

Radiata und Bilateria.

Kritische Skizze von W. Salensky (St. Petersburg).

Die Versuche, die Bilaterien von den Radiaten, speziell von den Cölenteraten abzuleiten, sind sehr zahlreich. Die Grundsätze der diesbezüglichen theoretischen Betrachtungen stimmen meistens mit den embryologischen und anatomischen Tatsachen überein, deswegen sollen diese Anschauungen als am besten gelungene für Erklärung der Genesis der Bilaterien gehalten werden. Die detaillierte Bearbeitung der Grundprinzipien dieser Theorie war freilich nicht besonders fruchtbar; die Frage: in welcher von den Cölenteratengruppen müssen wir den Ausgangspunkt für die Bilaterien suchen, ist nicht gelöst. Man kann darüber viel streiten, ohne zu irgendeinem sicheren Schluss gelangen zu können. Deswegen will ich hier in die Diskussion dieser Frage gar nicht eingehen. Ich will hier vielmehr die allgemeinen Prinzipien hervorheben, welche bei der Beurteilung der theoretischen Anschauungen besonders wichtig erscheinen. Den Anlass dazu hat mir der in dieser Zeitschrift vor kurzem publizierte Aufsatz von Schimkewitsch¹⁾ gegeben. Derselbe berührt verschiedene morphogenetische Fragen, welche ich hier nicht alle besprechen will und werde mich nur auf die Frage über die tetraradiale Ausgangsform beschränken.

Auf Grund verschiedener theoretischer Voraussetzungen kommt Schimkewitsch zum Schluss: „dass als Ausgangspunkt für die meisten *Bilateralia* ein hypothetischer, radiär gebauter Organismus gedient hat, welcher einen zirkumösophagealen Nervenring mit vier von demselben ausgehenden und längs der Interradien verlaufenden Nervenstämmen, sowie vier Muskelfelder, ferner vier cöломiale, in den Radien gelegene Höhlen besaß, von denen jede durch ihr Metanephridium nach außen mündete.“ Dieser hypothetischer Organismus, welcher als Ausgangspunkt die Protocölier und Cöломaten darstellen soll, nennt er *Trochoneurula*.

Aus der Beschreibung von Schimkewitsch geht hervor, dass dieser Urahne der Bilaterien bereits hoch organisiert war, Cöломhöhlen, Muskelfelder und ein ziemlich hoch entwickeltes Nervensystem besaß. Wie und woher hat er eine so hohe Organisation erworben? Wir stoßen bei der Lösung dieser Frage auf eine große Schwierigkeit, welche kaum durch die einfachen theoretischen Manipulationen beseitigt werden kann, weil die letzten sich auf tatsächliches Material nicht stützen. Wenn wir selbst die Gonocöltheorie zur Hilfe anziehen, so wird dieselbe uns sehr wenig dabei helfen, da es noch zu beweisen ist, dass die Cöломhöhlen von den Gonaden wirklich entstehen können. Ich habe schon in

1) W. Schimkewitsch, Über die Beziehungen zwischen den *Bilateralia* und den *Radiata* (Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, Nr. 4 u. 5, 1908).

meiner früher erschienenen Schrift (Morphogenet. Stud. IV in Mém. de l'Acad. Imp. de St. Petersburg Bd. XIX, 1907) zu beweisen versucht, dass man mit Hilfe der Gonocöltheorie in der theoretischen Entscheidung solcher genealogischen Frage keine recht großen Fortschritte machen kann. Schinkewitsch trägt auch zur Entscheidung dieser Frage in der jetzt in Rede stehenden Schrift fast gar nichts bei. Die Lösung dieser Frage ist auch in einer anderen Beziehung sehr wichtig. Um einen der *Tetraneurula* ähnlichen Organismus für den Ausgangspunkt der Bilaterien halten zu können, müsste es bewiesen sein, dass die vierstrahlige Anordnung seiner Organe eine primäre und nicht etwa durch eine weitere Differenzierung aus der bilateral-symmetrischen Form entstandene ist. Schinkewitsch geht in die Diskussion dieser Frage nicht ein; er begnügt sich nur mit der Anführung solcher Tierformen, bei denen seiner Meinung nach die „Spuren“ des vierstrahligen Bau erhalten geblieben sind. Diese Spuren sollen nach den Angaben des Verfassers in der Anordnung der Muskulatur und des Nervensystems der Nematoden, Chätognathen, Sipunculiden, der meisten Vertreter der Anneliden und Arthropoden erhalten sein. Wir wollen diese Beispiele näher betrachten und uns zunächst zur Muskulatur wenden.

