

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXVIII.

1. März 1908.

№ 5.

Inhalt: Schimkewitsch, Über die Beziehungen zwischen den *Bilateria* und den *Radiata* (Fortsetzung). — Reichensperger, Über Leuchten von Schlangensterne. — Mangold, Über das Leuchten und Klettern der Schlangensterne.

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

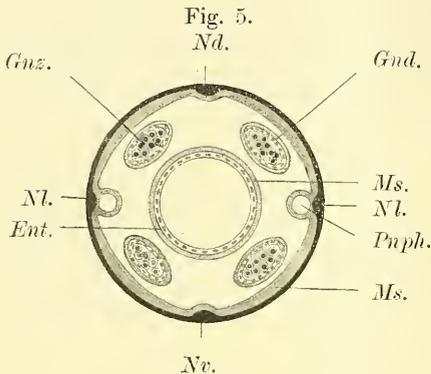
(Vorläufige Mitteilung.)

Von M. Schimkewitsch.

(Fortsetzung.)

Als eine logische Folgerung des oben Gesagten erscheint die Annahme, dass die Protonephridien und die Metanephridien der *Bilateria* Organe von verschiedener morphologischer Bedeutung darstellen. Die Metanephridien lassen sich am naturgemähesten mit jenen Poren vergleichen, welche bei dem radiären Vorfahren der *Bilateria* zum Ausführen der Genitalprodukte dienten und eine Differenzierung der den Actinien eigentümlichen Poren darstellten. In dieser Hinsicht verdienen die Rüsselpore und die Kragepore der *Enteropneusta* sowie die ihnen entsprechenden Organe der *Pterobranchia*, ebenso auch die Rückenpore d. h. die Anlage des Steinkanals, bei den Larven der *Echinodermata* ganz besondere Beachtung. Eine Vergleichung dieses letzteren Organs mit den Metanephridien war schon vor langer Zeit unternommen worden (Hartog, 1887; Schimkewitsch, 1889). Vor ebenso langer Zeit (1889) habe ich auf die Übereinstimmung der sogen. Poren der *Enteropneusta* mit den Metanephridien hingewiesen. Die Beobachtungen von Davydoff über die Regeneration der Kopfform bei *Balanoglossus*, wobei das Mesoderm, auf dessen Kosten der Wimpertrichter ge-

bildet wird, und das Ektoderm, aus welchem der ausführende Teil des Organs gebildet wird²⁶), sowie diejenigen von Schepotieff (1905 und 1907) über die *Pterobranchia*, wobei er Solenocyten in den Halsporen von *Cephalodiscus* beschrieben hat, sprechen zugunsten einer solchen Homologisierung. Dazu kommt noch, dass eine Paarigkeit der Rüsselpore mehreren gegenwärtig lebenden *Enteropneusta* und *Pterobranchia* eigentümlich ist und auch Angaben über die Paarigkeit der Rückenpore der Echinodermenlarven vorliegen (Brooks, 1891; Field, 1891). Ebenso werden auch bei den Echinodermenlarven Anlagen beschrieben, welche jedoch verschiedenen Metameren der linken Körperseite angehören (Seeliger, 1892; Mc-Bride, 1894; Bury, 1895).



Übergangsform mit primärer Leibeshöhle zwischen *Tetaneurula* und einer nematodenartigen bilateralen Form, im Querschnitt.

- Nd. = dorsaler Nervenstamm;
 Nl. = lateraler Nervenstamm;
 Nr. = ventrale Nervenstämme;
 Gnz. = Gonaden;
 Pnph. = Protonephridien;
 Ent. = Entoderm;
 Ms. = primäres Mesoderm (Mesenchym).

Von meinem Gesichtspunkte aus betrachtet repräsentieren die Metanephridien in Gestalt von sehr kurzen Kanälen oder selbst Poren eine ältere und ursprünglichere Form, als die Metanephridien in Gestalt eines längeren Kanals, und diese letztere Form der Metanephridien ist meiner Ansicht nach aus ersterer in der Weise entstanden, dass das Mesoderm begonnen hatte, nicht nur an der Bildung des Trichters, sondern auch an dem Aufbau des Kanals selbst Anteil zu nehmen. Zu dem gleichen Typus gehören wahrscheinlich auch die Genitalporen der Nemertinen und in diesen Poren hat man schon längst den Prototypus der Metanephridien der höheren Würmer erblickt.

Was nun die Protonephridien betrifft, so konnten dieselben selbständig bei den *Platodes* und den *Protozoelia* entstehen. Bei letzteren steht ihre Entwicklung im Zusammenhang mit der Bildung der primären Leibeshöhle (Schizocöl oder Protocöl), welche durch Resorption in dem primären Mesoderm entstanden ist und sich bei den *Nemertini* und den *Coelomata* in Gestalt des Blutgefäßsystems

²⁶) Davydoff, C. Sur le développement du nephridium de la trompe chez les *Enteropneustes*. Zool. Anz., XXXI, 1907.

erhalten hat²⁷⁾. Die primäre Leibeshöhle konnte bei *Tetraneurula* parallel mit der Entwicklung ihres Mesoderms noch vor der Differenzierung der Genitalhöhlen auftreten, und mein Gesichtspunkt gibt von vornherein noch keine Lösung für die Frage, ob die Protonephridien oder die Metanephridien ältere Organe darstellen.

Obgleich uns Angaben über einen ausschließlich ektodermalen Ursprung einiger Formen von Metanephridien, wie z. B. der Kopfnieren bei den Molluskenlarven²⁸⁾ vorliegen, so wird man doch annehmen müssen, dass die typischen Metanephridien im allgemeinen, auch diejenigen der Mollusken, nicht ausschließlich mesodermalen Ursprungs sind. Zugunsten dieser Auffassung in bezug auf die Mollusken sprechen auch die eingehenden Beobachtungen von Wierzejsky an *Physa fontinalis*²⁹⁾.

Ist die Ansicht von Jägerskiöld (1901) berechtigt, welcher die exkretorischen Organe der Nematoden als eine Modifikation von Hautdrüsen betrachtet, so stellen diese Organe eine Bildung sui generis dar, die mit den Protonephridien überhaupt nicht verglichen werden kann. Bezüglich der Protonephridien der *Platodes* liegen uns nur Vermutungen vor, dieselben seien ektodermalen Ursprungs. Wenn dies auch in der Tat der Fall wäre, so würde dadurch nur darauf hingewiesen werden, dass diese Organe bei den Vorfahren der Plattwürmer auf andere Weise entstanden sind, als bei der *Tetraneurula*.

27) Lebedinsky (loc. cit. 1897) hält die Nemertinen für echte *Coelomata*, ebenso hat Salensky noch früher eine Höhle im Mesoderm des Pilidium beschrieben, welche er als Cölom bezeichnet (Salensky, W. Bau und Metamorphose des Pilidium. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd., 1886, S. 505, Taf. XIX, Fig. 20). Allein ein echtes Endothel findet sich nur in der Rüsselscheide, welche daher auch die Bezeichnung als Rhynchocölom erhalten hat. Es ist wohl möglich, dass die von Salensky und Lebedinsky beschriebenen Höhlen ein Protocöl darstellen. Um diese Frage beantworten zu können, ist es notwendig, die Beziehungen zwischen diesen embryonalen Höhlen einerseits und den Gonaden und dem Blutgefäßsystem andererseits aufzuklären. Was den Rüssel und die Rüsselscheide der Nemertinen betrifft, so drängt sich die Frage auf, ob wir nicht den Rüssel mit den Tentakeln der radiären Ahnen, die Rüsselscheide dagegen mit dem ihr entsprechenden Bezirk der Gastralhöhle vergleichen können. Die Herabsetzung der Zahl der Tentakeln bis auf einen z. B. ist dem von Mereschkovsky (1877) beschriebenen und späterhin von J. Wagner (1888) näher untersuchten *Monobrachium* eigentümlich. Allein man wird auch nicht vergessen dürfen, dass die Tentakeln von *Tetraneurula* natürlich radiär angeordnet lagen, während der Nemertinenrüssel im dorsalen Interadius liegt. Dieser Widerspruch lässt sich jedoch leicht beseitigen, wenn man zulässt, dass die mediane Lage des Rüssels wahrscheinlich das Resultat einer Verlagerung oder Verschmelzung der ab origine paarigen Anlage ist, wie dies bezüglich der meisten unpaaren Organe der *Bilateria* angenommen werden kann.

28) Meisenheimer. Entwicklung von *Limax maximus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd., 1898.

29) Wierzejsky, A. Embryologie von *Physa fontinalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 72. Bd., 1905.

