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

(Vorläufige Mitteilung.)

Von W. Schimkewitsch.

(Schluss.)

Ich vermute jedoch, dass das Chordagewebe ein viel älteres Erbteil darstellt, als allgemein angenommen wird. Die Ähnlichkeit des Chordagewebes bei den *Pterobranchia* mit dem Gewebe der Kiemerinnen hat ja vielleicht keine genetische Bedeutung und ist rein äußerlich, dafür ist aber die Ähnlichkeit zwischen dem Chordagewebe und dem entodermalen Stützgewebe der *Radiata* in der Tat auffallend groß. Dem Charakter ihrer Zellen nach bietet die Chorda der *Enteropneusta* und *Pterobranchia*, wie auch die Chorda der typischen *Chordata* eine zweifellose Ähnlichkeit mit den entodermalen Stützzellen der *Hydrozoa*, worauf Tichomiroff im Jahre 1887⁵⁷⁾ hingewiesen hat; doch wird man sich wohl kaum mit der etwas verfrühten Verallgemeinerung dieses Autors einverstanden erklären können, wonach alle skeletogenen Bildungen möglicherweise „auf Kosten des Entoderms (resp. des entodermalen Mesoderms)“ entstehen.

Ein ähnliches Gewebe findet sich auch bei den *Scyphozoa*, und zwar werden selbst bei nahestehenden Formen hohle und massive Tentakel nebeneinander angetroffen. So besitzt in der Gruppe *Tesseridae* ein Vertreter (*Depastrella*) hohle Tentakel, ein anderer Vertreter (*Tessera*) dagegen massive Tentakel.

Jedenfalls erscheint es sehr wahrscheinlich, dass eine Anhäufung von entodermalem Stützgewebe bei den radiären Vorfahren der *Triarticulata* an der Basis desjenigen Tentakelkranzes vorhanden war, welcher sich bei der *Tornaria* von den Bahama-Inseln erhalten hat; bei der Bildung des präoralen Darmes resp. der Chorda gab dieses Gewebe, infolge der obenerwähnten Prozesse, denn auch das Material zur Bildung der Chorda ab.

Das Stützgewebe der Hydroiden entwickelt sich auch im Bereich des aboralen Tentakelkranzes, wie seine Entwicklung überhaupt überall möglich ist, wo sich Entoderm findet, und aus diesem Grunde bildete die Entstehung von Chordagewebe in der Wandung des Darms, bei der Wucherung der Chordaanlage nach hinten zu, einen Prozess atavistischen Charakters.

Auf jeden Fall stellt das Chordagewebe ein Erbteil dar, welches von radiären, mit entodermalem Stützgewebe versehenen Vorfahren her stammt, während die Chorda, als morphologisches Ganzes, von

57) Tichomiroff, A. Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. t. L, livr. 2, 1887, p. 65.

dreigliedrigen Vorfahren mit präoralem Darm ererbt wurde. Dieser Gesichtspunkt macht uns zwei Tatsachen in der Entwicklungsgeschichte der Chorda erklärlich.

1. Die Chorda tritt vor dem Zentralnervensystem auf. Diese Tatsache galt als ein typisches Merkmal von Heterochronie: es war schwer anzunehmen, dass die Vorfahren der Chordaten zuerst eine Chorda und darauf erst das Zentralnervensystem erworben hatten. Von meinem Gesichtspunkte aus betrachtet ist dies in der Tat der Fall gewesen. Das entodermale Stützgewebe ist von den Vorfahren der Chordaten schon zu einer Zeit erworben worden, wo ihr Nervensystem sich noch nicht konzentriert hatte.

2. Die Anlage der Chorda wächst bei den *Amniota*, im Gegensatz zu der Anlage des Nervensystems, in Gestalt eines Vorsprungs, welcher eine schmale Höhle enthält und nach der ovalen Seite gerichtet ist, während sie bei den *Anamnia* ebenfalls von hinten nach vorn in Gestalt einer Rinne entspringt und nach ihrer Abtrennung anfänglich einen Kanal enthält. Diese beiden Erscheinungen sind durchaus verständlich, wenn man die Chorda als den Überrest eines hohlen präoralen Darmfortsatzes auffasst.

Ferner erklärt diese Hypothese durchaus den entodermalen Ursprung der Chorda und deren Entwicklung ausschließlich im Gebiet des Rüssels bei den *Enteropneusta* und *Pterobranchia*, diesen am niedrigsten organisierten Chordaten. Bevor ich auf diesen Gesichtspunkt verfallen war, hielt ich die Bedeutung des Rüsselfortsatzes des Darms der *Enteropneusta* als eines Homologon der Chorda für noch unbewiesen, allein gegenwärtig sind diese Zweifel für mich beseitigt. Leider hat sich die Annahme Masterman's bezüglich des Vorhandenseins einer paarigen Chorda bei einigen *Triarticulata* nicht bestätigt und die Organe, welche er für eine paarige Chorda hielt, müssen augenscheinlich vielmehr noch nicht nach außen durchgebrochenen Kiemenspalten gleichgestellt werden (s. unten).

Indem ich über die Abstammung der Chordaten spreche, will ich hier in möglichster Kürze nur folgende Fragen berühren.

1. Die Differenzierung des Nervensystems und der damit verbundenen Sinnesorgane.

2. Die Differenzierung des Darmes und seines respiratorischen Abschnittes.

3. Die Differenzierung der Metanephridien. .

Wir haben bereits oben auf die Tendenz des Kopfganglions der *Triarticulata* zur Invagination hingewiesen, welche bei den *Enteropneusta* am deutlichsten ausgesprochen ist.

Es ist durchaus natürlich, anzunehmen, dass das Nervenrohr der Chordaten den invaginierten dorsalen Stamm der *Tetraneurula* repräsentiert.