Die Muskulatur aller genannten Tiere bietet natürlich einen verschiedenen Grad der Vollkommenheit und verschiedene Formen der Differenzierung dar. Wenn wir z. B. uns mit der Betrachtung der Anneliden begnügen, deren „meiste Vertreter“ nach dem Ausdruck des Verfassers einen vierstrahligen Bau der Muskulatur zeigen müssen, werden wir daselbst ganz verschiedene Formen der Differenzierung der Längsmuskulatur antreffen. Es genügt, nur die Muskulatur der so nahe beieinander stehenden Anneliden, wie *Protodrelius* und *Saccocirrus* miteinander zu vergleichen, um sich zu überzeugen, dass bei dem ersten die Längsmuskeln in vier, bei dem zweiten — in sechs Muskelfelder zerlegt sind. Bei dem Heranziehen anderer Vertreter der Anneliden werden wir ganz gewiss allerlei verschiedene Modifikationsformen der Längsmuskulatur antreffen, welche uns kaum den Beweis von einem vierstrahligen Bau liefern können. Noch wichtiger ist der Ursprung dieses vierstrahligen Baues der Muskulatur.

Die vielfach untersuchte Entwicklungsgeschichte der *Polygordius* liefert uns die sichersten Beweise dafür, dass die vierstrahlige Anordnung seiner Längsmuskulatur keineswegs primitiv ist. Aus den betreffenden Untersuchungen erfahren wir, dass diese Muskeln in Form von zwei streng bilateral symmetrischen Mesoblaststreifen entstehen, die sich unter Bildung der Cölomhöhlen in zwei symmetrisch hohle, in Metameren abgeteilte, Säcke verwandeln, deren Wände zur Bildung verschiedener mesoblastischer Organe (Muskeln,

peritonealen Hüllen etc.) dienen. Die beiden Säcke stoßen dorsal und ventral in medianen Linien zusammen und verwachsen unter Bildung der beiden Mesenterien. Die Längsmuskelschicht, welche das Produkt des somatischen Blattes der Cölomsäcke darstellt, besteht ursprünglich ebenfalls aus zwei symmetrisch angeordneten Hälften: einer linken und einer rechten, welche beide erst im Laufe der weiteren Entwicklung je in zwei Muskelbänder sich teilen (vgl. meine Morphogenetische Studien III, loc. cit.). Es ergibt sich daraus, dass die tetradiale Anordnung der Muskeln bei den Archianneliden die Folge einer sekundären Differenzierung darstellt und keineswegs als eine primäre Erscheinung betrachtet werden darf. Die ganze Entwicklung der Muskulatur der Archianneliden (und Anneliden überhaupt) führt uns somit den Beweis, dass die tetradiale Anordnung der Muskeln aus der bilateral-symmetrischen entstanden ist und nicht umgekehrt, wie es im Sinne Schimkewitsch geschehen sollte.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass bei der Trennung der Muskelschicht in vier Felder, die Peritonealhüllen und die Cölomhöhle ungeteilt bleiben; sie behalten ihre bilateral-symmetrische Anordnung bei, und wenn Schimkewitsch von „vier cölomalen Höhlen“ bei seiner *Tetraneurula* spricht, so werden dieselben kaum bei irgendwelchen Cölomaten realisiert gefunden.

Ebenso wie bei den Archianneliden entwickelt sich das Mesoblast bei den Chätognathen, mit dem Unterschiede aber, dass bei ihnen die beiden Mesoblaststreifen in Form von zwei symmetrischen von dem Archenteron sich abtrennenden Blasen entstehen und deswegen von Anfang an die Cölomhöhlen umschließen. Die Teilung der Muskelschicht in vier Felder wurde meines Wissens nicht untersucht; doch ist es sehr wahrscheinlich, dass sie nach demselben Typus, wie bei den Archianneliden vor sich geht.

Das Mesoblast der Nematoden wird bekanntlich ebenfalls in Form von zwei symmetrisch gestellten Mesoblaststreifen angelegt. Die Scheidung der Muskelschicht in vier Muskelfelder ist auch hier das Resultat der sekundären Differenzierung derselben. Die Nematoden bieten aber im Vergleich mit den anderen hier betrachteten Tieren einen wesentlichen Unterschied in der Beziehung dar, dass bei ihnen keine Cölomhöhle und keine Peritonealhüllen zur Ausbildung kommen. Deswegen ist hier der Bau der Mesoblastbildungen viel einfacher als bei den anderen früher besprochenen Würmern.