Ein weiterer Fortschritt in der Entwicklung der *Tetraneurula* bestand demnach in dem Auftreten des primären Mesoderms (Mesenchym), in der Bildung einer primären Höhle im Mesoderm und in der Bildung von Protonephridien, wobei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass diese letzteren, in Abhängigkeit von der Tendenz zur Erlangung der zweistrahligten Symmetrie nicht in Gestalt von vier, sondern in Gestalt von zwei Gefäßen entstanden sind (Fig. 5). Hierauf erfolgte auch die Verschmelzung beider Mesenterialkammern, resp. der Genitalhöhlen einer jeden Seite zu einer Höhle, sowie die Reduktion der primären Höhle auf das Blutgefäßsystem (Fig. 6).

Dieses war der Übergang der *Tetraneurula* zur zweistrahligten Symmetrie, worauf dieselbe nach erfolgter Differenzierung der Unterschiede im Bau der ventralen und der dorsalen Körperseite und zwar wohl vor allem in bezug auf die Anordnung des Nervensystems, zur biserialen Symmetrie übergegangen ist.

Die Frage über die Beziehungen zwischen den Proto- und den Metanephridien ist übrigens noch so wenig ausgearbeitet, und so unklar, dass wir einstweilen natürlich keinerlei hierauf bezügliche Angaben als vollständig erwiesen betrachten können. Wenn es gelingen würde, in durchaus einwandfreier Art nachzuweisen, dass bei den Würmern ein genetischer Zusammenhang zwischen den Proto- und Metanephridien besteht, so müsste die ganze Stellung der Frage selbst abgeändert werden. In Anbetracht der von Salensky (1907) bei *Echiurus* und *Polygordius* entdeckten Verhältnisse erscheint ein solcher Zusammenhang sehr wahrscheinlich.

Angenommen, die metamer angeordneten Metanephridien der *Annelida* wären nicht aus Genitalporen, sondern aus den wiederholt angeordneten Protonephridien der Würmer mit primärer Leibeshöhle entstanden, wobei diese Protonephridien in Verbindung mit der sekundären (resp. Genital-)Höhle getreten sind (vgl. Goodrich, 1895). In diesem Falle müssen wir *Dinophilus* nicht als eine Form betrachten, bei welcher die Segmentalröhrchen ihren Zusammenhang mit dem Cölom verloren haben, sondern als eine Form, bei welcher die Segmentalröhrchen noch nicht in Verbindung mit dem Cölom getreten sind. Den ausschließlich geschlechtliche Funktion des Cöloms bei *Dinophilus* würde nicht ein sekundärer, sondern ein primärer Charakter zukommen.

Allein in diesem Falle würde die Frage über das Metanephridium der *Triarticulata* und deren Nachkommen, der *Echinodermata* und der *Chordata*, eine ganz andere Fassung erhalten müssen. Die Mehrzahl dieser Gruppen (mit Ausnahme der *Actinotroche*) besitzt weder im Larvenstadium noch im embryonalen Zustande Protonephridien.

Wir könnten deshalb für die Metanephridien dieser Formen dennoch diejenige Bedeutung aufrecht erhalten, welche wir ihnen zugeschrieben haben, d. h. dieselben als differenzierte Genitalporen auffassen. Die Metanephridien dieser Formen müssen dann als Organe angesehen werden, welche einen anderen Ursprung besitzen, als die Metanephridien der übrigen Würmer und der Mollusken und welche nur durch Konvergenz einige mit diesen letzteren gemeinsame Züge (z. B. die Solenocyten) erworben haben; jedenfalls müssen wir dieselben aber als ältere und mehr primäre Organe auffassen als die Metanephridien der übrigen Würmer und der Mollusken.

Innerhin wird man vermuten können, dass an der Bildung der Metanephridien auch bei diesen letzten beiden Gruppen die primären Genitalgänge ebenfalls Anteil gehabt haben. Diese Gänge bestanden wahrscheinlich aus zwei Abschnitten, einem ektodermalen mit einem mesodermalen, oder dem Trichter, und waren bei den gegliederten Formen metamer angeordnet. Späterhin haben die Trichter ihren Zusammenhang mit dem ektodermalen Abschnitte eingebüßt und haben sich mit den ebenfalls metamer angeordneten protonephridialen Kanälchen in Verbindung gesetzt. Die Metanephridien dieser Gruppen haben demnach, wenn man die Anteilnahme der Protonephridien an ihrer Bildung für erwiesen erachtet, drei Stadien der Entwicklung durchgemacht: das Stadium der Genitalporen, in welchem sie bei den Nemertinen angetroffen wurden, das Stadium eines kurzen ekto-mesodermalen Kanales, in welcher Form wir dieselben bei den *Triarticulata* antreffen und endlich das Stadium eines komplizierten gewundenen Kanales, welcher aus dem Trichter des primären Metanephridiums einerseits und andererseits vielleicht aus dem ausführenden Teil des Protonephridialkanälchens zusammengesetzt ist, in welcher Form wir die Metanephridien bei den Anneliden antreffen.

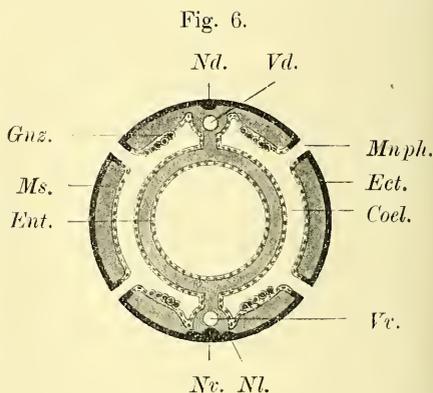
Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet repräsentiert *Dinophilus* eine Form, bei welcher das hintere oder sechste, durch die Eileiter vertretene Paar von Genitalporen in seiner ursprünglichen Form erhalten geblieben ist, das fünfte Paar mit dem entsprechenden Protonephridienpaar in Verbindung getreten ist und die Samenleiter gebildet hat, die vier vordersten Paare aber verschwunden sind, während die ihnen entsprechenden Protonephridien in keine Verbindung mit dem Cölom getreten sind.

Allein eine solche Auffassung lässt sich nur auf niedere Anneliden, wie *Dinophilus*, anwenden. Das Fehlen einer Verbindung zwischen den Metanephridien und dem Cölom bei den echten Anneliden (Hodrich, 1901; Fage, 1906) fasst Salensky (1907)

ganz richtig als eine sekundäre Erscheinung auf. Im allgemeinen gesprochen, sind uns ganz sichere Fälle einer Absonderung der Trichter von den ihnen entsprechenden Metanephridien bekannt, wie z. B. bei den Hirudineen; ebenso sind Fälle bekannt, wo die Metanephridialtrichter nach ihrer Abtrennung mit Organen anderen Ursprungs in Verbindung getreten sind, wie z. B. bei den Amphibien. Die Nephridialtrichter der *Anura* münden in die Nierenvenen (Nusbaum, 1887; Bles, 1898).

Wie bereits oben hervorgehoben wurde, ist die Frage, ob die Genitalzellen einem bestimmten Keimblatt angehören, oder aber eine unabhängige und durchaus selbständige Anlage (das Genitoderm) darstellen, für die in Rede stehende Hypothese völlig belanglos. Allein in der eigentlichen Entstehung der Genitalanlage sind gewisse Eigentümlichkeiten enthalten, welche meinen Gesichtspunkt indirekt bestätigen. Ich habe hier den Prozess der Differenzierung

Querschnitt durch eine hypothetische Übergangsform nach erfolgter Bildung des Cöloms und des Blutgefäßsystems. Die Gonaden der rechten und linken Hälfte sind zur Bildung des Cöloms miteinander verschmolzen, doch sind noch zwei Paare von Metanephridien erhalten geblieben. *Nd.* = dorsaler Nervenstamm; *Nv.* = ventraler Nervenstamm; *Nl.* = lateraler Nervenstamm; *Vd.* = dorsales Blutgefäß; *Vv.* = ventrales Blutgefäß; *Mnph.* = Metanephridien; *Coel.* = Cölom; *Gnz.* = Genitalzellen; *Ect.* = Ektoderm; *Ent.* = Entoderm; *Ms.* = primäres Mesoderm (Mesenchym).



der Genitalzellen bei den *Chaetognatha* nach den klassischen Untersuchungen von Bütschli (1873) und Hertwig (1880), den *Copepoda*, nach den Untersuchungen von Pedaschenko³⁰⁾ und mir³¹⁾, ferner bei *Chironimus* nach Balbiani³²⁾ im Auge. Bei *Sagitta* werden vier Genitalzellen differenziert. Allerdings liegen die von denselben gebildeten zwei männlichen und zwei weiblichen Gonaden in zwei verschiedenen Metameren, doch entstehen diese vier Zellen durch die Teilung von zwei Zellen in der Längsrichtung (in bezug auf die Längsachse des Tierkörpers). Man wird daher annehmen müssen,

30) Pedaschenko, D. Die embryonale Entwicklung und die Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg. t. XXVI, livr. 4, 1899.

