihnen finden wir eine vierstrahlige Symmetrie außer in der Muskulatur auch noch in den Borstenbündeln der Larven und in den Gonaden der Erwachsenen, bei *Rhynchonella* auch in den Metanephridien, deren bei dieser Form vier in dem mittleren Segment enthalten sind¹³⁾. Die Borsten der Larve sind in vier Bündeln

13) Dieser Fall lässt sich offenbar nicht mit den „zwei Paaren von Nephridien“ bei *Phoronis australis* (nach Benham) vergleichen, wie dies von Korschelt und Heider (Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. Spez. Teil, III. Heft, S. 1248) getan worden ist: *Phoronis australis* besitzt nur ein Paar von Nephridien, allein ein jedes Nephridium hat zwei Trichter. Selbst wenn dieselbe durch Verschmelzung zweier Nephridien entstanden ist, so gehörten letztere doch verschiedenen Metameren an, indem der eine Trichter in die rektale, der andere in die ösophageale Kammer mündet (Benham, W. The anatomy of *Phoronis australis*. Quart. Journ. Micr. Soc. Vol. XXX, 1889).

angeordnet; obgleich nun alle vier Bündel an dem ventralen Abschnitt des Mantels liegen, so lässt sich eine derartige Verlagerung derselben doch sehr leicht durch die stärkere Ausbildung des ventralen Mantellappens über den dorsalen erklären.

Wenn wir nun in bezug auf andere Fälle des Vorhandenseins mehrerer Paare von Metanephridien in ein und demselben Segmente (*Oligochaeta*, *Capitellidae*, *Acanthobdella*) von einer Polymerisierung eines ursprünglich einzigen Paares sprechen können, so lässt sich dieser Gesichtspunkt in bezug auf *Rhynchonella*, bei welcher von zwei Paaren von Metanephridien das eine eine ventrale Lage hat, nicht anwenden.

Auf Grund aller oben angeführten Betrachtungen glaube ich annehmen zu können, dass als Ausgangspunkt für die meisten *Bilateralia* ein hypothetischer, radiär gebauter Organismus gedient hat, welcher einen circumösophagealen Nervenring mit vier von demselben ausgehenden und längs den Interradien verlaufenden Nervenstämmen sowie vier Muskelfelder, ferner vier cölomiale, in den Radien gelegene Höhlen besaß, von denen eine jede durch ihr Metanephridium nach außen mündete (Fig. 3 und 4).

Ein solcher hypothetischer Organismus, oder die *Tetranewrula*, halte ich für die Ausgangsform der *Protozoelia* und der *Coelomata*. Auf dieser Grundlage halte ich es für möglich, dass die rechte und die linke Cölomhöhle der *Bilateralia* sich eine jede durch Verschmelzung zweier Bezirke gebildet hat, und zwar eines ventralen und eines dorsalen, wobei einem jeden von diesen Bezirken auch seine Metanephridialröhre entsprach. Diese Verschmelzung datiert von so alten Zeiten her, dass nicht einmal bei der Entwicklung dieser Höhlen eine Spur derselben zurückgeblieben ist.

Es ist möglich, dass sowohl dem dorsalen wie auch dem ventralen Cölombezirk je ein Parapodienpaar entsprochen hat, und dass die Anordnung dieser letzteren in vier Reihen ebenfalls eine Spur der früheren vierstrahligen Symmetrie darstellt; geht man noch weiter in dieser Richtung, so wird man auch in der Anordnung jener vier Falten (einem Paar ventraler, auf dem größten Teil ihres Verlaufes getrennt bleibender, und einem Paar dorsaler, miteinander verwachsener) eine ebensolche Spur vierstrahliger Symmetrie erblicken können, welche nach der „Faltentheorie“ den Ursprung für die Bildung der Extremitäten bei den Fischen und den Wirbeltieren gegeben haben. Allein damit betreten wir bereits ein Gebiet ziemlich vager Betrachtungen. Es ist noch zu erwähnen, dass sich bei den *Protozoelia* eine deutliche Spur einer vierfachen Abstammung des Mesoderms erhalten hat: bei den Nemertinen (bei *Tetrastemma*

vermiculus) wird nach den Beobachtungen von Lebedinsky¹⁴⁾ das Rumpfmesoderm in Gestalt von zwei Paaren von Teloblasten angelegt, von denen das eine Paar vor, das andere hinter dem Blastoporus liegt, und es entstehen anfänglich vier mesodermale Streifen, ein Paar ventraler und ein Paar dorsaler. Dabei wird das Mesoderm des Rüssels für sich allein und zwar in Gestalt eines Paares von Teloblasten angelegt.