Wir sehen aus den eben angeführten Fällen, dass der sogen. vierstrahlige Bau nicht den primitiven Zustand des Muskelsystems, sondern das Produkt der weiteren Differenzierung der bilateral-symmetrischen Anlagen darstellt, welche ebensowohl zu der Vierstrahligen, wie auch zu der sechsstrahligen Anordnung der Muskelbänder führen kann. Weiterhin soll auch besonders hervorgehoben

werden, dass niemals das ganze Mesoblast, sondern nur die Muskelschicht desselben eine strahlige Anordnung bekommt; die Peritonealhüllen und die Cölomböhle behalten immer ihre symmetrische Anordnung. Daraus dürfen wir den Schluss ziehen, dass der vierstrahlige Bau der Muskeln nicht eine primäre, sondern eine sekundäre Erscheinung ist und dass somit die bilaterale Symmetrie nicht aus der Vierstrahligkeit, sondern umgekehrt die Vierstrahligkeit aus der bilateralen Symmetrie entstanden ist. Dieser Schluss, welcher den Prinzipien von Schimkewitsch diametral entgegengesetzt ist, ist vollkommen richtig, da die vierstrahlige Anordnung der Muskeln bei den Anneliden und den meisten anderen Tieren eine sekundäre Erscheinung, das Produkt der weiteren Differenzierung darstellt.

Gehen wir nun zum Nervensystem über. Für die Ausgangsform des Nervensystems der Bilaterien hält Schimkewitsch das der Nematoden. Bekanntlich sendet der Nervenring der Nematoden vier Hauptäste nach hinten und sechs kleinere nach vorne ab. Im ganzen treffen wir in dem größten Körperteil der Nematoden eine vierstrahlige Anordnung der peripherischen Nerven; die Nerven sind aber nicht gleichmäßig entwickelt; der Medialnerv der ventralen Seite ist viel stärker entwickelt als die anderen. Dieser Unterschied in der Nervenentwicklung kann vielleicht dadurch erklärt werden, dass die Nematoden von solchen Tierformen abstammen, welche einen starken Bauchnervenstrang besaßen.

Bei der Herleitung des bilateralen Nervensystems der Anneliden und Vertebraten aus der vierstrahligen Form der Nematoden stoßen wir auf bedeutende Schwierigkeiten, welche zu ihrer Beseitigung eine Zuflucht zu Hilfshypothesen nötig macht. Die paarige Anlage des Bauchmarkes der Anneliden und Arthropoden bietet an und für sich noch keinen Beweis für die Abstammung des Nervensystems der letzteren aus dem vierstrahligen Nervensystem der Nematoden dar. Die beiden Anlagen nimmt Schimkewitsch für die Homologa der Lateralnerven der Nematoden; er hält aber für möglich, dass in „vielen Fällen an der Bildung des ventralen Nervenstammes auch die den medianen ventralen Stämmen der Nematoden entsprechende Anlage Anteil genommen hat.“ Er verweist dabei auf die Arbeiten von Rauther²⁾ an den Gordiiden und von Hempelmann³⁾ an *Polygordius*. Ich könnte außerdem noch Fraipont⁴⁾ und Hatschek⁵⁾ hinzufügen, welche beide eine drei-

2) Rauther, Beitr. zur Kenntnis der Morphologie etc. der Gordiiden (Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XL, 1905).

3) Hempelmann, Zur Morphologie des *Polygordius* (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII, IV, 1906).

4) Fraipont, Le genre *Polygordius* (Fauna u. Flora d. Neapol. Bucht).

5) Hatschek, Über die Entwickel. d. *Echiurus* (Arb. a. d. Zool.-Zoot. Inst. in Wien Bd. III, 1881).

teilige Zusammensetzung des Bauchmarks des *Polygordius* (Fraipont) und des *Echiurus* (Hatschek) angeben. Das Nervensystem der Gordiiden kenne ich aus meiner eigenen Erfahrung nicht; der Bau und die Entwicklung des Bauchmarks des *Polygordius* und die Entwicklung desselben bei *Echiurus* habe ich dagegen genau untersucht und beschrieben⁶⁾. Was *Polygordius* anbetrifft, so hoffe ich bewiesen zu haben, dass der scheinbar dreistämmige Bau desselben dadurch bedingt wird, dass die in zwei Längsreihen angeordneten Neurogliazellen in das bilateral gestaltete Bauchmark hineindringen und von demselben einen mittleren und zwei seitliche Teile absondern. Es ist jedenfalls eine sekundäre Erscheinung und hat kaum große morphogenetische Bedeutung, denn in den Fällen, wo dieselben Neurogliazellen, wie bei *Protodrilus*, in Form nur einer longitudinalen Reihe hineinwachsen, wird das Bauchmark nicht in drei Stämme geteilt.