31) Schimkewitsch, W. Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61. Bd., 1896.

32) Balbiani, E. Contrib. à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes. Rec. Suisse de Zoologie. t. 2, 1895.

dass die definitive Anordnung der Gonaden in zwei verschiedenen Metameren durch Anpassung der Gonaden an zwei verschiedene Paare von Metanephridien hervorgerufen worden ist, welche ihnen als Ausführgänge dienen, während die ursprüngliche Anordnung der Genitalanlage eine vierstrahlige war, wie sie denn auch bei einer anderen, den *Chaetognatha* verwandten Gruppe, und zwar bei den *Brachiopoda* (Fig. 7) beobachtet wird. Bei den *Copepoda* gelangen vier Genitalzellen zur Differenzierung, doch verschmelzen zwei derselben mit den beiden anderen, und zwar ist der Prozess der Verschmelzung wahrscheinlich gleichbedeutend mit dem Phagozytoseprozess. Bei den Männchen verbleibt vermutlich das männliche, bei den Weibchen dagegen das weibliche Paar erhalten.

Bei *Chironomus* endlich differenzieren sich zwei Häufchen von Genitalzellen, von denen ein jedes aus vier Zellen besteht, worauf wahrscheinlich ein ähnliches paarweises Verschmelzen stattfindet, wie wir es bei den *Copepoda* gesehen haben; infolge dieses Verschmelzens finden sich späterhin in einem jeden Häufchen nur zwei Zellen. Für mich unterliegt es keinem Zweifel, dass die Differenzierung der Genitalzellen in der Vierzahl oder einem Vielfachen derselben durchaus keine Zufälligkeit darstellt, sondern in innigem Zusammenhang steht mit dem vierstrahligen Bauplan der Vorfahren der *Bilateria*.

Die Differenzierung selbst der Genitalanlage in Gestalt einer geringen Anzahl von Zellen kann als ein Übergang zur teloblastischen Entwicklung angesehen werden (Schimkewitsch, 1896), welche, wie auch jede andere teloblastische Entwicklung, durch die Verminderung der Zahl von Zellen, aus denen der Keim aufgebaut wird, bedingt ist; der Umstand jedoch, dass wir ein Vielfaches der Vierzahl an den Zellen der Genitalanlage sehen, ist eine primäre Erscheinung.

Es ist wohl möglich, dass mit der Erwerbung der vierstrahligen Symmetrie eine jede Zelle der Genitalanlage sich in vier Zellen teilte, von denen eine jede nach der betreffenden Paramere wanderte.

Lässt man jedoch zu, dass die vierstrahligen Formen den Ausgangspunkt für alle Metazoen, sowohl die bilateral symmetrischen wie auch die sechsstrahligen gebildet haben, so wird man einen deutlichen Hinweis auf eine vierstrahlige Anlage der Gonaden sogar bei den *Volvocineae* sehen können, bei denen die Zahl der Parthenogonidien gewöhnlich acht beträgt³³).

33) Es besteht ein gewisser, mir bis jetzt noch nicht ganz klarer Zusammenhang zwischen der vierfachen Anlage der Genitalzellen und der Teilung der Genitalzelle bei der Reduktion in vier Teile, und folglich auch der Bildung der Vierergruppen im Kern während des Reduktionsprozesses.

Versteht man unter Schizogonie die Bildung von Zellen, welche nicht für die Konjugation oder Kopulation bestimmt sind, so kann man bei den *Metazoa* der Schizogonie die Bildung der somatischen Zellen gleichstellen, welche mit der Fur-

Pedaschenko sieht in der Differenzierung zweier Paare von Genitalzellen bei den *Copepoda*, von denen zwei zugrunde gehen, die Offenbarung eines Hermaphroditismus in statu nascendi.

Wenn sich in der Tat bei den *Copepoda* beide Paare von Genitalzellen weiter entwickeln würden, so müsste dies schließlich zum Hermaphroditismus führen, wie bei *Sagitta*, wo zwei Zellen die Ovarien abgeben, die beiden anderen dagegen die Hoden.

Diese Auffassung widerspricht in keiner Weise dem von mir vertretenen Gesichtspunkte.

Der Hermaphroditismus hat da, wo er aus getrennten Geschlechtern entsteht, stets eine Differenzierung der ursprünglich gleichartigen Genitalanlage in zwei Teile, einen männlichen und einen weiblichen, zur Ursache. Dies tritt mit besonderer Deutlichkeit bei den *Vertebrata* zutage, von *Myxine* (Schreiner, 1904) und den *Anamnia* (*Teleostei*, *Amphibia*) angefangen bis zu den Säugetieren (Seymonowicz und Kopsch, 1896) und speziell bis zum Menschen (Garré, 1892; Simon, 1903).

Der Hermaphroditismus von *Sagitta*, wie auch der rudimentäre Hermaphroditismus bei den *Copepoda* und bei *Chironomus*, haben offenbar denselben Ursprung.

Der anfänglich gleichartige vierfache Keim differenziert sich zu einer männlichen und einer weiblichen Hälfte. Dass aber der Hermaphroditismus bei den *Crustacea*, und im Speziellen bei den *Cirripedia*, eine sekundäre Erwerbung ist, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Die Getrenntheit der Geschlechter hat, wenn sie eine primäre Erscheinung darstellt, eine Verwandlung der ganzen Genitalanlage in männliche oder weibliche Elemente zur Ursache; ist dieselbe jedoch sekundärer Natur, wie z. B. bei den *Platodes* (den *Microstomidae* unter den *Turbellaria*, *Bilharzia haematobia* unter den *Trematodes*, *Dioicocestus* unter den *Cestodes*), so entsteht sie durch Unterdrückung des einen Teiles der Genitalanlage (und zwar des männlichen Teiles bei den Weibchen oder des weiblichen Teiles bei den Männchen)³⁴.

chung des Eies beginnt. Versteht man unter Sporogonie die Bildung von Zellen, welche für die Konjugation oder Kopulation bestimmt sind, so können wir der Sporogonie bei den *Metazoa* nur die Reduktionsvermehrung der Genitalzellen gleichstellen. Die somatischen Zellen sind nicht zur Kopulation fähig, die durch Reduktionsteilung gebildeten Zellen dagegen sind zu einer solchen befähigt. Wie bei der Schizogonie die Kernvermehrung der somatischen Zellen auch ohne Karyokinese vor sich gehen kann, gehen auch die Reduktionsteilungen stets karyokinetisch vor sich, gleich der Kernvermehrung bei der Sporogonie der Protozoën.

Der Lebenszyklus der *Metazoa* stellt demnach eine Aufeinanderfolge der beiden gleichen Formen dar, wie auch die Vermehrung der Protozoën (vgl. Hartmann, Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904).

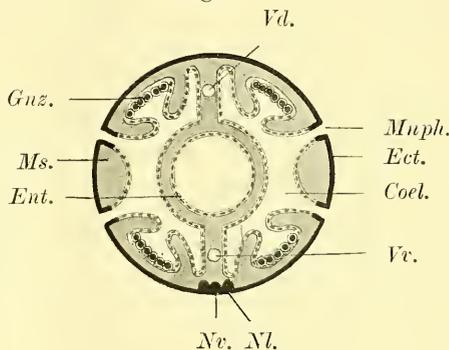
34) Schimkewitsch, W. Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit. Biol. Centralbl., Bd. XXVI, Nr. 2—4, 1906.

Hat sich nun die vierfache Anordnung der Gonaden bei den *Brachiopoda* deutlich erhalten, so lässt sich indirekt nachweisen, dass auch die andere Gruppe von Würmern, welche die deutlichsten Spuren einer vierfachen Symmetrie behalten hat, und zwar die *Nematodes*, wahrscheinlich ebenfalls vier Gonaden besessen hat. Die Weibchen der *Nematodes* besitzen zwei Gonaden, die Männchen dagegen meist nur eine, allein bei *Mermis*³⁵⁾ und einigen freilebenden Nematoden ist auch die männliche Gonade paarig. Ferner können wir aus zahlreichen Anomalien der Gonaden der Nematoden und speziell von *Ascaris*, auf folgendes schließen: erstens, dass die gegenwärtige Zahl der Gonaden bei den Weibchen eine reduzierte ist (hierfür sprechen die Fälle, wo Weibchen von *Ascaris* eine größere Anzahl von Gonaden besitzen); zweitens, dass diese Reduktion auch noch weiter gehen kann (Fälle von Auffinden nur einer Gonade

Fig. 7.