Die Frage wird jedoch dadurch verwickelter, dass wir nicht wissen, was aus den lateralen Stämmen der *Tetraneurula* geworden ist.

Sie konnten durch die Ganglienleiste vertreten sein oder in den Bestand des Nervenrohres aufgehen oder den *ramus lateralis nervi vagi* abgeben, wie dies von Hubrecht (1883) angenommen wurde. Endlich konnten sie auch spurlos verschwinden, was mir noch als das Wahrscheinlichste erscheint, um so mehr als diese Stämme bereits bei den *Triarticulata* nicht mehr vorhanden sind.

Der *ramus lateralis* stellt augenscheinlich den *n. collector* einer ganzen Reihe sensibler Äste von Rückenmarksnerven dar; im Bestand des Nervenrohres lässt sich jene Triplizität nicht erkennen, welche wir in dem ventralen Stamm der Würmer erblicken; was jedoch die Ganglienleiste betrifft, hat dieselbe meiner Ansicht nach eine ganz besondere Bedeutung.

Man wird annehmen können, dass die Ganglienleiste infolge von Wucherung desjenigen Teiles der Nervenanlage gebildet wird, welcher die oberen Ränder der Nervenrinne mit dem Ektoderm verbindet.

Bei den *Enteropneusta* bleibt dieser verbindende Abschnitt in Gestalt einiger Brücken bestehen, welche das Nervenrohr des Kragens mit dem Ektoderm verbinden und in ihrem Innern deutliche Kanäle enthalten.

Dieser verbindende Teil der Nervenanlage zerfällt demnach bei den *Enteropneusta* in einzelne, auf der Mittellinie liegende Brücken, bei den *Vertebrata* dagegen wird er metamerisiert und zerfällt in zwei Reihen seitlich von dem Nervenrohr liegender Ganglien.

Gegenwärtig wird man wohl kaum daran zweifeln können, dass die Vorfahren der Wirbeltiere mehrere Paare von Augen besessen haben, von denen das vordere auf die ventrale Fläche des Nervenrohres nach unten verlagerte Paar seine ursprüngliche Paarigkeit beibehalten hat, während die hinteren Paare sich in eine Reihe von unpaaren Gehirnanhängen verwandelt haben.

Beweise für die ursprüngliche Paarigkeit dieser Anhänge haben sich in großer Menge angehäuft.

Vor allem spricht hierfür die Paarigkeit der zu den unpaaren Augen herantretenden Nerven und zwar bei dem Neunauge (Klinkowström, 1893) zu dem vorderen unpaaren Auge, bei *Iguana* (Klinkowström) und bei *Cyclothone* (aus den Knochenfischen) dagegen zu dem hinteren Auge (Gierse, 1904).

Ferner zeugt hierfür die Paarigkeit der Epiphysenanlage bei den Amphibien (Cameron, 1904) und bisweilen auch bei dem Hühnchen, und zwar unter 600 Hühnerembryonen bei zweien (Hill, 1905). Ebenso ist schon oben darauf hingewiesen worden,

dass das unpaare Auge des Ascidienembryos nach Froriep sich als das Auge der rechten Seite erwiesen hat.

Es unterliegt ferner keinem Zweifel, dass das vordere Augenpaar eine Verlagerung erlitten hat, und zwar in Abhängigkeit von dem Umbiegen des vorderen Endes des Nervenrohrs nach der Ventralseite infolge verstärkter Wucherung seiner Dorsalwandung. Allein bei den Knochenfischen, wo in Abhängigkeit von der kompakten Anlage des Nervensystems auch die Augenblasen in Gestalt kompakter Auswüchse entstehen, liegen diese letzteren bedeutend näher zur Dorsalseite. Ursprünglich war jedoch die Lage des vorderen Paares von Augenblasen die gleiche wie bei den Blasen der unpaaren Augen, d. h. auf der Dorsalseite der Nervenanlage. Den Prozess des Umbiegens des vorderen Endes des Nervenrohrs wird man auch dann in Betracht ziehen müssen, wenn man die Beziehung der von dem Vorderende des Gehirns ausgehenden Nerven feststellen will.

So liegt der von verschiedenen Autoren (Pincus, 1895; Sewertzow, 1902; Locy, 1898 und 1905; Allis, 1898) beschriebene, vor dem nervus opticus gelegene und von Sewertzow nervus praeopticus, von Locy dagegen — nervus terminalis benannte Nerv (13. Paar) in Wirklichkeit vor dem Riechnerv und innerviert dazu noch das Epithel des vorderen Teils der Riechsäcke; aus diesem Grunde könnte dieser Nerv, welcher wahrscheinlich einen dorsalen Ast der allervordersten Metamere darstellt, als nervus praeolfactorius bezeichnet werden. Ebenso wird man im Auge behalten müssen, dass sowohl die dorsalen als auch die ventralen Äste der Kopfnerven auf die Ventralseite verlagert sind, und zwar infolge einer starken Entwicklung der Nervensubstanz auf der dorsalen Oberfläche des Gehirns, während die auf dessen Dorsalseite verbliebenen unpaaren Anhänge gerade an demjenigen Teil des Gehirnes sitzen, wo die erwähnte Entwicklung am schwächsten ausgesprochen ist. Umgekehrt gehören die an derjenigen Stelle, wo diese Entwicklung am stärksten ausgesprochen ist, befindlichen Nerven zu den am stärksten verlagerten. Diese Verlagerung ist bei den Augennerven so weit gegangen, dass dieselben sich an der unteren Fläche des Gehirns kreuzten, wobei die Wurzel des linken Auges auf die rechte Seite und diejenige des rechten Auges auf die linke Seite herübertrat. Mit anderen Worten, die erwähnte Verlagerung bildete die Ursache für die Bildung des Chiasmus der Sehnerven.