Auch bezüglich der *Platodes* dient die Hypothese von Lang als Beweis für deren Ursprung von vierstrahligen Formen, allein von einem anderen Gesichtspunkt aus betrachtet. Ich kann nicht entscheiden, inwiefern die vierfache Anordnung gewisser Organe bei den *Platodes* eine Neuerwerbung darstellt, und welchen Einfluss die Vererbung der Körperarchitektur eines vierstrahligen Ahnen, ungeachtet der Verlagerung der Hauptachse des Körpers, auf diese Anordnung gehabt haben kann.

Ich habe hierbei den Umstand im Auge, dass viele Cestoden vier Saugnäpfe oder dieselben ersetzende Vorrichtungen besitzen (wie z. B. die Rüssel der *Tetrarhynchidae*), was mit dem Bau des Nervensystems im Zusammenhang steht (worauf Nemeč 1889 erstmals hingewiesen hat), ferner das Vorhandensein von vier Längsstämmen des Exkretionssystems bei einigen *Triclada* und von vier Fortsätzen auf dem Körper der Redien einiger Trematoden (so auf den Redien von *Cercaria spinifera*)¹⁵⁾.

Es lässt sich unschwer erkennen, dass der nächste Ahne unserer *Tetraneurula* unter solchen Organismen, wie die *Lucernaridae* (Fig. 1), *Tesseridae*, *Scyphostoma*, *Tetraplatia* (Fig. 2) zu suchen sein wird, bei welchen der Unterschied zwischen der ventralen und der dorsalen Seite schon ziemlich scharf ausgesprochen ist. Der Prozess der Metamerisierung erfolgte von diesem Gesichtspunkte aus in der gleichen Richtung wie der Prozess der Strobilation von *Scyphostoma*. Indem wir zu dem Vergleich der *Tetraneurula* mit den typischen *Radiata* übergehen, stoßen wir unvermeidlich auf die Frage über den Ursprung des Cöloms und über die Genitocöltheorie.

2. Die vierstrahlige Natur der *Bilateralia* und die Genitocöltheorie.

Was die Frage über den Ursprung des Cöloms betrifft, so bietet, meiner Ansicht nach, von allen Hypothesen die Genitocöltheorie, wenn auch nicht in ihrem gesamten Umfang, die meiste Wahrscheinlichkeit. Wenn sich auch Tatsachen finden, welche auf den ersten Blick mit dieser Hypothese im Widerspruch stehen, wie z. B.

14) Lebedinsky, T. Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 49. Bd., 1897.

15) Sinitzyn, D. Beiträge zur Naturgeschichte der Trematoden. (Russisch.) Warschau 1905.

die von mir¹⁶⁾ nachgewiesene Tatsache, dass die Höhlen der Gonaden bei den *Arachnida* dem Cölom nicht homolog sind¹⁷⁾, so können diese Tatsachen, wie ich dies in der gleichen Arbeit nachgewiesen habe, dennoch auf Grund der Genitocöltheorie erklärt werden.

Ich halte den Satz für fest begründet, wonach die Cölohmöhlen der *Coelomata* sich aus der Wucherung der Gonaden bei den *Protocoelia* herausgebildet haben. Die Gegenüberstellung von solchen Formen, wie die *Nematodes* mit den *Nematomorpha* und *Sipunculida*, oder die *Nemertini* mit den *Annelida*, macht diese Ansicht nicht nur wahrscheinlich, sondern sogar durchaus anschaulich. In bezug auf *Dinophilus* findet die Annahme von Ziegler¹⁸⁾ keine Bestätigung, wonach Bezirke des Cöloms sich deren Segmentalorganen zugesellt haben. Nach den neuesten Untersuchungen (Shearer, 1896) stellt es sich heraus, dass die Metanephridien von *Dinophilus* an ihrem blinden Ende mit einer typischen Erweiterung und langen Geißeln versehen sind, welche aus Solenocyten hervortreten¹⁹⁾. Es erweist sich demnach, dass die Nephridien von *Dinophilus* keinen Zusammenhang mit dem Cölom haben, wobei das letztere eine ausschließlich geschlechtliche Funktion beibehält, mit Ausnahme der Metanephridien des fünften Paares, welche zur Entleerung der männlichen Geschlechtsorgane dienen, sowie des sechsten Paares, falls meine Annahme sich be-

16) Schimkewitsch, W. Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* (L.) etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 81, 1906, Heft X, S. 74—78.