Querschnitt durch einen brachiopodenartigen Vorfahren der *Coelomata* mit vier Gonaden und Metanephridien.

- Vd. = dorsales Blutgefäß;
 Vv. = ventrales Blutgefäß;
 Nv. = ventraler Nervenstamm;
 Nl. = lateraler Nervenstamm;
 Mnph. = Metanephridien;
 Coel. = Cöloim;
 Gnz. = Genitalzellen;
 Ect. = Ektoderm;
 Ent. = Entoderm;
 Ms. = primäres Mesoderm (Mesenchym).



bei Weibchen von *Ascaris*). Ein Fall des Vorhandenseins von drei Gonaden bei einem *Ascaris*-Weibchen wurde von Bals beschrieben, Fälle von nur einer Gonade — durch Schewiakoff und Harms³⁶⁾.

Angaben über eine Gabelung des Uterus bei den Nematoden finden sich bei Schneider³⁷⁾. Bei den einen Formen teilt sich der Uterus in zwei Äste, von denen ein jeder sich zu einem Eileiter und Ovarium fortsetzt, bei anderen dagegen endet der eine dieser Uterusäste blind; wiederum bei anderen Formen teilt sich der Uterus in vier Äste (*Physoloptera abbreviata*, *Ascaris rubicunda* und

35) Rauther, M. Beitr. zur Kenntnis von *Mermis albicans*. Zool. Jahrb., Anat. Abt., 33. Bd., 1906.

36) Bals, H. Über einen abnormen Geschlechtsapparat von *Ascaris lumbricoides*. Zool. Anz., 30. Bd., Nr. 15, 1906. — Schewiakoff, W. Ein abnorm gebauter weiblicher Geschlechtsapparat von *Ascaris lumbricoides*. Centrabl. f. Bakter., Bd. 15. — Harms, W. Abnormalitäten des Genitalapparates bei Ascariden. Zool. Anz., 30. Bd., Nr. 15, 1906.

37) Schneider, A. Monographie der Nematoden. S. 255—256, 1866.

A. quadroaxularis), doch sind auch Formen mit fünf Ästen gefunden worden (*Filaria labiata*).

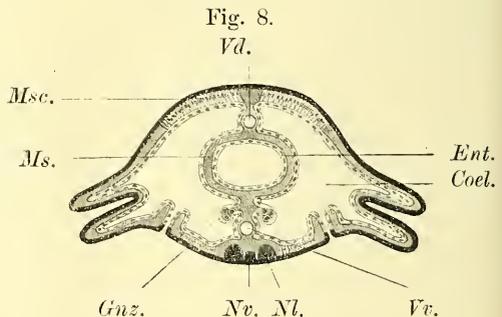
Selbstverständlich können alle diese Eigentümlichkeiten durch eine einfache Vermehrung der Zahl der Organe infolge von Teilung der ursprünglichen Anlage erklärt werden, wobei man dann bei den Nematoden als Ausgangspunkt nur eine einzige Gonade wird annehmen müssen, um so mehr als auch die ursprüngliche Genitalanlage der Nematoden offenbar unpaar gewesen ist (Nedkoff, 1897; Martini, 1906).

Die unpaare Beschaffenheit der Genitalhöhle ist jedoch vom Gesichtspunkte der Genitocöltheorie aus betrachtet, überhaupt eine schwer zu erklärende Erscheinung, und man wird, von diesem Gesichtspunkte ausgehend, in der Vermehrung der Gonadenzahl bei den Nematoden eine atavistische Erscheinung erblicken können.

Ferner muss noch eine Seite dieser Frage hervorgehoben werden, und zwar die Unvereinbarkeit meines Gesichtspunktes mit der An-

Querschnitt durch einen Polychäten.

- Vd. = dorsales Blutgefäß;
 Vr. = ventrales Blutgefäß;
 Nr. = ventraler Nervenstamm;
 Nl. = lateraler Nervenstamm;
 Coel. = Cölon;
 Gnz. = Genitalzellen;
 Msc. = Längsmuskeln;
 Ent. = Entoderm;
 Ms. = primäres Mesoderm (Mesenchym).



erkennung des primären Charakters des spaltförmigen Blastoporus, welcher sich bei der angeblich typischen Entwicklungsweise in den Mund und den After verwandeln soll.

Die Auffassung, welche sich durch die Hypothesen von Sedgwick und Masterman ausgezeichnet erklären lässt, wurde in letzter Zeit von Woltereck auf Grund seiner Beobachtungen über *Polygordius*³⁸⁾ von neuem aufgenommen, allein dieselbe ist mit den Hypothesen von Lang und Meyer unvereinbar: wollen wir die *Nemertini* und die *Annelida* von den Turbellarien ableiten, so konnte die Afteröffnung der Nemertinen und Anneliden natürlich nicht durch Abtrennung aus der Mundöffnung der Turbellarien entstehen. Es wird wohl diejenige Auffassung der Wahrheit am nächsten kommen, wonach der Blastoporus überhaupt keinen Überrest des Urmundes darstellt, welcher der Mundöffnung der *Radiata* entspricht, und dies um so mehr, als sogar bei diesen letzteren (vgl. die *Cnidaria* und

38) Woltereck. Wurm-, kopf-, Wurm- und Trochophora. Zool. Anz., 28. Bd., Nr. 8, 9, 1904.

Porifera) das weitere Schicksal des Blastoporus durchaus nicht immer das gleiche ist. Der Blastoporus stellt den Ort dar, wo die Invagination des Entoderms erfolgte, eine Invagination, welche nach Metschnikoff die unipolare Imigration und nichts anderes darstellte. Für die typische Form der Entwicklung wird man die völlige Obliteration des Blastoporus halten müssen, während die Anpassung des Blastoporus an die Funktionen des Mundes oder der Afteröffnung, oder beide zusammen — spätere Veränderungen darstellen, welche durch die allgemeine, auf eine Verkürzung der Entwicklung gerichtete Tendenz hervorgerufen werden.

Ebenso entsteht z. B. das Riechgrübchen von *Amphioxus* an derselben Stelle, wo sich auch der vordere Neuroporus befindet, was denn auch die Vermutung hervorrief, dasselbe stelle eine Differenzierung dieses Neuroporus dar, während dies in Wirklichkeit ganz voneinander unabhängige Bildungen sind. Eine ähnliche Erscheinung des Zusammenfallens des Entwicklungsortes hat auch in bezug auf den Blastoporus stattgefunden.

Tabelle für die genetischen Beziehungen der *Bilateralia*.

Endformen		<i>Arthropoda</i>		<i>Chordata</i>	<i>Ichthyodermata</i>	
<i>Coelomata</i> mit segmentiertem Cölom	—	<i>Annelida</i>	—	<i>Triarticulata</i>	—	
<i>Coelomata</i> mit unsegmentiertem Cölom	—	—	—	? <i>Sipunculida</i>	? <i>Mollusca</i>	
Zwischenformen	—	<i>Nemertini</i>	? <i>Nematomorpha</i>	—	—	
Formen ohne Leibeshöhle oder mit primärer Leibeshöhle	<i>Platodes</i>	—	<i>Nematodes</i> ? <i>Kinorhyncha</i> ? <i>Trochelmintes</i>	—	—	
Radiäre Stadien	<i>Ctenophora</i>	<i>Tetraneurula</i>				
Typische <i>Radiata</i>	<i>Scyphozoa</i>					

Die genetischen Beziehungen der *Bilateralia*.

Die vorstehende Tabelle gibt die genetischen Beziehungen der *Bilateralia* in der Weise wieder, wie ich mir dieselben vorstelle. Die *Platodes* stellen nichtadaptive Endformen dar, welche von ctenophorenartigen Organismen abstammen, während die übrigen

Bilateralia (von den Mollusken abgesehen) von der oben charakterisierten *Tetranneurula* herzuleiten sind.

Es ist wohl möglich, dass kein einziger der Nachkommen dieser Form ein Stadium ohne Leibeshöhle durchgemacht hat, und dass die primäre Leibeshöhle bereits bei der *Tetranneurula* vorhanden war.