Die unpaaren Augen der Wirbeltiere sind nach dem blasenförmigen Typus gebaut, wobei die Linse durch die Blasenwand selbst gebildet wird, während die Seitenaugen nach dem becherförmigen Typus gebaut sind, und die vordere Plakode der Epibranchialreihe ihnen als Linse dient.

Bei der Regeneration der Linse der Amphibien auf Kosten des oberen Randes der Regenbogenhaut finden wir aber meiner

Auffassung nach⁵⁸⁾ Hinweise darauf, dass auch das becherförmige Auge einstmals eine ebensolche Linse besessen hat, wie die unpaaren Augen und auch noch nicht die Fähigkeit verloren hat, dieselbe bei atavistischer Regeneration wieder hervorzubringen. Bei der Verlagerung des blasenförmigen Auges musste dessen untere Wandung unvermeidlich auf einen Widerstand von seiten der umgebenden Gewebe stoßen und dieser Widerstand gab wahrscheinlich den ersten Anstoß zu einer Einstülpung der unteren Wand in die obere, d. h. zum Übergang des blasenförmigen Auges in das becherförmige. Bei diesem Übergange musste die ursprüngliche, durch eine Verdickung der Blasenwand gebildete Linse, sich als an dem oberen Rande des Bechers sitzend erweisen, d. h. am Rande der Regenbogenhaut.

Die Richtigkeit aller dieser Erwägungen wird noch durch den Umstand bekräftigt, dass die Tritonlarve, selbst wenn man sie in der Rückenlage (mit dem Bauche nach oben) fixiert, dennoch die Linse an dem oberen Rande der Regenbogenhaut regeneriert (Reinke, 1903). Es weist dies darauf hin, dass die Wirkung der Schwerkraft in dem gegebenen Falle im Gegensatze zu den Voraussetzungen einiger Autoren, gar keinen Einfluss ausübt, und dass das Auftreten einer neuen Linse am oberen Rande der Regenbogenhaut durch innere, tiefer liegende Ursachen bedingt wird: eine solche Ursache bildet denn auch der Atavismus.

Man wird nun folgendes in Betracht ziehen müssen: erstens, dass der Bau der Retina bei den paarigen und bis zu einem gewissen Grade auch bei den unpaaren Augen einigermaßen an den Bau der Ganglien erinnert; zweitens, dass die Fasern der Sehnerven bei den paarigen, wie bei den unpaaren Augen, gleich den sensiblen Wurzeln der Cerebrospinalnerven in zentripetaler Richtung wachsen; drittens, dass die Entwicklung selbst der Ganglienplatte eine Differenzierung des Ausstülpungsprozesses des verbindenden Abschnittes der Nervenanlage darstellt, und dass in gewissen Fällen (Hoffmann, 1894 und 1899) die Entwicklung der Ganglien der Kopfnerven von einer wirklichen Ausstülpung begleitet ist, welche an die Bildung der Augenanlagen erinnert; viertens, dass die Anlagen der paarigen Augen, gleich den Anlagen der Ganglien, späterhin mit der Plakode der Epibranchialreihe in Berührung treten.

Ziehen wir alle diese Umstände in Betracht, so drängt sich uns unwillkürlich ein Vergleich zwischen den Augenanlagen und den Ganglienanlagen auf.

Es liegt auf der Hand, dass der verbindende Teil der Nervenanlage bei dem Ahnen der Wirbeltiere eine Reihe von metameren

58) Schimkewitsch, W. Über den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anz., 21. Bd., 1902. Vgl. Jelgersma. Morph. Jahrb., 35. Bd., 1906.

paarigen Auswüchsen gebildet hat, wobei in die vorderen Paare von diesen Auswüchsen nach der Hypothese von Boveri⁵⁹⁾ auch die lichtempfindlichen Zellen, gleich denen von *Amphioxus*, mit hineingezogen wurden.

Ein Teil der Theorie von Boveri lässt sich nicht mit dem von mir hier entwickelten Gesichtspunkte in Übereinstimmung bringen, und zwar die Anerkennung der Lage der Augenblasen an der Ventralfläche der Gehirnanlage als des primären Zustandes. Boveri stützt sich auf den Umstand, dass die augenähnlichen Organe von *Amphioxus* hauptsächlich auf der Ventralseite konzentriert sind. Allein nach den neueren Untersuchungen von Joseph (1904)⁶⁰⁾ kommt den im vorderen Abschnitte auf der dorsalen Seite des Nervenrohrs von *Amphioxus* liegenden großen Zellen, welche ihrer Lage nach mit der Ganglienplatte der Wirbeltiere verglichen werden, ebenfalls ein lichtempfindlicher Charakter zu. Machen wir uns diesen Gesichtspunkt zu eigen, so werden wir auf eine Vergleichung der von Dogiel (1902) an den Wurzeln der peripheren Nerven von *Amphioxus* beschriebenen großen Zellen mit den Cerebrospinalganglien verzichten müssen; dies um so mehr, als diese Zellen sowohl an den dorsalen wie auch an den ventralen Ästen sitzen und mit mehr Wahrscheinlichkeit für Elemente des sympathischen Systems angesehen werden können. Die Hypothese von Boveri gibt uns keine Erklärung für die Herkunft der unpaaren Augenblasen auf der dorsalen Oberfläche des Nervenrohrs⁶¹⁾.

Es haben demnach nur die vorderen Paare dieser Organe die Bedeutung von Sehorganen gehabt, welche sie denn auch bis zum heutigen Tage beibehalten haben, während die hinteren Paare den Charakter von Ganglien erworben haben.

Über die ursprüngliche Funktion dieser Organe (wahrscheinlich Sinnesorgane) können wir natürlich kein Urteil abgeben, allein es erscheint sehr wahrscheinlich, dass sie früher metamer an der Rückenfläche angeordnete grubchenförmige Sinnesorgane darstellten, welche ihren Charakter und ihre Funktion infolge von Invagination

59) Boveri, Th. Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des *Amphioxus*. Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.