17) Das Fehlen einer Homologie zwischen den Gonadenhöhlen und dem Cölom, und die Homologie derselben mit der primären Leibeshöhle wurde von mir erstmals für die *Phalangida* (1898), sodann von Pedaschenko für die *Copepoda* und endlich wiederum von mir für die Thelyphoniden (1906) nachgewiesen. Bei den Phalangiden entspricht die Gonadenhöhle der Höhle zwischen den beiden Blättern des Bauchmesenteriums, bei den *Copepoda* dagegen — derjenigen zwischen dem dorsalen Mesenterium. Ungeachtet dieser Natur der Gonade gelangt dieselbe in diesem wie in jenem Fall in Verbindung mit Ausführgängen, welche echte Metanephridien repräsentieren. Bezüglich der Arachniden war von mir die Vermutung ausgesprochen worden, deren Geschlechtsprodukte wären ursprünglich in das Cölom gefallen. Einen Hinweis auf diesen Prozess haben wir in der traubenförmigen Gestalt des Ovariums. Aus dem Cölom wurden die Geschlechtsprodukte natürlich durch die Metanephridien nach außen geführt. Bei der Entstehung der Höhle (bei den Phalangiden zwischen zwei Blättern des Mesenteriums) erlangten die Metanephridien eine Verbindung mit dieser letzteren und die Geschlechtsprodukte wurden nunmehr dennoch durch sie nach außen geführt. Dieser Prozess, welcher an und für sich eine Erscheinung sekundären Charakters darstellt, ist von mir durch mehrere Schemata in meiner Arbeit über die Entwicklung der Thelyphoniden illustriert worden.

18) Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.

19) Shearer, C. On the Structure of the *Nephridia* of *Dinophilus*. Quart. Journ. Nr. 200 (v. 50, p. 4), p. 1906.

stätigt, wonach dieselben bei *Dinophilus* durch die Eileiter vertreten sind.

Sobald jedoch die Frage über den Ursprung der Gonaden bei den *Protozoelia* aufgeworfen wird, so erscheint mir die von den Autoren der Genitocöltheorie angenommene Deutung nicht in genügendem Maße überzeugend; die Frage lässt sich hier offenbar darauf zurückführen, ob die geschlechtliche Funktion der Genitalhöhlen bei den Formen mit primärer Leibeshöhle eine primäre Erscheinung ist, oder ob dieselbe erst später erworben wurde?

In dieser Hinsicht erscheint mir die Auffassung von Hatschek, die auch von Haeckel geteilt wird, als die richtigste, wonach die Gonaden der Formen mit primärer Leibeshöhle von der Gastralhöhle der *Radiata* abgetrennte Bezirke darstellen.

Die Physiologie der Cölomhöhle erteilt keine Antwort auf die Frage nach deren Ursprung, indem ihr Cölothel geschlechtliche, exkretorische und phagocytäre Funktionen in sich vereinigt. Dementsprechend wird eine jede der drei hervorragendsten Hypothesen (d. h. die Genitocöltheorie, die Nephrocöltheorie und die Enterocöltheorie) bei der Beantwortung dieser Frage an einer der aufgezählten Funktionen des Cölothels einen Stützpunkt finden können.

Die Beantwortung der Frage über den Ursprung der Cölomwandungen wird man demnach nur in der Embryologie und der vergleichenden Anatomie suchen müssen.

Wendet man sich nun an die Embryologie, so kann von allen Möglichkeiten der Entstehung des sekundären Mesoderms die teloblastische Entstehungsweise am wenigsten als eine primäre angesehen werden.

Wie auch jede andere teloblastische Entstehungsweise eines Organs, so wird auch die teloblastische Entstehung der Cölomwandungen in der allgemeinen Verringerung der Zahl derjenigen Zellen gesucht werden müssen, welche zum Aufbau des Keimes der betreffenden Form verwendet werden (Rabl, 1889), oder früher bei den Vorfahren der betreffenden Form zum Aufbau derselben gedient haben. In dieser Hinsicht bietet uns der mesodermale Abschnitt des einen Nephridienpaares bei *Acanthobdella* (und zwar der Nephridien des dritten klittellären Abschnittes) nach Livanow²⁰⁾ eine bemerkenswerte Illustration einer solchen Reduktion: statt eines komplizierten, aus vielen Zellen bestehenden Organs, finden wir hier eine einzige nephridiale Zelle.

