

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, einzusenden zu wollen.

Bd. XXVIII.

15. November 1908.

N^o 22.

Inhalt: Schultz, Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen (Schluss). — Nüfslin, Zur Biologie der Gattung *Chermes*. — Wasmann, Nachtrag zu: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Loeb, Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. — Child, A. Correction.

Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen.

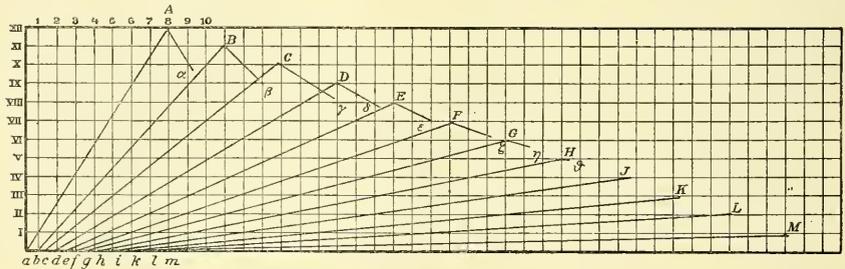
Von Eugen Schultz (St. Petersburg).

(Schluss.)

Die Erscheinungen der ontogenetischen Reduktion lassen sich in der Weise darstellen, wie ich es auf umstehender Figur versuchte. I—XII sind Entwicklungsstadien eines rudimentären Organes, I—44 irgendwelche Zeitintervalle. Im allgemeinen entwickeln sich rudimentäre Organe sehr langsam, so dass die Winkel sehr klein und die Linien sehr flach liegen müssten, was aber die Übersichtlichkeit der Zeichnung erschweren würde. Immerhin sehen wir auf der Tafel, dass jede folgende Generation später die höchste Entwicklung des betreffenden Organes erreicht, als die vorhergehende. Die Anlage (*a, b, c, d...*) selbst wird bei sich rückbildenden Organen, wie Mehnert nachgewiesen hat, in immer spätere Entwicklungsstufen verlegt, was auch auf unserem Diagramm zu sehen ist. XII ist das Endstadium. Ob *aA* und *Aa* etc. einen gleichen Winkel mit den Horizontalen bilden, d. h. ob die Rückentwicklung gleich schnell verläuft wie die Entwicklung ist nicht bekannt. Dass *aA* und *Aa* etc. überhaupt gerade Linien sind, ist unwahrscheinlich, da ja alle Entwicklung nie in gleichem Tempo verläuft.

$\alpha, \beta, \gamma \dots J, K, L$ sind die Endstadien je einer Reihe von Generationen. Vergleichen wir diese Endstadien, so bekommen wir die phylogenetische Reihe, welche uns gleichfalls die Entwicklungsstadien I—XII wiedergibt. Wir ersehen aus der Tafel noch, dass die ersten Generationen rückläufige ontogenetische Prozesse aufweisen, die folgenden nicht mehr (also nur „Hemmungen“), zuletzt bleibt nur noch die Anlage übrig.

Im Beginne aller phyletischen Regression eines Organes haben wir also rückläufige Entwicklung, später eine teilweise raschere — direkte Resorption, endlich bloße Hemmung (wie man es immerhin unabhängig von der wirkenden Ursache nennen mag). Schnelle, totale Resorption ist nichts anderes, als sehr beschleunigte Reduktion, welche sich auf einmal auf eine Reihe von Stadien und nicht nur auf die letzten bezieht. Die Resorption durch Phagozyten ist wohl überall eine sekundäre Erscheinung, eine Fortschaffung des schon Degenerierten. Die mächtigsten Involutionsprozesse im Tierreich haben wir wohl bei *Sacculina* (Deläge): die



zweiständigen Extremitäten des Naupliusstadiums werden einfach abgeworfen, Chitinsehnen und Antennenmuskeln ausgestoßen, der Thorax in toto amputiert, Stirndrüse und die gesamte Körpermuskulatur erleidet Rückbildungen. Es entsteht endlich ein aus embryonalen Zellen bestehender Sack. Die einzelnen Stadien der Rückbildung sind nicht mehr zu erkennen, da alles dem allgemeinen Entwicklungsgange sekundär angepasst und cenogenetisch beschleunigt ist. Wir haben hier eine solche Rückbildung aller Larvencharaktere, dass wir eigentlich eine doppelte Embryonalentwicklung vor uns haben. Auch die „Complimental males“ der Cirripeden, das Männchen von *Bonellia*, Rotatorien etc. sind vielleicht, wenn nicht durch Neotenie, oder richtiger Progenese, so vielleicht ursprünglich auf dem Wege rückläufiger Entwicklung entstanden.