Jedenfalls gehörten die nächsten Nachkommen der *Tetranneurula* Formen mit primärer Leibeshöhle (*Protocoelia*) an, und die Beantwortung der Frage über die neotemische Abstammung einiger Formen unter ihnen (*Rotatoria*) in diesem oder jenem Sinne kann wohl Einzelheiten unserer Tabelle abändern, nicht aber das allgemeine Schema unserer Betrachtungen beeinträchtigen. Die *Nemertini* und die *Nematomorpha* betrachte ich als Übergangsformen. Bei den Nemertinen ist das Protocöl auf die Stufe eines Blutgefäßsystems reduziert, bei den *Nematomorpha* dagegen besitzt es noch den Charakter von primären Höhlen. Übrigens kann die primäre Höhle auch bei einigen typischen *Coelomata* erhalten bleiben, ohne dabei den Charakter eines Blutgefäßsystems anzunehmen, wie z. B. bei *Dinophilus* nach meinen Beobachtungen und bei den parasitischen *Copepoda* nach Peda-schenko.

Bei den Nemertinen hat sich die Tendenz zur Metamerie oder, richtiger gesagt, zur Wiederholung, in der Metamerie oder Wiederholung der Gonaden ausgedrückt, d. h. in dem Zerfall der ursprünglichen Höhle der rechten und linken Gonade in zwei Reihen paariger Gonaden, bei den *Nematomorpha* hingegen in der wiederholten Anordnung der Genitalzellen in den ungeteilten Gonaden; doch nähern sich diese letzteren durch die Mächtigkeit, welche sie erreicht haben, bereits der Anordnung eines wahren Cöloms.

Aus dem soeben Gesagten darf aber durchaus nicht auf eine Verwandtschaft zwischen den *Nemertini* und den *Nematomorpha* geschlossen werden. Im Gegenteil gehören diese beiden Gruppen, obgleich sie in meiner Tabelle auf einer Horizontalreihe und auch dies nur annähernd stehen, doch verschiedenen Vertikalreihen an, wobei noch zu bemerken ist, dass auch die Unterbringung derselben auf einer Horizontalreihe, von mir nur als provisorisch betrachtet wird.

Bis jetzt ist uns die morphologische Bedeutung des sogen. Blutgefäßsystems der Sipunculiden noch nicht bekannt. Sollte dasselbe ein Überrest der Cölomhöhle der vorderen Metamere sein, so werden sich die Sipunculiden wahrscheinlich als reduzierte *Triarticulata*³⁹⁾ herausstellen; wenn es sich aber wirklich um ein

39) Gerould, J., beschreibt, wie auf dem Stadium der Trochophore die ventrale Nervenanlage und die Mesodermstreifen von *Phascolosoma gouldii* eine Teilung in vier Bezirke aufweisen (The Development of *Phascolosoma*. Arch. de Zoologie Expér., 4. sér., t. 2, 1904 und Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 32. Bd., 1, 1906); allein diese Eigentümlichkeit kommt nur dieser Art zu, und es ist nicht klar, inwiefern

Blutgefäßsystem handelt, d. h. um einen Überrest der primären Höhle, so wird man die Sipunculiden für *Coelomata* mit nicht segmentiertem Cölom ansehen müssen. In letzterem Falle drängen sich die Fragen auf: erstens inwiefern die *Nematomorpha* den *Sipunculida* nahe stehen und zweitens inwiefern die *Sipunculida* den *Mollusca* genähert werden können, welche ebenfalls als nicht-segmentierte *Coelomata* angesehen werden können und von unserem Gesichtspunkte aus betrachtet mit den *Sipunculida* in eine Horizontalreihe gestellt werden müssen. Leider widersprechen sich die Ansichten der Autoren über die genetischen Beziehungen der *Mollusca* zu sehr, als dass man hierüber mit einer auch nur annähernden Dosis von Wahrscheinlichkeit sprechen könnte. Während die einen Autoren die Mollusken für Nachkommen von metameren Formen in der Art der *Annelida* (Pelseneer, 1900) halten oder wenigstens von Formen mit Neigung zur Metamerisierung, in der Art der *Nematomorpha* (Thiele, 1902), leiten andere Forscher dieselben von trochophorenartigen Vorfahren ab, endlich aber lassen eine ganze Reihe von Forschern die Mollusken von den *Platodes* abstammen.

Jedenfalls werden wir die beiden Paare von Nervenstämmen bei den *Placophora* dabei als das Ergebnis einer Zweiteilung des ursprünglich einzigen Paares ansehen müssen, welches den Seitenstämmen der *Tetraneurula* entspricht. Wir müssen jedoch bemerken, dass bei der Entwicklung von *Chiton* (Kowalevsky, 1893) beide Paare von Nervenstämmen als vollständig selbständige Verdickungen angelegt werden, aus welchem Grunde ich schon längst den Vorschlag gemacht habe, die Mollusken als *Tetranaura* zu bezeichnen⁴⁰).

In Anbetracht dieses letzteren Umstandes ist auch eine andere Stellung der Frage zulässig: Wäre es nicht möglich, dass die Mollusken einen selbständigen Ast vorstellen, welcher von vierstrahligen Ahnen ausgeht, deren Nervenstämme jedoch eine andere Anordnung aufwiesen, und zwar nicht nach den Interradien, sondern nach den Radien, so dass jene vier Stämme, welche bei den übrigen *Bilateralia* ein Paar seitlicher Stämme, einen dorsalen und einen ventralen Stamm ergaben, bei den Mollusken zwei Paar seitlicher Stämme entstehen ließen?

Ich habe hierbei nur die logische Möglichkeit einer solchen Stellung der Frage im Auge, während mir bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse eine Annäherung der Mollusken an unsegmentierte *Coelomata* dennoch am meisten Wahrscheinlichkeit zu bieten scheint, indem es schwer fällt, in der Organisation und Ent-

diese Bezirke in der Tat wahre Metameren darstellen. Es ist von besonderem Interesse, dass nach den noch nicht veröffentlichten Beobachtungen von Selensky die sogen. Blutgefäße der Sipunculiden mit einem echten Cölothel ausgekleidet sind.

40) Schimkewitsch, W. Versuch einer Klassifikation des Tierreiches. Biol. Centrabl., 11. Bd., 1891.

wickelung der Mollusken, abgesehen von der charakteristischen Furchungsweise und der Anlage des Entoderms in Gestalt von vier Zellen, Spuren einer vierstrahligen Anordnung der Organe zu finden.

Obgleich die Mollusken auch in einer der mittleren Horizontalreihen der Tabelle bleiben, so stellen sie doch offenbar Endformen dar.

Bezüglich der Abstammung der Arthropoden habe ich an anderer Stelle⁴¹⁾ die Vermutung ausgesprochen, dass, während die typischen *Tracheata* von vielgliedrigen oder polymeren Formen von Würmern abstammen, die *Crustacea* und *Arachnida* ihren Ursprung von Formen mit geringer Gliederzahl, wie *Dinophilus* oder von mesomeren Formen genommen haben.

Was die *Echinodermata* betrifft, so fasse ich dieselben in meinem oben erwähnten Aufsatz des Jahres 1892 (3) als Formen auf, deren vorderes Paar von Segmenten (Hydrocöl) wahrscheinlich zwei Paaren von Segmenten bei den übrigen *Triarticulata* entspricht. In neuester Zeit ist auch E. Meyer⁴²⁾ auf Grund der Befunde einer ganzen Reihe von Autoren (Seeliger, 1892; Bury, 1895; Mac-Bride, 1893, 1896, 1903) zu demselben Schlusse gekommen, welchen er jedoch anders formuliert, indem er nämlich annimmt, dass die Verfahren der *Echinodermata* drei Paare von Cölomhöhlen besessen haben, d. h. typische dreigliederte Formen darstellen (vgl. Delage, 1903; Mastermann, 1902), wobei er aber dieser Gliederung eine andere Bedeutung beilegt. Ich vermute nur, dass man vielleicht nicht das bilaterale System der Würmer, sondern das radiäre System der *Tetraneurula* für die Ausgangsform des Nervensystems der *Echinodermata* wird ansehen müssen. Der Ösophagealring der *Tetraneurula* ist in den adoralen Ring der *Echinodermata* übergegangen, während die fünf radiären Stämme aus den vier Stämmen der *Tetraneurula* entweder durch Spaltung eines im Bivium liegenden Stammes, oder aber durch Festlegung einer anomalen, mit fünf statt vier Stämmen versehenen Form entstehen konnte. Auf die gleiche Weise sind wahrscheinlich die mit mehr als fünf Armen versehenen Arten der Gattung *Solaster* entstanden. Diese Frage ist so wichtig, dass sie eine besondere Besprechung verdient, indem seit dem Erscheinen meines oben erwähnten Aufsatzes unsere Vorstellungen über die Organisation der *Echinodermata* vielfach bedeutende Abänderungen erfahren haben. Wenn ich die *Echinodermata* in dieselbe Vertikalspalte mit den *Triarticulata* gestellt

41) Schimkewitsch, W. Zur Frage über die Abstammung der Crustaceen. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg, t. XXX, 1900. Vgl. auch meine Arbeit über die Entwicklung von *Thelyphonus* (loc. cit. 1906).