60) Joseph, H. Über eigentümliche Zellstrukturen im Zentralnervensystem von *Amphioxus*. Verh. Anat. Ges., 18. Vers., 1904.

61) Es mag hier auf die auffallende Ähnlichkeit hingewiesen werden, welche zwischen der Form der Augenanlage der vorderen Augen von *Thelyphonus* (Schimkewitsch, loc. cit., Taf. III, Fig. 41 u. 42) und den paarigen Augen der Wirbeltiere hingewiesen werden. Diese Ähnlichkeit lässt sich sehr leicht erklären, wenn wir uns daran erinnern, dass die paarigen Augen der Wirbeltiere, gleich den Augen von *Thelyphonus*, eine Migration durchgemacht haben, wobei die Linsen dieser wie jener Augen eine spätere, erst in der Folge erworbene Bildung darstellen (das Nähere hierüber siehe loc. cit. p. 67).

geändert haben, in die sie bei der Invagination des dorsalen Nervenstammes mit hineingezogen wurden. Von den Sehorganen hat nur das erste Paar allein seinen ursprünglichen paarigen Charakter beibehalten, dafür wurde es aber nach der ventralen Seite des Nervenrohrs hin verlagert.

Es ist noch zu bemerken, dass das Studium des Sehorgans der Salpen Redikorzew ebenfalls zu der Schlussfolgerung veranlasst hat, dass die ursprünglichen Formen dieser Tiere mehrere Augenpaare besessen haben⁶²⁾.

Alles dieses führt mich zu dem Schlusse, dass das Nervenrohr der *Vertebrata* und der Chordaten überhaupt, ungeachtet seines komplizierten Baues, eine Modifikation des medianen dorsalen Stammes der *Teutroneurula* allein, ohne irgendwelche Mitwirkung der lateralen Stämme darstellt.

Eine ganze Reihe von Erwägungen (namentlich aber das Vorhandensein eines präoralen Darmes) spricht dafür, dass der Prozess der Verlagerung der Mundöffnung nach hinten, welcher mit der Wucherung der Dorsalseite des vorderen Embryoabschnittes im Zusammenhang steht, und bei den dreigliedrigen Vorfahren der Wirbeltiere seinen Anfang genommen hat, auch innerhalb der Gruppe der Wirbeltiere selbst fort dauerte, dabei aber bei diesen einen anderen Weg einschlug. Ein derartiger Verlagerungsprozess ist übrigens auch den Arthropoden eigentümlich. Bei diesen letzteren ist dieser Prozess dadurch ausgedrückt, dass die vorderen, einstmals hinter dem Munde liegenden Extremitäten, eine präorale Lage einnehmen und die ihnen entsprechenden Metameren mit dem Kopflappen verschmelzen.

Für gewöhnlich wird angenommen, dass bei den Chordaten der Ersatz einer Mundöffnung durch eine andere, weiter hinten liegende erfolgt ist, und zwar soll die frühere Mundöffnung (prostoma) durch die Hypophyse vertreten sein, während die gegenwärtige Mundöffnung eine Differenzierung einer oder zweier Visceralspalten darstellt. Allein es wurden auch mehrfach Zweifel bezüglich einer solchen Bedeutung der Mundöffnung ausgesprochen. Die erste Anlage der späteren Mundhöhle macht sich bei *Petromyzon* dadurch bemerkbar, dass die Zellen des Ektoderms im Bereich der zukünftigen Mundhöhle höher werden und die ganze Anlage außerordentlich an eine Plakode erinnert.

Ferner geht bei der Entwicklung des Hühnereies unter künstlichen Bedingungen (bei Einführung von Zuckerlösungen in das Eiweiß) eine außerordentliche Wucherung der Anlagen der Sinnes-

62) Redikorzew, W. Über das Sehorgan der Salpen. Morphol. Jahrb., 34. Bd., 1905.

organe, d. h. der Plakoden vor sich, und zwar namentlich der Riechgrube und der Linse, sowie auch der Nervenanlage. Gleichzeitig hiermit erfolgt auch eine Wucherung der Mundbucht⁶³). Auf Grund dieser indirekten Erwägungen habe ich die Vermutung ausgesprochen, die Mundhöhle der Wirbeltiere stelle eine vertiefte Plakode dar. Die bisher bekannt gewordenen Hinweise auf eine Paarigkeit der Mundhöhle (Dohrn, 1881; Julia Platt, 1891) können als ein Beweis dafür ausgelegt werden, dass die Mundplakode durch Verschmelzung zweier Plakoden entstanden ist⁶⁴).

Die für die *Enteropneusta* charakteristische Teilung des Kiemenschnittes in zwei Stockwerke, ein oberes, durch welches das Wasser nach den Kiemensäcken geleitet wird, und ein unteres, welches für den Durchgang der Nahrung nach dem Mitteldarm dient, stellt, wie dies schon längst von Gegenbaur und von Häckel angenommen worden ist, den ersten Schritt zur Trennung dieses Darmabschnittes in den Ösophagus und den Endostiel, resp. die *glandula thyreoidea* dar⁶⁵).

Was nun die Entstehung der Kiemensäcke betrifft, so erblicke ich deren Ausgangs- und zugleich einfachste Form in den zuerst von mir für *Saccoglossus mereschkowskii* sodann von weiteren Autoren für andere *Enteropneusta* beschriebenen Darm-poren, welche die Darmhöhle mit dem äußeren Medium in Verbindung setzen, wie ich dies 1889 nachgewiesen habe.