Die Zahl der Fälle, wo eine rückläufige ontogenetische Entwicklung noch vor unseren Augen abläuft, ist überhaupt nicht groß. Überall, wo die Zeit dazu hinreichte, finden wir, statt der rückläufigen Entwicklung rudimentärer Organe, das Stehenbleiben auf niedrigerem Stadium, wodurch ein ganz nutzloser Prozess erspart wird. Beispiele davon sind häufig. Die rudimentären Zähne des Walfisches durchbohren

nie mehr das Zahnfleisch und bleiben auf unvollkommener Entwicklungsstufe stehen. Bei rudimentären Augen bleiben die Cornea, das Linsenepithel etc. groß und von embryonalem Charakter, während sie beim normalen Sehorgan kleiner werden. Die Haare der Bartentwale haben ganz den Bau, „welchen Weber von fötalen Haaren beschrieben hat“ (Kükenthal). Das Auge von *Typhlichthys subterraneus* liegt von der Körperoberfläche entfernt, Augenmuskeln sind noch nicht vorhanden. Das Auge selbst bleibt auf dem Stadium einer eben erst in Bildung begriffenen Augenblase: die Höhle der primären Augenblase ist noch deutlich zu sehen. Vom Proteusauge sagt Wiedersheim: „Überhaupt bleibt das Proteusauge auf niedriger Entwicklungsstufe stehen.“ Ganz embryonalen Charakter bewahren die Muskeln: die Querstreifung derselben ist schwer zu erkennen; dazwischen liegen noch glatte Muskelfasern und die kernführende Partie ist noch angeschwollen, wie bei eben sich differenzierenden Fasern.

Der primäre Prozess der Reduktion wird nicht nur durch Hemmungen, sondern auch durch sekundäre Anpassungen „verfälscht“. Vor allem betrifft das jene Fälle, wo die betreffenden Organe wohl vom erwachsenen Tiere aufgegeben sind, nicht aber von der Larve. Bei der Larve erhalten sich oft später sich reduzierende Organe lange. Bei ihnen können wir deswegen viele palingenetische Züge finden, die sich hier ungestört erhalten können, weil die Larve vom veränderten Lebenszustande nicht getroffen wird. Dies trifft bei vielen Parasiten zu, so bei den parasitischen Copepoden und augenscheinlich auch bei parasitischen Mollusken. — Wie Kohl und Eigenmann gezeigt haben, reduzieren sich bei verschiedenen Tierformen verschiedene Teile des Auges, weil ja selbst das reduzierte doch in gewisser Hinsicht ein Sinnesorgan bleibt, auch „besitzen die hierhergehörigen Sehorgane zuweilen besondere Einrichtungen“ (Kohl), — positive Anpassungen, „zur Korrektur des abnormen Zustandes“, so z. B. die Verwachsung der Lider. Besonders wechselvoll sind die Rückbildungen der Vorniere, weil auch hier Anpassung neben Rückbildung einhergeht.

Noch durch andere Umstände kann unser Gesetz sehr verdeckt werden: Alle retrograden Organe zeigen bekanntlich große Schwankungen in der Größe, der Art der Entwicklung, der Zeit des Auftretens und der Grade der Reduktion. So schwankt die Bulbusform von *Talpa* und *Proteus* bedeutend, wir finden abnorm große Zellen im Pigmentepithel der Proteusiris, verschieden starke Entwicklung des Ciliarkörpers bei *Talpa* etc. Auch schreitet die Entwicklung rudimentärer Organe noch in einer Richtung fort, während sie in anderer schon in Rückbildung übergeht. Die Nephrostome der Vorniere von *Petromyxon* können manchenmal bis zur Metamorphose erhalten bleiben, desgleichen auch der Glomerulus

(W. Müller, Fürbringer). Ähnliche Schwankungen in der Zeit des Schwundes der Vorniere fand Spengel (1876) bei *Siphoneps thomensis*. — Oft sehen wir bei rudimentären Organen Verschmelzungen, z. B. einzelner Knochenelemente, oder eine paarweise Verschmelzung der Zähne von *Bebuga leucas*, oder der rudimentären Randstrahlen der Extremitäten. Es ist bekannt, dass rudimentäre Organe überhaupt bedeutend variieren, und die Variation erklärt sich vielleicht durch die Ausschaltung der sich entwickelnden Organe aus der allgemeinen Reizkette.