42) Meyer, E. Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulakralen Wassergefäßsystems der Echinodermen etc. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat., 21. Bd., 1905.

habe, so geschah dies nicht aus dem Grunde, dass ich dieselben für direkte Nachkommen der jetzt lebenden *Triarticulata* halte, sondern weil sie wahrscheinlich ebenfalls einen dreigliedrigen Ahnen mit deutlich ausgesprochenem radiären Bau zur Ausgangsform gehabt haben. Man braucht die Wurzeln dieses Typus nicht unter den polymeren höheren Würmern zu suchen, wenn man nur die *Triarticulata* für Formen von primärem Charakter und nicht für solche ansieht, welche durch Reduktion aus polymeren Formen entstanden sind.

Es wäre vielleicht richtiger, für die *Echinodermata* eine spezielle Vertikalspalte einzuführen, doch halte ich es einstweilen für besser, die Tabelle, deren problematischer Charakter für jedermann ersichtlich ist, nicht komplizierter zu gestalten.

Über die Abstammung der Chordata.

Die Frage über die Abstammung der *Chordata* oder der *Notoneura*, wie ich sie zu benennen vorschlug (1891), ist von mir in verschiedenen Aufsätzen und Notizen behandelt worden, welche ich größtenteils leider nur in russischer Sprache veröffentlicht habe⁴³). Einige Auszüge daraus wurden von Spengel in dessen großer Monographie der Enteropneusten angeführt.

Ein Teil der von mir damals ausgesprochenen Vermutungen kann in Anbetracht der im Laufe von 20 Jahren bekannt gewordenen neuen Beobachtungen nicht mehr aufrecht gehalten werden, allein ein großer Teil der damals von mir aufgestellten Sätze bleibt auch heute noch bestehen, während der grundlegende Gedanke über die Abstammung der *Chordata* von den *Triarticulata* durch weitere Gliederung der hinteren Metamere noch weiter ausgebildet worden ist.

Unter möglichster Vermeidung von Wiederholungen von bereits früher ausgesprochenem möchte ich an dieser Stelle einige neue Gesichtspunkte in bezug auf diese strittige und verwickelte Frage aussprechen.

Vor allem möchte ich auf einen Punkt im Baue der *Triarticulata* hinweisen, und zwar auf einige Spuren ihrer äußerst niedrigen Organisation.

Zu solchen Zügen rechne ich vor allem das Vorhandensein eines mächtig entwickelten Nervengeflechts unter dem gesamten

43) Schimkewitsch, W. Beobachtungen über die Fauna des Weißen Meeres. *Balanoglossus mereschkovskii* Wagner. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. St. Péterbourg, t. XX, 1889. — Über die Beziehungen der *Enteropneusta* zu den anderen *Metazoa*. (Russisch.) Ibid. 1889. — Über die Beziehungen zwischen den *Acrania* und den *Enteropneusta*. (Russisch.) In Kürze wurden die hauptsächlichsten Sätze über diese Frage in zwei kleinen Aufsätzen niedergelegt: Über *Balanoglossus mereschkovskii* Wagner. Zool. Anz. 1888, Nr. 280. — Über die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. Anat. Anz., V. Jahrg., Nr. 1, 1890.

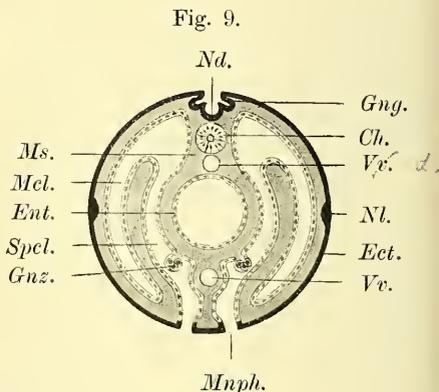
Ektoderm der *Enteropneusta* sowie der *Pterobranchia* und *Phoronida*, worauf ich bereits weiter oben hingewiesen habe (S. 148). Etwas Ähnliches sehen wir auch bei den Nemertinen, allein bei diesen letzteren liegt das Nervengeflecht in der Muskelschicht, und um eine völlige Analogie zu finden, werden wir uns den *Radiata* zuwenden müssen.

Wir haben gesehen (S. 148), dass das Auftreten der Metanephridien in Gestalt von kurzen Kanälchen oder gar von Poren die primäre und älteste Form darstellt. Gerade einen solchen Charakter tragen die Metanephridien bei den *Enteropneusta* und den übrigen *Triarticulata*. Weiter unten werden wir sehen, dass die Abdominalporen der Wirbeltiere als die älteste Form von Nephridialkanälen (Antenephros) angesehen werden können.

Die Kolonienbildung und die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den *Bryozoa* und *Pterobranchia* — eine Eigen-

Querschnitt durch einen hypothetischen Vorfahren der Wirbeltiere mit Metanephridien, welche unmittelbar nach außen münden (Abdominalporen oder Antenephros).

Nd. = dorsaler Nervenstamm; *Nl.* = lateraler Nervenstamm; *Gng.* = Anlagen der Spinalganglien; *Ch.* = Chorda; *Vd.* = dorsales Gefäß (Aorta); *Mcl.* = Myocöl; *Spcl.* = Splanchnocöl; *Mnph.* = Metanephridien (Abdominalporen); *Gnz.* = Genitalzellen; *Ect.* = Ektoderm; *Ent.* = Entoderm; *Ms.* = primäres Mesoderm (Mesenchym).



tümlichkeit, welche auch auf die niedersten *Chordata* übergegangen ist — repräsentiert einen jener an die *Radiata* erinnernden Züge. Es soll hier bemerkt werden, dass in den Kolonien der *Triarticulata*, wie z. B. bei den *Pterobranchia*, die cölomials Kanäle, oder wenigstens Elemente des Cölothels die entodermalen Kanäle ersetzen, welche die Höhlen der einzelnen Individuen bei den Kolonien der *Radiata* miteinander verbinden. Zieht man in Betracht, dass das Cölothel seinem Ursprunge nach abgetrennte Bezirke des Entoderms der *Radiata* darstellt, so wird diese Erscheinung durchaus begreiflich.

Der Versuch von Mac-Bride (1898), den Beweis dafür zu liefern, dass der Embryo von *Amphioxus* auf einem gewissen Stadium einen dreigliedrigen Bau aufweist, und dass die Vermehrung der Metamerenzahl durch Abtrennung derselben von dem vorderen Ende der Segmente des dritten Paares erfolgt, dieser Versuch bedarf einer Nachprüfung, in Anbetracht des Widerspruches mit den

früheren klassischen Untersuchungen von Kowalevsky (1867) und Hatschek (1882). Überhaupt halte ich es jedoch für wahrscheinlicher, dass der vordere unpaare Abschnitt des Cöloms der *Enteropneusta* und der übrigen *Triarticulata*, welcher bei dem Embryo von *Amphioxus* vielleicht durch den unpaaren Kopflappen vertreten ist, nicht ab origine unpaar auftritt, wie dies von Masterman angenommen wird, sondern paarigen Ursprungs ist.

Es ist schwer zu sagen, ob dieser unpaare Bezirk durch Verschmelzung eines Paares von Bezirken (der rechten und linken Seite) entstanden ist, oder durch Verdrängung der Anlage einer Seite durch die Anlage der anderen Seite.

Zugunsten der ersteren Voraussetzung spricht die Paarigkeit der Metanephridialröhrchen dieses unpaaren Segmentes (s. S. 145), wie auch die von Davydoff⁴⁴⁾ angeführten Fälle der anomalen Anlage von zwei (statt einer) Perikardialblasen (durch Abtrennung vom Rüsselcölom) während der Regeneration des Rüssels der *Enteropneusta*. Zugunsten der zweiten Voraussetzung dagegen sprechen die Beobachtungen von Schepotieff⁴⁵⁾ über die Knospung von *Rhabdopleura*, wobei das Rüsselcölom zuerst paarig erscheint, worauf jedoch dessen rechte Hälfte die Perikardialzellen bildet, die linke dagegen das definitive Cölom des Rüssels.

Es ist wohl möglich, dass die Entstehung der Paarigkeit des Rüsselcöloms bei den verschiedenen Vertretern der *Triarticulata* auf verschiedenem Wege vor sich gegangen ist; jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, dass dieses Cölom seinem Ursprung nach paarig war.

Auch die Paarigkeit des vordersten der drei im Körper des hypothetischen Echinodermenlarven vorhandenen Cölomsegmente spricht zugunsten dieser letzteren Anschauung.