Diese Poren, welche einfache Öffnungen an der Verwachsungsstelle von Darmwand und Körperwand darstellen und bald in zwei lateralen Reihen, bald in einer einzigen unpaaren Reihe angeordnet liegen, haben die Bezeichnung Darmfortader erhalten und repräsentieren meiner Ansicht nach die einfachste Form von Kiemenspalten. Wahrscheinlich hat der Darm der Wirbeltiervorfahren ursprünglich an seinem vorderen Teil auf beiden Seitenflächen je eine Reihe zur Vergrößerung der Atmungsoberfläche dienender Falten erhalten; späterhin haben sich diese Falten, infolge der Bildung der Poren, in Kiemensäcke verwandelt, wobei durch den Austritt des sauer-

63) Schimkewitsch, W. Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. II, Die Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool., 73. Bd., 1902.

64) Die Entwicklung ektodermaler Derivate, und zwar speziell der Sinnesorgane und der Zähne, in dem entodermalen Teil der Mundhöhle, welche eine Art Rätsel darstellte, ist nach den Untersuchungen von Greil (1906) durchaus verständlich geworden, indem dieser Autor nachgewiesen hat, dass das Ektoderm der Mundhöhle und der Kiemenspalten bei fortschreitender Entwicklung in den Schlund hereinwächst, und dass auf diese Weise das zur Entwicklung der genannten Organe notwendige ektodermale Material geliefert wird.

65) Nach der Ansicht von Livini (1903) stellt die Schilddrüse ein Homologon nicht des gesamten Endostyls, sondern nur eines gewissen Teiles desselben dar, indem sie (bei den Hühnchen und bei *Bufo*) in Gestalt einer massiven Anschwellung eines nur kleinen Teiles der rinnenförmigen Anlage entsteht.

stoffarmen Wassers durch die Poren der Darm von überflüssigem Wasser und dadurch bedingter Verdünnung des Darminhalts befreit wurde.

In neuester Zeit ist die Frage über die Entstehung der Kiemenpalten auf ein anderes Gebiet hinübergetragen wurden, indem sie mit dem Vorhandensein von Kiemenrinnen bei den *Triarticulata* in Verbindung gebracht wird.

Was sind nun diese Kiemenrinnen? Offenbar stellen sie die Fortsetzung jener Furchen dar, welche von der Basis der Arme (*Brachiopoda*, *Rhabdopleura*) zum Munde verlaufen und für die Zufuhr von Wasser mit den darin enthaltenen Nahrungspartikelchen zur Mundöffnung dienen.

Masterman hat die Vermutung ausgesprochen, dass das erste Paar von Kiemenpalten durch die Schließung der Ränder dieser Rinnen entstanden sein konnte, wodurch sich letztere in Röhren verwandelten, welche die Schlundhöhle mit dem äußeren Medium verbanden. Dieser Hypothese steht vor allem die oben erwähnte physiologische Bedeutung der Kiemenrinnen entgegen. Der Wasserstrom in ihnen ist von außen nach innen gerichtet, während in den Kiemenpalten das Wasser von innen nach außen strömt. Man könnte noch eher annehmen, dass sich an dem proximalen Ende der Kiemenrinne durch einen Durchbruch eine Öffnung bildete, durch welche das überschüssige Wasser entfernt wurde und welche das erste Paar von Kiemenpalten bildete. Eine solche Annahme würde wenigstens mit der physiologischen Seite dieser Frage im Einklange stehen. Allein es gibt noch ein anderes Hindernis für die Hypothese von Masterman. *Cephalodiscus* besitzt Kiemenrinnen und Kiemenpalten gleichzeitig und seine Kiemenpalten liegen im Verlauf dieser Rinnen, so dass ein Teil dieser letzteren hinter den Spalten zu liegen kommt, wie dies von Schepotieff (1907) beschrieben wird. Dieser Autor steht übrigens auf dem Standpunkt der Hypothese von Masterman, ohne deren Widerspruch mit den von ihm selbst beschriebenen Tatsachen zu bemerken⁶⁶⁾.

Zwei bei ein und demselben Tiere gleichzeitig vorhandene Organe konnten unmöglich durch Differenzierung des einen aus dem anderen entstehen und können auch einander nicht homolog sein. Aus diesem Grunde bin ich dennoch geneigt, die oben-

66) Nachdem mein Aufsatz in russischer Sprache erschienen ist (Travaux de la Société Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg, Vol. XXXVI, livr. 4) habe ich die Arbeit von Andersson (Die I terobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition 1901—1903 etc. Wissensch. Ergebnisse der Schwed. Südpolarexpedition. Bd. V, 1907) kennen gelernt. In vielen Beziehungen weichen die Ansichten Andersson's von denjenigen Schepotieff's ab, und ich halte es für besonders wichtig, dass ersterer es ebenfalls für unmöglich hält, die Kiemenrinnen der *Pterobranchia* mit den Kiemenpalten zu analogisieren.

erwähnten Darm-poren der *Enteropneusta* als die Ausgangsform für die Kiemenspalten zu betrachten.

Die Kiemerinnen konnten nur eine Bedeutung haben, und zwar diejenige, die zweireihige Anordnung der Darm-poren zu bestimmen. Die Anordnung dieser Poren in Gestalt einer unpaaren Reihe, wie wir sie bei einigen *Enteropneusta* sehen, ist eine spätere Erscheinung.

Diese Poren liegen, wie die Kiemenspalten überhaupt, in dem entodermalen Teile des Darmes. Die Behauptung von Schepotieff, bei *Cephalodiscus* seien die Kiemenspalten ektodermalen Ursprungs, welche er auf Grund seiner Studien über die Knospung aufstellt (wobei, wie wir gesehen haben, der gesamte Darm aus dem Ektoderm gebildet wird und die ganze Zeit über seinen Zusammenhang mit dem Ektoderm beibehält), bedarf natürlich einer Stütze durch die embryologischen Untersuchungen.