Hatschek behauptet, dass an der Bildung des Bauchmarks des *Echiurus* nicht nur die beiden Seitenstränge, sondern auch der Mittelstrang teilnimmt, welcher letzterer ganz selbständig aus dem Neurotrochoid angelegt wird. Ich habe bei meinen Studien der Metamorphose des *Echiurus*⁷⁾ meine Aufmerksamkeit speziell darauf gerichtet und kam nach sorgfältigen Untersuchungen zum Schluss, dass das Bauchmark des *Echiurus* bloß aus zwei symmetrischen Ektodermverdickungen entsteht, zwischen welchen kein Verbindungsstrang während der Entwicklung auftritt. Es entbehrt sogar der Neurogliazellen, welche bei den Anneliden bekanntlich so verbreitet sind und von den ventral-medialen Teilen des Ektoderms (von dem Neurotrochoid in einigen Fällen) entstehen. Die Behauptung Hatschek's lässt sich dadurch erklären, dass er keine Schmitte aus *Echiurus*-Larven beobachtet hat.

Von den „Spuren“ des vierstrahligen Baues des Nervensystems der Vertebraten bin ich noch weniger überzeugt als von denen der Würmer. Deswegen will ich in die Betrachtung des Nervensystems der Vertebraten nicht eingehen.

Auf Grund der näher betrachteten, von Schimkewitsch selbst betonten Tatsachen kommen wir zum Schluss, dass die letzten keineswegs zur Bestätigung der *Trochoneurula*-Hypothese angewendet werden können. Sie führen im Gegenteil den Beweis, dass der vierstrahlige Bau einiger Organe, auf welche Schimkewitsch sich stützen will, das Resultat der Differenzierung aus bilateral-symmetrischen Organen ist. Der schwache Punkt der Schimkewitsch'schen Hypothese liegt in der Verwechslung der primären morpho-

6) W. Salensky, Morphogenetische Studien an Würmern (Mem. de l'Acad. Imp. de St. Petersbourg, T. XVI, 1905 u. T. XIX, 1907).

7) W. Salensky, Über die Metamorphose des *Echiurus* (Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersbourg, 1908, Heft 3 u. 4).

genetischen Erscheinungen mit den sekundären. Ich habe hier nur eine Seite der Hypothese, namentlich den Beweis der Existenz einer vierstrahligen Grundform berührt. Es bleibt noch ein anderer wichtiger Punkt, nämlich der Übergang der vierstrahligen Grundform in die bilateral-symmetrische übrig, welchen ich ganz unberührt lassen will, weil derselbe keine Tatsachen in der Embryologie und in der vergleichenden Anatomie der Tiere für sich hat.

Die Embryologie und die vergleichende Anatomie hat ein großes Material angesammelt, welches, wenn nicht gerade zu der endgültigen Lösung unserer Frage dienen kann, doch uns den richtigen Weg zur Entscheidung liefert. Darüber will ich hier kurz reden.

In den letzten Jahren ist eine Reihe von Beobachtungen über die ersten Entwicklungsvorgänge (Furchung und Keimblattbildung) der Würmer und Mollusken angehäuft, welche uns ein reiches Material für die Beurteilung der Frage über die Entstehung der Bilateralsymmetrie liefern. Ich habe hier namentlich die Beobachtungen von Wilson, Conklin, Mead, Lillie etc. im Auge, welche ich in meinen „Morphogenetischen Studien“ ausführlich besprochen habe. Das Hauptergebnis dieser Untersuchungen besteht darin, dass die Mesenchymzellen radial, das Mesoblast — bilateral-symmetrisch angeordnet sind. Das Mesenchym kommt gewöhnlich viel früher als das Mesoblast zum Vorschein. Daraus dürfen wir den Schluss ziehen, 1. dass die radiale Form die ursprüngliche ist und die bilateral-symmetrische ihr nachfolgt und 2. dass der Übergang der radialen Form zu einer bilateral-symmetrischen durch das Auftreten des Mesoblasts eingeleitet wird.