Im allgemeinen gesprochen ist die ungeheure Mehrheit aller unpaaren Organe paarigen Ursprungs. Ich brauche hier nur an die unpaaren Scheitelanhänge des Chordatengehirns zu erinnern, mit Einschluss des unpaaren Auges der Ascidienlarven, welches sich nach Froriep⁴⁶⁾ als das Auge der rechten Seite erwiesen hat, ferner an die Anlage des Ambulakralsystems und der Rückenpore der Echinodermenlarven und andere Beispiele von unpaaren Organen.

Dieser Gesichtspunkt lässt sich jedoch nicht auf die Frage über die Entstehung der Chorda anwenden. Diese Frage ist bis jetzt

44) Davydoff, C. Sur la morphologie des formations cardio-péricardiques des *Enteropneustes*. Zool. Anz., 31. Bd., 1907.

45) Schepotieff, A. Über Organisation und Knospung von *Rhabdopleura*. Zool. Anz., 28. Bd., 1905. Auch in russischer Sprache: *Pterobranchia*. St. Petersburg 1907.

46) Froriep, A. Über Herleitung des Wirbeltierauges vom Auge der Ascidienlarve. Anat. Anz., Ergänzungsheft zum 30. Bd., 1906.

unbeantwortet geblieben. Man wird wohl kaum die Vergleichung der Chorda mit dem sogen. Nebendarm, wie wir ihn bei einigen Echinodermen und Würmern sehen, oder mit der Chordascheide der Nemertinen (Hubrecht, 1883) aufrecht halten können.

Masterman⁴⁷⁾ fasst die Chorda ganz richtig als einen differenzierten Fortsatz des Darms auf, allein die von ihm gegebene hypothetische physiologische Erklärung der Entstehung dieses Fortsatzes wird man wohl kaum als beweisend ansehen können. Die von Kemna⁴⁸⁾ entwickelten Erwägungen, wonach die Chorda als ein Stützpunkt für die Befestigung der Muskulatur anzusehen ist, der in Abhängigkeit von dem Übergang zu einer mehr beweglichen Lebensweise entstanden ist, erklären wohl die weitere Entwicklung der Chorda, allein nicht deren Entstehung. Ebenso wird durch diese Betrachtungen auch noch eine andere Frage nicht gelöst, und zwar warum dieses innere Stützskelett aus dem Entoderm und nicht aus dem Mesoderm entstanden ist, wie dies bei den Crustaceen und den Arachnoiden der Fall ist, welche ein Endosternit oder ähnliche Bildungen besitzen, wofür ich den Namen Mesoskelett vorgeschlagen habe (1894).

Bei der Betrachtung dieser Frage wird man vor allem im Auge behalten müssen, dass die Mundöffnung bei den *Enteropneusta* und vielleicht auch bei allen *Triarticulata* eine Verlagerung erfahren hat (vgl. Willey⁴⁹⁾). Bei den gemeinsamen Vorfahren der *Triarticulata* und *Echinodermata* lag diese Öffnung wahrscheinlich in der ersten Metamere. Unter anderem hat Weldon⁵⁰⁾ eine *Tornaria* von den Bahama-Inseln beschrieben, bei welcher der Kopflappen, d. h. die erste Metamere, tentakelartige Anhänge trägt. Es ist wohl möglich, dass diese ursprüngliche Mundöffnung von Tentakeln umgeben war, welche bei den jetzt lebenden Formen verschwunden sind oder durch die tentakelförmigen Anhänge der zweiten Metamere ersetzt werden⁵¹⁾.

Wir haben nunmehr die Frage aufzuwerfen, wie diese Verlagerung der Mundöffnung vor sich gegangen ist?

47) Masterman, A. On the Origin of the Vertebrate Notochord and Pharyngeal Clefts. Rep. 58. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1899.

48) Kemna, A. L'origine de la corde dorsale. Ann. Soc. Zool. et Malacol. Belgique. XXXIV. 1904.

49) Willey. *Enteropneusta* of the South-Pacific etc. Zool. Results. Willey. Cambridge. T. 26—32. 1899.

50) Weldon. Preliminary Note on a *Balanoglossus* larva from the Bahamas. Proc. R. Soc. London. vol. XLII. p. 146—150.

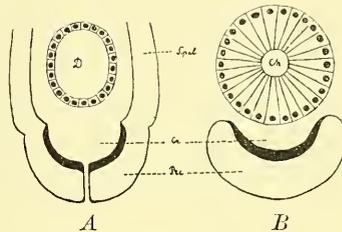
51) Nach Schepotieff besitzt *Cephalodiscus* mehrere (und zwar sechs) Armpaare, welche Tentakel tragen. Wäre es jedoch nicht richtiger gewesen, diese mehrere Paare von Armen als Homologa von Tentakeln mit fiederartig angeordneten sekundären Verzweigungen anzusehen, während die echten Arme, resp. das Lophophor, bei *Cephalodiscus* offenbar an das zweite Segment angewachsen sind und mit demselben ein Ganzes bilden.

Man wird annehmen können, dass die Chorda einen Überrest der ursprünglichen Speiseröhre darstellt, und dass die Mundöffnung, welche sich in der ersten Metamere befand, obliterierte, während anstatt ihrer, vielleicht durch Differenzierung der Kiemenspalten, eine neue, in der zweiten Metamere liegende Mundöffnung entstand.

Allerdings existiert die von Kowalevsky bei den Entero-
 pneusten an der Spitze des Rüssels liegende Öffnung nicht; nichts-
 destoweniger hat Davydoff⁵²⁾ Fälle von Anomalien beschrieben,
 wo die Chorda mit ihrem distalen Ende nach außen mündet. Zu-
 gunsten obiger Annahme spricht indirekt auch die Entwicklung
 der Chorda bei der Knospung von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus*
 nach den Beobachtungen von Schepotieff. Die ektodermale An-
 lage des Schlundes wächst von der Bauchseite der Knospe herein
 und legt sich an die Anlage des Darmes. Aus dem vor dem
 Schlunde liegenden Teil des primären Darmes entsteht die Chorda,

Fig. 10.

Schema der anatomischen Verhältnisse des
 Herzens im Querschnitt: *A* = bei einem Em-
 bryo der *Anamnia* (mit Erhaltung des Mesen-
 teriums); *B* = bei den *Enteropneusta* und
Pterobranchia. *Spl.* = Splanchnocöl; *Cr.* =
 Herzhöhle; *Pre.* = Perikardialhöhle; *D.* =
 Darm; *Ch.* = Chorda (Darmblindsack).



aus dem hinter dem Schlunde liegenden Teil dagegen — der eigent-
 liche Darm.

Eine hiermit auffallend übereinstimmende Erscheinung kann
 man nach E. Schultz bei *Phoronis* in einigen besonderen Fällen
 der Regeneration des Schlundes beobachten. Bisweilen regeneriert
 der Schlund bei *Phoronis* auf Kosten des Ektoderms nicht apikal,
 sondern in einer gewissen Entfernung vom Hinterende und in
 diesem Falle degeneriert der gesamte Abschnitt des Darmes, welcher
 vor der Schlundanlage liegt und demnach der Chordaanlage der
Pterobranchia entspricht⁵³⁾ (vgl. die Erwägungen von Willey be-
 züglich der Actinotrocha von *Phoronis sabatieri*, loc. cit. 1899).

52) Davydoff, C. Über die Regeneration der Eichel bei den Entero-
 pneusten. Zool. Anz., 25. Bd., 1902.

53) Nach Schepotieff wird der Darm in der Knospe von *Cephalodiscus*
 wie bei den Bryozoen aus dem Ektoderm angelegt, bei *Rhabdopleura* hingegen aus
 zerstreut liegenden Zellen des peritonealen Epithels. Allein diese paarige Anhäufung
 (Fig. 21, Taf. XI) liegt im Cöloin, zu beiden Seiten des Mesenteriums, während der
 Darm des erwachsenen Tieres natürlich zwischen den beiden Blättern des Mesen-
 teriums eingeschlossen liegt. Das Eindringen der Zellen dieser paarigen Anlage in
 die intermesenteriale Höhle wird von Schepotieff nicht beschrieben. Es ist wohl

Sind die Beobachtungen von Davydoff bezüglich des Perikardiums der *Enteropneusta* richtig, so sind die Beziehungen des Herzens zum Darne bei den *Enteropneusta* und *Pterobranchia* einerseits und den typischen Chordaten, namentlich bei den Embryonen der *Anamnia* (Fig. 10) und der *Copelata* (nach Salensky, 1902) andererseits, auffallend übereinstimmend. In beiden Fällen stellt das Herz eine Höhle dar, welche von unten her durch das Perikardium und den Darmkanal resp. die Rüsselchorda begrenzt wird⁵⁴).