Wir haben aus diesem Grunde kein Recht, die von Willey aufgestellte Homologie der Pleurochordae der *Actinotrocha* (nach der Terminologie von Masterman) mit den Kiemensäcken zu leugnen, wie dies Schepotieff nur auf Grund dessen tut, dass die Pleurochordae der *Actinotrocha* in dem entodermalen Teil des Darmes liegen, die Kiemenspalten von *Cephalodiscus* dagegen — im ektodermalen.

In welcher Zahl sind nun die Kiemenspalten ursprünglich entstanden, als ein Paar oder als mehrere Paare?

In der Tat geht die Zahl der Kiemenspalten, welche bei den *Enteropneusta* und den *Acrania* eine so beträchtliche ist, bei den *Pterobranchia* und einigen *Tunicata* bis auf ein Paar herab. Selbst für die Ascidien stellt nach Julin⁶⁷⁾ eine hypothetische *Protoascidia* mit zwei Paaren von Kiemenspalten die Ausgangsform dar.

Balanoglossus kowalevskii durchläuft nach Bateson ein Stadium mit einem Paare von Kiemenspalten, worauf Schepotieff hingewiesen hat, welcher denn auch annimmt, dass die ursprünglichen Formen nur ein Paar von Kiemenspalten besessen haben.

Allein die Frage über die Zahl der Kiemenspalten lässt sich eigentlich auf eine Frage von allgemeinerem Charakter zurückführen, und zwar auf die Frage, ob die *Triarticulata* mit einem Paar von Kiemenspalten oder ohne alle Kiemenspalten primitive oder degradierte Formen darstellen?

Schepotieff hält dieselben für primitive Formen, allein der einzige Beweis, welchen er dafür aufbringt, ist das Vorhandensein eines rudimentären Stieles bei der Larve von *Balanoglossus kowalevskii* nach den Beobachtungen von Bateson.

67) Julin, M. Recherches sur la phylogénèse chez les Tuniciers etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., 81. Bd., 1904; Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, 16. Bd., 1904.

Dieses Argument kann nur dafür sprechen, dass die Vorfahren der *Enteropneusta*, gleich den *Rotatoria* z. B., sich mit ihrem Hinterende anheften konnten, welche Eigenschaft wahrscheinlich auch den Vorfahren der jetzt sessilen *Pterobranchia* zukam; man wird aber wohl kaum auf Grund dieses Arguments eine Theorie des primitiven Charakters der sessilen *Pterobranchia* aufbauen können.

Selbst wenn die *Tunicata* auf dem nächsten Wege von Formen mit einem Paare von Kiemenspalten abstammen sollten, wie Julin dies annimmt, so wird dadurch die Frage noch nicht entschieden, wie viele Paare von Kiemenspalten ihre entfernteren Vorfahren besessen haben.

Es ist wohl möglich, dass sie mehrere und dazu noch eine recht beträchtliche Anzahl von solchen Organen besessen haben.

Was die von Salensky beschriebenen Anlagen der Kiemenspalten bei den *Archannelida* betrifft, so liegen die erwähnten rinnenförmigen Schlundtaschen, welche sich durch den Mund hindurch in die ektodermalen Vertiefungen an der unteren Fläche des Kopfes fortsetzen, in der Zahl von zwei Paaren in dem ektodermalen Teil des Darmes, und eine Vergleichung derselben mit Kiemenspalten oder Kiemerinnen erfordert große Vorsicht⁶⁸).

Eine Vergleichung mit letzteren Organen setzt die Annahme voraus, dass die Vorfahren der Archanneliden Arme oder Lophophore besessen haben, während wir doch gesehen haben, dass die Archanneliden nicht die geringsten Anzeichen einer solchen Reduktion aufweisen. Aus diesem Grunde scheinen mir diese Vertiefungen ebensowenig mit Kiemenspalten verglichen werden zu können, wie die seinerzeit von Semper beschriebenen Vertiefungen an der äußeren Körperoberfläche der *Serpulidae* (vgl. Orley, 1895).

In bezug auf den Mitteldarm ist in neuester Zeit die Ansicht ausgesprochen worden (Weber, 1903), dass die Anlage der Leber, die dreifache Anlage der Pankreas und die Pylorischen Schläuche der Fische, differenzierte Blindschläuche darstellen, welche in großer Anzahl auf dem mittleren Teil des Darmes saßen. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet kann aber der Darm der *Enteropneusta* mit seinen zahlreichen Leberschläuchen sehr wohl als Ausgangsform gelten.

Weiter oben habe ich bereits bemerkt, dass die Abdominalporen der Wirbeltiere als die am meisten primitive und einfache

68) Salensky, W. Über den Vorderdarm des *Polygordius* und *Saccocirrus*. Biol. Centralbl., 26. Bd., Nr. 7, 1906. Dieselben Vertiefungen, welche Salensky als „hintere Schlundtaschen“ bezeichnet (Fig. 4), sind schon von Hempelmann (loc. cit. 1906) auf seiner Fig. 4, Taf. XXV abgebildet worden, allein nach der Auffassung dieses Autors sind dies nichts weiter als die Wandungen des Atrium, welches mit dem äußeren Medium durch die äußere Mundöffnung, mit dem Ösophagus dagegen durch die innere Mundöffnung in Verbindung steht.

Form von Metanephridien betrachtet werden können⁶⁹). Bei einigen Knochenfischen besteht die, wie man annehmen kann, der Genitalpore der *Cyclostomi* durchaus entsprechende Genitalpore gleichzeitig mit den Abdominalporen. Andererseits weist die Genitalpore der *Cyclostomi* deutliche Spuren einer Paarigkeit auf, und zu der Genitalpore der Knochenfische führen nicht selten zwei Peritonealtrichter. Aus diesem Grunde können wir annehmen, dass die Genitalpore der Fische durch Verschmelzung eines Paares von Poren entstanden ist.