Wenn wir diese Grundsätze auf die Phylogenese der Tiere übertragen, kommen wir zu dem Schluss: dass die Tiere, welche das Mesenchym allein in ihrem Inneren besitzen, einen radiären Bau darstellen müssen; dass dagegen die Tiere, welche außer dem Mesenchym noch das Mesoblast haben, bilateral-symmetrisch konstruiert sein müssen.

Als Repräsentanten der mesenchymatischen Tiere sind jetzt die Cölenteraten und die Platoden bekannt. Die ersten sind (mit Ausnahmen, von welchen ich weiter reden will) radial, die zweiten bilateral-symmetrisch. Man könnte glauben, dass gerade die letztgenannten Würmer den eben aufgestellten Satz widerlegen. Das ist aber gerade nicht der Fall, weil nach den Untersuchungen von Wilson⁸⁾ und Mead⁹⁾ auch bei der Entwicklung der Polycladen echte Urmesoblastzellen auftreten, welche symmetrisch gestellt sind, später aber in ihrer Entwicklung unterdrückt sind. Deswegen

8) Wilson, Consideration on Cell-Lineage etc. (Annales of New-York Acad. of Sc. Vol. XI).

9) Mead, The early Development of marine Annelides (Journ. of Morphology Vol. XIII).

müssen wir die Polycladen und wahrscheinlich alle ihnen verwandten Platoden als mesoblastische Würmer betrachten.

Als echte mesenchymatöse Tiere müssen wir also nur die Cölenteraten betrachten. Sie sind radiär gebaut, haben aber die Tendenz, in die bilateral-symmetrische Form überzugehen. Diese Tendenz äußert sich in allen Klassen der Cölenteraten: bei den Medusen, Polypen und Ctenophoren in verschiedener Weise. Ich brauche mich hier nicht mit Einzelheiten aufzuhalten, da diese allgemein bekannt sind und Fälle in jedem Lehrbuch der Zoologie zu finden sind. In allen Fällen handelt es sich um eine gewisse Entwicklung der gegenüberliegenden Gastrovaskularräume, welche in dieser Weise eine sagittale resp. eine frontale Achsenfläche bezeichnen.

Die Homologie der Cölomhöhlen der Bilaterien mit den Gastrovaskulärsäcken der Cölenteraten ist durch eine Reihe klassischer Untersuchungen festgestellt. Die enterocöle Bildung der Cölomhöhlen stimmt mit den embryologischen Tatsachen am besten; deswegen entspricht die phylogenetische Ableitung der Cölomaten von den mesenchymatösen Cölenteraten am besten den embryologischen Tatsachen. Auf Grund dieser Tatsachen müssen wir die Ausgangsform der Bilaterien als einen radiär-symmetrischen, cölenteraten-ähnlichen (mesenchymatösen) Organismus uns vorstellen, in welchem durch gleichartige Abänderungen der gegenüberliegenden Radien die sagittalen und die frontalen Körperachsen angedeutet sind. Durch das Abtrennen der zu beiden Seiten der Achse liegenden Gastrovaskulärsäcke tritt die Verwandlung dieses mesenchymatischen Organismus in einen mesoblastischen, cölomatösen und bilateral-symmetrischen ein. Wir müssen noch annehmen, dass ein solcher Organismus die trichterförmigen Exkretionsorgane in der Form, wie wir sie bei den Aequoraciden und manchen anderen Medusen antreffen, besaß. Die Phylogenese des Nervensystems bietet die schwierigste Aufgabe dar. Hoffentlich werden unsere Kenntnisse darüber durch die genaue Untersuchung der von Woltereck beschriebenen Scheitelplatte der *Solmundella* bereichert.

Die sichere und genaue Aufstellung der Ausgangsform der Bilaterien hängt von den weiteren Fortschritten unserer Kenntnis der Embryologie und der vergleichenden Anatomie der Tiere ab. Der Zweck meines vorliegenden Aufsatzes besteht darin, die Beweise beizubringen, dass der Übergang der Radiaten zu den Bilaterien sich mit dem Auftreten des Mesoblastes vollzogen hat und dass schon aus diesem Grunde eine so hoch organisierte Form wie die *Tetraneurula* keinen Anspruch erheben kann, der Urahne der Bilaterien zu sein.

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): Salensky Wladimir

Artikel/Article: [Radiata und Bilateria. 624-630](#)