Doch alle diese Komplikationen können nicht verhindern, dass wir auf genauerer Analyse und auf der Reinheit des nicht angepassten Reduktionsprozesses fußend, in der ontogenetischen Rückbildung rudimentärer Organe dasselbe Grundgesetz der Umkehrbarkeit des Lebensprozesses sehen, welches ich an anderer Stelle ausführlich behandelt habe. Unsere Methode der Forschung muss hier dieselbe sein, welche der Arzt benutzt, den charakteristischen Verlauf einer Krankheit von sekundären Komplikationen zu trennen.

Aber ebenso, wie bei Reduktionen durch Hunger oder durch Regeneration man nicht nur ein Embryonalwerden des ganzen Organes, sondern auch der einzelnen Teile beobachten kann, so sehen wir oft auch ein Embryonalwerden der Zellen oder in anderen Fällen ein Embryonalbleiben derselben, in jenen Fällen, wo eine Reduktion während der Ontogenese vorliegt. Bei der Rückbildung der Urniere der Säuger z. B. verliert das Epithel sein für sekretorisches Nierenepithel charakteristisches Aussehen und wandelt sich in gewöhnliches Zylinderepithel um, um endlich zu degenerieren (Mihalkovics). Die metanauphialen Längsmuskeln von *Lernaea branchialis* verlieren bei der Metamorphose der Larve ihre kontraktile Substanz und bekommen das Aussehen von Muskelanlagen (Pedaschenko).

Wir sahen, dass in allen zitierten Fällen die rückläufige ontogenetische und phylogenetische Entwicklung sich nur auf einzelne außer Gebrauch gekommene Organe bezieht. Ist nun nicht auch eine Rückdifferenzierung des ganzen Tieres auf ein phylogenetisch vorhergehendes Stadium möglich, falls z. B. die Ursache, welche das Entstehen einer neuen Art hervorrief, wieder außer Wirkung tritt. Hinweise auf eine solche Rückbildung finden wir wirklich bei Eimer nach einigen paläontologischen Funden angeführt.

Andererseits scheint ein Organ, welches phylogenetisch fast zu einer Anlage rückgebildet worden ist, doch so lange diese Anlage besteht, die Fähigkeit zu besitzen, das verloren gegangene Organ schnell wieder zur Entwicklung zu bringen. So hat *Pagurus* den Hautpanzer auf dem Rücken des Abdomens eingebüßt, aber *Birgus latro*, der wahrscheinlich von einer ähnlichen Form abstammt, hat diesen Panzer wieder erworben.

Nach alledem scheint es mir, dass der Prozess der phyletischen Regression durch die ontogenetische Regression erklärt wird und auf sie zurückzuführen ist. Da die reine phyletische Regression eine rückläufige Entwicklung ist, deren Etappen die entsprechenden der ontogenetischen Regression wiederholen, so gewinnt das Studium solcher Regressionsprozesse, auf die leider nur wenig Gewicht gelegt wurde, auch für die Phylogenie an Bedeutung, wodurch sie in den Augen vieler Zoologen vielleicht erst beachtungswert werden.

Ich kann mich nicht enthalten, hier aus dem rein zoologischen Rahmen hinauszutreten und darauf hinzuweisen, dass auch in Perioden geschichtlicher Regression, wie im frühen Mittelalter, sich eine ebensolche Rückbildung der menschlichen Fähigkeiten bemerkbar macht. Morphologisch sichtbar wird sie in der Entwicklung der Kunstformen. Die Zeichnung gewinnt in dieser Zeit allmählich den Charakter der Zeichnung der Urvölker. In umgekehrter Reihenfolge werden während dieser Zeit alle Erwerbungen aufgegeben, das Gefühl des räumlichen Zusammenhanges geht verloren, die Konturzeichnung tritt wieder auf, die nur mit Farbe gefüllt wird. In der Bildhauerei ging die Rückentwicklung in vielen Fällen bis zum Frontalstil.

Literaturverzeichnis.