Die Frage, welche von den beiden anderen Arten der Anlage des sekundären Mesoderms für die ältere gehalten werden muss

²⁰⁾ Livanow, N. *Acanthobdella peledina* Grube, 1851. Kazan 1905. (Russisch.) Dasselbe in: Zool. Jahrb. Anat. Abt., 22. Bd., 1906.

— die Anlage in Gestalt hohler Vorstülpungen der Gastralhöhle oder diejenige in Gestalt massiver Anschwellungen der Blastoporuslippen — diese Frage kann nur durch indirekte Erwägungen beantwortet werden.

Die Auffassung, wonach die hohle, aus den Wandungen der Gastralhöhle entstehende Anlage des sekundären Mesoderms durch Differenzierung und Migration einer massiven, an den Blastoporuslippen entstehenden Anlage hervorgehen konnte, kann ebensogut auch für die Erklärung des direkt entgegengesetzten Prozesses verwendet werden, d. h. der Differenzierung einer hohlen, an den Wandungen der Gastralhöhle entstehenden Anlage zu einer kompakten und deren Migration zu den Lippen des Blastoporus.

Die von Ziegler (1888 u. 1889) verfochtene und durch die Parenchymellatheorie gestützte Ansicht, wonach die Invagination in der Embryologie häufig einen Prozess von sekundärem Charakter darstellt (so z. B. bei der Bildung des Sclerotoms bei *Amphioxus*) wird wohl schwerlich auf alle Fälle von Entwicklung durch Invagination ausgedehnt werden können. In dem einen Fall kann die Anlage eines Organs durch Invagination einen sekundären, in anderen Fällen einen primären Charakter tragen. Alles hängt hier von der Natur und dem Ursprung des in der Entwicklung begriffenen Organs ab.

Der von Cholodkowsky²¹⁾ unternommene Versuch die Frage zu zergliedern und für die eine Gruppe der *Bilateralia* (*Enterocoelia*) die eine Art der Anlage des sekundären Mesoderms, für die andere Gruppe (*Genitocoelia*) — die andere Art für typisch anzusehen, erscheint auf den ersten Blick nicht unbegründet. In der Tat ist die enterocöle Art der Entstehung des Cöloms am deutlichsten bei den *Echinodermata*, *Chordata* (*Acrania*, *Vertebrata*) und die Bildung der Perikardialhöhle bei den *Tunicata*) und bei jener Gruppe von oligomeren Würmern ausgesprochen, für welche ich die Bezeichnung *Triarticulata*²²⁾ vorgeschlagen habe, worauf sie Mastermann später *Trimetamera* (*Brachiopoda*, *Chaetognatha*, *Enteropneusta*, *Pterobranchia*) benannte, und zu welcher man wahrscheinlich auch die *Phoronida* und *Bryozoa* rechnen muss. Nach den Untersuchungen von Lebedinsky²³⁾

21) Cholodkowsky, N. Contributions à la théorie du mésoderme etc. et de la métamérie. Congr. Internat. de Zool. à Moscou 1892.

22) Schimkewitsch, W. Sur les relations génétiques des Métazoaires. Congrès Internat. de Zool. à Moscou, 1892 (1893). Zuerst wurde dieser Name von mir (1891) für die *Brachiopoda* und *Chaetognatha* vorgeschlagen, worauf auch auf die Verwandtschaft dieser Gruppe mit den übrigen aufgezählten Gruppen, darunter auch mit den *Phoronida* hingewiesen wurde.

23) Lebedinsky, J. Die Embryonalentwicklung der *Pedicellina echinata* Sars. Biol. Centralbl., 25. Bd., 1905.

stellen die *Endoprocta* nicht nur typische *Coelomata* dar, wie ich dies bereits im Jahre 1892 vermutet hatte, sondern auch typische *Triarticulata*, indem das sekundäre Mesoderm bei ihnen in Gestalt von drei Paaren cölomialer Segmente angelegt wird. Die Ähnlichkeit zwischen den *Endoprocta* und den *Ectoprocta* ist so groß, dass man dieselben wohl kaum voneinander trennen kann, wie Hatschek dies getan hat. Die Ähnlichkeit zwischen den *Triarticulata* und den *Chordata* zeigt sich in der Anlage des Kopfganglions durch Invagination, wobei sowohl die Ganglienzellen als auch die Zellen der Neuroglia aus dieser Ursache innerhalb des Ganglions gelagert sind, während die fibrilläre Substanz an der Peripherie zu liegen kommt. Eine derartige Anordnung ist bei den *Enteropneusta* und ebenso auch bei den *Phoronida* deutlich ausgesprochen, bei denen das Kopfganglion nach Schultz (1903 u. 1905) bei der Regeneration ebenfalls durch Invagination neugebildet wird.