Bereits im Jahre 1889 und später (1892/3) habe ich die Vermutung ausgesprochen, dass ein Vergleich der Anlagen der gl. thymus mit den Metanephridien zulässig wäre, für den Fall, dass die ektodermale Abstammung dieser Anlagen bewiesen würde. Denselben Gedanken hat später auch Willey (1894) ausgesprochen. Wenn nachgewiesen wäre, dass diese Anlagen aus dem ektodermalen Teile der Kiemenspalten hervorgehen, so könnte man dieselben mit den Kragenporen oder genauer gesprochen mit den Metanephridialtrichtern der *Enteropneusta*, welche in die erste Kiemenspalte ausmünden, vergleichen, ebenso auch mit dem vordersten Paare von Metanephridialröhrchen der *Acrania*, welches ebenfalls in die erste Kiemenspalte mündet und von Wijhe (1901) als das epibranchiale Paar bezeichnet worden ist.

Diese Vergleichung der Anlagen der gl. thymus mit rudimentären Metanephridien kann jedoch noch lange nicht als festgestellt betrachtet werden, indem die Frage über die Entwicklung der gl. thymus bis jetzt leider noch nicht definitiv entschieden ist: einige Autoren beweisen die ektodermale Herkunft der gl. thymus, allein die meisten Autoren halten an der früheren Auffassung fest, indem sie sich für die entodermale Natur dieses Organs aussprechen.

Nach dem Erscheinen der Arbeit von Götte, welcher den ektodermalen Ursprung der Kiemensäcke und Kiemenblättchen (mit Ausnahme der Spirakulartasche und der Pseudobranchie) für die meisten Fische (mit Ausnahme der *Cyclostomi*) nachweist, hat sich eine abermalige Revision der Frage über den Ursprung der gl. thymus als notwendig erwiesen.

Die Befunde von Götte sind durch spätere Untersuchungen (Moroff, 1902) bestätigt worden, wobei eine ektodermale Herkunft für die Spirakulartasche und ihre Pseudobranchie nachgewiesen werden konnte; ebenso können sie sich auch auf die älteren Beobachtungen von Schenk (1871) stützen. Andererseits liegen auch Beobach-

69) Die hier folgenden Betrachtungen sind in meinem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie“ (Russisch, St. Petersburg 1905) ausgeführt und im Auszug in einem Referat durch v. Adeling mitgeteilt worden (Zool. Centralbl., Bd. 12, p. 592, 1905).

tungen vor, welche zugunsten der älteren Auffassungen von Rathke sprechen (Greil, 1906).

Die Auffassung von Götte würde jedenfalls eine völlige Homologisierung der Kiemenblätter der Fische mit denen der Amphibien und den äußeren Kiemen überhaupt gestatten.

Die älteste Form von Wirbeltiermetanephridien, welche wir durch die Genitalpore und die Abdominalporen, vielleicht auch durch die Anlagen der gl. thymus dargestellt sehen — bezeichne ich als Antenephros und betrachte sie als einen Vorgänger des Pronephros.

Der Übergang vom Antenephros zum Pronephros erfolgte nach der Hypothese von Boveri (1892) durch die Bildung eines ektodermalen seitlichen Sammelkanales.

Wahrscheinlich besaß dieser Kanal ursprünglich den Charakter einer seichten Längsrinne, welche die Mündungen der Metanephridialkanäle in sich aufnahm und sich später zu einer Röhre schloss. Die Bildung dieser Rinne verbreitete sich bei den *Acrania* auf den Branchialabschnitt und zum Teil auch auf den Postbranchialabschnitt, bei den *Vertebrata* dagegen nur auf den postbranchialen Abschnitt; während aber die Rinne bei den *Acrania* die Afteröffnung bei weitem nicht erreichen, verliefen sie bei den *Vertebrata* bis zu dieser Öffnung und verwandelten sich in die Wolffschen Gänge. Allein die Bildung dieser Rinne ging nicht über die Afteröffnung hinaus, und die hinter dieser letzteren liegenden Metanephridialröhren, oder der Antenephros, bewahrten ihre ursprüngliche Verbindung mit dem äußeren Medium.

Es ist unschwer zu ersehen, dass, wenn die Geschlechtsprodukte der *Acrania* auch gegenwärtig in die Peribranchialröhre gelangen, dieselben vor der Ausbildung dieser letzteren unmittelbar nach außen treten mussten, wie dies bei vielen *Triarticulata* der Fall ist; dabei erfolgte dieses Heraustreten aber wahrscheinlich durch eine Durchbreiung des Integuments, wie wir dies bei der Eiablage durch die *Copelatae* sehen.

Es erübrigt nunmehr noch, zu erklären, warum bei den meisten Wirbeltieren der Wolffsche Gang in dem größten Teil seines Verlaufes und bisweilen noch durchwegs mesodermalen Charakters ist.

Es liegt auf der Hand, dass der ektodermale Kanal in seinem vorderen Abschnitte einer allmählichen Reduktion unterworfen und durch eine mesodermale Bildung, wahrscheinlich die Verwachsung der mesodermalen Bezirke der Nephridialröhren, ersetzt wurde.

Von dem Grade der Reduktion des ektodermalen Abschnittes hängt denn auch die Mannigfaltigkeit in der Entwicklungsweise des Wolffschen Ganges bei den jetzt lebenden Wirbeltieren ab.

Genau der gleiche Gedankengang kann auch bei der Erklärung der bekannten Verschiedenheiten in der Entwicklung des Müller-

schen Ganges bei den *Amniota* und den *Anamnia* angewandt werden. Bei den *Anamnia* entsteht der Müller'sche Gang durch eine Spaltung des Wolff'schen Ganges, während er bei den *Amniota* selbständig in Gestalt einer Einstülpung des peritonealen Epithels in die darunter liegende Mesodermmasse angelegt wird.