- Born, G. Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis*. — Zool. Anz., Bd. VII, 1883.
- Brauer, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. — Zool. Jahrb., Bd. X, 1897. Bd. XII, 1899.
- Braun, M. Entwicklung des Wellensittichs. — Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. V, 1881.
- Braus, H. Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. — Handb. d. Entwicklungsl. herausg. v. O. Hertwig, Bd. III, T. II, 1906.
- Delage, Y. Evolution de la Sacculine. Arch. Zool. expér. (2. série), T. II, 1884.
- Fürbringer, M. Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.
- Guldberg. Über temporäre äußere Hinterflossen bei Delphinembryonen. Verh. Anat. Ges. 1894.
- Herbst, K. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1907.
- Kohl, Rudimentäre Wirbeltieraugen. I—III, Bibl. Zool., Bd. XIV, 1892, 1893, 1895.
- Kükenthal, W. Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren, II. Jena 1893.
- Kupffer, C. v. Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*. Studien z. vergl. Entwicklungsg. d. Kopfes der Cranioten, Heft 4, 1900.
- Mehnert. Kainogenesis. Jena 1897.
 — Biomechanik. Jena.
- Mihalkovicz, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatschr. Anat. u. Physiol., Bd. II, 1885.
- Müller, W. Über die Persistenz der Urniere bei *Myxine glutinosa*. Jen. Ztschr. f. Naturw., Bd. VII, 1873.
- Pedaschenko, D. Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Sc. Natur. Pétersburg, V. 26, 1900 (russisch).

- Sarasin, P. u. F. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. *Ergebn. naturw. Forsch. auf Ceylon*. Wiesbaden 1887—1893.
- Schauinsland, H. Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. *Handb. d. Entwicklungslehre* herausg. von O. Hertwig, Bd. III, 2. Teil, 1906.
- E. Schultz, Über Reduktionen I—IV. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. XVIII, XXI, XXIV, XXV, 1904, 1906, 1907, 1908.
- Über Verjüngung. *Biol. Centralbl.* Bd. XXV, 1905.
- Über umkehrbare Entwicklungsprozesse etc. *Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech.*, Heft IV, 1908.
- Spengel, J. Das Urogenitalsystem der Amphibien. *Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, Bd. III, 1876.

Berichtigung. S. 675 Zl. 2 v. o. ist nach nutzlos werden, oder einzusetzen; S. 677 Zl. 20 v u. lies: so sind uns die Endstadien, statt: so sind uns nur die Endstadien; S. 678 Zl. 18 v. o. ist zu lesen: die sich zuletzt differenzierenden und statt Tumor aqueus humor aqueus.

Zur Biologie der Gattung *Chermes*. II¹⁾.

Von Prof. Dr. O. Nüßlin-Karlsruhe.

In meinem ersten Aufsatz über das obige Thema habe ich die alte Blochmann'sche Auffassung über die „Wirtsrelation“ der *Chermes*-Arten, welche die Fichte als ursprünglichen Wirt, die Kiefern, Tannen und Lärchen als Zwischenwirte angesehen hat, gegen die von Börner²⁾ vorgenommene Umkehrung dieser Wirtsrelation zu verteidigen gesucht, indem ich, auf der Grundlage der *Mindarus*-Biologie, eine Hypothese für eine von einer Virgoparaflie ausgehende Migration aufgestellt hatte. Seitdem ist Börner's Hauptwerk³⁾ erschienen, in welchem seine Theorie der Umkehrung der bisher angenommenen Wirtsrelation auf breiterer Basis gestützt erscheint, und in welchem die gesamte biologische Darstellung, die Nomenklatur und die phylogenetisch systematische Interpretation, die auch in das Morphologische hinübergreift, von jener Grundidee Börner's beherrscht wird.

Gerade hierdurch bietet das Börner'sche Werk, auch für den *Chermes*-Spezialisten, dem Verständnis große Schwierigkeiten; denn abgesehen von der weitgehend geänderten systematischen Nomenklatur, treten uns auch für die Bezeichnung der Generationen teilweise neue Namen entgegen, welche nicht zu der bisherigen Schulmeinung passen. Es muss deshalb die Frage aufgeworfen werden, ob diese Neuerung notwendig, d. h., ob sie berechtigt

1) Vgl. *Biol. Centralbl.*, 1908, Bd. XXVIII, S. 333—343.

2) *Systematik und Biologie der Chermiden*. *Zool. Anz.*, Bd. XXXII, 1907, S. 413—427.

3) Eine monographische Studie über die Chermiden. „Arbeit. aus der Kais. Biol. Anstalt für Land- u. Forstwirtschaft“, Bd. VI, Heft 2, 1908.

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): Schultz Eugen

Artikel/Article: [Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen. 705-710](#)