Ebenso kann man auch bei der Entwicklung des Kopfganglions bei der Knospung der *Phylactolaemata* die Invagination als erwiesen betrachten (Säfftigen, 1888; Braem, 1890), während die Entwicklung durch Invagination nach mündlichen Mitteilungen von Dawydoff auch bei der Anlage des Kopfganglions der *Brachiopoda* (unbestimmte Larve) beobachtet wird. Alle diese Erscheinungen sprechen dafür, dass die *Triarticulata* in der Tat eine natürliche Gruppe darstellen, welche in genetischem Zusammenhang mit den *Chordata* steht, ebenso wie auch mit den Vorfahren der *Echinodermata*. Es muss jedoch bemerkt werden, dass unter diesen Formen der enterocöle Ursprung des sekundären Mesoderms nur für die *Brachiopoda*, die *Chaetognatha* und für die *Enteropneusta* zweifellos nachgewiesen ist. Andererseits liegen Hinweise auf einen enterocölen Ursprung des sekundären Mesoderms bei solchen Formen vor, welche wir zu den typischen *Genitocoelia* rechnen müssten. So liegen Angaben von Erlanger (1895) über den enterocölen Ursprung des Cöloms und der Gonaden bei den *Tardigrada* und von Salensky (1906) über den enterocölen Ursprung des Mesoderms bei den *Echiuridae* vor. Ich lasse die Versuche beiseite, welche dahin unternommen wurden, die Differenzierung der inneren Blätter bei den Insekten auf die gleiche Entwicklungsweise zurückzuführen (Kowalevsky u. a. m.), indem die Frage über den Ursprung der inneren Blätter bei den Insekten in gegenwärtiger Zeit sich außerordentlich kompliziert und verwickelt gestaltet hat, ebenso auch die Angaben von Erlanger über die Entwicklung des Mesoderms bei *Paludina*, welche nicht bestätigt worden sind. Ebenso zweifle ich daran, dass die eigenartigen Beziehungen der mesodermalen Segmente, welche ich für *Thelyphonus* beschrieben habe, auf einen enterocölen Ursprung des Mesoderms hinweisen, wie dies

Salensky²⁴⁾ vermutet. Bei dieser Form sind die Cölomsegmente des Cephalothorax ursprünglich an der dorsalen Seite, d. h. nach der mit Dotter angefüllten späteren Darmhöhle zu. offen, und schließen sich später infolge des Umbiegens des äußeren Randes des einschichtigen, die Segmentwand bildenden Plättchens, nach unten. Im Abdomen von *Thelyphonus* sind die Cölomsegmente ab origine zweischichtig und geschlossen wie bei allen metameren Cölomaten. Die erwähnten Beziehungen erkläre ich mir dadurch, dass bei den Arachniden das gesamte Mesoderm in der Anlage der Extremitäten eindringt und deren innere Oberfläche auskleidet. Das Wachstum eines Mesodermsegments geht zu langsam vor sich, während seine Ausdehnung, infolge des erwähnten Eindringens in die Höhle der Extremität, eine sehr beträchtliche ist. Aus diesem Grunde hat die Anlage nicht Zeit, zweischichtig zu werden, sondern sie bleibt einschichtig und geht nicht durch Verdoppelung der Zellschicht mit nachfolgendem Auseinandertreten, sondern durch Umbiegen des äußeren Randes des einschichtigen Plättchens in die geschlossene Blase über. Mit einem Wort, der erwähnte Zustand der mesodermalen Segmente ist eine sekundäre Erscheinung und fällt dem Zeitpunkt seiner Entwicklung nach nicht mit dem Moment der Entwicklung des Mesoderms zusammen, sondern gehört einer späteren Periode an.

Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, dass die enterocöle Entwicklungsweise des Mesoderms bei den typischen *Genitocoelia* deutliche Spuren hinterlassen hat. Stellt man die Frage, welche von den beiden Arten der Anlage eines Organs als die primäre angesehen werden muss, so besteht die einzige Möglichkeit, auf diese Frage eine Antwort zu erhalten, in der Vergleichung mit tieferstehenden Formen.

Kennen wir nun unter den *Radiata* solche Formen, welche eine Tendenz zur Absonderung peripherer Bezirke der Gastralhöhle aufweisen? Solcher Formen kennen wir eine ganze Reihe.

Kennen wir unter den *Radiata* solche Formen, bei welchen massive Stränge mit den Wandungen der Gastralhöhle in Verbindung stehen? Solche Formen kennen wir nicht.

Für die Vergleichung der enterocölen Entwicklungsweise des Mesoderms steht uns ein reiches morphologisches Material zur Verfügung; für die Vergleichung der Entwicklung des Mesoderms durch von den Blastoporuslippen ausgehende Anschwellungen dagegen gibt uns die Morphologie der *Radiata* kein solches Material.

Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, dass bereits bei den radiären Ahnen der *Bilateria*, und zwar bei unserer hypo-

24) Salensky, W. Morphogenetische Studien an Würmern Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg, VIII. Sér., vol. XIX, Nr. 11, 1907.

thetischen *Tetraneurula*, diese peripheren Bezirke der Gastralhöhle schon von der Zentralthöhle abgetrennt waren und bereits die Bedeutung von Genitalhöhlen erlangt hatten.

Ob wir nun die Genitalanlage als ein von den primären embryonalen Blättern selbständiges Gebilde betrachten (eine Auffassung, welche jedoch in einigem Widerspruch mit der Genitocöltheorie steht, wie sie von E. Meyer gedeutet wird) oder nicht — erscheint von unserem Gesichtspunkt aus betrachtet als ganz belanglos. Sicher ist nur, dass bei dem radiären Ahnen der *Bilateralia* die Genitalzellen wie bei den *Scyphozoa* im Entoderm heranreiften, nicht aber im Ektoderm, wie dies bei den *Hydrozoa* der Fall ist.

Von einem solchen Gesichtspunkte aus betrachtet, verliert die ganze Frage über die frühzeitige Differenzierung der Genitalzellen ihren unmittelbaren Zusammenhang mit der Genitocöltheorie. Die Absonderung selbst der Genitalhöhlen erfolgte bei den radiären Vorfahren der *Bilateralia* wahrscheinlich durch Wucherung der inneren Ränder der entodermalen Mesodermscheidewände in horizontaler Richtung, um so mehr als die mesenterialen Scheidewände (wie z. B. im Fuße von *Lucernaria*, Fig. 1, und die Mesenterialfäden der Actinien, welchen eine spezifische verdauende Funktion zukommt) nicht selten auch noch bei den gegenwärtig lebenden Formen eine Tendenz zur Ausbreitung in horizontaler Richtung an den Tag legen. Unsere *Tetraneurula* war demnach wahrscheinlich eine vierstrahlige, scyphostomenartige Form, bei welcher sich die mesenterialen Kammern, in Folge von Wucherung der inneren Bänder der mesenterialen Scheidewände, in Gestalt von Genitalhöhlen differenziert haben. Die von diesen Rändern gebildete Oberfläche ergab die Wandungen des Mitteldarms (mesenteron), die Schlundröhre dagegen — den Vorderdarm (stomodaeum), während die Afteröffnung mit dem durch Einstülpung ihrer Ränder entstandenen Enddarm (proctodaeum) Neubildungen darstellen²⁵). Die Konzentration des Nervensystems dokumentierte sich bei *Tetraneurula* durch die Bildung eines Schlundringes und vier von demselben ausgehender Stämme, welche wahrscheinlich an der Basis der mesenterialen Scheidewände, d. h. interrädial verliefen.

(Fortsetzung folgt.)

25) Die von Danielssen (1888) beschriebenen Formen *Fenja* und *Aegir*, welche angeblich ein ektodermales Darmrohr mit Afteröffnung und gesonderte Genitalhöhlen (resp. Mesenterialkammern) besaßen, haben sich, wie dies auch schon von Schulze (1889) vermutet worden war, als abgerissene Teile von Actinien aus der Gatt. *Halcampoides* herausgestellt (Appelhof, 1897).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Schimkewitsch Wladimir

Artikel/Article: [Über die Beziehungen zwischen den Bilateralia und den Radiata. 129-144](#)