Übrigens haben wir einerseits Hinweise darauf, dass die genannte Anlage des Müller'schen Ganges auch bei den *Amniota* doch nicht dem peritonealen Epithel angehört, sondern durch Wucherung des Pronephrostrichters gebildet wird, andererseits aber Hinweise darauf, dass der Endabschnitt des Müller'schen Ganges selbst bei den Säugetieren durch eine Spaltung des Wolff'schen Ganges gebildet wird. Wie dem nun auch sein mag, so bleibt doch jedenfalls der Unterschied in der Entwicklung dieses Organes bei den meisten *Anamnia*, wo er durch Spaltung des Wolff'schen Ganges entsteht, und den *Amniota*, wo er sich auf der größten Ausdehnung seines Verlaufes selbständig entwickelt, unbedingt bestehen. Aus diesem Grunde werden wir den Müller'schen Gang der *Anamnia* demjenigen der *Amniota* als nicht ganz homolog betrachten müssen. Man wird jedoch vermuten können, dass die *Amniota* ursprünglich einen ebensolchen, durch Differenzierung von dem Wolff'schen Gange entstandenen Müller'schen Gang besessen haben, welcher dazu diente, die Eier nach außen zu befördern. Man wird ferner annehmen können, dass dieser Gang an seinem Vorderende allmählich kürzer wurde, und dass zu seinem Ersatz an der peritonealen Auskleidung der Leibeshöhle eine Rinne entstanden ist, längs welcher das Ei sich nach dem vorderen Ende des verkürzten Müller'schen Ganges hin fortbewegte. Späterhin verschloss sich diese Rinne zu einem Kanal, wobei jedoch eine Öffnung erhalten blieb, welche die Verbindung mit der Leibeshöhle aufrecht erhielt und für den Eintritt der Eier in den Kanal diente, und dieser Kanal schloss sich dem Müller'schen Gange unmittelbar an. Der Müller'sche Kanal der *Amniota* hat demnach wahrscheinlich eine zwiefache Abstammung. Sein älterer Endabschnitt entspricht dem Müller'schen Gang der *Anamnia* und wird, gleich dem Gange dieser letzteren, durch Spaltung des Wolff'schen Ganges gebildet, während sein vorderer Abschnitt eine Neubildung darstellt und als solche selbständig entsteht.

Bei weiterer Reduktion des Endabschnittes kann der gesamte Müller'sche Gang der *Amniota* selbständig angelegt werden. Diese Annahme gestattet, wie mir scheinen will, Tatsachen zu vereinigen, welche bis jetzt einander zu widersprechen scheinen.

Im allgemeinen gesprochen hat das Prinzip des allmählichen Ersatzes einer Anlage durch eine andere, wobei diese letztere sich bisweilen sogar aus einem anderen Keimblatte entwickeln konnte, eine viel weitergehende

Anwendung in der Embryologie gehabt, als dies für gewöhnlich vermutet wird. Dieses Prinzip, welches ich als Methozisis⁷⁰⁾ bezeichne, gestattet uns nicht selten, eine Vergleichung zwischen Organen anzustellen, welche ihrem Ursprung nach durchaus nicht homolog sind. Dieses Prinzip kann z. B. eine weitgehende Anwendung finden bei der Erklärung des Ersatzes der Mantelknochen (nach der Terminologie von Gaupp) durch die Ersatzknochen (nach derselben Terminologie) im Schädel der Wirbeltiere, oder des Ersatzes des als Deckknochen entwickelten Schlüsselbeins durch den perichondralen Knochen bei den Säugetieren (nach Gegenbaur) u. s. w. Eine ausführlichere Besprechung dieser Frage will ich jedoch auf eine andere Gelegenheit verschieben.

Indem wir uns wieder der Frage zuwenden, welche den Hauptgegenstand des vorliegenden Aufsatzes ausmacht, müssen wir zugeben, dass zwischen den *Triarticulata* und den *Chordata* eine äußerst zahlreiche Reihe von Formen bestanden hat, welche diese beiden außerordentlich verschiedenen Gruppen miteinander verband, ebenso wie auch zwischen den *Triarticulata* und *Radiata* eine nicht weniger zahlreiche Reihe uns bis jetzt unbekannt gebliebener Formen existiert hat⁷¹⁾.

Nervi, 1906/7.

Über die sogen. hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier.

Von Richard Goldschmidt und Methodi Popoff.

(Aus dem zoologischen Institut in München)

(Mit 5 Figuren.)

Ein jeder beobachtend oder experimentierend mit Seeigeleiern arbeitende Zoologe kennt die glashelle ektoplasmatistische Schicht, die sich mehr oder minder deutlich auf der Oberfläche junger Furchungsstadien abhebt. Sie ist oft in der Literatur beschrieben worden, diente auch mehrmals als Ausgangspunkt für Hypothesen und Hilfhypothesen, ohne dass bisher ihre Entstehung und Bedeutung völlig klargelegt sei. Wir stellten deshalb an Material von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* aus Rovigno, das sich nach den Ergebnissen der zu Kurszwecken vorgenommenen

70) Vom Griechischen „μεθὰ“ und „ὄρος“ (die Grenze).

71) Die hier niedergelegten Betrachtungen werden der dritten (russischen) Auflage meiner „Biologischen Grundlagen der Zoologie“ und der zweiten (deutschen) Auflage meines „Cursus der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ zugrunde gelegt werden. Eine ausführlichere Darlegung dieser Betrachtungen sowie die weitere Ausführung des Gegenstandes, welchen ich in meinem Aufsätze „Die Mutationslehre und die Zukunft der Menschheit“ (diese Zeitschr., Bd. XXVI, Nr. 2, 3, 4) berührt habe, soll in einer speziellen Arbeit mitgeteilt werden, welche ich für den Druck vorbereite.

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. 195-210](#)