Allein wir müssen noch ein wichtiges, ausschließlich den *Pterobranchia* und *Enteropneusta* zukommendes Unterscheidungsmerkmal hervorheben; bei diesen Formen liegt das Herz vor der funktionierenden Mundöffnung, bei den typischen Chordaten dagegen hinter derselben; akzeptieren wir jedoch die oben dargelegte Hypothese, wonach der Mund der *Triarticulata* sich früher an dem distalen Ende der Chorda befand, so würde auch dieser Unterschied aufgehoben werden.

Ungeachtet aller dieser Argumente glaube ich dennoch, dass wir bei den *Triarticulata* eher eine Verlagerung der Mundöffnung als die Ersetzung einer Öffnung durch eine andere zulassen können.

Einen Hinweis auf den Prozess der Verlagerung des Mundes nach hinten finden wir bei den *Enteropneusta*, wenn auch nur in indirekter Form. Bei denselben ist die Rückenseite der vorderen Körperpartie zweifellos stark in der Längsrichtung ausgewachsen.

Der Hinweis auf eine solche Wucherung besteht darin, dass das Rumpfcölom zwei Fortsätze in das Kragensegment abgibt, welche sich längs der dorsalen Seite des Cöloms des Kragens zu beiden Seiten des Rückengefäßes (perihämale Höhlen der Autoren) erstrecken. Diese Wucherung fand ihren Ausdruck auch in der Bildung eines vom Kragen nach dem Rüssel gerichteten blinden Darmfortsatzes, d. h. der Chorda.

Offenbar haben die Organe der Dorsalseite bei den *Enteropneusta* und *Pterobranchia* eine gewisse Verlagerung nach vorne erlitten und diese Erscheinung konnte von einer Verlagerung der Organe der Ventralseite und speziell der Mundöffnung nach hinten begleitet sein. Was die Lage betrifft, welche das Herz hierbei einnimmt,

möglich, dass diese paarige, im Cölom liegende Anhäufung gar nicht die Anlage des Darms darstellt, welcher in der Knospe von *Rhabdopleura* wahrscheinlich in der gleichen Weise gebildet wird, wie bei *Cephalodiscus* und den *Bryozoa*, d. h. auf Kosten des Ektoderms.

54) Dieses Schema widerspricht dem von mir schon im Jahre 1886 ausgesprochenen Satze in keiner Weise, wonach das Herz der *Bilateria*, darunter auch dasjenige der *Chordata*, zwischen den beiden Blättern des Mesenteriums liegt, vorausgesetzt, dass wir die Wandung des Herzens auf den erwähnten Schemata für zwei auseinandergetretene Blätter des Mesenteriums ansehen.

so erinnert dieselbe außerordentlich an die Lage des Herzens bei den Embryonen der Vertebraten bei der sogen. Omphalocephalie.

Hat sich die Anlage des Herzens anfänglich durch das Zusammenrücken der beiden Perikardialsäcke auf der Ventralseite des Darmes gebildet, wie Davydoff dies annimmt, so konnte ein solches Zusammenrücken sowohl hinter der Mundöffnung (normalerweise) als auch vor derselben (bei anormaler Verlagerung der Mundöffnung nach hinten) von statten gehen.

Ein anschauliches Beispiel einer analogen Verlagerung eines Organes, hervorgerufen durch die gleiche Ursache, d. h. durch Verlagerung der Mundöffnung, bietet uns der Schließmuskel der Cirripeden. Natürlich ist derselbe dem Schließmuskel der übrigen Entomostraken (mit Ausnahme der *Cyprinidae*) homolog; allein bei den übrigen Entomostraken liegt dieser Muskel unterhalb des Darmes, bei den Cirripeden dagegen oberhalb desselben, mit Ausnahme der Gattung *Ibla*, wo er nach Darwin ebenfalls über dem Darne liegt⁵⁵).

Um die Verlagerung des Herzens bei den *Enteropneusta* und den *Pterobranchia* zu erklären, braucht man daher nicht den Ersatz einer Mundöffnung durch eine andere voranzusetzen, indem diese Verlagerung sich auch bei einer einfachen Verschiebung der Mundöffnung erklären lässt.

Jedenfalls ist die omphalocephale Lage des Herzens eine für die *Enteropneusta* und *Pterobranchia* ganz ausnahmsweise Erscheinung und kam bei den Vorfahren der Chordaten niemals vor. Möglicherweise ist dieselbe, wie auch viele andere Merkmale, durch Fixierung eines Falles von Anomalie entstanden.

Man wird demnach annehmen können, dass bei den ältesten Vorfahren der *Triarticulata* die Mundöffnung sich am Vorderende in der ersten Metamere befand; späterhin wurde sie nach hinten verlagert, und der dabei entstandene vordere blinde präorale Vorsprung des Darmes ergab dann die Chorda, welche der stark entwickelten ersten Metamere als Stütze diente. Bei den *Pterobranchia*, welche man, gegen Schepotieff, durchaus nicht als primäre, sondern als degenerierte Formen betrachten muss, begann infolge ihrer sitzenden Lebensweise eine Annäherung der Mundöffnung und der Afteröffnung auf der Dorsalseite, was zu einer allmählichen Reduktion der ersten Metamere, bei den *Bryozoa* und den *Phoronida*

55) Wegen der embryologischen Erklärung dieser Erscheinung siehe Schimkewitsch, W. Über Bau und Entwicklung des Endosternits der Arachniden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., S. Bd., 1894.

dagegen zu einer Reduktion der Chorda wie überhaupt aller anderen Organe dieser Metamere führte.

Werfen wir nunmehr die Frage auf, welchen Verlauf die Entwicklung der Chorda weiterhin genommen hat, so werden wir offenbar zulassen müssen, dass sich die Entwicklung des Chordagewebes allmählich längs der Dorsalwand des Darmes nach hinten zu verbreitet hat. Diese Tendenz zur Wucherung des Chordagewebes findet sich nach meinen Beobachtungen (1889) bei dem Vertreter der *Enteropneusta* im Weißen Meere (*Saccoglossus mereschkorski*)⁵⁶⁾, bei den *Harrimanidae* (Ritter, 1900), sowie bei den übrigen *Enteropneusta* im jugendlichen Zustande. (Schluss folgt.)

Über Leuchten von Schlangensternen.

Von Dr. Reichensperger (Zoolog. Institut zu Bonn).

Während ich mich im Winter 1906/07 an der zoologischen Station zu Neapel aufhielt, untersuchte ich die histologischen Verhältnisse der leuchtenden Ophiurenformen: *Ophiopsila annulosa* (Sars), *Ophiopsila aranea* Forb., *Amphiura filiformis* (Müll.) und *Amphiura squamata* Sars. Im Laufe des Sommers wurden die Arbeiten in Bonn fortgesetzt. Es ergab sich hierbei in Kürze folgendes:

In den Lateralstacheln von „*Ophiops. annulosa*“ finden sich in großer Zahl eigentümliche, drüsenartige Gebilde. Dieselben liegen im Innern des Stachels, besonders an der Basis, in der Nähe des mittleren unverkalkten Bindegewebsstranges, in welchem der Stachel-längsnerv verläuft. Es sind Zellen von verschiedenartiger Form mit rundlichem, verhältnismäßig großem Kern, welche überaus lange Ausläufer zum Epithel und in dieses hinein senden. Zu jedem Ausläufer gehört anscheinend ein feiner Kanal, der die Kutikula durchbricht. Der Inhalt von Zellen und Ausläufern ist teils schleimig, teils sehr feinkörnig und färbt sich intensiv mittels Thionin und Mucikarmin. — Gleiche Gebilde finden sich etwas kleiner im unverkalkt gebliebenen Gewebe der Wimperstacheln — jedoch niemals im Bereich der Wimperstreifen —, sowie an bestimmten Stellen der Ventralplatten. In den Lateralplatten fanden sich solche Zellen bisher nicht.

Amphiura filiformis besitzt sehr ähnliche, drüsenartige Gebilde in sämtlichen Stacheln und nur in diesen. Ihre Hauptansammlung liegt am Grunde des Stachels. Auch hier werden lange, mit einer kleinen Verdickung endende Ausläufer gebildet, die bis an die Kutikula reichen. Ausführungsöffnungen wurden nicht bemerkt,

56) Diese Form wird von Spengel auf die von ihm 1893 aufgestellte Gattung *Dolichoglossus* bezogen; ich behalte den von mir 1892 gegebenen Gattungsnamen bei.

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. 145-166](#)